

TESIS DEFENDIDA POR  
**Vanessa Francisco Ramos**  
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

---

Dra. Sharon Zinah Herzka LLona

*Director del Comité*

---

Dr. Horacio de la Cueva Salcedo

*Miembro del Comité*

---

Dr. Luis Gustavo Álvarez Sánchez

*Miembro del Comité*

---

Dr. Juan Carlos Herguera García

*Coordinador del Programa de  
Postgrado en Ecología Marina*

---

Dr. Raúl Ramón Castro Escamilla

*Director de Estudios de Postgrado*

31 de Mayo de 2006

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



---

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

---

**FACTORES FÍSICOS Y BIOLÓGICOS QUE INFLUYEN EN EL  
COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE *Dendraster excentricus*  
(Clypeasteroidea) EN EL ESTERO DE PUNTA BANDA, BAJA  
CALIFORNIA, MÉXICO.**

TESIS

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

Presenta:

**Vanessa Francisco Ramos**

Ensenada, Baja California a 31 de Mayo de 2006

**RESUMEN** de la tesis de **Vanessa Francisco Ramos**, presentado como requisito parcial para obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. Mayo de 2006.

**FACTORES FÍSICOS Y BIOLÓGICOS QUE INFLUYEN EN EL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE *Dendraster excentricus* (Clypeasteroidea) EN EL ESTERO DE PUNTA BANDA, MÉXICO.**

Resumen aprobado por:

---

Sharon Zinah Herzka LLona

Director de tesis

Hay una variedad de taxa de fondos blandos que exhiben plasticidad en el comportamiento alimentario. Estos cambios en la estrategia alimentaria ocurren en respuesta a factores físicos y biológicos, como la rapidez y dirección de la corriente, el flujo de partículas o la competencia intra e íter específica. Identificar los factores que regulan el modo de alimentación en invertebrados bentónicos es necesario para poder entender su dinámica poblacional y el flujo de energía en el bentos. La galleta de mar, *Dendraster excentricus*, es uno de los macroinvertebrados más abundantes del Pacífico noreste, lo cual ha sido relacionado a su plasticidad en el comportamiento alimentario. A diferencia de otras galletas de mar que se alimentan de los sedimentos, *D. excentricus* es un suspensívoro facultativo que puede alimentarse tanto del sedimento como de partículas en suspensión. En áreas costeras expuestas, las galletas se alimentan de partículas en suspensión orientándose de forma vertical y paralela a la corriente en configuración oral-aboral, y exhiben una distancia óptima entre individuos. Esto mejora la eficiencia de captura de partículas en suspensión. Las galletas se encuentran alimentándose del sedimento en posición horizontal principalmente durante tormentas. En contraste, el comportamiento alimentario de esta especie en sistemas estuarinos someros, los cuales son protegidos y altamente dinámicos, parece ser más complejo. En este estudio se evaluó el comportamiento alimentario (posición, orientación, distancia entre individuos) en función del régimen de mareas (vivas o muertas), la rapidez y dirección de la corriente, el nivel de marea, la densidad y la disponibilidad de alimento en la columna de agua y sedimento en el Estero de Punta Banda, Baja California, México. Se realizaron seguimientos fotográficos digitales periódicos del comportamiento alimentario bajo condiciones naturales y mediante experimentos manipulativos en los cuales se controló la densidad. Las densidades en el Estero de Punta fueron más bajas que las reportadas para zonas costeras ( $93.8 \pm 37.6$ ). Bajo condiciones naturales, el porcentaje más alto de galletas en posición horizontal se observó durante la marea baja, mientras que la mayoría de los individuos se colocaron en posición vertical durante la marea alta. El patrón de orientación observado bajo las condiciones de mayor rapidez de corriente fue

similar al descrito en poblaciones que habitan sitios con mayor exposición al oleaje. Sin embargo, los individuos verticales solo se orientaron paralelos a la corriente durante mareas vivas, cuando se registraron las corrientes más rápidas. La configuración oral-aboral sólo se observó en un número limitado de casos. La más alta correlación entre el porcentaje de individuos verticales y factores físicos y biológicos fue con el nivel de marea, lo cual sugiere que, a diferencia a zonas expuestas, este es el factor predominante en el comportamiento alimentario de *D. excentricus* en sitios someros protegidos. La alternancia entre la posición vertical y horizontal podría relacionarse con la migración de las diatomeas bentónicas, con evitar quedar expuestas o con otro factor relacionado al nivel de la marea. Al manipular la densidad para evaluar su efecto sobre el comportamiento alimentario, se utilizaron tres tipos de encierro (control, jaulas, control-jaulas) y tres densidades (45, 230 y 505 organismos m<sup>-2</sup>). El tipo de encierro no afectó la inducción de la posición vertical, y el efecto de la densidad sobre la orientación de individuos verticales no fue claro. Las galletas se orientaron con la corriente tan solo en los tratamientos de densidad media cuando hubo la mayor rapidez de corriente. El índice al vecino más cercano varió entre 0.3 y 0.8, indicando que los organismos se colocaron más cerca entre sí de lo esperado bajo condiciones de distribución homogénea y equidistante. Con base en los resultados de este estudio y en una revisión bibliográfica de *D. excentricus*, se desarrolló un modelo conceptual de los factores predominantes que influyen sobre el comportamiento alimentario de esta especie en sitios expuestos y protegidos.

**PALABRAS CLAVES:** Equinodermos, galletas de mar, *Dendraster excentricus*, plasticidad comportamiento alimentario.

**ABSTRACT** of the thesis presented by **Vanessa Francisco Ramos**, as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California. Mexico. May 2006.

**PHISICAL AND BIOLOGICAL FACTORS INFLUENCING THE FEEDING BEHAVIOUR OF *Dendraster excentricus* AT THE PUNTA BANDA ESTUARY, MEXICO.**

Abstract approved by:

---

Sharon Zinah Herzka LLona

Thesis Director

The sand dollar, *Dendraster excentricus*, is amongst the most widely distributed macrobenthic invertebrates of the northeastern Pacific. In contrast to most sand dollar species, which are deposit feeders, *D. excentricus* is a facultative suspension and deposit feeder. In coastal areas, they suspension feed by assuming a vertical posture and orienting parallel to the prevailing currents, with the oral side facing the same direction. Deposit feeding appears to occur at slack or low tides. However, the behavior of this species in protected and highly dynamic estuarine systems appears more complex. The main objective of this study was to evaluate the role of current direction and speed, tidal level and food availability on the feeding behavior and orientation of *D. excentricus* in the Punta Banda Estuary, Baja California, Mexico using mensurative and manipulative experiments. During mensurative experiments, a photographic digital register of fixed plots was used to evaluate feeding behavior (posture and orientation) during neap and spring tides. The highest percentage of deposit feeding sand dollars was observed during low tides. During high tides, the majority of the population assumed a vertical position. Correlation analysis of the percentage of vertical sand dollars vs. tidal level, current speed and water column organic matter indicated that tidal level was the primary factor influencing feeding behavior. During neap tides, when current speed was low, the sand dollars in the estuary were suspension feeding, although they were not oriented with current direction. During the higher current speeds that occurred during spring tides, they increased their level of orientation parallel to the current. The orientation pattern observed under fast currents was similar that described for exposed populations, although mouth orientation was roughly random. Sediment organic matter content differed between neap and spring tides, but was not related to the behavior of the organisms. The effect of the sand dollars density on feeding mode, orientation and distance between individuals was evaluated using manipulative experiments. Three density categories (505, 330 and 45 individuals m<sup>-2</sup>) were selected to represent a range of densities found in the local population. A photographic register of caged and control individuals at fixed locations were taken periodically during spring tides. The average distance between nearest neighbours and the

nearest neighbour index were evaluated as a function of density. The values of the nearest neighbor index varied between 0.3 and 0.8, indicating that the spatial arrangement of the nearest neighbors corresponded to half of the expected from a homogenous and equidistant distribution.

A new model explaining the feeding behavior of *D. excentricus* in both exposed and protected, a shallow estuarine habitat is proposed. In protected shallow habitats, *D. excentricus* feeding behavior appears to be related primarily to tidal level.

The lack of depth on this estuarine environment could be the reason for the major tidal level effect on the feeding mode switching. The alternation between feeding modes could be related to benthic diatoms migration, exposition avoidance or another factor related to the tidal level. Also the currents complexity of this kind of habitat might explain the differences in the orientation pattern. Other studies suggest there is a common pattern of a variety of soft sediment taxa switch between deposit and suspension feeding (e.g. feeding mode) as a function of current speed and direction, particle flux, or intra- and interspecific competition for food. Identifying the factors that regulate feeding mode in benthic invertebrates is necessary to understanding them.

**KEY WORDS:** Echinoderms, Sand dollars, *Dendraster excentricus*, feeding behavior plasticity.

*A Marshall Stagg*

*Por lo "bailao" que es lo que nadie nos quita  
cuando somos seleccionados negativamente.*

## AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas a quienes tengo que agradecer su ayuda y apoyo directo e indirecto durante el desarrollo de esta tesis, muchas veces a la distancia. Como serían varias páginas de familiares y amigos decidí mencionar las contribuciones más directas, espero que los omitidos no se sientan ofendidos al agradecer a las siguientes personas e instituciones:

A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México por 16 meses de beca. Al CICESE y a mis padres por financiar el resto de la estancia.

A Sharon Herzka por su ejemplo, amistad, experiencia y apoyo en las buenas, las malas y en las peores como durante la marea roja.

A los demás miembros del comité: Dr. Luis Gustavo Álvarez y Dr. Horacio de la Cueva, por aceptar ser parte de este proyecto. El aporte continuo de ambos mejoró sustancialmente el desarrollo de la investigación y de éste manuscrito.

Al personal del “Estero Beach Resort/Hotel” por el acceso a sus instalaciones.

A Manuel Aragón por su ayuda en campo, por la invaluable asistencia en el procesamiento de las imágenes y por la sana alimentación, aunque si esas comidas no se hubieran extendido con tanta frecuencia, seguramente habría terminado esta tesis mucho antes.

A los ayudantes de campo: Sharon Herzka, “Concha” García, “Alex” Espinoza, Manuel Aragón, Juan Pablo Lazo, Fernando Andrade, Xavier Flores, Francisco López, Samantha R. de la Gala y el Fausto. Lamento que pasaran frío.

A los marineros de la Genus: Luis Demetrio e Iván (“Peluffo”) así como al Ing. Roberto Mendoza por todo el apoyo en embarcaciones.

A Sergio Ramos, Arturo Ocampo y Julio Palleiro: por su apoyo con equipo de buceo propio lo que abarató ampliamente los costos de este proyecto.

A Enrique Elenes por reformatear mi laptop cuando en el momento menos oportuno se “volvió loca Barbarita”.

A las “Maestras” Lucía Barbosa, Ligeia del Toro y Silvia Chacón por su ayuda en la edición de algunas figuras.

A Ernesto García y Helmut Maske por facilitar las bombas de vacío que ahorraron horas de mi vida en el proceso de filtración de agua.

A Erik Mellink por las clases de carpintería dictadas durante la construcción de los túneles de aceleración de corriente (lamentablemente los usé una vez y fue medio desastroso), por el espacio en su laboratorio para el procesamiento de muestras y por el cassette de Karina que fue a todos los muestreos.

A Oscar Sosa y a Carmen Rodríguez por sus buenas ideas durante el desarrollo del segundo diseño experimental (el primero era teoría que en la práctica fue arrastrado por la corriente). Además, por el espacio físico y humano en el laboratorio de Ecología pesquera.

A Vicente Ferreira y Saúl Álvarez Borrego por su tiempo y asesoría durante el desarrollo del proyecto.

A Sonia Valle y Paloma Ladrón de Guevara por sus sugerencias y comentarios.

A mis compañeros de casa: Flavio, Ariadna (“Yanni”) y Magali por aguantar mi mal humor en los momentos de estrés y a Alex Espinoza, Concha García, Samantha R. de la Gala y Ligeia del Toro por la misma razón pero fuera de mi casa.

A “La Lupis” que fue a todos los muestreos sin recalentarse o incendiarse.

Y finalmente pero muy importante: A mis padres en Venezuela, a toda la comunidad de “El Bar del Sauzal” y a Julio Candela e Iris Segura sin cuyas fiestas, comidas y campamentos la maestría y esta tesis habrían sido menos divertidas....A todos, ¡¡¡muchas gracias!!!

# CONTENIDO

	Página
Resumen (Español)	I
Resumen (Inglés)	Iii
Dedicatoria	V
Agradecimientos	Vi
Contenido	Viii
Lista de Figuras	X
Lista de Tablas	Xv
<b>I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
I.1. Antecedentes.....	1
I.2. Hipótesis.....	10
I.3. Objetivos.....	11
I.3.1. Objetivo general.....	11
I.3.2. Objetivos particulares.....	11
I.4. Área de estudio.....	12
<b>II. METODOLOGÍA.....</b>	<b>16</b>
II.1. Muestreos preliminares.....	16
II.2. Evaluación del comportamiento alimentario bajo condiciones naturales.....	17
II.2.1. Trabajo de campo.....	17
II.2.2. Trabajo de laboratorio.....	23
II.2.2.1. Análisis de las imágenes fotográficas.....	23
II.2.2.2. Estimación de la materia orgánica.....	25
II.2.2.3. Análisis de datos.....	26
II.3. Experimentos manipulativos: comportamiento alimentario en función de la densidad de <i>Dendroaster excentricus</i> .....	37
II.3.1 Trabajo de campo.....	37
II.3.2. Análisis de las imágenes fotográficas.....	40
II.3.3. Análisis de datos.....	41
<b>III. RESULTADOS.....</b>	<b>43</b>
III.1. Muestreos preliminares.....	43
III.2. Evaluación del comportamiento alimentario bajo condiciones naturales.....	44
III.2.1. Proporción de individuos verticales en el tiempo.....	44
III.2.2. Orientación.....	55
III.2.3. Distancia entre los individuos.....	62
III.2.4. Distribución de tallas.....	69

<b>CONTENIDO (continuación)</b>	<b>Página</b>
<b>III.3. Experimento manipulativo: comportamiento alimentario en función de la densidad de <i>Dendraster excentricus</i>.....</b>	<b>72</b>
III.3.1. Proporción de individuos verticales en el tiempo.....	73
III.3.2. Efecto de la densidad sobre la orientación.....	77
III.3.3. Efecto de la densidad sobre la distancia entre individuos.....	82
<b>IV. DISCUSIÓN.....</b>	<b>86</b>
<b>IV.1. Inducción de la posición vertical.....</b>	<b>87</b>
<b>IV.2. Patrón de orientación.....</b>	<b>94</b>
<b>IV.3. Distancia entre individuos y efecto de la rapidez de corriente.....</b>	<b>99</b>
<b>IV.4. Efecto de la densidad sobre el comportamiento alimentario.....</b>	<b>101</b>
<b>IV.5. Efecto de la talla.....</b>	<b>105</b>
<b>V. CONCLUSIONES: modelo del comportamiento alimentario entre sistemas expuestos y protegidos.....</b>	<b>108</b>
<b>VI. REFERENCIAS.....</b>	<b>114</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1	Morfología básica de <i>Dendraster excentricus</i> . El pétalo respiratorio se encuentra desplazado hacia el borde posterior, lo cual causa excentricidad en la testa. Cuando se alimentan de modo vertical entierran el borde anterior en el sedimento..... <b>3</b>
2	El ángulo con el que los individuos de <i>Dendraster excentricus</i> enfrentan la corriente durante la alimentación por suspensión puede ser (A) contraproducente, al alejar partículas en suspensión de la boca o (B) favorable, al incrementar la tasa de captura de presas al acercar dichas partículas a la boca. Modificado de O'Neill (1978)..... <b>7</b>
3	Representación esquemática de <i>Dendraster excentricus</i> alimentándose en suspensión. La forma de la testa permite que las partículas en suspensión se acerquen a la región oral (figura superior). La presencia de otros individuos cercanos genera una fuerza de levante que puede favorecer la captura de partículas en suspensión (figura inferior). Modificado de O'Neill (1978)..... <b>8</b>
4	Estero de Punta Banda. Se amplía en la fotografía la zona de la boca. El óvalo indica la zona de estudio. Fuente: INEGI ..... <b>13</b>
5	Predicción del nivel de marea en cm con respecto a la baja mar media inferior (BMI) durante los cuatro muestreos bajo condiciones naturales (dos durante mareas vivas y dos durante mareas muertas). Los puntos representan las sesiones fotográficas (t1-t5). Fuente de predicción de marea: Departamento de Oceanografía Física, CICESE..... <b>18</b>
6	Esquema de los cinco transectos empleados en los muestreos bajo condiciones naturales. Cada transecto estuvo compuesto de cinco cuadrantes. Los tubos de PVC sirvieron como soporte para la cámara ... <b>19</b>
7	<b>A)</b> Soporte fuera del agua con los dos flujómetros y los dos tipos de rotor; al enterrarlo la punta inferior queda cubierta por el sedimento. Las aletas laterales de la punta impiden que el soporte se incline por acción de la corriente. <b>(B)</b> Flujómetro con rotor estándar y <b>(C)</b> con el rotor para flujos más lentos..... <b>21</b>
8	Panel izquierdo: Sistema establecido para el análisis de la orientación de <i>Dendraster excentricus</i> en modo de alimentación vertical con respecto al norte magnético. El lado izquierdo de cada silueta es el que está hacia el centro del diagrama. Las líneas se trazaron desde el centro hacia fuera a lo largo del ancho máximo. Panel derecho: Foto proveniente de uno de los muestreos donde se aprecia la brújula y la regla..... <b>24</b>

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura	Página
9	Histograma lineal y diagrama de rosa realizados con un mismo juego de datos. Los grados en el diagrama de rosa se presentan para facilitar la comparación. Por convención internacional, el cero se ubica en la parte superior y los grados aumentan en el sentido de las manecillas del reloj. El perímetro del diagrama representa 20% del total de los datos. El diagrama de rosa permite ver que las dos orientaciones predominantes son casi perpendiculares, lo cual no es evidente en el histograma..... <b>27</b>
10	El vector promedio $\bar{V}$ se proyecta sobre la dirección hipotética (en este caso la de la corriente). La proyección ( $V$ ) aumenta cuando los datos se agrupan entorno a la dirección hipotética. Fuente: Modificado de Baschelet (1981)..... <b>33</b>
11	Tratamientos de densidad: <b>ALTA</b> (505 indiv.m <sup>-2</sup> ), <b>MEDIA</b> (230 indiv.m <sup>-2</sup> ) y <b>BAJA</b> (45 indiv.m <sup>-2</sup> ). En el caso de los <b>Controles naturales (CN)</b> se colocaron tubos en zonas donde la densidad natural fuera similar a la de los tratamientos. En los tratamientos <b>Control Jaula (CJ)</b> la malla fue removida una hora antes de iniciar la primera sesión fotográfica. El número de réplicas fue 4. En cada foto se incluyó una veleta para evaluar la dirección de la corriente, así como la brújula y regla. Número total de fotos por sesión = 36..... <b>38</b>
12	Predicción del nivel de marea en cm con respecto a la bajamar media inferior (BMI) durante los muestreos manipulativos. Los puntos representan las sesiones fotográficas. Fuente: Departamento de Oceanografía Física, CICESE..... <b>40</b>
13	Frecuencia de tallas (ancho en cm) de 123 individuos de <i>D. excentricus</i> colectados al inicio del estudio para estimar la talla promedio de la población..... <b>44</b>
14	Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de <i>D. excentricus</i> en posición vertical durante la marea muerta del 15 febrero 2005..... <b>47</b>
15	Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de <i>D. excentricus</i> en posición vertical durante la marea viva del 24 febrero 2005..... <b>48</b>
16	Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de <i>D. excentricus</i> en posición vertical durante la marea muerta del 3 marzo 2005..... <b>49</b>

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura	Página
17	Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de <i>D. excentricus</i> en posición vertical durante la marea viva del 9 marzo 2005..... <b>50</b>
18	Correlaciones entre el porcentaje de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical y los factores evaluados en los cuatro muestreos realizados bajo condiciones naturales (nivel de marea, rapidez de corriente, concentración y flujo de materia orgánica). En cada caso se presenta el coeficiente de correlación. .... <b>53</b>
19	Orientación de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical en función del tiempo (t1-t5) en los dos muestreos durante mareas muertas. Los números representan la cantidad de individuos verticales respecto al total de individuos fotografiados.* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh..... <b>56</b>
20	Orientación de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical en función del tiempo (t1-t5) en los dos muestreos durante mareas vivas. Los números representan la cantidad de individuos verticales respecto al total de individuos fotografiados.* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh..... <b>57</b>
21	Orientación de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical (datos transformados a 0°-180°) durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos realizados en mareas muertas. Las flechas superiores indican la intensidad y dirección de la corriente al momento de la sesión fotográfica según lo registrado con el flujómetro inferior. Las flechas dentro de los diagramas de rosa son los vectores promedio de dirección $\bar{\phi}$ y de módulo $r$ . También se presenta la desviación angular. N= individuos verticales/total de individuos fotografiados..... <b>60</b>
22	Orientación de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical (datos transformados a 0°-180°) durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en mareas vivas. Las flechas superiores indican la intensidad y dirección de la corriente al momento de la sesión fotográfica según lo registrado con el flujómetro inferior. Las flechas dentro de los diagramas de rosa son los vectores promedio de dirección $\bar{\phi}$ y de módulo $r$ . También se presenta la desviación angular. N = individuos verticales/total de individuos fotografiados..... <b>62</b>
23	Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de <i>Dendraster excentricus</i> durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en marea muerta. Panel superior: muestreo 15 febrero, panel inferior: muestreo 3 de marzo. Los números sobre las distribuciones representan el número promedio de individuos verticales por imagen $\pm$ DE. * Indica diferencias significativas..... <b>63</b>

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura	Página
24	Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de <i>Dendraster excentricus</i> durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en mareas vivas. Los números sobre las distribuciones representan el número promedio de individuos verticales por imagen $\pm$ DE. En t5 del primer muestreo (panel superior) y en t4 del segundo muestreo (panel inferior) no hubo suficientes individuos verticales para calcular valores..... <b>64</b>
25	Valores del índice $R$ de distancia al vecino más cercano durante las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos de marea muerta La figura superior corresponde al muestreo del 15 de febrero 2005, la inferior al 3 de marzo 2005. Los grupos A y B difieren estadísticamente a un nivel de significancia de 0.05..... <b>67</b>
26	Valores del índice $R$ de distancia al vecino más cercano durante las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos de mareas vivas. La figura superior corresponde al muestreo del 24 de febrero 2005, la inferior al 9 de marzo 2005. No hubo diferencias significativas entre diferentes sesiones fotográficas comparadas. La cantidad de individuos verticales no fue suficiente para calcular el índice en las distribuciones en la sesión t5 en el primer muestro y en la sesión t4 en el segundo muestreo..... <b>68</b>
27	Distribución de tallas de <i>Dendraster excentricus</i> fotografiadas bajo condiciones naturales durante los cuatro muestreos..... <b>70</b>
28	Distribución de tallas de <i>Dendraster excentricus</i> estimada a partir de las fotografías de todos los muestreos bajo condiciones naturales ..... <b>72</b>
29	Porcentaje de <i>Dendraster excentricus</i> en posición vertical de cada tratamiento de densidad (ALTA; MEDIA y BAJA) durante las sesiones fotográficas del experimento manipulativo (t1-t4). Control natural (abiertas), Jaulas (con trama) y Control jaula (sólidas)..... <b>74</b>
30	Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior y rapidez de corriente a 20 y 100 cm del sedimento durante el experimento de manipulación de densidad..... <b>75</b>
31	Orientación de <i>Dendraster excentricus</i> verticales en los diferentes tratamientos de <b>densidad alta</b> en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la $r$ de Rayleigh, ángulo promedio y desviación angular.* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh..... <b>78</b>

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura	Página
32	Orientación de de <i>Dendraster excentricus</i> verticales en los diferentes tratamientos de <b>densidad intermedia</b> en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la $r$ de Rayleigh, ángulo promedio y desviación angular. * Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh.. D.I. = datos insuficientes para realizar los cálculos de aleatoriedad ..... <b>79</b>
33	Orientación de de <i>Dendraster excentricus</i> verticales en los diferentes tratamientos de <b>densidad baja</b> en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la $r$ de Rayleigh, ángulo promedio y desviación angular. * Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh.. D.I. = datos insuficientes para realizar los cálculos de aleatoriedad..... <b>80</b>
34	Dirección de la corriente durante el experimento en el cual se controló la densidad. La n representa el número de observaciones de la orientación de la veleta. El radio de los círculos representa el 50% de las observaciones. $r$ es el estadístico o vector de Rayleigh, $\bar{\phi}$ es la dirección promedio de la corriente (flechas) y $S$ la desviación angular..... <b>82</b>
35	Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de <i>Dendraster excentricus</i> durante el experimento controlando la densidad de <i>Dendraster excentricus</i> . La comparación estadística se hizo con las distribuciones que están dentro del marco y excluyendo el t1. Los grupos marcados con * difirieron significativamente de los marcados con +..... <b>83</b>
36	Valores del índice R de distancia al vecino más cercano durante el experimento de control de densidad de <i>Dendraster excentricus</i> . En la sesión t1 no hubo suficientes individuos verticales para calcular el índice R en la mayoría de los tratamientos. La comparación estadística se hizo con los datos dentro del recuadro. No hubo diferencias significativas entre grupos..... <b>84</b>
37	Modelo comparativo del comportamiento alimentario de <i>Dendraster excentricus</i> entre lugares protegidos y expuestos. El nivel de marea influye sobre la posición de los individuos en sitios protegidos. En marea alta se encuentran verticales y en marea baja en posición horizontal independientemente de que las mareas sean vivas o muertas. Cuando hay mayor rapidez de corriente se alinean de forma paralela. En sitios expuestos <i>D. excentricus</i> está a mayor profundidad y el nivel de la marea no parece afectar el comportamiento..... <b>110</b>

## LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Promedio del contenido de materia orgánica en el sedimento para cada uno de los muestreos (n = 25).....	<b>54</b>
II	Porcentaje de individuos entre 45°- 224° y 225°- 44° en las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los cuatros muestreos bajo condiciones naturales. *Distribuciones aleatorias.....	<b>58</b>
III	Ancho promedio y desviación estándar (DE) de <i>Dendraster excentricus</i> estimado a partir de las fotografías durante el seguimiento bajo condiciones naturales. Para cada fecha se proporciona la talla mínima registrada para individuos en posición vertical.....	<b>71</b>

# I. INTRODUCCIÓN

## I.1. Antecedentes

Para muchos organismos, el proceso de alimentación es una actividad compleja que implica tomar decisiones acerca de cuándo, cómo, dónde y de qué alimentarse. Estas decisiones no necesariamente implican una conciencia, sino son el resultado de adaptaciones producto de la selección natural. La plasticidad en el comportamiento alimentario es la capacidad que tienen algunos organismos de cambiar su estrategia de alimentación en respuesta a variaciones en factores físicos y biológicos del medio (Okamura, 1990; Komers, 1997).

La galleta de mar *Dendraster excentricus* presenta plasticidad en su comportamiento alimentario (Okamura, 1990). A diferencia de la mayoría de las especies del orden Clypeasteroidea, *Dendraster excentricus* puede alimentarse tanto de partículas orgánicas del sedimento como de partículas en suspensión (Chia, 1969; Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975; Telford *et al.*, 1985, Okamura, 1990). Para lograr la alimentación en suspensión, entierran aproximadamente un tercio de la parte anterior de la testa en el sedimento, lo cual les permite erguirse y capturar las partículas suspendidas en el agua (Chia, 1969, Timko, 1976).

*D. excentricus* puede además capturar presas móviles (Chia, 1969) así como partículas inmóviles (Chia, 1969; Okamura, 1990). La dieta incluye pequeños crustáceos, dinoflagelados, tintínidos, granos de arena, algas filamentosas y

diatomeas. No presenta selectividad con respecto a la talla del alimento, pudiendo capturar partículas de 1 a 150  $\mu\text{m}$  (Timko, 1975). Sin embargo, en estudios previos se encontró que esta especie puede consumir material de mayor tamaño, como algas filamentosas de hasta 10 mm de largo y granos de arena de 0.5 mm de diámetro (Chia, 1969).

Los mecanismos para capturar e ingerir alimento son iguales tanto en posición horizontal como en vertical. Sin embargo, dependiendo del tipo de partícula (tamaño y movilidad de la misma), pueden emplear las espinas, los pies ambulacrales y la pedicelaria de manera diferente (Timko, 1976).

La capacidad de alimentación por suspensión que exhibe *D. excentricus* en posición vertical ha sido relacionada con la excentricidad de la testa, ya que el área anterior de la superficie aboral es considerablemente más grande que el área posterior. Al enterrar el borde anterior en el sedimento, la boca queda en contacto con el agua y el pétalo respiratorio que se encuentra desplazado hacia la región posterior (excéntrico) queda libre del sedimento (Figura 1).

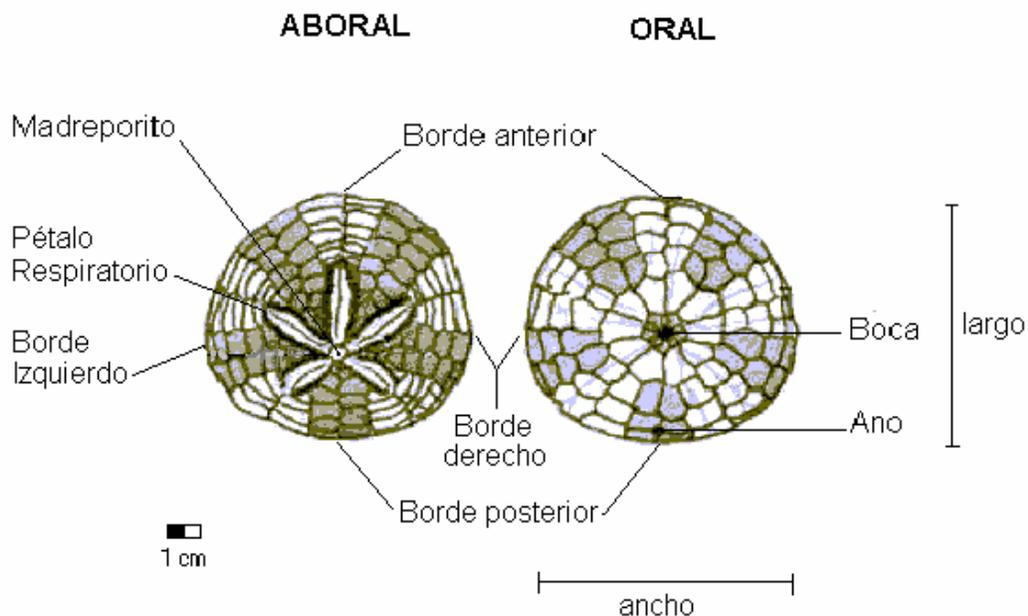


Figura 1. Morfología básica de *Dendroaster excentricus*. El pétalo respiratorio se encuentra desplazado hacia el borde posterior, lo cual causa excentricidad en la testa. Cuando se alimentan de modo vertical entierran el borde anterior en el sedimento.

La excentricidad de la testa es más evidente en *D. excentricus* que en otras especies del mismo género (Mooi, 1997), y ha sido observada hasta en las formas más antiguas (Beadle, 1991). La posición vertical, y por lo tanto la alimentación por suspensión de *D. excentricus*, fue considerada por un tiempo como única entre los clypeasteroideos. Sin embargo, Merrill y Hobson (1970) sugirieron que, con base en su morfología, *D. vizcainoensis* también podía asumir la posición vertical, aunque este comportamiento aún no ha sido descrito en detalle. Adicionalmente, existe un reporte de este tipo de comportamiento alimentario en dos especies de clypeasteroideos que ocurren en la costa Atlántica de Congo y Angola (D'Arteville, 1935 citado por Lawrence *et al.*, 2004), pero parte de este reporte fue refutado por

Ghiold (1984) quien niega que una de las especies pueda colocarse en posición vertical. Más recientemente, *Encope michelini* fue observada en posición vertical en dos ocasiones en Florida (EE.UU.), aunque no presenta excentricidad en la testa (Lawrence *et al.*, 2004). Estos autores sugieren que la habilidad de colocarse en posición vertical con el fin de alimentarse por suspensión puede ocurrir en especies que no presenten excentricidad en la testa, y plantean la necesidad de investigar más a fondo la relación entre la estrategia de alimentación y factores físicos, biológicos e incluso ritmos circadianos.

*D. excentricus* se distribuye desde Juneau, Alaska, hasta Bahía Almejas en Baja California Sur, siendo uno de los macroinvertebrados más abundantes de la costa nordeste del Pacífico (Merrill y Hobson, 1970; Mooi, 1997). La plasticidad en su estrategia de alimentación, la ausencia de selectividad por tamaño de las partículas sobre las que se alimenta y su habilidad para ingerir una gran variedad de material pueden contribuir a explicar la alta abundancia de esta especie y su amplia distribución (Chia, 1969; Beadle, 1991).

La densidad de *D. excentricus* es variable a lo largo de su distribución. En algunas localidades supera los 1000 individuos por  $m^{-2}$  (Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975). Habita fondos arenosos, incluyendo la zona sublitoral de playas expuestas y semi-expuestas al oleaje, así como bahías, canales de marea y bocas de estuarios. Las mayores abundancias se han registrado entre los 4 y 15 m de profundidad en costas semi-protegidas y expuestas (Merrill y Hobson, 1970; Parks, 1973; Timko,

1975), aunque hay reportes de especímenes habitando hasta 90 m de profundidad (Raup, 1956). En contraste, en el Estero de Punta Banda, un sistema estuarino, Merrill y Hobson (1970) observaron que la mayor proporción de galletas se encontraba entre 0.6 y 1.2 m de profundidad.

En cuanto al tamaño, Stanton *et al.*, (1979) reportaron que individuos de *D. excentricus* provenientes de zonas expuestas eran más grandes que los de ambientes protegidos. Más recientemente, Nakamura (1995) estudió la relación entre algunas medidas morfológicas de la testa, la latitud y el tipo de exposición al oleaje. Encontró una relación significativa entre el tamaño (medidas asociadas con el radio de la testa) y la latitud, mientras que la forma (medidas asociadas con el perímetro de la testa) se relacionó con el tipo de hábitat. Las formas más grandes se encontraron más al norte, mientras que las formas más excéntricas habitaban sitios protegidos. Sin embargo, se desconoce si las diferencias en tamaño y forma observadas para *D. excentricus* en función de la latitud y entre hábitat con distintos grados de exposición al oleaje son respuestas plásticas del fenotipo o han sido fijadas genéticamente mediante el proceso de selección natural.

La estrategia alimentaria y la posición específica que exhiben individuos de *D. excentricus* con respecto a las corrientes durante la alimentación por suspensión parecen estar estrechamente relacionadas con el régimen hidrodinámico y el ciclo de mareas (Merrill y Hobson, 1970). En las publicaciones sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* en lugares expuestos, se reporta que los individuos de

esta especie se colocan de forma paralela a la corriente cuando toman la posición vertical (Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975). Durante la tormentas, dejan la posición vertical y se entierran (Merrill y Hobson, 1970; O'Neill, 1978) o son arrastradas por el oleaje (Timko, 1975).

La orientación con respecto a la dirección de la corriente influye sobre la tasa de captura del material en suspensión. Por medio de modelos hidrodinámicos y experimentos bajo condiciones controladas, se ha postulado que el ángulo que adquieren los individuos de *D. excentricus* con respecto a las corrientes favorece la tasa de captura (O'Neill, 1978). Cuando la corriente es intermitentemente bidireccional, como en la zona de rompientes, los individuos asumen una posición vertical paralela a la corriente (Timko, 1975), lo cual aumenta la exposición del lado oral al flujo (y por ende incrementa la probabilidad de captura) y disminuye su resistencia a la fuerza de arrastre (O'Neill, 1978).

Se ha propuesto que en sitios donde la corriente es principalmente unidireccional y relativamente uniforme, como en canales de marea, los individuos en posición vertical se colocan en un ángulo de ca.  $18^\circ$  con respecto a la dirección de la corriente para aumentar la fuerza de empuje e incrementar la eficiencia de captura (O'Neill, 1978; Figura 2B). La orientación también puede ser desfavorable si no existe una alineación con respecto a la corriente (Figura 2A).

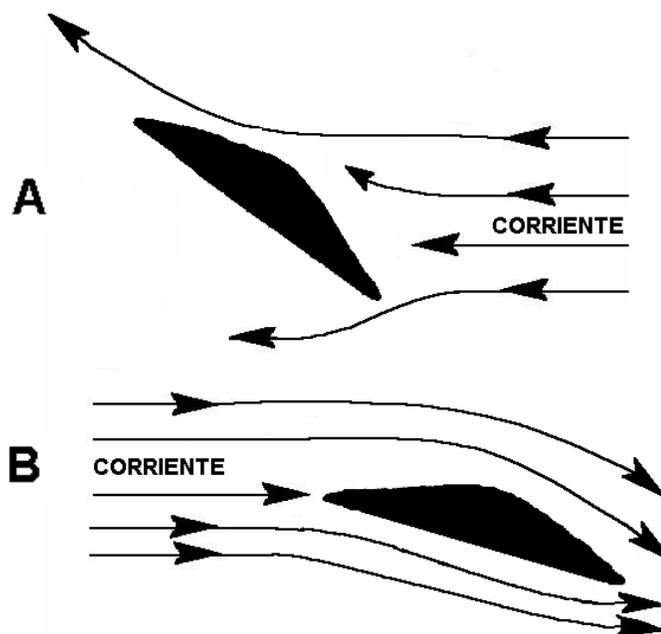


Figura 2. El ángulo con el que los individuos de *Dendraster excentricus* enfrentan la corriente durante la alimentación por suspensión puede ser (A) contraproducente, al alejar partículas en suspensión de la boca o (B) favorable, al incrementar la tasa de captura de presas al acercar dichas partículas a la boca. Modificado de O'Neill (1978)

Adicionalmente, O'Neill (1978) propone que existe una distancia óptima entre individuos que resulta en una mayor tasa de captura de partículas en suspensión gracias a la maximización de la fuerza de levante que generan los vecinos paralelos y con la boca orientada hacia la misma dirección (Figura 3).

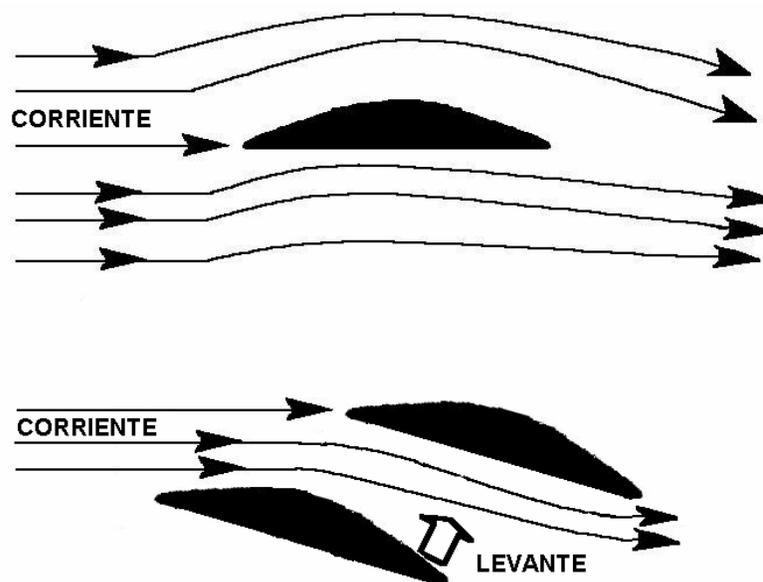


Figura 3. Representación esquemática de *Dendraster excentricus* alimentándose en suspensión. La forma de la testa permite que las partículas en suspensión se acerquen a la región oral (figura superior). La presencia de otros individuos cercanos genera una fuerza de levante que puede favorecer la captura de partículas en suspensión (figura inferior). Modificado de O'Neill (1978).

Posteriormente, se ha sugerido que la orientación paralela entre individuos tiene una mayor implicación en la reducción de la fuerza de arrastre que en la maximización de la fuerza de levante (Nakamura, 1994). Aunque la razón de la orientación paralela no es del todo clara, las galletas de mar parecen regular su densidad para mantener una distancia óptima entre individuos, aún dentro de una misma época del año (Timko, 1975; O'Neill, 1978). Incluso se han llegado a plantear que pueden ubicarse ajustando su espaciamiento desde 10 a 100 mm en proporción al cuadrado del promedio de la rapidez de corriente (O'Neill, 1978; Vogel, 1994).

La distancia óptima entre individuos varía estacionalmente en función del régimen de corrientes, lo cual se ha observado en el medio natural y a través de ejercicios de modelación hidrodinámica. En verano e inicio del otoño, bajo condiciones de poco oleaje, los parches de organismos se hacen más compactos y la distancia entre individuos disminuye, mientras que durante el invierno e inicio de la primavera, bajo condiciones de mayor oleaje, los parches se distienden y la distancia entre individuos aumenta (Timko, 1975; O'Neill, 1978).

Hasta la fecha, la mayoría de los estudios que se han realizado sobre las características de las estrategias alimentarias de *D. excentricus* se han llevado a cabo en zonas costeras expuestas o semi-protegidas (Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975, O'Neill, 1978). En sistemas expuestos, las galletas se orientan paralelas con la dirección de corriente (Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975, O'Neill, 1978), se encuentran en densidades altas y se entierran durante tormentas (Timko, 1975). Por el contrario, en sitios más protegidos como Puget Sound (EE.UU.) el patrón de orientación con respecto a la corriente es desordenado (Birkeland y Chia, 1971), la densidad de individuos tiende a ser más baja, se distribuyen en parches, se entierran durante la marea baja y re-emergen en la posición vertical al subir la marea (Timko, 1975).

En sistemas protegidos, parece haber un comportamiento alimentario diferente a lo observado en los sistemas expuestos estudiados hasta la fecha. En el Estero de Punta Banda, Baja California, México, he observado que los organismos que se ubican en posición vertical no siempre se encuentran paralelos entre sí. Además, se pueden observar simultáneamente individuos tanto en posición horizontal como vertical (Fodrie *et al.*, en evaluación). Esto sugiere que tanto el comportamiento alimentario de la población de *D. excentricus* en este tipo de sistema, como los factores físicos y biológicos que influyen sobre él, podrían ser más complejos en zonas someras protegidas y altamente dinámicas que en poblaciones que habitan zonas expuestas y semi-protegidas. Las fluctuaciones en la disponibilidad (calidad y cantidad) de alimento en el agua y en el sustrato así como la dirección e intensidad de las corrientes de marea son mucho más variables en sistemas estuarinos como el Estero de Punta Banda comparados con los de zonas expuestas.

## **I.2. Hipótesis**

El comportamiento alimentario de *D. excentricus* en el Estero de Punta Banda es diferente al documentado en áreas expuestas.

Habrá una mayor cantidad de galletas en el modo de alimentación vertical cuando el contenido de materia orgánica en el agua y su flujo sean altos.

La orientación de los individuos que se colocan en el modo de alimentación vertical será función de la dirección de la corriente.

La distancia entre individuos verticales dependerá de la densidad de organismos (i.e., el espacio disponible) y no de la rapidez de corriente.

Si la estrategia de alimentación está relacionada con el tamaño de los individuos se espera que sólo haya organismos > de 30 mm en posición vertical.

### **I.3. Objetivos**

#### **I.3.1. Objetivos general**

Este estudio pretende identificar factores físicos y biológicos que influyen sobre el comportamiento diferencial de alimentación de *Dendraster excentricus* en un sistema estuarino protegido sujeto a condiciones ambientales distintas a las de zonas costeras semi-protegidas y expuestas. Como sistema modelo, se seleccionó la población de *D. excentricus* que habita zonas someras dentro del Estero de Punta Banda.

#### **I.3.2. Objetivos particulares:**

- Observar la influencia del nivel de la marea sobre el tipo de estrategia alimentaria.
- Estudiar la influencia de la dirección y la rapidez de la corriente de marea sobre el tipo de estrategia alimentaria (posición vertical u horizontal), orientación al flujo y distancia entre los individuos.

- Estimar el contenido de materia orgánica disponible en el agua cercana a los individuos y compararla con su abundancia en el sedimento para evaluar su efecto sobre el comportamiento alimentario.
- Estimar el flujo de materia orgánica cercano a los individuos y evaluar su efecto sobre el comportamiento alimentario.
- Analizar el efecto de la densidad de individuos sobre el tipo de estrategia alimentaria, orientación al flujo y la distancia entre individuos.
- Examinar la relación entre el modo de alimentación vertical y el tamaño de los individuos.

#### **I.4. Área de estudio**

El Estero de Punta Banda se encuentra ubicado a 13 km al sur de Ensenada ( $31^{\circ} 42' - 31^{\circ} 47'$  Norte y  $116^{\circ} 37' - 116^{\circ} 40'$  Oeste, Figura 4). El área total de este estuario es de aproximadamente  $11.6 \text{ km}^2$ . (Álvarez Borrego y Álvarez Borrego, 1982). Presenta un canal de 7.6 km de largo. El sistema está conectado durante todo el año con la Bahía de Todos Santos a través de una boca natural de ~125 m de ancho situada en el extremo norte (Ortiz *et al.*, 2003).

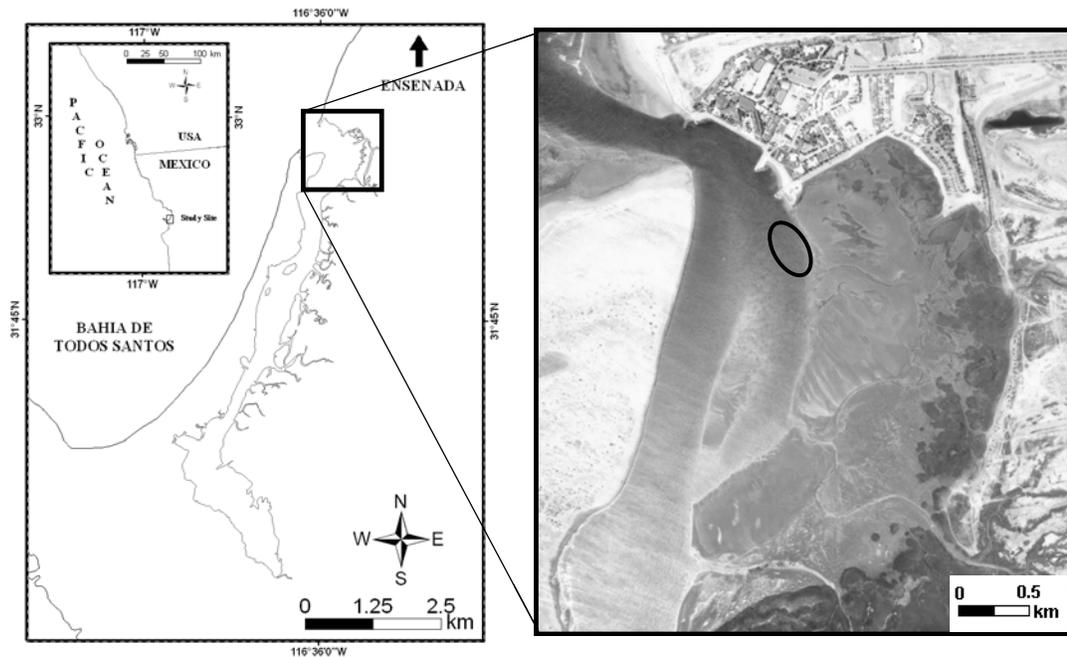


Figura 4. Estero de Punta Banda. Se amplía en la fotografía la zona de la boca. El óvalo indica la zona de estudio. Fuente: INEGI.

El canal principal puede alcanzar los 10 m de profundidad, sin embargo, la profundidad promedio del sistema está alrededor de los 3.5 m (M. Ortiz, Dpto. Oceanografía Física, CICESE, comunicación personal).

Las mareas son semidiurnas. La velocidad de las corrientes de marea tiene componentes longitudinales a lo largo del eje principal y otras componentes laterales menores en dirección transversal. Las corrientes más fuertes se presentan en la boca del sistema y disminuyen hacia el interior (Pritchard *et al.*, 1978). Los intervalos de rapidez de corriente en la boca reportados por Pritchard *et al.*, (1978) van desde cero hasta  $100 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ; son más fuertes durante las mareas vivas. La corriente de marea no astronómica ha sido estimada en  $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , mientras que la

corriente de marea astronómica varía entre los 50 y 100  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pritchard *et al.*, 1978).

Durante un ciclo de marea se desaloja hasta el 60% del agua total del estero, por lo que el tiempo de residencia es bajo (Paz Vela, 1978). En la zona de la boca es más evidente el intercambio de agua con la bahía en comparación con la cabeza del estero (Rendón, 2005; Ortiz *et al.*, 2003).

El aporte de agua dulce a este sistema es a través de los arroyos San Carlos y La Grulla. No obstante, dicho aporte sólo es importante durante la época de lluvias (noviembre-enero). Dado que los aportes de agua dulce ocurren esporádicamente durante el invierno y que el sistema es somero, la salinidad suele aumentar desde la boca hacia la zona interna, donde hay mayor evaporación y menor profundidad. En general, la evaporación superficial sobrepasa la precipitación local, por lo que algunos autores consideran a este sistema un antiestuario o estuario inverso (Acosta-Ruiz y Álvarez-Borrego, 1974).

La mayoría de los individuos de la población de *D. excentricus* que habitan en el estero se encuentran en zonas someras cercanas a la boca en un canal secundario de 1- 4 m de profundidad localizado al sur del canal principal (Observación personal, Figura 4). La zona donde se encuentra *D. excentricus* mide aproximadamente 1000 x 500 m de ancho. En esta zona, *D. excentricus* se observa en parches de densidad y tamaño variables. *D. excentricus* parece preferir los fondos arenosos sin

fanerógamas marinas (observación personal). Otros invertebrados muy comunes que coexisten con *D. excentricus* en el Estero de Punta Banda son los caracoles *Bulla gouldiana* y *Polinices* sp.

## II. METODOLOGÍA

### II.1. Muestreos preliminares

Se llevaron a cabo buceos con equipo autónomo y buceos libres en los cuales se evaluaron la presencia y abundancia de *Dendraster excentricus* en función de la localidad y la profundidad. Se contó el número de individuos con cuadrantes de 25 x 25 cm colocados de manera aleatoria durante marea alta (n=85). Bajo estas condiciones, la mayoría de las galletas no están enterradas y son más fáciles de visualizar (Mooi, 1997). La profundidad varió entre los 60 y 200 cm durante tres salidas realizadas entre octubre y noviembre del 2004. Para establecer la proporción de individuos enterrados no cuantificados durante estos censos, luego de contar los individuos visibles en cada cuadrante se procedió a buscar manualmente en los 5 centímetros superiores del sedimento para estimar la abundancia relativa de individuos enterrados. La densidad se reporta como número de individuos  $m^{-2}$ .

Una vez realizada esta primera aproximación al patrón general de abundancia y distribución, se seleccionó la zona de estudio de aproximadamente  $40 m^{-2}$  con base en la presencia de parches de densidad media (entre aprox. 70 y 100 indiv.  $m^{-2}$ ) y alta ( $> 100$  indiv.  $m^{-2}$ ) y fondo uniforme sin depresiones o acumulaciones de sedimento. Durante la marea baja se podía acceder a la zona sin necesidad de embarcación lo cual facilitó algunos de los muestreos.

En la segunda salida preliminar, se colectó al azar un total de 123 individuos, a los cuales se midió el diámetro, longitud y grosor máximo de la testa con un vernier ( $\pm 0.01$  cm). La distribución de frecuencias de tallas que se generó a partir de estos datos se empleó como referencia al categorizar tamaños durante experimentos posteriores.

## **II.2. Evaluación del comportamiento alimentario bajo condiciones naturales**

Para identificar los factores físicos y biológicos que influyen sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* bajo condiciones naturales, se evaluó la posición de *D. excentricus* a través del tiempo bajo condiciones de mareas vivas y muertas, así como el ángulo respecto a la dirección de la corriente y la distancia entre individuos. Simultáneamente, se registraron parámetros físicos y biológicos, incluyendo la dirección y rapidez de la corriente, el nivel de la marea, la cantidad de materia orgánica en el agua y el sedimento y la densidad natural de *D. excentricus*.

### **II.2.1. Trabajo de campo**

La posición de *D. excentricus* se documentó a través de un registro fotográfico tomado en intervalos de dos horas durante un período de ~8 h. El seguimiento se realizó dos veces durante mareas vivas (24 de febrero y 9 de marzo de 2005) y dos veces durante mareas muertas (15 de febrero y 3 de marzo de 2005). Durante las mareas vivas, las sesiones fotográficas se iniciaron justo antes del máximo nivel de marea y finalizaron una vez iniciado el ascenso posterior a la marea baja. En los

días de marea muerta, el registro fotográfico se inició aproximadamente a la misma hora que en mareas vivas (Figura 5).

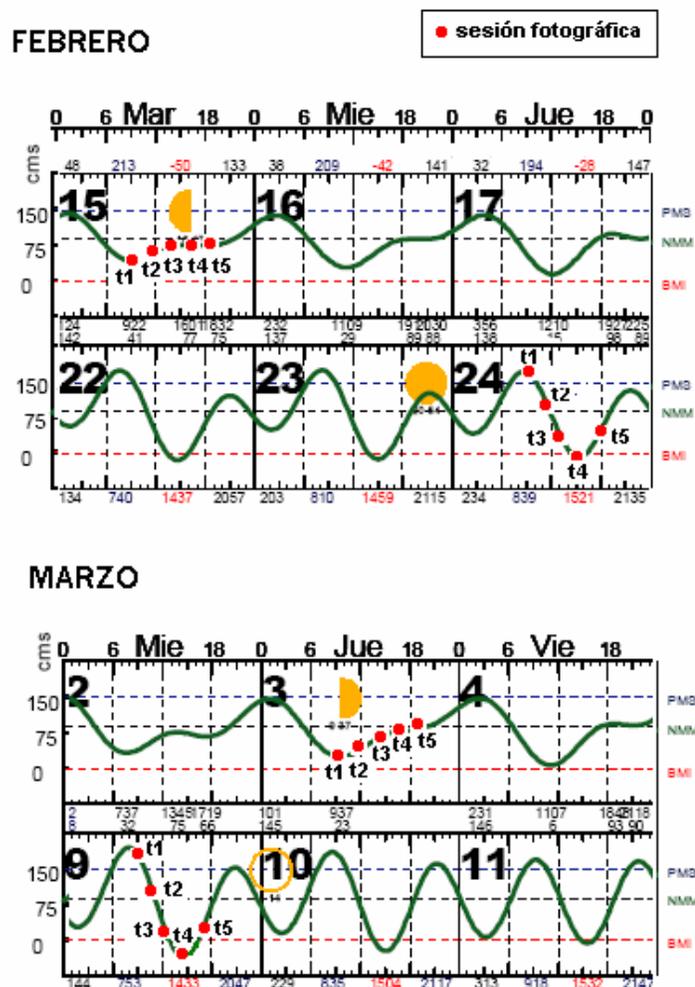


Figura 5. Predicción del nivel de marea en cm con respecto a la baja mar media inferior (BMI) durante los cuatro muestreos bajo condiciones naturales (dos durante mareas vivas y dos durante mareas muertas). Los puntos representan las sesiones fotográficas (t1-t5). Fuente de predicción de marea: Departamento de Oceanografía Física, CICESE.

El registro se llevó a cabo con una cámara digital en caja estanca (Nikon Coolpix 5200 de 5.1Mp de resolución). Un día antes de cada muestreo, se establecieron

cinco transectos fijos y paralelos de 180 x 28 cm. Los transectos se ubicaron perpendiculares a la línea de la costa, con aprox. 1 m de distancia entre cada uno, y a la misma profundidad (60 cm durante la bajamar inferior pronosticada para el día de muestro). Cada transecto estuvo compuesto por cinco cuadrantes contiguos de 37 x 28 cm. En el centro del lateral sur de cada cuadrante se enterró un tubo de PVC de 3.5 cm de diámetro y de 120 cm de largo que sirvió como soporte para la cámara. Los tubos se enterraron 60 cm en el sedimento para evitar que la corriente los arrastrara o doblara (Figura 6).

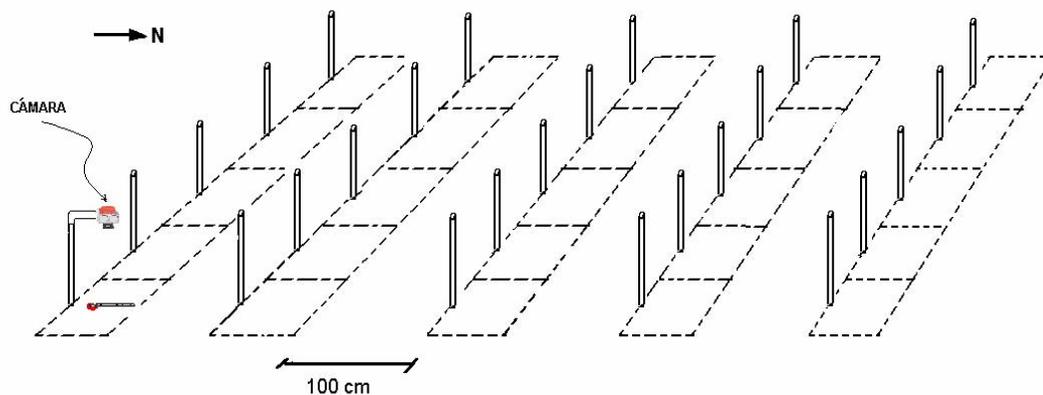


Figura 6. Esquema de los cinco transectos empleados en los muestreos bajo condiciones naturales. Cada transecto estuvo compuesto de cinco cuadrantes. Los tubos de PVC sirvieron como soporte para la cámara.

Cada sesión fotográfica de 25 imágenes duró alrededor de 20 minutos. Cada imagen correspondió a un cuadrante. En cada fotografía se incluyó una brújula

submarina y una regla adheridas a una varilla de acero inoxidable, la cual funcionó como lastre para ambos instrumentos. Posteriormente, durante el análisis de las imágenes en el laboratorio, la brújula se empleó como referencia al calcular la orientación de *D. excentricus* en posición vertical con respecto al norte magnético. Así mismo, la regla fue empleada como escala para estimar el tamaño de los individuos, las distancias entre ellos y el área real de cada fotografía.

Durante cada muestreo, se llevó un registro de la intensidad y dirección de la corriente empleando dos flujómetros (General Oceanics, Modelo 2030R) ubicados a 20 y 100 cm sobre el sedimento. Dado los valores de rapidez de corriente reportados por Pritchard *et al.* (1978) para la boca del Estero de Punta Banda (50 - 100  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), se emplearon los rotores estándares (resolución: 10 - 100  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) en mareas vivas para asegurar que los valores de rapidez registrados no fueran por encima de su capacidad de medición. En mareas muertas se utilizaron rotores para rapidez de corriente más baja (resolución: 6 - 79  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Figura 7).

Los flujómetros fueron colocados en un soporte de hierro diseñado para mantenerlos a niveles específicos sobre el fondo (Figura 7). El soporte se enterró en el área de estudio el día previo a cada muestreo durante la marea baja.

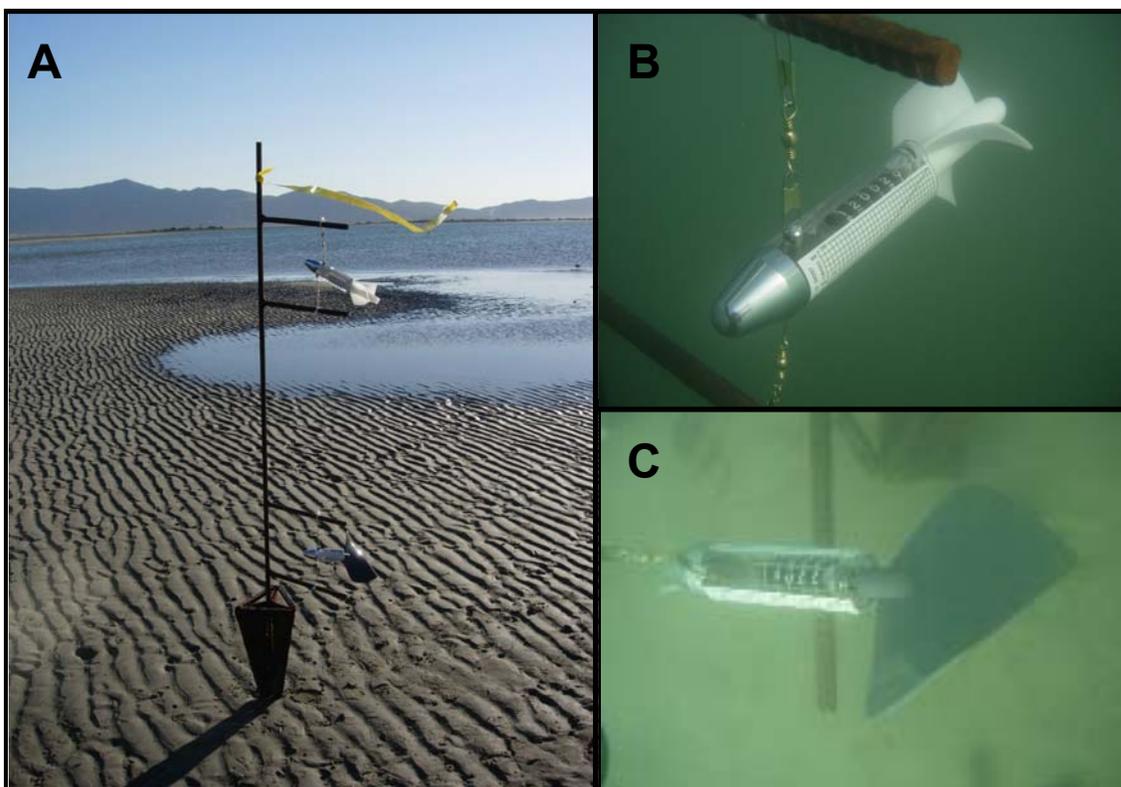


Figura 7. **(A)** Soporte fuera del agua con los dos flujómetros y los dos tipos de rotor; al enterrarlo la punta inferior queda cubierta por el sedimento. Las aletas laterales de la punta impiden que el soporte se incline por acción de la corriente. **(B)** Flujómetro con rotor estándar y **(C)** con el rotor para flujos más lentos.

Se registró la hora, el número inicial del contador de vueltas y la orientación de cada flujómetro con respecto al norte magnético aproximadamente cada 20 minutos a lo largo de cada día de muestreo (8 h). La orientación de los flujómetros fue estimada con una brújula submarina.

Para calcular la rapidez de la corriente, se registró el tiempo en segundos entre cada medición (número de vueltas del rotor) y se utilizó un coeficiente de transformación para estimar la distancia recorrida por el rotor a partir del número de vueltas. Para cada rotor se utilizó el coeficiente proporcionado por el fabricante. Finalmente, se calculó la rapidez en  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  para cada intervalo de medición. Los flujómetros fueron inspeccionados durante cada registro. Cuando se observó algún impedimento para su buen funcionamiento (e.j. algas atoradas en el rotor), el valor de rapidez calculado para ese periodo fue eliminado de los datos.

Para medir la cantidad de materia orgánica en el agua, al iniciar cada sesión fotográfica se colectaron dos muestras de agua de un litro cada una a 10 cm del fondo (5 juegos de muestras por día de muestreo). Se colectaron además aproximadamente 8 g (peso seco) de sedimento superficial de cada cuadrante de manera manual con viales plásticos de 10 ml de capacidad ( $n=5$  por transecto y  $n=25$  por día de muestreo). Para evitar perturbaciones, las muestras para cuantificar la materia orgánica en el sedimento se tomaron una vez concluido el seguimiento fotográfico del día. Las muestras de cada transecto fueron procesadas y analizadas como pseudoréplicas, generando un solo valor por transecto. Todas las muestras se colocaron sobre hielo hasta llegar al laboratorio, donde se congelaron para ser procesadas posteriormente.

## **II.2.2. Trabajo de laboratorio**

### **II.2.2 1. Análisis de las imágenes fotográficas**

En cada imagen se contabilizó el número de individuos según su posición (vertical u horizontal). Se calcularon los porcentajes de individuos en posición vertical para cada sesión (t1-t5).

Para estimar los ángulos (respecto al norte geográfico después de la corrección magnética) de los individuos alimentándose por suspensión, se empleó el programa AutoCAD (V. 2000). En cada imagen se trazó una línea a lo largo del ancho máximo de cada galleta, empezando siempre por el lado izquierdo del animal para poder diferenciar la orientación de la boca (Figura 8). También se trazaron líneas sobre la regla de referencia y la brújula para estimar las tallas y las distancias entre individuos además de sus orientaciones con respecto al norte magnético. Cada línea fue convertida en dos pares de coordenadas ( $x$ ,  $y$ ) con las cuales se calcularon la talla de cada galleta y el ángulo respecto al norte magnético. Estos ángulos fueron referidos al norte geográfico corrigiendo por la desviación magnética para Baja California, la cual es de  $+11^\circ$ .



Figura 8. Panel izquierdo: Sistema establecido para el análisis de la orientación de *Dendraster excentricus* en modo de alimentación vertical con respecto al norte magnético. El lado izquierdo de cada silueta es el que está hacia el centro del diagrama. Las líneas se trazaron desde el centro hacia fuera a lo largo del ancho máximo. Panel derecho: Foto proveniente de uno de los muestreos donde se aprecia la brújula y la regla.

Para validar el método de medición de tallas y distancias de los individuos en las imágenes, se colectaron todos los individuos provenientes de dos fotografías ( $n = 40$ ) al final del día 15 de febrero de 2005. Estos fueron trasladados sobre hielo al laboratorio, donde se midieron con un vernier. Los resultados provenientes de este método fueron comparados con los obtenidos gráficamente (programa AutoCAD 2000) a través de una prueba t de Student con el programa STATISTICA V 5.0. La talla de *D. excentricus* fue analizada comparando los cuatro muestreos a través de un ANOVA de una vía con el programa STATISTICA V 5.0.

### **II.2.2.2. Estimación de la materia orgánica**

Las muestras de agua fueron procesadas utilizando un sistema de filtración conectado a una bomba de vacío. Los filtros de microfibra de vidrio (Whatman 47 GF/F, 0.7  $\mu\text{m}$  de retención) fueron quemados previamente a 450° C en una mufla (Lindberg/Blue BF51748A1) para eliminar materia orgánica y pesados en una balanza analítica con resolución de  $\pm 0.1$  mg. De cada muestra se filtraron 900 ml, los filtros se secaron durante 24 h a una temperatura de 60° C y fueron pesados nuevamente. Posteriormente, se quemaron a 450° C durante 4 horas y se pesaron. La materia orgánica (mg) presente en el volumen filtrado se calculó como la diferencia en el peso de los filtros antes y después de quemar la muestra.

En cuanto al sedimento, las muestras húmedas se colocaron en crisoles y se secaron a 60° C durante 24 horas. Posteriormente se pesaron y se quemaron a 550° C durante 4 horas para luego ser pesadas nuevamente. El contenido de materia orgánica, expresado en mg de materia orgánica por g de peso seco total, es la proporción del material que se quemó en la mufla. Se calculó el promedio por transecto y a partir de estos valores se generó un valor promedio con la desviación estándar correspondiente a cada día de muestreo.

### II.2.3. Análisis de datos

El porcentaje de individuos verticales fue graficado y correlacionado con los datos de nivel de la marea proporcionados por el Dpto. de Oceanografía Física del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) para la localidad de El Sauzal (~20 Km del Estero de Punta Banda). Además, para cada uno de los cuatro muestreos la proporción de individuos verticales a través del tiempo fue graficada y correlacionada con la rapidez de corriente y la concentración de materia orgánica.

Aunque exista materia orgánica en el agua, es posible que la rapidez con la que pasa dicha materia cerca de los apéndices de *D. excentricus* influya sobre su forma de alimentación. Para estudiar este factor se calculó el flujo de materia orgánica a partir de los datos de rapidez de corriente y de concentración de materia orgánica en la columna de agua para cada sesión fotográfica (t1-t5). Se evaluó la relación entre la proporción de galletas verticales y el flujo de materia orgánica de manera gráfica y a través de una correlación lineal.

Los ángulos de orientación de *D. excentricus* en posición vertical con respecto al norte geográfico fueron graficados en diagramas de rosa con el programa StereoWin V.1.2. El diagrama de rosa es una herramienta muy utilizada para representar datos cíclicos (Fisher, 1993), como por ejemplo: orientaciones de fallas geológicas, azimuths de orientaciones magnéticas, horas del día, etc. Cada diagrama de rosa equivale a un histograma lineal unido por los extremos de la

escala en el eje X (0 y 360°) (Figura 9). El radio de cada sector (i.e., la longitud de cada pétalo) representa el porcentaje del total de datos correspondiente a ese intervalo de grados. En otras palabras, cada pétalo equivale a una columna en un histograma lineal.

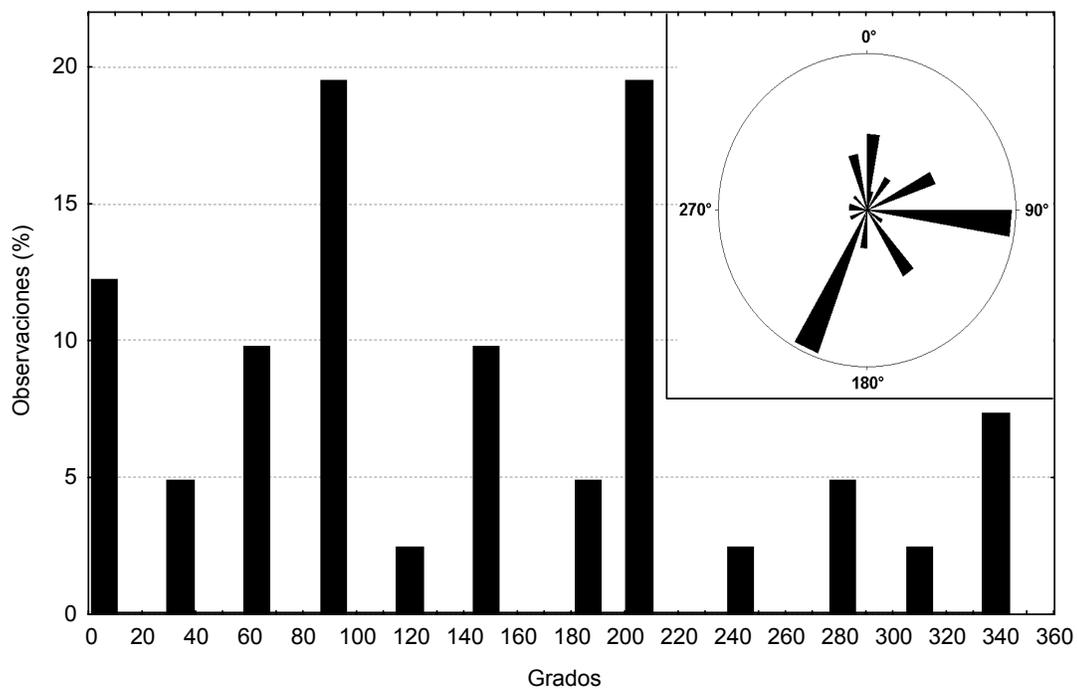


Figura 9. Histograma lineal y diagrama de rosa realizados con un mismo juego de datos. Los grados en el diagrama de rosa se presentan para facilitar la comparación. Por convención internacional, el cero se ubica en la parte superior y los grados aumentan en el sentido de las manecillas del reloj. El perímetro del diagrama representa 20% del total de los datos. El diagrama de rosa permite ver que las dos orientaciones predominantes son casi perpendiculares, lo cual no es evidente en el histograma.

Al igual que en un histograma, el número y ancho de los intervalos debe de ser escogido de tal manera que no oculte tendencias (Fisher, 1993). Para evitar enmascaramientos sin obtener demasiados pétalos, se optó por agrupar los datos en intervalos de  $10^\circ$ . A menos de que se indique lo contrario, en los diagramas de rosa se empleó 20% como valor para el perímetro externo (escala). En algunos casos, hubo pétalos que alcanzaron un valor de hasta 25%, pero se conservó la escala para facilitar la comparación con otros diagramas.

Los datos de distribuciones circulares, como los ángulos de *D. excentricus* en alimentación vertical, requieren ser analizados con métodos estadísticos que tomen en cuenta su orientación. Los métodos lineales (basados en medias aritméticas) no son adecuados, ya que pueden llevar a conclusiones absurdas (Zar, 1984). Por ejemplo, si consideramos 3 direcciones de una brújula:  $10^\circ$ ,  $20^\circ$  y  $300^\circ$ , la media aritmética sería  $110^\circ$  (hacia el sur), lo cual no refleja la tendencia de estas tres direcciones orientadas hacia el norte.

Para los ejemplares de *D. excentricus* en posición vertical en cada transecto, se calculó el ángulo promedio y la desviación angular según lo descrito por Zar (1984). Para calcular direcciones promedio (**ángulo promedio**) se siguió el siguiente procedimiento:

Sean  $n$  ángulos denotados como  $\phi_1$  hasta  $\phi_n$ . El ángulo promedio,  $\bar{\phi}$ , presenta dos coordenadas rectangulares ( $\bar{X}$  y  $\bar{Y}$ ):

$$\bar{X} = \frac{1}{n} (\cos \phi_1 + \cos \phi_2 + \dots + \cos \phi_n) \quad (1)$$

$$\bar{Y} = \frac{1}{n} (\sin \phi_1 + \sin \phi_2 + \dots + \sin \phi_n) \quad (2)$$

Con estas coordenadas se calculó la longitud del vector promedio ( $r$ ):

$$r = (\bar{X}^2 + \bar{Y}^2)^{1/2} \quad (3)$$

De manera que la tangente del ángulo promedio es el vector promedio, el cual se obtiene despejando:

$$\bar{\phi} = \text{arcTan}(r) \quad (4)$$

Si  $r = 0$ , el ángulo promedio es indefinido, y se concluye que no hay dirección promedio. Esto puede suceder cuando hay una distribución aleatoria o cuando existe una distribución bimodal, en la cual hay dos direcciones relevantes diametralmente opuestas, lo cual se conoce como distribución axial. En el caso de datos axiales, es necesario realizar una corrección antes de calcular el vector y ángulo promedio duplicando los ángulos y reduciéndolos a múltiplos módulo  $360^\circ$  (Batschelet, 1981). El nuevo ángulo promedio ( $\bar{\phi}_d$ ) presenta dos coordenadas rectangulares ( $\bar{X}_d$  y  $\bar{Y}_d$ ):

$$\bar{X}_d = \frac{1}{n} (\cos 2\phi_1 + \cos 2\phi_2 + \dots + \cos 2\phi_n) \quad (5)$$

$$\overline{Y}_d = \frac{1}{n} (\text{sen } 2\phi_1 + \text{sen } 2\phi_2 + \dots + \text{sen } 2\phi_n) \quad (6)$$

Con estas coordenadas se construye la longitud del nuevo vector promedio ( $r_2$ )

$$r_2 = \left( \overline{X}_d^2 + \overline{Y}_d^2 \right)^{1/2} \quad (7)$$

De manera que la tangente del nuevo ángulo promedio es el vector promedio, por lo cual:

$$\overline{\phi}_d = \text{arcTan}(r_2) \quad (8)$$

Para obtener el ángulo promedio de la distribución original se debe cancelar el efecto de la duplicación por medio de la siguiente ecuación:

$$\overline{\phi} = \frac{\overline{\phi}_d}{2} \quad (9)$$

Para que todas las distribuciones tuviesen en mismo tratamiento se duplicaron los ángulos en todos los casos pues algunos presentaron distribución axial.

Para calcular la dispersión en torno al ángulo promedio, se utilizó la “**desviación angular**”, que en grados se define como:

$$S = \frac{180^\circ}{\Pi} \sqrt{2(1-r)} \quad (10)$$

La desviación angular se basa en el hecho de que  $r$  es una medida de concentración, y que por lo tanto,  $1-r$  es una medida de dispersión. La máxima dispersión estaría dada por  $1-r = 1$ .

Si la distribución de los datos es axial, se aplica el método de duplicación de ángulos calculando el  $r_2$ , por lo cual la desviación angular  $S_d$  sería:

$$S_d = \frac{180^\circ}{\Pi} \sqrt{2(1-r_2)} \quad (11)$$

Finalmente, se cancela el efecto de duplicación de ángulos, y la desviación angular final es:

$$S = \frac{S_d}{2} \quad (12)$$

Para detectar si las distribuciones de datos circulares (ángulos de las galletas) eran aleatorias o si existía alguna tendencia se empleó el estadístico de Rayleigh ( $r$ ), el cual se define como la longitud del vector promedio. La hipótesis nula es que la población está uniformemente distribuida, es decir, que no hay una orientación preferida.

Dados  $n$  ángulos tomados de una misma población ( $\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_n$ ) que representan direcciones en un plano, el estadístico  $r$  de Rayleigh se calcula con la siguiente ecuación (Baschelet, 1981):

$$r = \frac{1}{n} \left[ \left( \sum \cos \phi_i \right)^2 + \left( \sum \text{sen} \phi_i \right)^2 \right] \quad (13)$$

Mientras más cerca de 1 esté el estadístico  $r$  de Rayleigh mayor es la tendencia a orientarse en una dirección preferida.

En casos donde una distribución no es obviamente unimodal, la  $\gamma$  de Rayleigh prueba además si es que hay una concentración de ángulos en torno a la dirección promedio. En otras palabras, puede ser usado como indicativo de la presencia de direccionalidad en los datos.

El estadístico  $\gamma$  de **Rayleigh** se aplicó a las distribuciones generadas utilizando el conjunto de transectos de cada sesión fotográfica para evaluar si estas eran o no aleatorias. La información de los diferentes transectos fue analizada en conjunto durante cada sesión fotográfica porque se pretendía observar si existía una tendencia de orientación en toda el área muestreada. Durante mareas vivas, algunos grupos de datos se distribuyeron de forma axial (ver resultados), por lo que fue necesario llevar a cabo el procedimiento de duplicación de ángulos descrito anteriormente antes de poder calcular el estadístico  $\gamma$  de Rayleigh.

Se intentó comparar la orientación promedio de *D. excentricus* en posición vertical entre transectos de una misma sesión fotográfica a través de la prueba de comparación múltiple Watson-Williams (Batschelet, 1981). Esta prueba se puede considerar como una prueba de homogeneidad. Sin embargo, debido a la gran cantidad de distribuciones aleatorias la prueba no pudo realizarse entre todos los transectos ya que compara si la direccionalidad entre distintos grupos de datos difiere significativamente. Si las distribuciones son aleatorias no hay direccionalidad, por lo que no pueden ser comparadas.

La orientación de *D. excentricus* fue comparada con la dirección de la corriente para cada intervalo de muestreo utilizando la prueba  $V$  (Bastchelet, 1981). Esta prueba se emplea para evaluar si los ángulos observados tienden a agruparse en torno a un ángulo conocido ( $\theta_0$ ). En cada sesión (t1-t5) se evaluó la orientación de las galletas respecto al ángulo de la corriente. La hipótesis nula es que los datos se distribuyen al azar.

Una vez calculado el vector promedio ( $r$ ) de ángulo  $\bar{\phi}$ , se define como  $V$  a la proyección de  $r$  hacia la dirección hipotética (en este caso, la de la corriente) cuyo ángulo es  $\theta_0$  (Figura 10). De esta manera  $V$  se calcula como:

$$V = r \cos(\bar{\phi} - \theta_0) \quad (14)$$

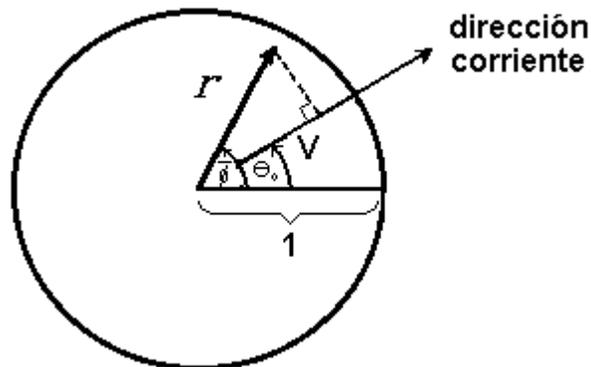


Figura 10. El vector promedio  $r$  se proyecta sobre la dirección hipotética (en este caso la de la corriente). La proyección ( $V$ ) aumenta cuando los datos se agrupan entorno a la dirección hipotética. Fuente: Modificado de Baschelet (1981).

La proyección va de -1 a +1; si los ángulos de las galletas no difieren demasiado de  $\theta_0$ , entonces  $V$  es cercano a 1. Esto se puede probar a través del estadístico  $u$ , el cual se calcula:

$$u = (2n)^{1/2} V \quad (15)$$

donde  $V$  proviene de la Ec.14

Con esta prueba se evaluó si *D. excentricus* se orientaba en torno a la dirección de la corriente sin considerar la posición de la boca (datos transformados a 180°), ya que se observó previamente que no había una orientación evidente con respecto a la ubicación de ésta (ver resultados).

Para estudiar la posible relación entre la velocidad de corriente y la distancia entre los organismos propuesta por O'Neill (1978), se estableció una matriz de distancias para las galletas de cada fotografía a partir de los pares de coordenadas  $x$ ,  $y$  de cada individuo. Sólo se consideraron los individuos de *D. excentricus* verticales que se observaron completos dentro del perímetro de las fotografías. De la matriz, se seleccionó la distancia al vecino más cercano y se calculó el índice  $R$  propuesto por Clark y Evans (1954). El índice se define como:

$$R = \frac{\bar{r}_A}{r_E} \quad (16)$$

donde  $\bar{r}_A$  es la media de la distancia observada y  $\bar{r}_E$  es la media de la distancia esperada bajo una distribución homogénea (equidistantes y distribuidos en todo el área de muestreo)

La media de las distancias observadas se define como:

$$\bar{r}_A = \frac{\sum r}{N} \quad (17)$$

donde  $r$  en este caso es la distancia al vecino más cercano de cada galleta y  $N$  es el número de medidas de distancias más cercanas tomadas.

La media de las distancias esperadas se define como:

$$\bar{r}_E = \frac{1}{\sqrt{\rho}} \quad (18)$$

donde  $\rho$  es el número de individuos por unidad de área. No todas las fotografías tuvieron exactamente la misma área debido a ligeras diferencias en la altura de la cámara al fotografiar cada cuadrante. Por lo tanto, se estimó el área de cada foto con el programa ImageJ empleando la regla de referencia. La densidad de individuos por  $\text{m}^2$  de cada fotografía se obtuvo dividiendo el número total de galletas completas en la imagen entre el área calculada. La comparación entre distancias al vecino más cercano no toma en cuenta el área fotografiada, y por ende la densidad de individuos. Para ello el índice  $R$  de distancia al vecino más cercano es mucho más adecuado.

El índice  $R$  de distancia al vecino más cercano, puede ser usado como una medida del grado en el que la distribución espacial observada se aleja o acerca a una distribución uniforme. Bajo condiciones de máxima agregación,  $R = 0$  porque todos los individuos ocuparían el mismo punto y la distancia al vecino más cercano sería cero. Por el contrario, en una distribución completamente uniforme  $R = 1$ . Existe un caso particular en el que la distancia al vecino más cercano se maximiza, y es cuando los individuos se distribuyen en un patrón hexagonal y todos los individuos (excepto los que están en la periferia de la población) se encuentran equidistantes del resto. En ese caso particular,  $R = 2.15$ .

Para observar la existencia de variaciones en el índice  $R$  a lo largo de cada muestreo, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) de 2 vías (tiempo y transecto) con una prueba *a posteriori* de diferencias mínimas significativas (LSD). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se cumplieron para tres de los muestreos ( $p < 0.05$ ). Los datos del índice  $R$  correspondientes al 3 de marzo no cumplieron con el supuesto de homoscedasticidad por lo que se aplicó la transformación  $X' = \ln(X+1)$  a todos los datos antes de realizar el ANOVA.

Para evaluar la existencia de una talla mínima a la cual *D. excentricus* pueda alimentarse en posición vertical, en cada imagen se midió el ancho de los individuos que se encontraban utilizando este modo de alimentación.

## **II.3. Experimentos manipulativos: comportamiento alimentario en función de la densidad de *Dendraster excentricus***

### **II.3.1. Trabajo de campo**

Para evaluar el efecto de la densidad de *D. excentricus* sobre su comportamiento alimentario se llevó a cabo este segundo experimento en el cual se manipuló la densidad durante diferentes niveles de marea. Este experimento se realizó en el mismo lugar del Estero de Punta Banda que los experimentos bajo condiciones naturales para mantener condiciones similares y que los resultados fueran comparables.

Se establecieron tres tratamientos con diferentes densidades de individuos (alta, media y baja) y tres tratamientos de aislamiento (control natural, jaula y control jaula). Para establecer los niveles de densidad de cada tratamiento, se utilizaron los datos provenientes del censo inicial y del registro fotográfico del experimento previo. Del censo inicial, se obtuvo que la densidad promedio en esta zona del Estero de Punta Banda es de  $93.8 \pm 37.6$  (DE) individuos  $m^{-2}$ , lo cual es equivalente a 24 individuos en el área de una jaula de 32 x 32 cm. La densidad natural máxima fotografiada en el seguimiento no manipulativo fue de 32 individuos, lo cual representa 27 individuos por jaula. Por lo tanto, los tratamientos de densidad de individuos fueron de 55, 25 y 5 individuos por jaula para los niveles, alto, medio y bajo, respectivamente. Esto es 505, 230 y 45 individuos- $m^{-2}$ . El tratamiento de densidad media es equivalente a la densidad promedio del lugar y el de densidad alta es aproximadamente el doble de la densidad máxima observada.

Se colocaron 36 cuadrantes delimitados en las esquinas con estacas de PVC durante la marea baja del día anterior al muestreo (Figura 11). De los 36 cuadrantes, 12 ( $n= 4$  por densidad) consistieron en controles sin manipulación a los que se denominó control natural (CN). Estos fueron colocados en lugares donde la densidad natural se asemejaba a la requerida por los tres tratamientos de densidad. Otros 12 cuadrantes ( $n= 4$  por densidad) se delimitaron permanente con una malla de aproximadamente 10 cm de alto y luz de malla de  $1 \text{ cm}^2$ ; a estos se les denominó jaula (J). Finalmente, para evaluar el efecto de las jaulas, otros 12 cuadrantes ( $n= 4$  por densidad) se delimitaron inicialmente con jaulas, las cuales se retiraron cuidadosamente sin perturbar a los individuos una hora antes de iniciar el seguimiento fotográfico. A estos últimos se les llamó control jaula (CJ). La distancia entre cuadrantes siempre fue mayor a un metro.

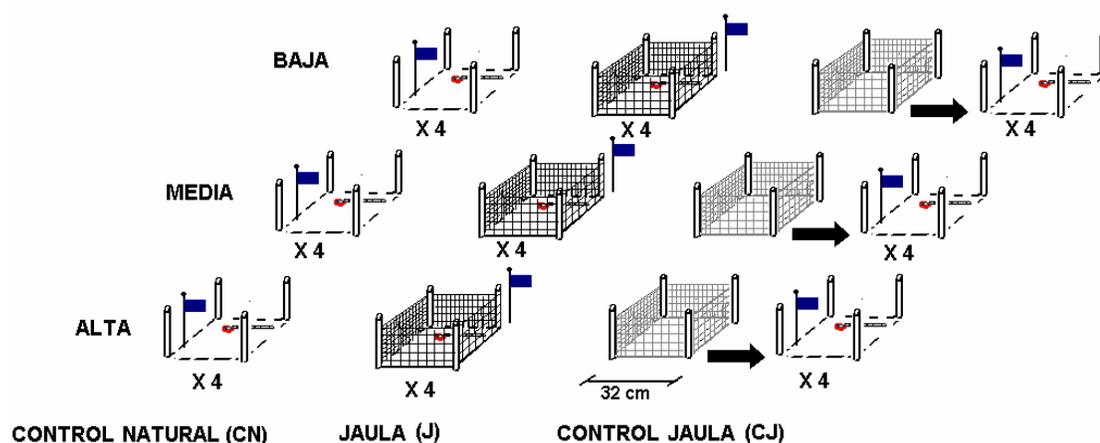


Figura 11. Tratamientos de densidad: **ALTA** ( $505 \text{ indiv.m}^{-2}$ ), **MEDIA** ( $230 \text{ indiv.m}^{-2}$ ) y **BAJA** ( $45 \text{ indiv.m}^{-2}$ ). En el caso de los **Controles naturales (CN)** se colocaron tubos en zonas donde la densidad natural fuera similar a la de los tratamientos. En los tratamientos **Control Jaula (CJ)** la malla fue removida una hora antes de iniciar la primera sesión fotográfica. El número de réplicas fue 4. En cada foto se incluyó una veleta para evaluar la dirección de la corriente, así como la brújula y regla. Número total de fotos por sesión = 36.

Todos los especímenes de *D. excentricus* colocados dentro de las jaulas tuvieron un ancho de  $6 \pm 1$  cm, lo cual es la media del ancho estimado previamente ( $n = 123$ ). *D. excentricus* se colocó cuidadosamente en posición horizontal dentro de las jaulas durante la marea baja del día anterior al seguimiento fotográfico.

El seguimiento fotográfico se llevó a cabo durante mareas vivas. En cada fotografía, se incluyeron la brújula, la regla de referencia y una “veleta” para registrar la dirección de la corriente. El primer grupo de imágenes (t1) se tomó cuando el nivel de la marea descendía, el segundo (t2) cuando la marea estaba en su mínimo y el tercero (t3) y cuarto (t4) cuando la marea ya había comenzado a ascender (Figura 12). El experimento fue planificado para repetirse dos veces (21 de abril y 5 de mayo del 2005). Sin embargo, el 5 de mayo no fue posible realizar la tercera y cuarta sesión fotográfica (marea en ascenso) porque entró al sistema estuarino una marea roja que anuló la visibilidad. Los datos de esta última fecha no fueron analizados. La marea roja persistió por casi 5 meses.

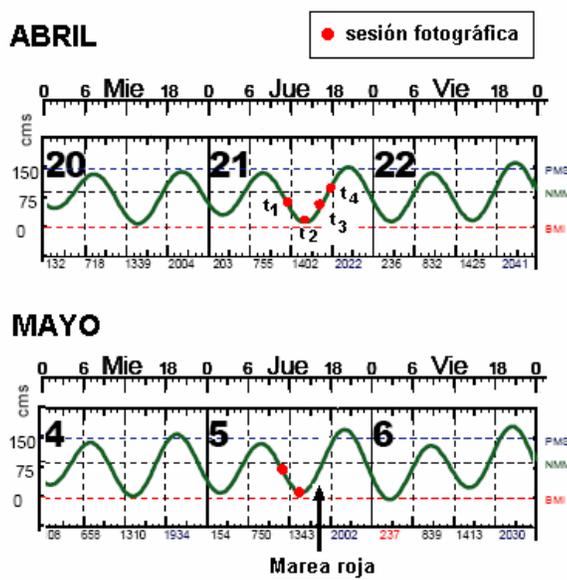


Figura 12. Predicción del nivel de marea en cm con respecto a la bajamar media inferior (BMI) durante los muestreos manipulativos. Los puntos representan las sesiones fotográficas. Fuente: Departamento de Oceanografía Física, CICESE.

Durante el seguimiento fotográfico se registró la dirección y rapidez de la corriente en intervalos de 20 minutos. Como en el experimento anterior, los flujómetros fueron colocados a 20 y 100 cm del sedimento. En este caso se emplearon los rotores para flujos lentos, ya que se había verificado que la rapidez de corriente en esta zona no excede su capacidad de detección. También se registró el nivel de la marea de manera local y se contó con los datos proporcionados por el Dpto. de Oceanografía Física para El Sauzal.

### II.3.2. Análisis de las imágenes fotográficas

Se cuantificó el porcentaje de individuos en cada unidad experimental que se encontraba en posición vertical y horizontal durante cada sesión fotográfica (t1-t5).

Los ángulos de los especímenes de *D. excentricus* verticales y el ángulo de la “veleta” fueron calculados con respecto al norte para cada réplica de cada tratamiento usando el programa AutoCAD y corregidos posteriormente con la desviación magnética para Baja California (+11°). En la sesión fotográfica t2 del 21 de abril, no se colocó la veleta porque la rapidez de corriente durante la marea baja no fue suficiente para orientarla.

### **II.3.3. Análisis de datos**

El porcentaje de individuos verticales por tratamiento de densidad fue graficado y analizado con un ANOVA de 3 vías con la prueba *a posteriori* HSD para muestras de diferente tamaño. Además, el porcentaje de individuos verticales fue correlacionado con respecto al nivel de marea y la rapidez de corriente obtenida de los dos flujómetros.

Los ángulos de los individuos verticales fueron graficados en diagramas de rosa por tratamiento y ordenados según la sesión fotográfica (t1-t5). Para cada réplica, se calculó el ángulo promedio y la desviación angular. Para establecer cuales de estas distribuciones se alejaban de la aleatoriedad, se empleó el estadístico de Rayleigh ( $r$ ).

Con el objetivo de comparar los ángulos de los individuos en posición vertical con respecto a la dirección de la corriente, se realizó la prueba  $V$  para lo cual se emplearon las direcciones promedios de la veleta.

Para estudiar la posible relación entre la densidad de individuos y la distancia entre estos, se estableció una matriz de distancias entre individuos de una misma fotografía a partir de los pares de coordenadas  $x$ ,  $y$  de cada galleta (programa AutoCAD). Las distancias al vecino más cercano fueron extraídas de esta matriz y se calcularon las distancias promedio ( $\bar{r}_A$ ) y el índice al vecino más cercano ( $R$ ) de Clark y Evans (1954) para cada tratamiento (densidad y tipo de jaula). Para este análisis sólo se consideraron los individuos verticales que estuvieran dentro del perímetro del cuadrante delimitado por los tubos o la malla. El área empleada en la fórmula (32 x 32 cm) fue constante en el cálculo de cada índice. Finalmente, los índices entre tratamiento fueron comparados empleando un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías (densidad, tipo de jaula y tiempo). Debido a la ausencia de individuos en posición vertical que permitieran calcular distancias promedio o el índice  $R$ , fue necesario excluir los datos de t1, los de baja densidad y todos los resultados del grupo control al momento de realizar el ANOVA con el índice  $R$  y con las distancias promedio al vecino más cercano.

### III. RESULTADOS

#### III.1. Muestreos preliminares

Durante los muestreos preliminares en junio del 2004 la densidad de *D. excentricus* en la zona de estudio del Estero de Punta Banda fue de  $93.8 \pm 37.6$  (DE) individuos  $m^{-2}$ . La densidad de galletas en el estero fue muy variable, hubo zonas en las cuales había hasta 250 individuos  $m^{-2}$  y otras en donde no había galletas, especialmente en lugares donde se encuentran pastos marinos. Durante este censo inicial, el número de individuos no cuantificados visualmente por estar enterrados en los 5 cm superiores de sedimento fue bajo (aproximadamente el 2% de los contados). Además, con frecuencia se trató de organismos muertos. Esto indica que fueron muy pocos los individuos no fotografiados durante los experimentos posteriores, por lo que los datos extraídos de las imágenes se consideraron representativos de la densidad real.

Al analizar las tallas de *D. excentricus* en los muestreos preliminares, se observó una distribución bimodal, en la cual los máximos de abundancia fueron de 3.0 - 3.5 y 5.5 - 6.0 cm de ancho (Figura 13). Además del escaso número de individuos de entre 4 y 5 cm de ancho, no se observaron galletas de menos de 2.5 cm de ancho durante los muestreos preliminares.

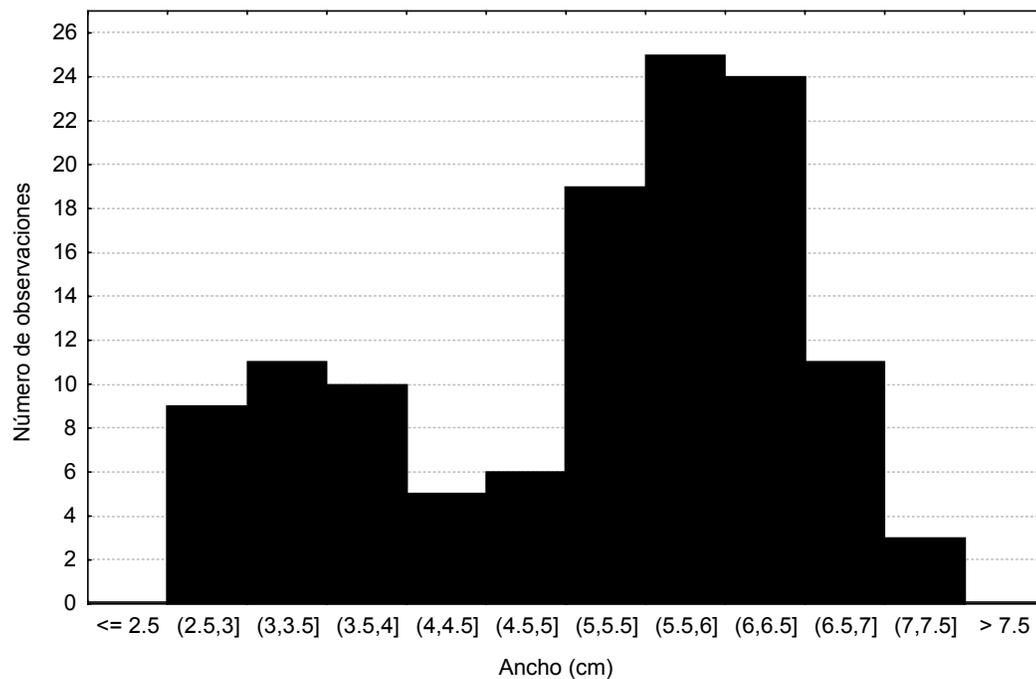


Figura 13. Frecuencia de tallas (ancho en cm) de 123 individuos de *D. excentricus* colectados al inicio del estudio para estimar la talla promedio de la población.

## III.2. Evaluación del comportamiento alimentario bajo condiciones naturales

### III.2.1. Proporción de individuos verticales en el tiempo

En mareas muertas, la rapidez de corriente fue baja y relativamente constante en el tiempo (Figuras 14 y 16), mientras que en mareas vivas la rapidez llegó a ser mucho mayor y varió ampliamente durante el transcurso de cada muestreo. Durante todos los muestreos la rapidez a 100 cm por encima del sedimento fue superior a la registrada con el flujómetro a 20 cm del fondo. La rapidez de corriente estimada con los dos flujómetros se redujo a cero o casi cero al aproximarse los máximos y mínimos niveles de marea.

La densidad promedio de individuos no fue muy diferente entre los muestreos bajo condiciones naturales ( $174 \pm 48$ ;  $130 \pm 111$ ;  $129 \pm 121$  y  $77 \pm 114$  individuos  $m^{-2}$  para el 15 de febrero, 24 de febrero, 3 de marzo y 9 de marzo, respectivamente). Sin embargo, las variaciones entre fotografías produjeron grandes desviaciones estándar.

El porcentaje de individuos verticales varió en el tiempo en los cuatro muestreos. Cuando el nivel de marea alcanzó su máximo pronosticado, el porcentaje de individuos verticales siempre estuvo alrededor del 100%. Esto fue mucho más evidente durante las mareas vivas (Figuras 15 y 17). Los registros más altos de rapidez de corriente correspondieron a los días de mareas vivas y a la fase en que la marea había iniciado el descenso (Figuras 15 y 17). Bajo esas condiciones, el porcentaje de individuos verticales se mantuvo por encima del 80%. Luego del máximo de corriente, el porcentaje de *D. excentricus* en posición vertical disminuyó. Durante los mínimos de marea, la mayoría de los individuos de *D. excentricus* se observó en posición horizontal.

El porcentaje de *D. excentricus* en posición vertical aumentó al incrementar el nivel de la marea. Esto se observó tanto en mareas muertas como mareas vivas. (Figuras 14-17). Al correlacionar los porcentajes de individuos verticales con el nivel de marea para cada día de mareas muertas, se encontró una relación positiva y significativa ( $p < 0.05$ ), con  $r = 0.995$  para el primer muestreo de mareas muertas (15 de febrero 2005) y  $r = 0.956$  para el segundo (3 de marzo 2005). Durante las mareas vivas, se observó que el porcentaje de individuos en posición vertical se

redujo al descender la marea (Figuras 15 y 17). Los índices de correlación entre el nivel de marea y el porcentaje de individuos verticales fueron altos para ambos muestreos de mareas vivas ( $r = 0.798$  y  $0.874$ , para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente). Sin embargo, a diferencia de lo obtenido con los datos correspondientes a mareas muertas, estas correlaciones no fueron significativas.

Al relacionar la proporción de *D. excentricus* en posición vertical con la rapidez a 20 cm del fondo (i.e, la más cercana a los individuos), se encontró que en general no hubo una buena correlación con la rapidez de la corriente durante las mareas muertas ( $r = 0.07$ ,  $p = 0.900$  y  $r = 0.73$ ,  $p = 0.161$  para el 15 de febrero y 3 de marzo, respectivamente). En mareas vivas, los índices de correlación fueron bajos y similares entre sí ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.396$  y  $r = 0.41$ ,  $p = 0.492$  para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente). Ninguna de las correlaciones entre la proporción de *D. excentricus* en posición vertical con la rapidez de corriente fue significativa.

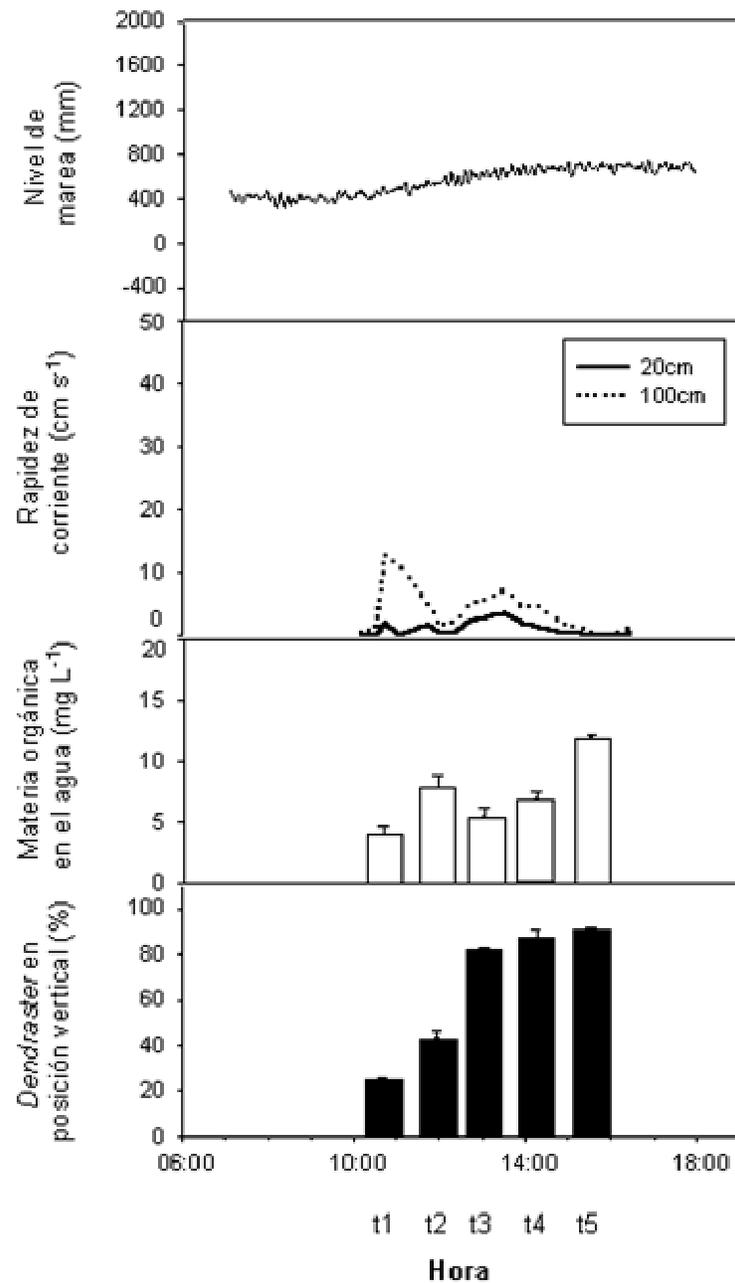


Figura 14. Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de *D. excentricus* en posición vertical durante la marea muerta del 15 febrero 2005.

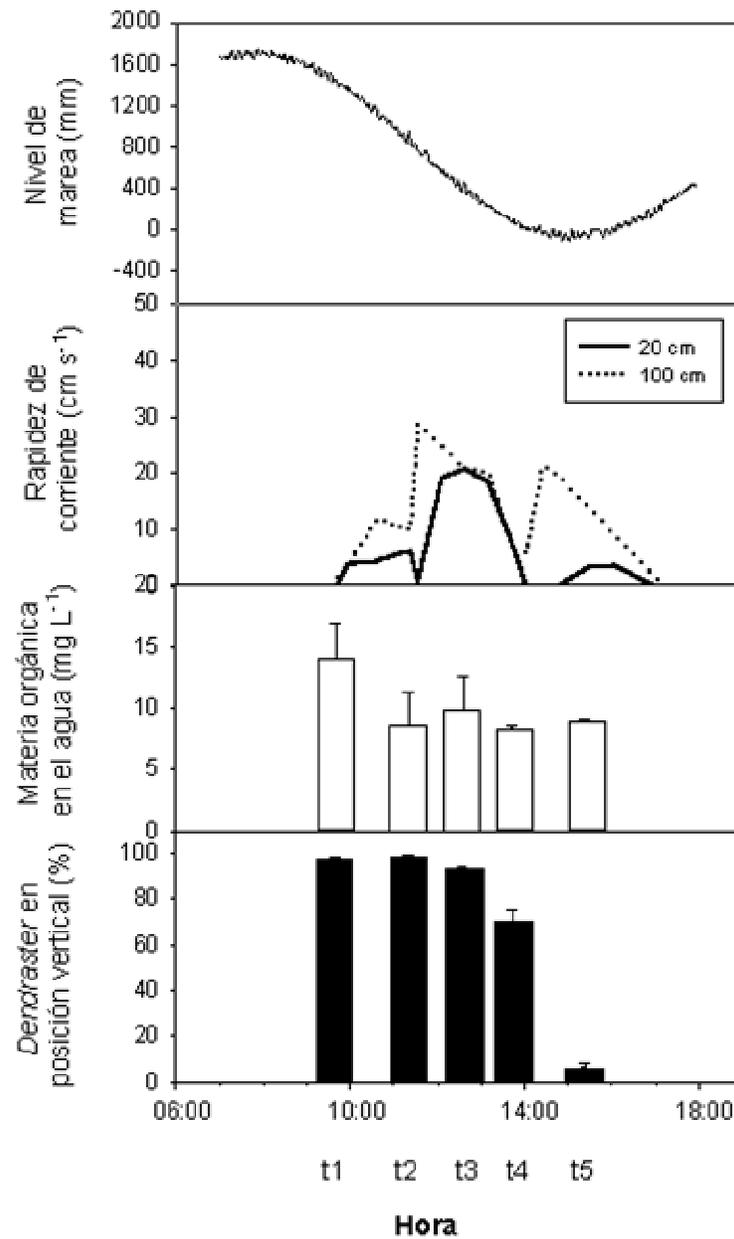


Figura 15. Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de *D. excentricus* en posición vertical durante la marea viva del 24 febrero 2005.

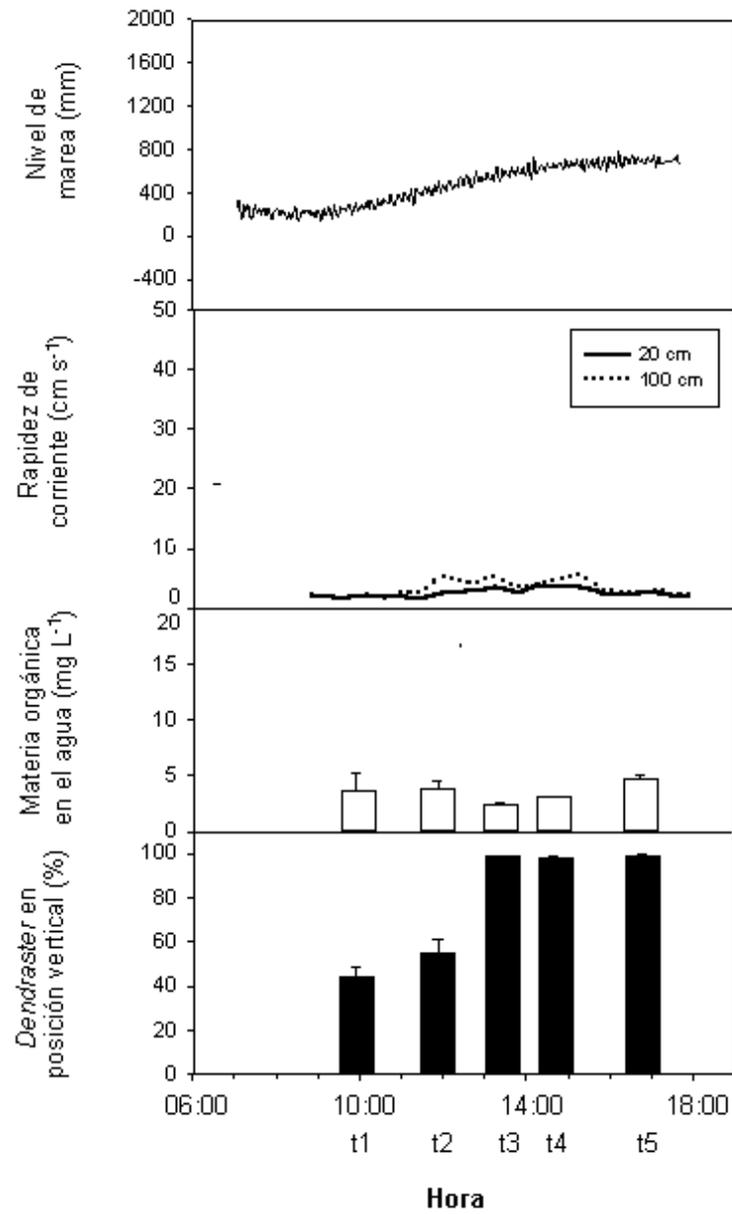


Figura 16. Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de *D. excentricus* en posición vertical durante la marea muerta del 3 marzo 2005.

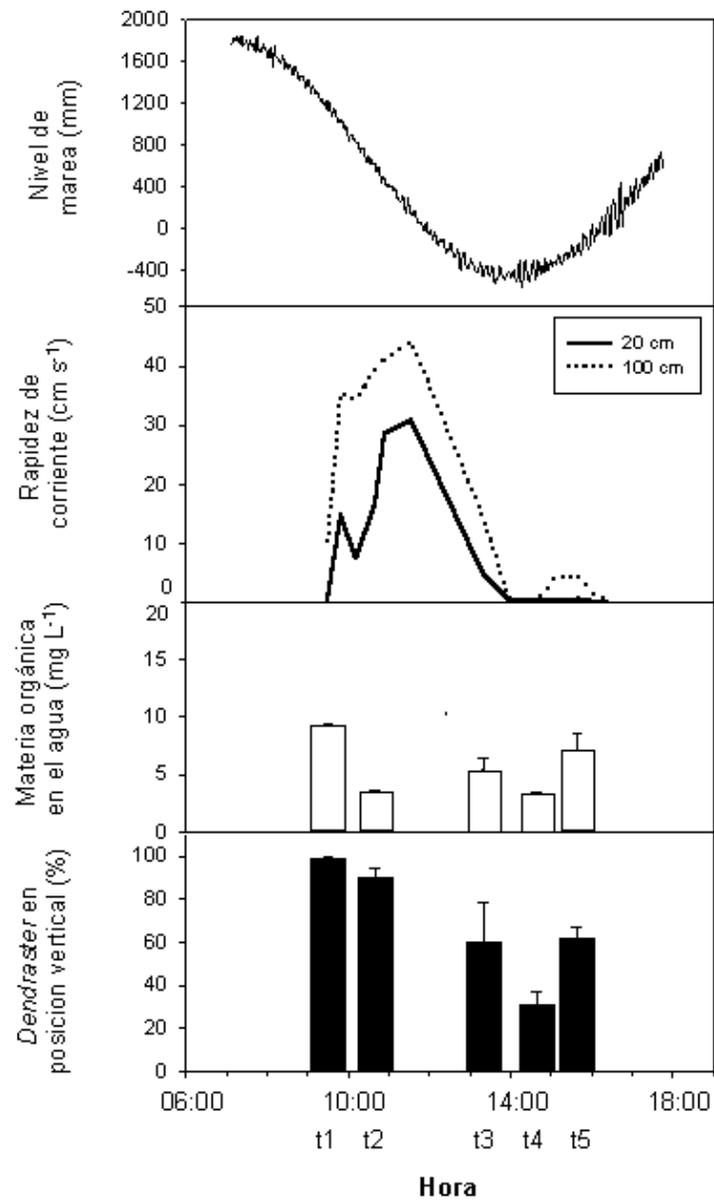


Figura 17. Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior, rapidez de corriente, concentración de materia orgánica en el agua y porcentaje de individuos de *D. excentricus* en posición vertical durante la marea viva del 9 marzo 2005.

La concentración de materia orgánica en el agua fue muy variable durante los cuatro muestreos (ca. 3 - 15 mg peso seco·l<sup>-1</sup>), y se detectaron diferencias significativas entre ellos ( $H_{(df=3, N=42)}=19.6610$ ;  $p=0.0002$ ). Los valores más altos de materia orgánica se observaron durante mareas vivas (concentraciones alrededor de 10 mg·l<sup>-1</sup>), mientras que en mareas muertas los valores de materia orgánica estuvieron alrededor de 7 mg·l<sup>-1</sup>.

Al estudiar la correlación entre el porcentaje de *D. excentricus* en posición vertical y la concentración de materia orgánica en el agua (Figura 18), se observó una relación positiva para el primer muestreo realizado durante mareas muertas ( $r = 0.605$ ,  $p = 0.279$ , 15 de febrero) y ninguna correlación para el segundo ( $r = -0.03$ ,  $p = 0.961$ , 3 de marzo). Para mareas vivas, se encontraron correlaciones positivas para ambas fechas ( $r = 0.495$  y  $0.561$  para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente), aunque estas no fueron significativas ( $p = 0.317$  y  $p = 0.325$  para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente). En todos los muestreos, los coeficientes de correlación entre la concentración de materia orgánica en el agua y la proporción de individuos verticales estuvieron muy por debajo de los obtenidos al correlacionar el porcentaje de individuos verticales con el nivel de marea.

La concentración de materia orgánica en el agua estuvo relacionada positivamente con el nivel de marea; durante mareas muertas, los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ) fueron 0.62 y 0.58 para el 15 de febrero y 3 de marzo, respectivamente, y durante mareas vivas fueron 0.78 y 0.42 para el 24 de febrero y

9 de marzo, respectivamente. Sin embargo, estas correlaciones no fueron significativas. Además, la concentración de materia orgánica tendió a reducirse al aumentar la rapidez de corriente. Las correlaciones entre la rapidez de la corriente y la concentración de materia orgánica durante mareas muertas fue de  $r = -0.79$  y  $-0.33$  para el 15 de febrero y 3 de marzo, respectivamente. Durante mareas vivas,  $r = -0.09$  y  $-0.38$  para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente. Los valores más altos de materia orgánica en el agua se registraron en las fechas en las cuales hubo mayor rapidez de corriente, es decir, durante las mareas vivas.

La disponibilidad de alimento en el agua para la alimentación de *D. excentricus* depende no sólo de la concentración de partículas o de materia orgánica, sino además de la rapidez con la que estas pasen cerca de los apéndices de *D. excentricus*. En mareas muertas, el flujo de materia orgánica aumentó durante la marea alta, cuando se observó el mayor porcentaje de galletas en posición vertical (Figura 14 y 16). Esto también fue evidente durante el segundo muestreo de mareas muertas (3 de marzo 2005) cuando el coeficiente de correlación fue de 0.57, aunque este no fue significativo. En el primer muestreo (15 febrero 2005), el coeficiente de correlación entre el flujo de materia orgánica y el porcentaje de galletas en posición vertical fue muy bajo ( $r = 0.18$ ). Durante las mareas vivas, hubo una mejor correlación entre el flujo de materia orgánica y el porcentaje de individuos verticales ( $r = 0.57$  y  $0.48$  para el 24 de febrero y 9 de marzo, respectivamente) (Figura 15 y 17). Al unir los datos provenientes de los cuatro muestreos bajo condiciones naturales, se observó que el factor más altamente

correlacionado con el porcentaje de galletas verticales fue el nivel de marea (Figura 18). Empleando todos los datos parece haber una relación diferente a la lineal entre el porcentaje de individuos verticales y la rapidez de corriente, que también se reflejó en el flujo de materia orgánica generado a partir de los datos de corriente y concentración de materia orgánica en el agua.

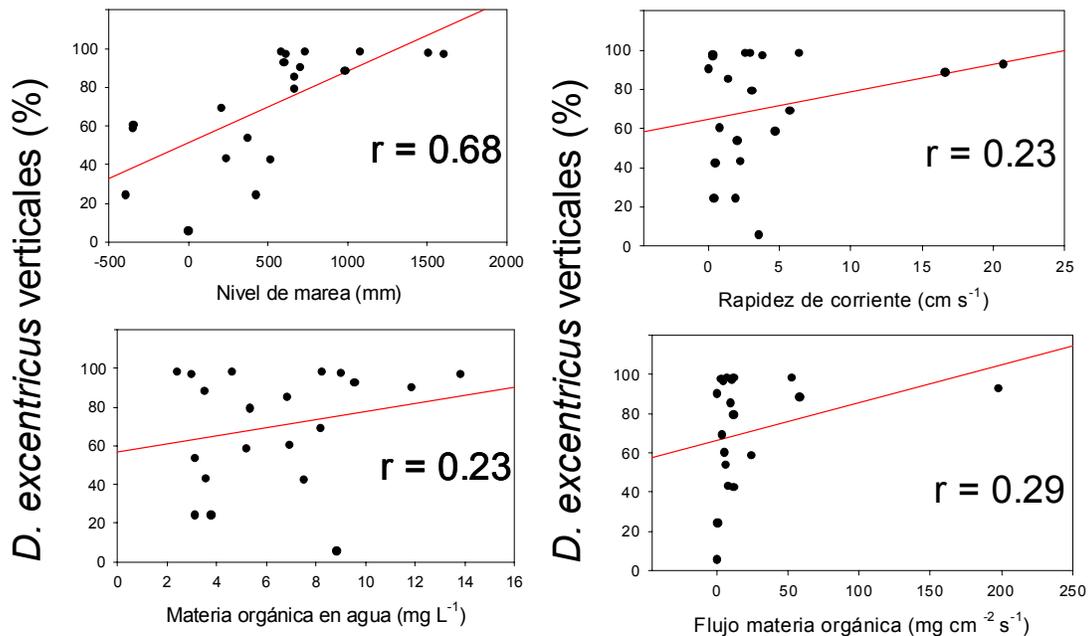


Figura 18. Correlaciones entre el porcentaje de *Dendraster excentricus* en posición vertical y los factores evaluados en los cuatro muestreos realizados bajo condiciones naturales (nivel de marea, rapidez de corriente, concentración y flujo de materia orgánica). En cada caso se presenta el coeficiente de correlación.

Por otra parte, el contenido de materia orgánica en el sedimento fue mayor durante las mareas muertas que durante las mareas vivas (Tabla I). Esto es lo inverso a lo encontrado para la concentración de materia orgánica en el agua. La cantidad de materia orgánica promedio en el sedimento difirió significativamente entre los cuatro muestreos ( $p = 0.0011$ ) y fue muy variable entre las diferentes réplicas de cada día.

**Tabla I. Promedio del contenido de materia orgánica en el sedimento para cada uno de los muestreos (n = 25).**

<b>Fecha</b>	<b>Marea</b>	<b>Materia orgánica en sedimento (mg·g peso seco<sup>-1</sup>)</b>
15 febrero05	Muertas	12.01± 4.56 (DE)
24 febrero 05	Vivas	9.57 ± 1.90 (DE)
03 marzo 05	Muertas	9.83 ± 1.89 (DE)
09 marzo 05	Vivas	7.06 ± 1.67 (DE)

### III.2.2. Orientación

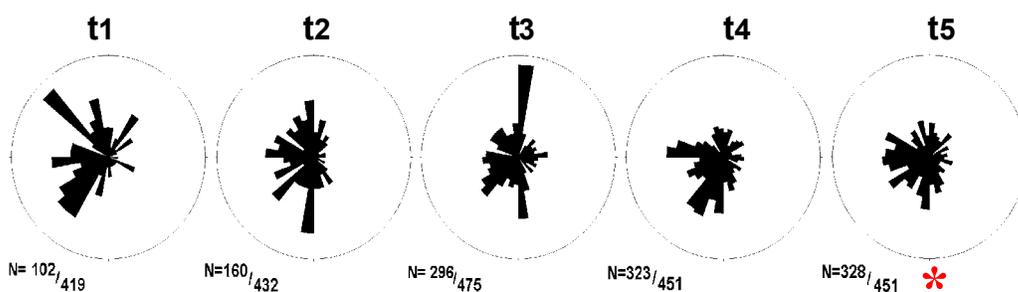
Los patrones de orientación de *D. excentricus* en modo de alimentación vertical variaron durante cada muestreo y entre fechas. Dentro de cada muestreo, la orientación se graficó para cada transecto en cada sesión fotográfica. Sin embargo, cualitativamente no se observaron grandes diferencias en los patrones de orientación entre transectos correspondientes a una misma fecha y sesión fotográfica. Dado que el objetivo de este trabajo era la búsqueda de un patrón de orientación general de la población, los datos de los transectos obtenidos durante cada sesión fotográfica fueron analizados en conjunto.

Durante los muestreos en mareas muertas, donde la rapidez de corriente fue baja ( $< 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), no se observó una orientación clara de *D. excentricus* en posición vertical a través del tiempo. Según lo evaluado con el estadístico de Rayleigh, la mayoría de estas distribuciones fueron aleatorias (Figura 19). En los casos en los cuales las distribuciones no eran aleatorias, no fue evidente un patrón de direccionalidad.

Durante las mareas vivas, sí se observó un patrón de orientación de los individuos verticales. Durante las primeras tres sesiones fotográficas de cada día, *D. excentricus* se orientó de forma axial durante los periodos de alta rapidez de corriente (Figura 20). Con el estadístico de Rayleigh, se verificó que las distribuciones de *D. excentricus* durante las tres primeras sesiones (t1- t3) no fueron azarosas y que hubo una tendencia a orientarse sobre el mismo eje. En las sesiones t4, y especialmente en la t5 durante mareas vivas, el patrón de

orientación no fue evidente y las distribuciones resultaron azarasas. La pérdida del patrón de orientación coincidió con la marea baja, rapidez de corriente muy reducida ( $< 5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) y la presencia de muy pocos individuos en posición vertical.

### 15 de Febrero



### 3 de Marzo

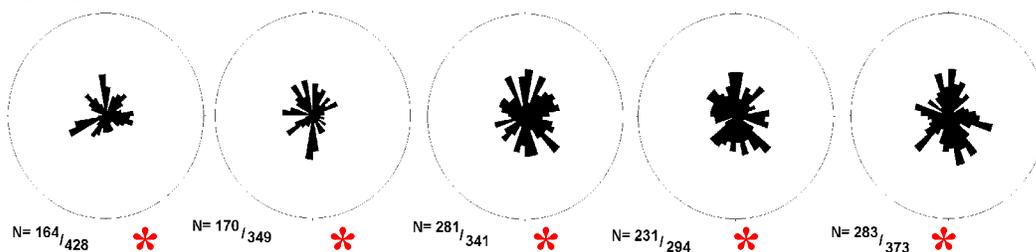


Figura 19. Orientación de *Dendraster excentricus* en posición vertical en función del tiempo (t1-t5) en los dos muestreos durante mareas muertas. Los números representan la cantidad de individuos verticales respecto al total de individuos fotografiados.

\* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh.

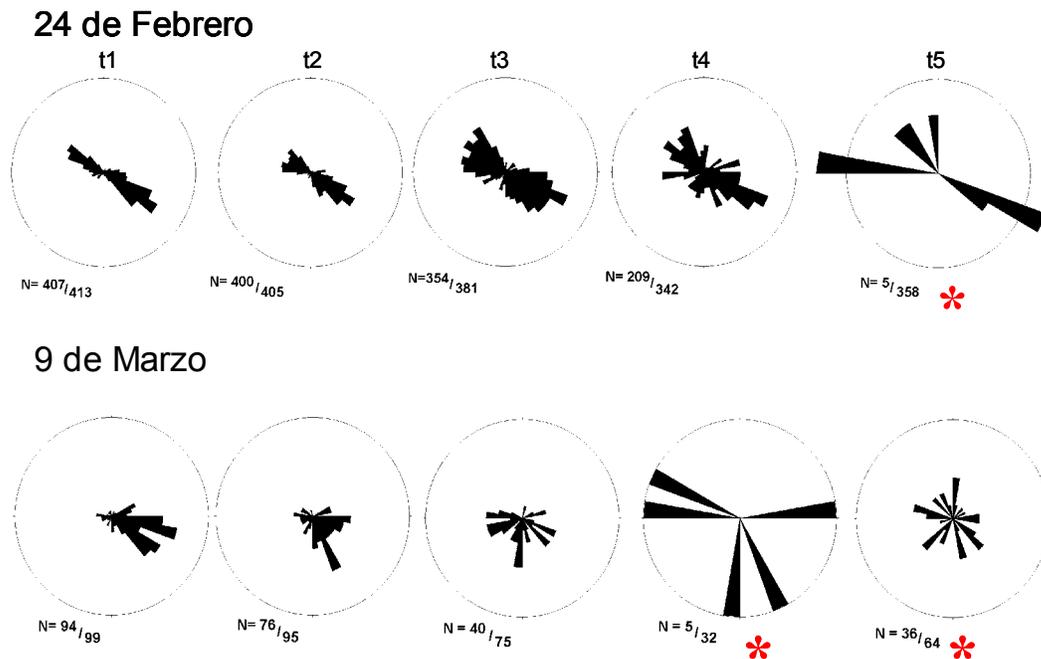


Figura 20. Orientación de *Dendraster excentricus* en posición vertical en función del tiempo (t1-t5) en los dos muestreos durante mareas vivas. Los números representan la cantidad de individuos verticales respecto al total de individuos fotografiados.

\* Distribuciones aleatorias con el estadístico de Rayleigh.

Para evaluar si los individuos de *D. excentricus* verticales que presentaron una direccionalidad (i.e., cuyas orientaciones fueron identificadas como axiales) seleccionaron una dirección particular para posicionar el lado oral, la orientación de la boca se clasificó en dos grupos: las que colocaron el lado oral entre los  $45^\circ$  y  $225^\circ$  y las que tenían el lado aboral entre los  $225^\circ$ -  $44^\circ$ . Se seleccionaron estos intervalos de ángulos por estar transversal al eje principal de orientación observado durante la presencia las distribuciones axiales. Se encontró que no

hubo un patrón claro de preferencia en la posición de la boca en el caso de las distribuciones no aleatorias (Tabla II). Por lo tanto, no hubo una tendencia a orientarse de manera oral-aboral, como se había reportado anteriormente en poblaciones en zonas costeras (O'Neill, 1978).

**Tabla II. Porcentaje de individuos entre 45°- 224° y 225°- 44° en las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los cuatros muestreos bajo condiciones naturales. \*Distribuciones de orientación aleatorias.**

Fecha (marea)	Posición	% individuos				
		t1	t2	t3	t4	t5
<b>15 feb</b> (muerta)		69.6	60	56.4	51.1	*55.8
		30.4	40	43.6	48.9	*44.2
<b>24 feb</b> (viva)		41.8	41.6	46.4	*44.6	*0
		58.2	58.4	53.6	*55.4	*100
<b>3 mar</b> (muerta)		*51.2	*56.2	*49.1	*47.2	*48.8
		*48.8	*43.8	*50.9	*52.8	*51.2
<b>9 mar</b> (viva)		17.1	21.1	40	*0	*50
		81.9	78.9	60	*100	*50

Como no se detectó una preferencia por orientar la boca en una dirección particular bajo condiciones de orientación axiales, el análisis de orientación de *D. excentricus* en función de la dirección de la corriente se realizó con los datos transformados de 0° a 180° según lo descrito en los métodos. Durante los muestreos en marea muerta, no se observó una relación entre la orientación de *D. excentricus* y la dirección de la corriente ( $u < u_{(0.05)}$ ). Los valores del ángulo promedio ( $\bar{\phi}$ ) en mareas muertas estuvieron entre 79° y 89° (Figura 21). Sin embargo, fue evidente que los ángulos promedios no reflejaban una dirección particular, sino que eran resultado del promediar valores en el total de la distribución (0° - 180°) ya que hubo galletas orientadas en todas las direcciones. Esto se reflejó en desviaciones angulares muy amplias (alrededor de  $\pm 50^\circ$ ). Los valores absolutos de la  $r$  de Rayleigh (0.55 - 0.63) indicaron ausencia de direccionalidad para la mayoría de las sesiones fotográficas realizadas durante las mareas muertas (Figura 21).

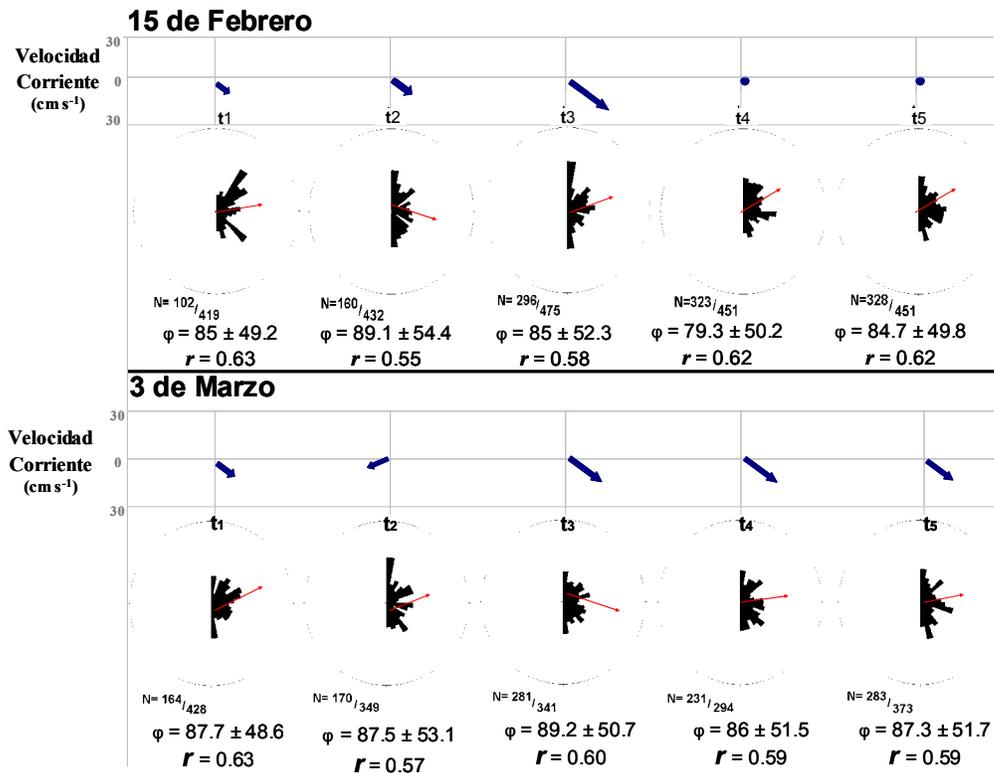


Figura 21. Orientación de *Dendraster excentricus* en posición vertical (datos transformados a 0°-180°) durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos realizados en mareas muertas. Las flechas superiores indican la intensidad y dirección de la corriente al momento de la sesión fotográfica según lo registrado con el flujómetro inferior. Las flechas dentro de los diagramas de rosa son los vectores promedio de dirección  $\bar{\phi}$  y de módulo  $r$ . También se presenta la desviación angular. N= individuos verticales/total de individuos fotografiados

En mareas vivas, los ángulos promedio ( $\bar{\phi}$ ) de las tres primeras sesiones en las cuales las orientaciones no fueron aleatorias estuvieron entre 112° y 118° con una desviación angular bastante pequeña (Figura 22). Durante las dos primeras sesiones fotográficas del 24 de febrero (t1 y t2), casi todos los individuos se orientaron sobre el mismo eje. Esto no fue tan evidente en el segundo muestreo en mareas vivas (Figura 22), durante el cual se registró una mayor desviación

angular. Sin embargo, el ángulo promedio resultó ser muy similar entre las primeras sesiones de ambos muestreos, y los valores de Rayleigh ( $r$ ) muy cercanos a 1 confirmaron la presencia de direccionalidad en la orientación de *D. excentricus*. Para las sesiones t3 y t4, se observó una mayor desviación angular que coincidió con la disminución de la rapidez de corriente y del nivel de marea, lo cual provocó una marcada disminución en la cantidad de individuos en posición vertical.

En mareas vivas, la orientación de *D. excentricus* (acotada de 0° a 180°) estuvo claramente relacionada con la dirección de la corriente registrada con el flujómetro inferior durante las sesiones t1-t3 (Figura 22). Los resultados de la prueba  $V$  confirmaron que el ángulo promedio en torno al que se orientaron los individuos de *D. excentricus* durante el descenso de la marea (sesiones fotográficas t1, t2 y t3) se encontró en el mismo eje que la dirección de la corriente ( $u \geq u_{(0.05)}$ ) (Figura 22).

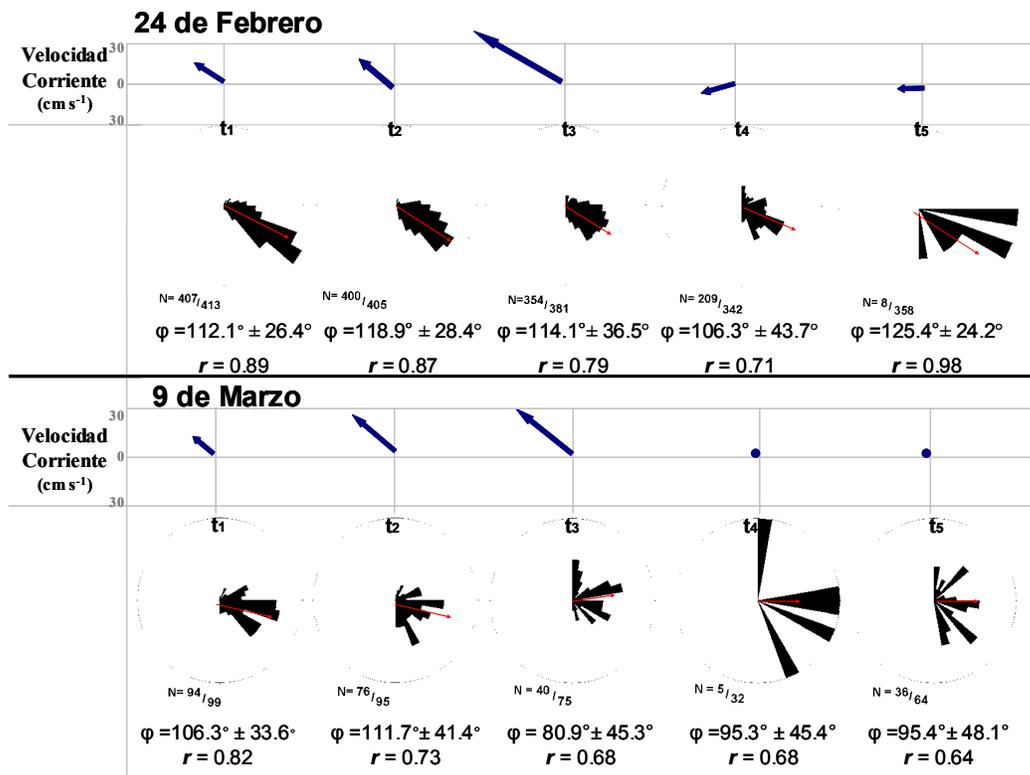


Figura 22. Orientación de *Dendraster excentricus* en posición vertical (datos transformados a 0°-180°) durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en mareas vivas. Las flechas superiores indican la intensidad y dirección de la corriente al momento de la sesión fotográfica según lo registrado con el flujómetro inferior. Las flechas dentro de los diagramas de rosa son los vectores promedio de dirección  $\bar{\phi}$  y de módulo  $\bar{r}$ . También se presenta la desviación angular.

N = individuos verticales/total de individuos fotografiados.

### III.2.3. Distancia entre los individuos

No se observó un patrón definido entre mareas vivas y muertas con respecto a la distancia promedio al vecino más cercano ( $\bar{r}_A$ ). La distancia promedio entre individuos verticales no varió entre transectos en ninguno de los muestreos y sólo varió significativamente en el tiempo entre las sesiones fotográficas del 15 de febrero. Para esta fecha, t1 se observó una distancia promedio de  $7.8 \pm 4.5$  cm que difirió estadísticamente del resto de las sesiones, en las cuales la distancia promedio estuvo entre 5 y 6 cm. Durante el segundo muestreo de mareas muertas,

la distancia promedio entre los individuos permaneció alrededor de 6 cm (Figura 23).

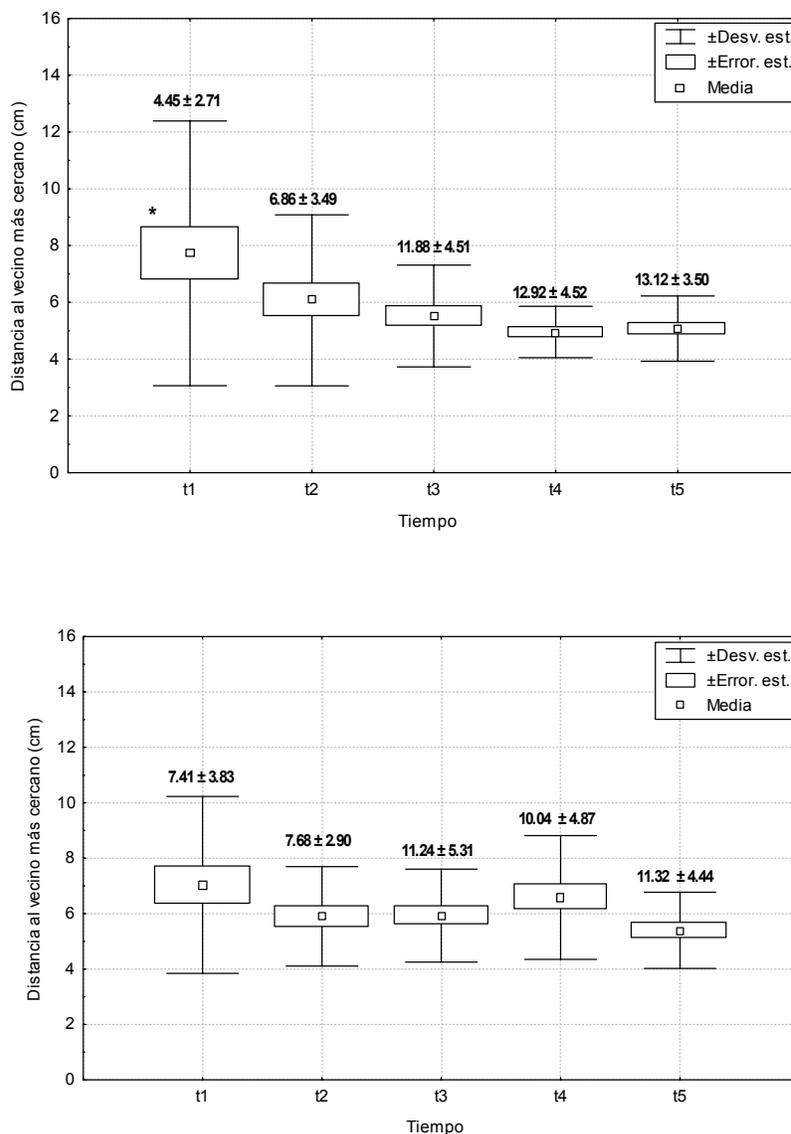


Figura 23. Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de *Dendraster excentricus* durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en marea muerta. Panel superior: muestreo 15 febrero, panel inferior: muestreo 3 de marzo. Los números sobre las distribuciones representan el número promedio de individuos verticales por imagen  $\pm$  DE. \* Indica diferencias significativas.

En mareas vivas, la distancia promedio entre los individuos verticales más cercanos presentó un intervalo de variación muy amplio (entre 4 y 15 cm) y no hubo diferencias significativas a través del tiempo (Figura 24).

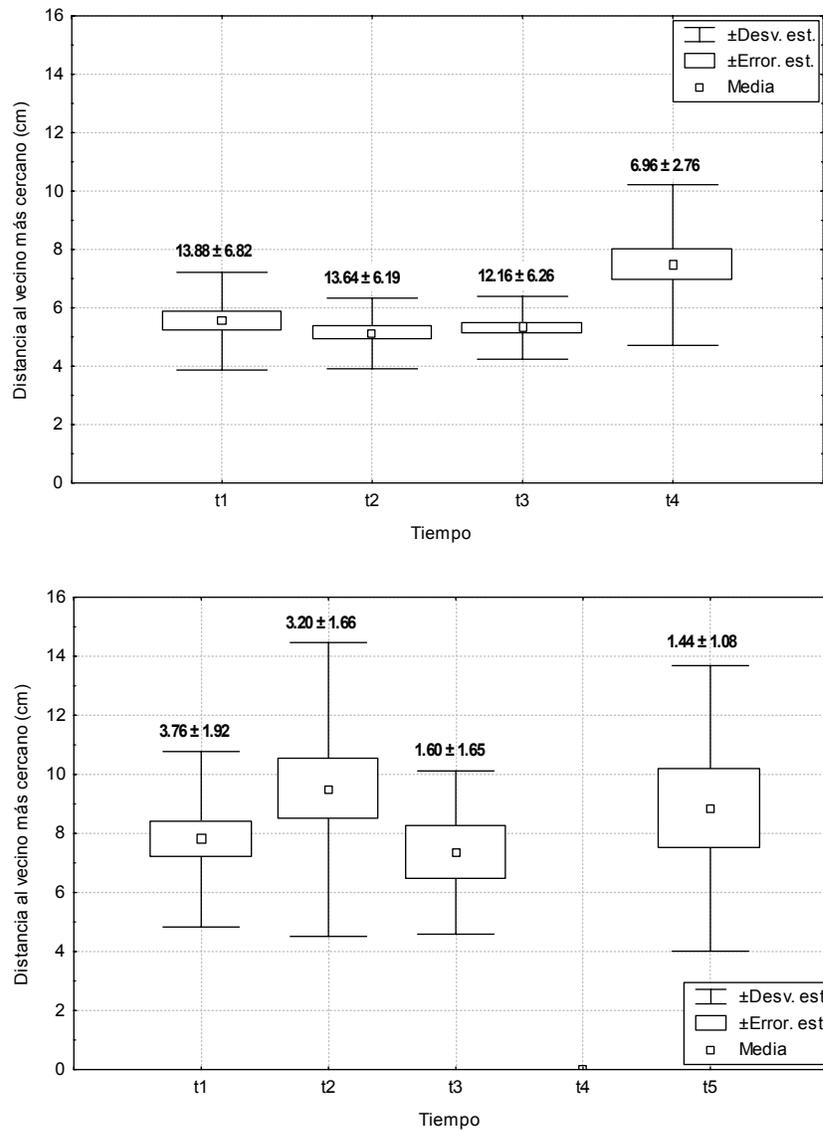


Figura 24. Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de *Dendraster excentricus* durante las sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos en mareas vivas. Los números sobre las distribuciones representan el número promedio de individuos verticales por imagen  $\pm$  DE. En t5 del primer muestreo (panel superior) y en t4 del segundo muestreo (panel inferior) no hubo suficientes individuos verticales para calcular valores.

Las distancias promedio entre individuos pueden estar correlacionadas con la densidad. Por lo tanto, el índice al vecino más cercano ( $R$ ) es más útil que las distancias absolutas cuando se pretende evaluar la distribución espacial entre individuos, ya que este índice toma en cuenta la densidad. Los valores del índice  $R$  cercanos a cero indican una tendencia al agrupamiento, en la cual los individuos están posicionados muy cercanos entre sí. Un valor del índice  $R$  igual a cero refleja un patrón de distribución espacial en el cual todos los individuos se encuentran en el mismo punto. Cuando los individuos están espaciados de forma homogénea y equidistante, los valores del índice  $R$  se aproximan a 1.

El índice de distancia al vecino más cercano varió entre aproximadamente 0.3 y 0.8 en los cuatro muestreos, estos valores indican que los vecinos más cercanos están en promedio a la mitad de la distancia esperada bajo condiciones de distribución homogénea y equidistante. La variación fue significativa durante los muestreos en mareas muertas ( $F_{3,100} = 3.59$ ,  $p = 0.0088$  para el 15 de febrero y  $F_{4,91} = 3.81$ ,  $p = 0.0065$  para el 3 de marzo) (Figura 25). En ambas fechas, se diferenciaron dos grupos: uno formado por t1 y t2 y otro por t3, t4 y t5. El primer grupo tuvo mayor variación, lo cual coincide con la fase en que la mayoría de *D. excentricus* se encontró en posición horizontal. El segundo grupo correspondió a las tres sesiones en las cuales había un mayor porcentaje de individuos verticales (>80%). Para las dos fechas, hubo una tendencia a distribuirse de forma más equidistante a través del tiempo (menor variación en  $R$ ) y más cercanas. Aunque la distancia entre individuos se hizo más pequeña (Figura 23), también hubo más organismos

verticales en esa fase durante mareas muertas. En ningún caso se encontraron diferencias entre transectos en un mismo tiempo ni interacción transecto-tiempo ( $p > 0.05$ ), por lo cual los datos fueron agrupados por sesión fotográfica. No fue posible calcular el índice para todas las sesiones fotográficas porque el número de individuos verticales no fue suficiente en algunos casos ( $t_5$  en el primer muestreo de mareas vivas y  $t_4$  en el segundo muestreo de mareas vivas).

En contraste, el patrón de variación en el índice  $R$  observado durante las mareas muertas no fue observado durante las mareas vivas. No hubo diferencias significativas entre los valores de  $R$  calculados para cada sesión fotográfica ( $F_{3,80} = 1.44$ ,  $p = 0.2351$  para el 24 de febrero y  $F_{3,40} = 0.545$   $p = 0.2788$  para el 9 de marzo). En mareas vivas sólo se observó que la desviación estándar se incrementó a través del tiempo (Figura 26) al reducirse el número de individuos verticales. En el segundo día de mareas vivas (9 de marzo), el índice  $R$  varió mucho más, lo cual coincide con un menor número de observaciones para esa fecha.

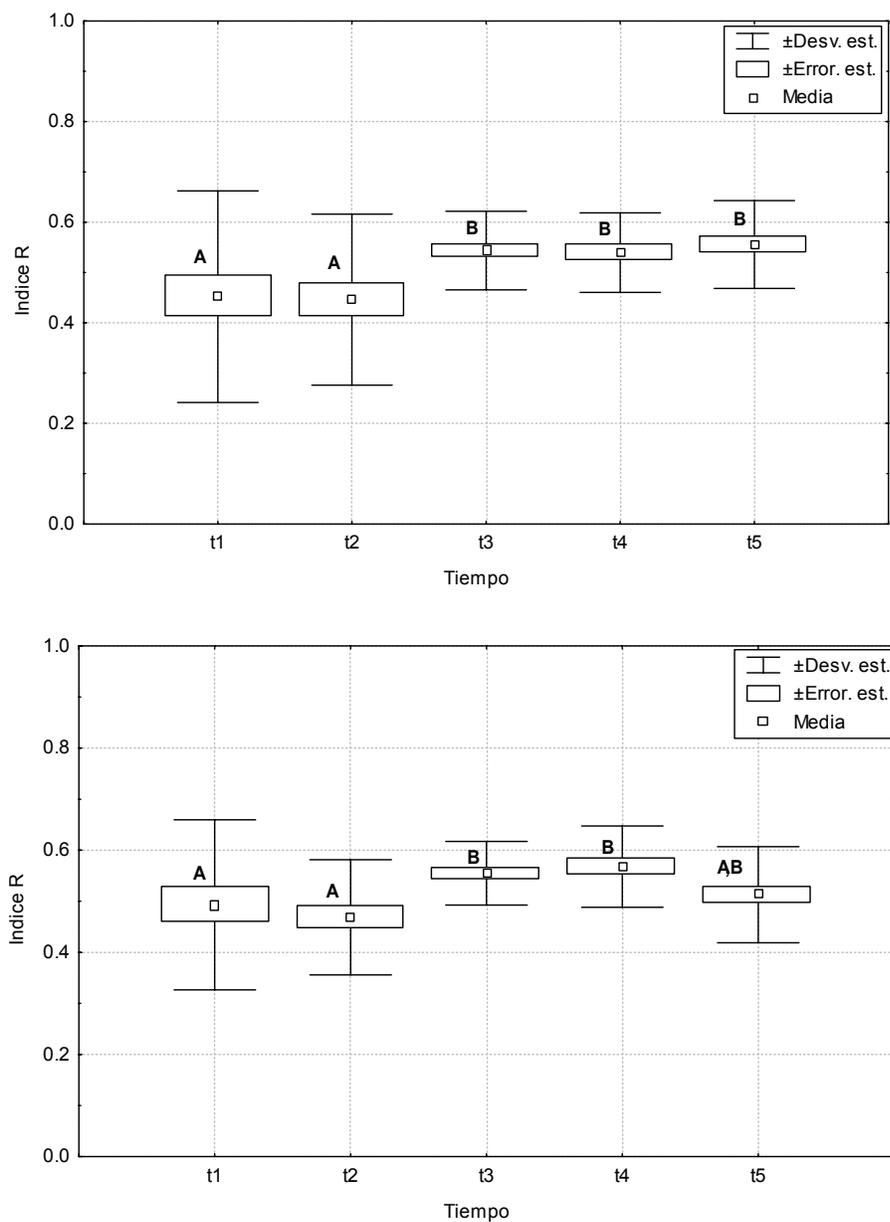


Figura 25. Valores del índice  $R$  de distancia al vecino más cercano durante las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos de marea muerta. La figura superior corresponde al muestreo del 15 de febrero 2005, la inferior al 3 de marzo 2005. Los grupos A y B difieren estadísticamente a un nivel de significancia de 0.05.

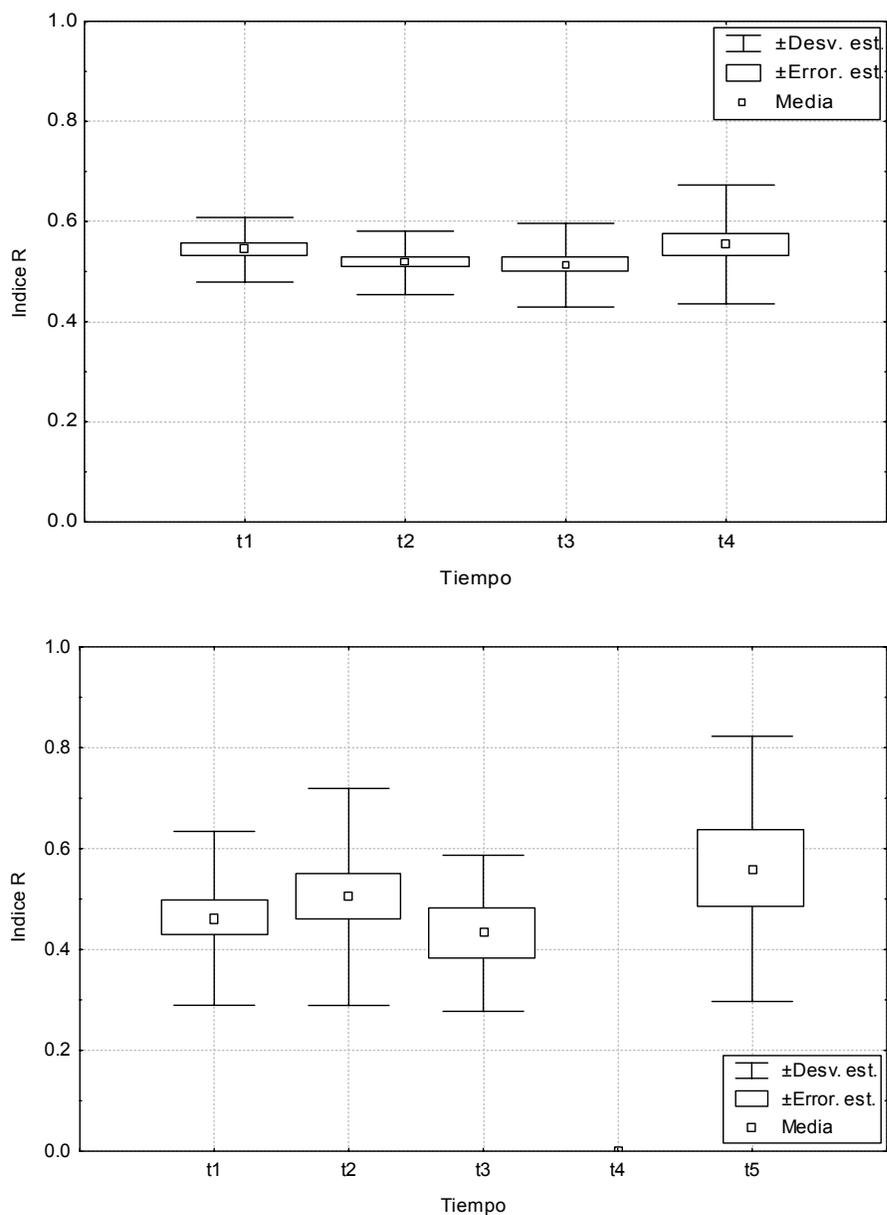


Figura 26. Valores del índice R de distancia al vecino más cercano durante las diferentes sesiones fotográficas (t1-t5) de los dos muestreos de mareas vivas. La figura superior corresponde al muestreo del 24 de febrero 2005, la inferior al 9 de marzo 2005. No hubo diferencias significativas entre diferentes sesiones fotográficas comparadas. La cantidad de individuos verticales no fue suficiente para calcular el índice en las distribuciones en la sesión t5 en el primer muestreo y en la sesión t4 en el segundo muestreo.

La rapidez de corriente parece no afectar la distancia entre los individuos. En mareas muertas, cuando la rapidez fue baja y relativamente constante en el tiempo, se detectaron cambios en el índice de distancia al vecino más cercano (R). Por el contrario, en mareas vivas, cuando ocurrieron las mayores y más altas variaciones de corriente, el índice fue relativamente constante en el tiempo.

### III.2.4. Distribución de tallas

Al comparar las tallas de los individuos estimadas en las fotografías con el programa AutoCAD 2000 con las realizadas con el vernier en el laboratorio (prueba t de Student), se encontró que no difirieron significativamente ( $p = 0.2177$ ,  $gl = 39$  y  $\alpha = 0.05$ ). Esta validación del método refuerza los resultados obtenido para la estimación de las distancias promedio entre los individuos, así como los obtenidos con el índice del vecino más cercano.

Al analizar la distribución de tallas de cada fecha de muestro, se observaron diferencias significativas entre fechas ( $F = 66.574$ ,  $gl=3$ ,  $p= 0.001$ ). Las tallas promedios de *D. excentricus* durante las mareas vivas difirieron de las tallas medidas en mareas muertas (prueba *a posteriori* de Tukey HSD para muestras de tamaño desigual (Figura 27).

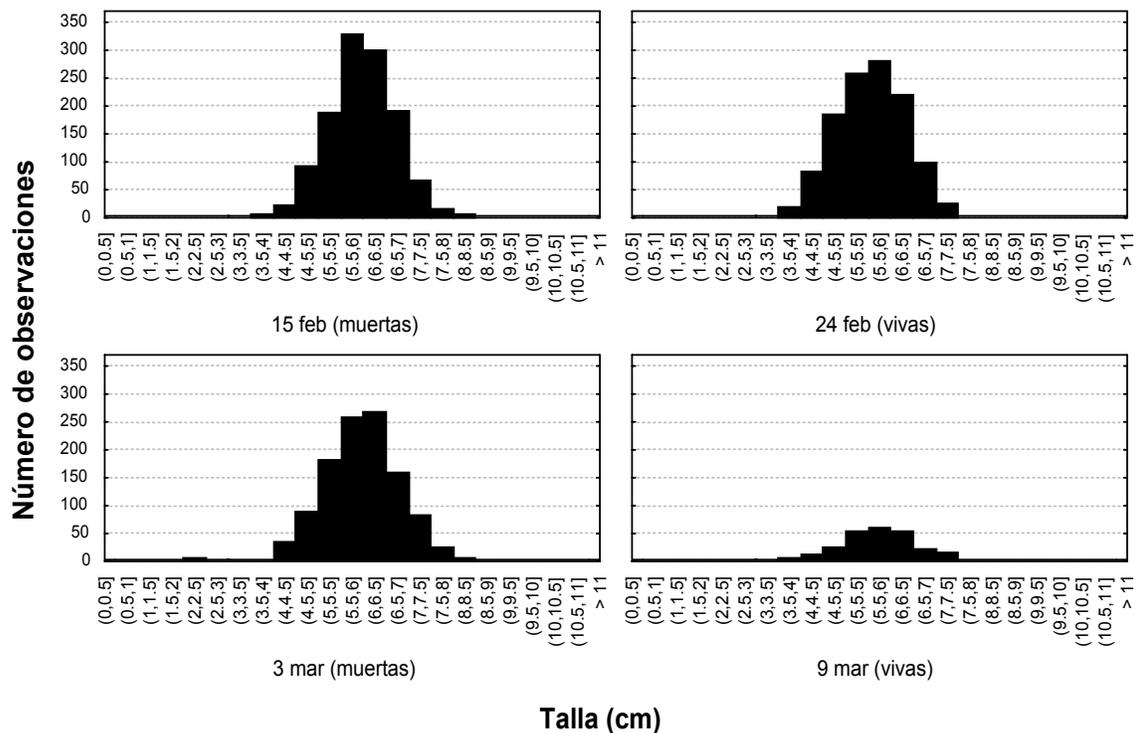


Figura 27. Distribución de tallas de *Dendraster excentricus* fotografiadas bajo condiciones naturales durante los cuatro muestreos.

Sin embargo, al observar la distribución de tallas no observamos mayores diferencias entre las distribuciones correspondientes a los diferentes muestreos. En otras palabras, hubo mucho traslape en las tallas de *D. excentricus* medidas en las distintas fechas, y los valores promedio difirieron poco entre si (Tabla III). La distribución bimodal observada durante el muestreo preliminar no se registró en ninguno de los muestreos subsiguientes.

En cuanto al efecto del tamaño de los individuos sobre el modo de alimentación, se observó que algunos individuos inferiores a 30 mm de ancho son capaces de colocarse en posición vertical (Tabla III), aunque la abundancia relativa de galletas pequeñas fue relativamente baja (Figura 28).

**Tabla III. Ancho promedio y desviación estándar (DE) de *Dendraster excentricus* estimado a partir de las fotografías durante el seguimiento bajo condiciones naturales. Para cada fecha se proporciona la talla mínima registrada para individuos en posición vertical.**

	FECHA			
	15 febrero	24 febrero	3 marzo	9 marzo
Tipo de marea	muerta	viva	muerta	viva
Talla promedio	5.95 ± 0.73 (DE)	5.56 ± 0.76 (DE)	5.96 ± 0.87 (DE)	5.70 ± 0.61 (DE)
Talla mínima en posición vertical (cm)	3.22	3.38	1.96	2.56

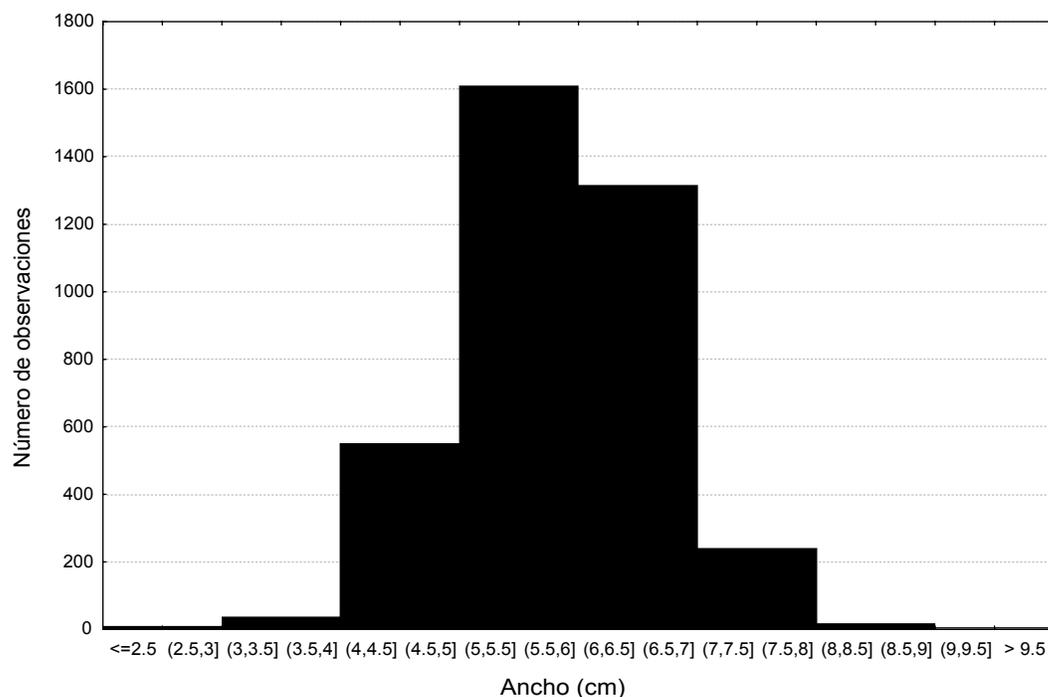


Figura 28. Distribución de tallas de *Dendraster excentricus* estimada a partir de las fotografías de todos los muestreos bajo condiciones naturales.

### III.3. Experimento manipulativo: comportamiento alimentario en función de la densidad de *Dendraster excentricus*

Dado que en los controles naturales y los controles-jaula *D. excentricus* tenía la capacidad de entrar y salir del cuadrante, la densidad total de galletas varió en el tiempo. La mayoría de individuos se salieron de los cuadrantes a partir de t2. Esto fue más evidente en el tratamiento control-jaula de alta densidad y en menor medida en el de densidad media. Además, en algunos tratamientos con jaulas, hubo un cierto número de individuos que no fue fotografiado porque se enterraron.

Esto fue más evidente en las jaulas de densidad baja y en las sesiones t2 y t3, cuando más del 60% de los individuos estaba en posición horizontal. El promedio de individuos no fotografiados en las jaulas de densidad baja, media y alta fue de 20, 17 y 12 %, respectivamente. Al subir la marea el número de discrepancias se redujo, sin embargo, en tres de las jaulas no emergieron todos los individuos. Esto sugiere que *D. excentricus* puede mantenerse enterrado por varias horas.

### **III.3.1. Proporción de individuos verticales en el tiempo**

Al igual que en los experimentos bajo condiciones naturales, el porcentaje de galletas verticales aumentó al incrementarse el nivel de marea (Figuras 29 y 30). Los menores porcentajes de galletas verticales se observaron en t1 y t2, cuando la marea era baja, y los mayores en t4, cuando la marea estaba más alta. En esta última sesión (t4), los tres tratamientos de los tres niveles de densidad presentaron más del 80 % de los individuos en posición vertical (Figura 29).

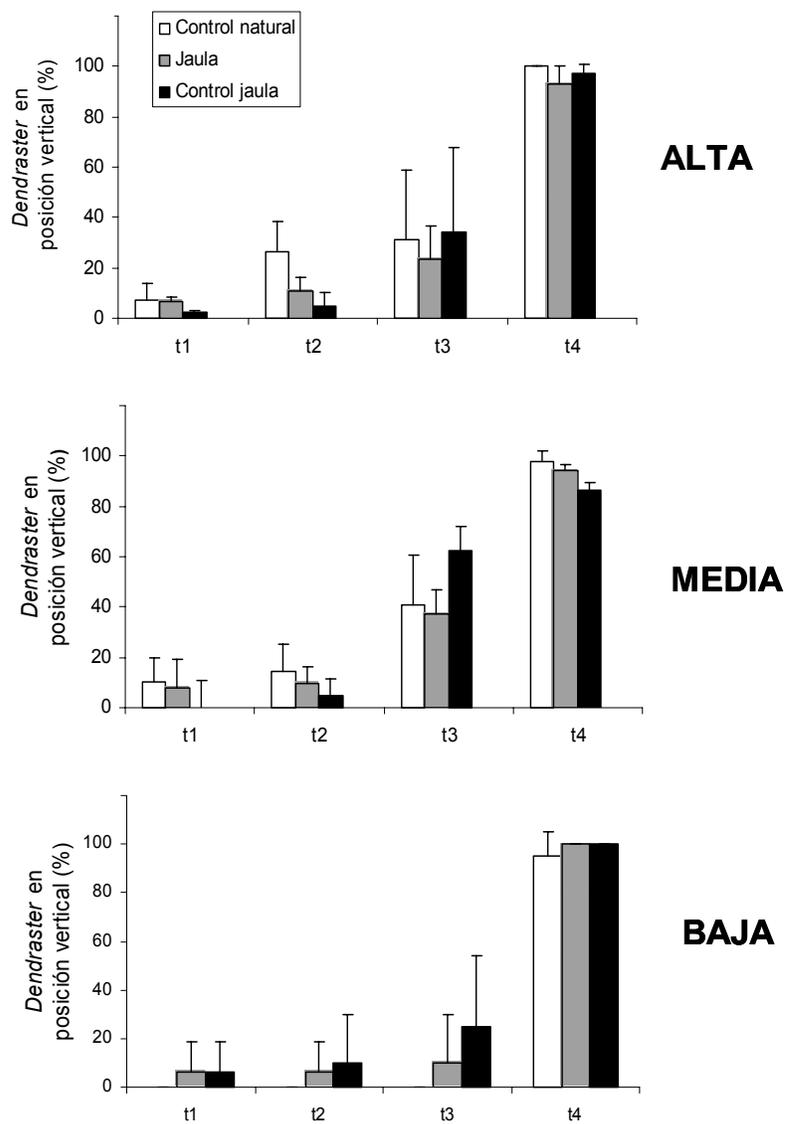


Figura 29. Porcentaje de *Dendroaster excentricus* en posición vertical de cada tratamiento de densidad (ALTA; MEDIA y BAJA) durante las sesiones fotográficas del experimento manipulativo (t1-t4). Control natural (abiertas), Jaulas (con trama) y Control-jaula (sólidas).

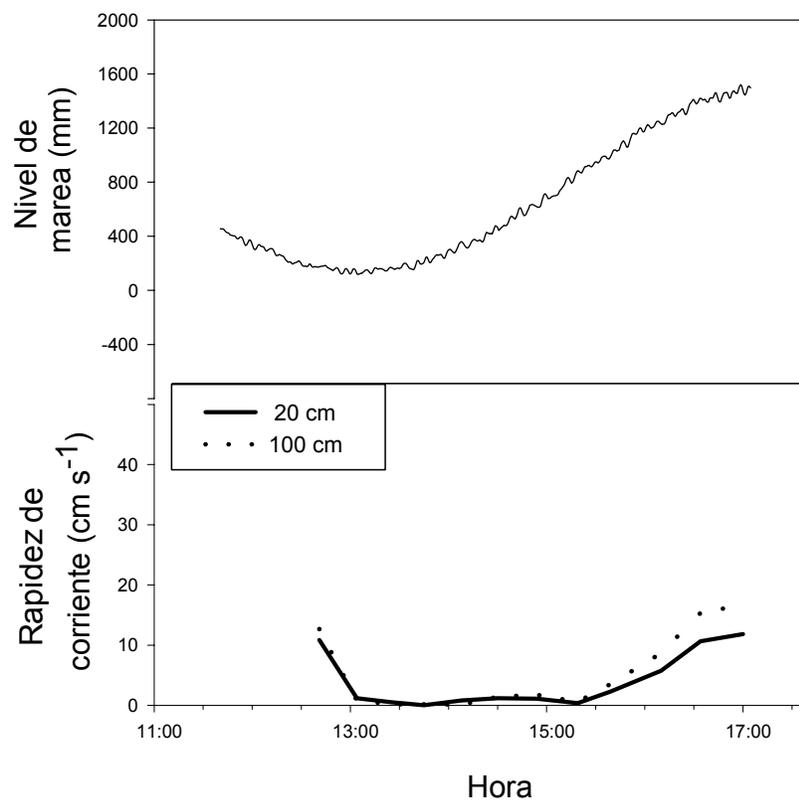


Figura 30. Nivel de marea respecto a la bajamar media inferior y rapidez de corriente a 20 y 100 cm del sedimento durante el experimento de manipulación de densidad.

Los resultados del ANOVA de tres vías con los porcentajes de individuos verticales indicaron diferencias significativas debidas a la densidad ( $p = 0.01048$ ) y al tiempo ( $p < 0.00001$ ) pero no al tipo de encierro ( $p = 0.756$ ).

Las tres densidades presentaron un patrón de comportamiento similar en el tiempo. La diferencia principal estuvo en los controles naturales de baja densidad en los que no se observaron individuos verticales hasta  $t_4$  (Figura 29). En las comparaciones *a posteriori* se encontraron diferencias significativas entre los controles naturales de densidad intermedia y los de baja densidad de  $t_3$  ( $p = 0.019$ ). Los individuos de *D. excentricus* que se encontraban a densidades intermedias parecieron reaccionar más rápido para adquirir la posición vertical, ya que se observaron mayores porcentajes de individuos verticales en  $t_3$  que en los tratamientos de baja y alta densidad. Sin embargo, los valores de  $p$  no fueron significativos pero estuvieron cerca del límite de significancia en algunos casos ( $p = 0.06$  entre las jaulas a densidad media y baja de  $t_3$  y  $p = 0.053$  entre controles-jaula media y baja de  $t_3$ ).

El porcentaje de individuos verticales en todos los tratamientos se correlacionó de manera positiva con el nivel de marea. Las correlaciones entre el porcentaje de individuos verticales y el nivel de marea fueron significativas ( $p < 0.05$ ) con excepción de los datos obtenidos de los controles naturales, las jaulas de baja densidad y los controles-jaula de densidad media ( $p = 0.69, 0.57$  y  $0.61$ , respectivamente).

Además, el porcentaje de individuos verticales se correlacionó positivamente con la rapidez de corriente a 20 cm por encima del fondo. Con excepción del control-jaula de alta densidad ( $p = 0.052$ ) y los tres tratamientos de densidad media, para los

cuales las correlaciones no fueron significativas ( $p = 0.58, 0.24$  y  $0.55$ , para control, control-jaulas y jaulas, respectivamente), todas las correlaciones con la rapidez de corriente fueron significativas ( $p < 0.05$ ).

### **III.3.2. Efecto de la densidad sobre la orientación**

Al controlar la densidad, no hubo un patrón de orientación con las corrientes similar al observado bajo condiciones naturales, aún en el caso de los controles. En muy pocas de las distribuciones de orientaciones obtenidas durante el experimento de densidad controlada se pudo rechazar la hipótesis de distribución aleatoria (prueba de Rayleigh). La mayoría de las distribuciones no aleatorias se presentaron durante las sesión t4 (Figuras 31-33), cuando la rapidez de la corriente incrementó considerablemente. La ausencia de una relación entre las orientaciones no aleatorias y la rapidez de la corriente concuerda con los resultados del seguimiento bajo condiciones naturales en mareas muertas en donde con corriente inferior a los  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  no hubo patrón de orientación. También se detectaron distribuciones no aleatorias en las jaulas de densidad alta en t1 y en los controles-jaula de densidad alta durante t2, cuando muy pocos individuos se encontraban en posición vertical (Figura 31).

En t4, todos los tratamientos de densidad media difirieron significativamente de la aleatoriedad según la prueba de Rayleigh (Figura 32). Esto también se observó para el tratamiento control-jaula de densidad alta y el control natural de baja densidad (Figuras 31 y 33). La densidad efectiva para el tratamiento control-jaula

de densidad alta fue equivalente a la densidad media en las jaulas (~20 galletas por jaula) debido al movimiento de los individuos fuera del área fotografiada.

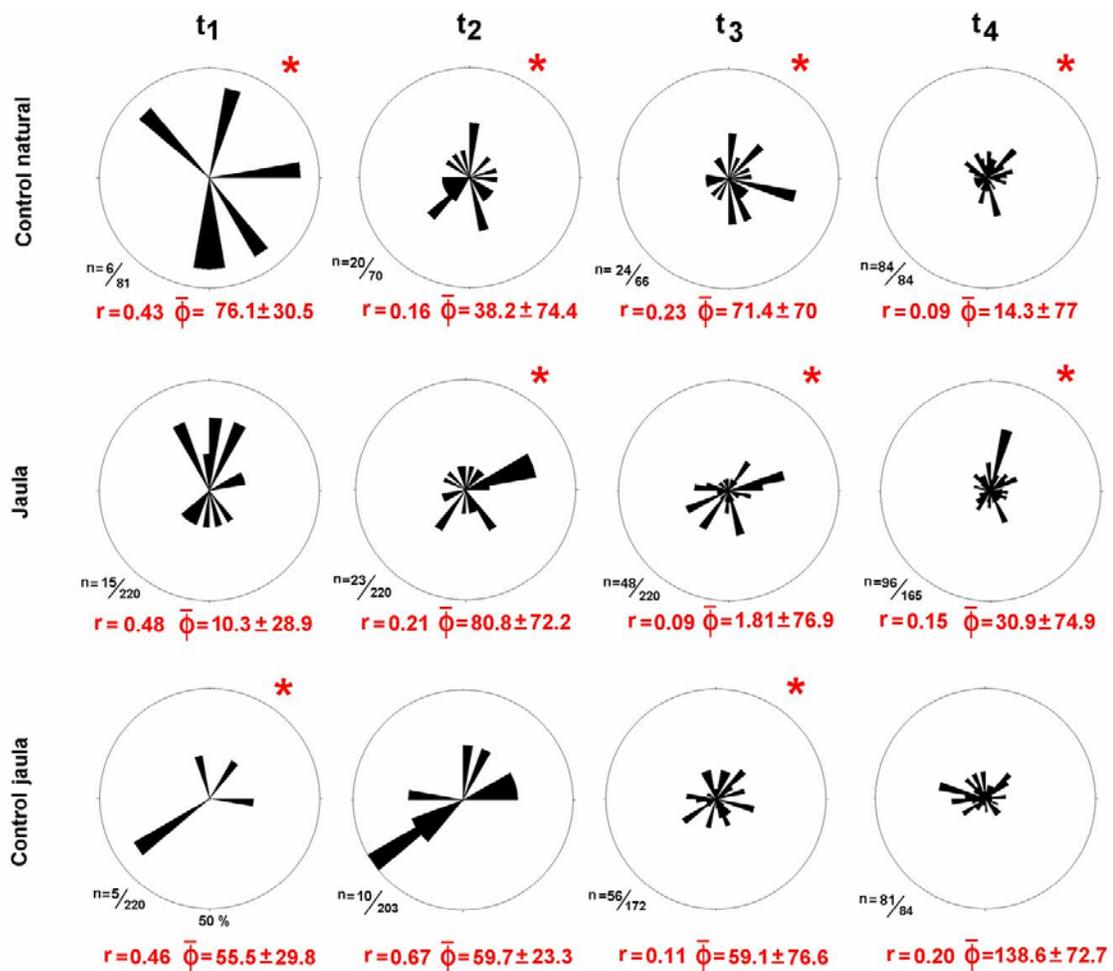


Figura 31. Orientación de *Dendroaster excentricus* verticales en los diferentes tratamientos de **densidad alta** en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la  $r$  de Rayleigh, ángulo promedio y

desviación angular. \* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh.

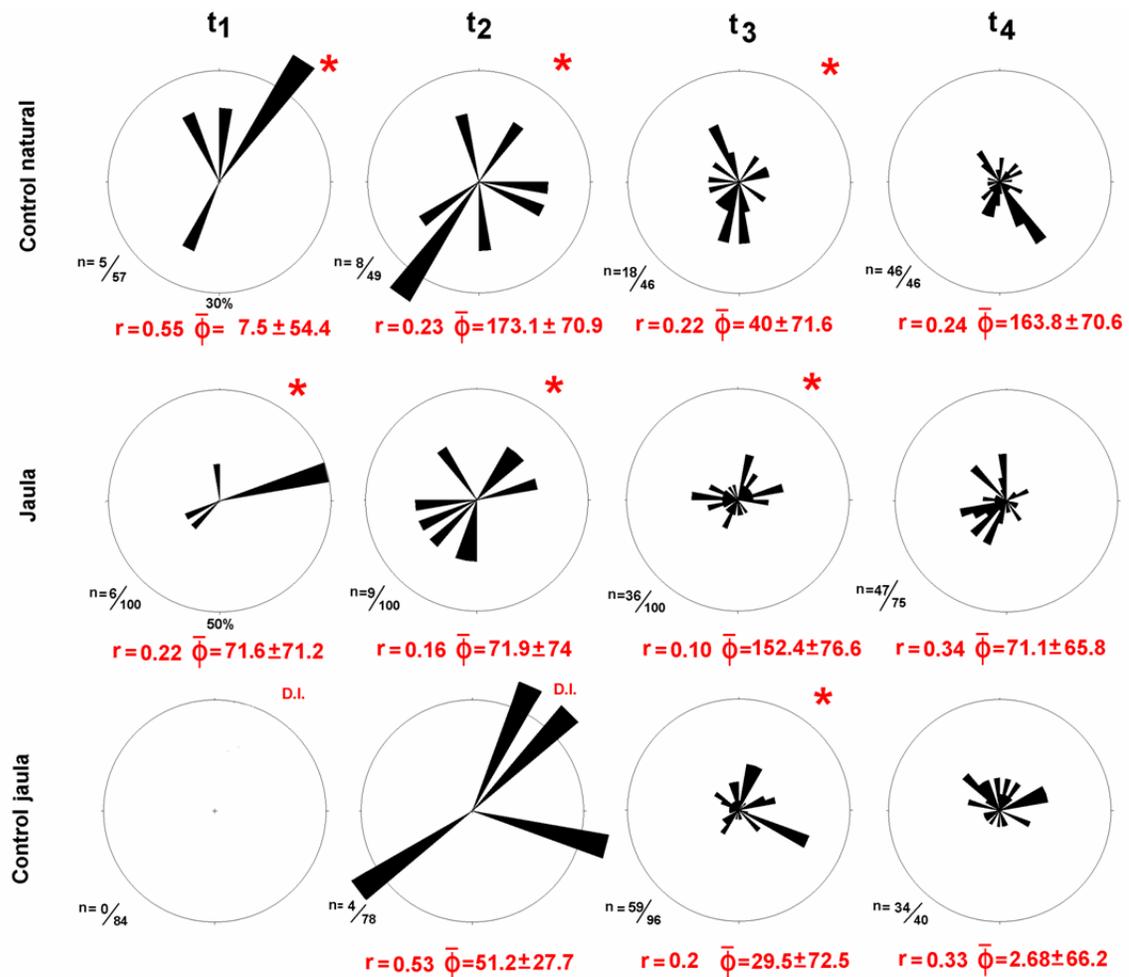


Figura 32. Orientación de *Dendroaster excentricus* verticales en los diferentes tratamientos de **densidad intermedia** en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la  $r$  de Rayleigh, ángulo promedio y desviación angular. \* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh. D.I. = datos insuficientes para realizar los cálculos de aleatoriedad.

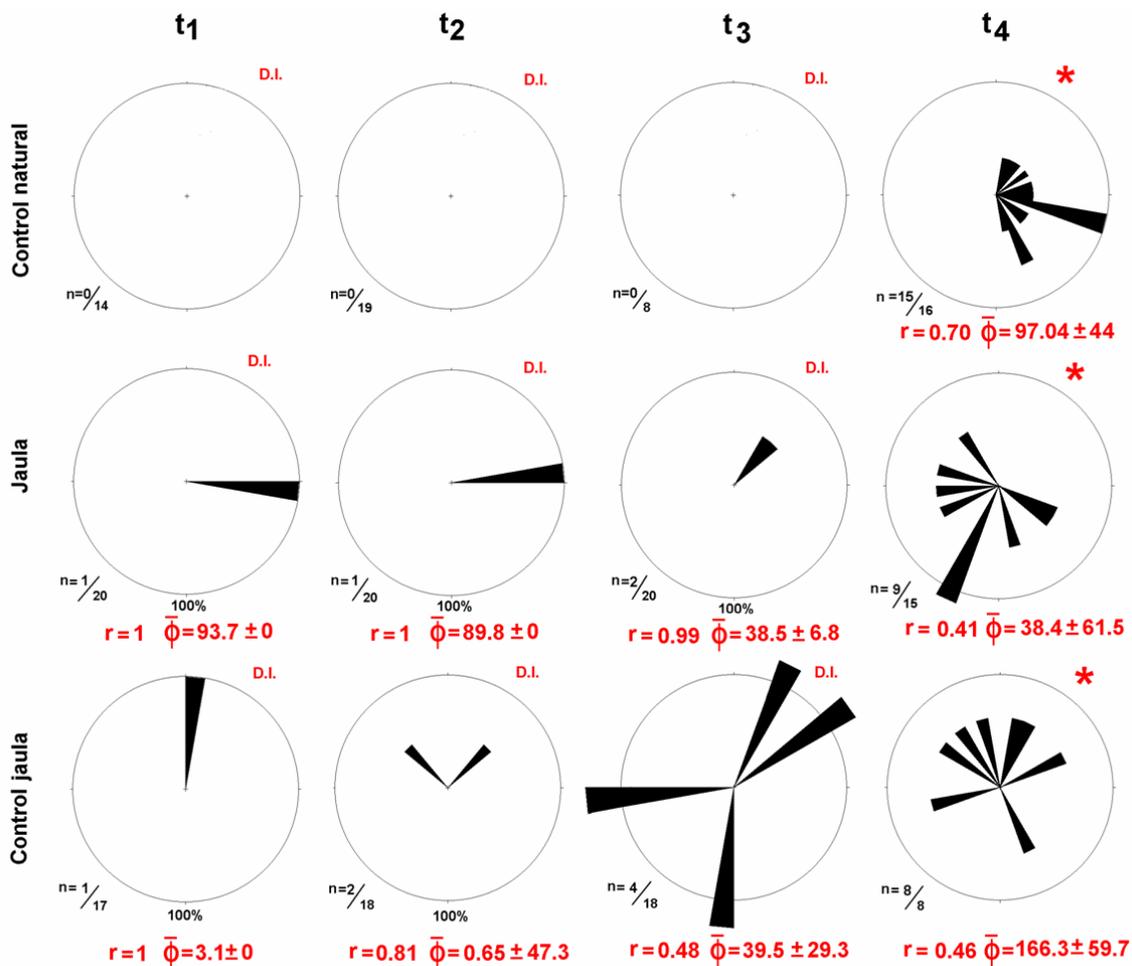


Figura 33. Orientación de *Dendroaster excentricus* verticales en los diferentes tratamientos de **densidad baja** en el tiempo (t1-t5). En cada tratamiento se presenta el número de individuos verticales respecto al número total de galletas así como la  $r$  de Rayleigh, ángulo promedio y

desviación angular. \* Distribuciones aleatorias según el estadístico de Rayleigh.  
D.I. = datos insuficientes para realizar los cálculos de aleatoriedad.

Los vectores promedio ( $\gamma$ ) de la mayoría de las distribuciones fueron menores a los observados en el experimento bajo condiciones naturales, lo que revela la ausencia de orientación. En algunos casos hubo vectores de módulo 1, pero esto ocurrió en distribuciones con sólo un individuo vertical, por lo que no es representativo de la población general.

Los ángulos promedio de los diferentes tratamientos variaron en el tiempo y aun en las distribuciones no aleatorias no fue evidente la preferencia por algún ángulo en particular. En su mayoría, las desviaciones angulares superaron los  $60^\circ$ , lo cual indica mucha dispersión en los patrones de orientación.

Aunque algunas distribuciones resultaron no aleatorias (sin \* en las Figuras 31 - 33), no hubo relación con la dirección de la corriente (Figura 34). Al comparar la orientación promedio de *D. excentricus* de cada tratamiento con respecto a la dirección promedio de la corriente, se encontró que en ningún momento *D. excentricus* tendió a agruparse en torno a la dirección de la corriente ( $u < u_{(0.05)}$ ).

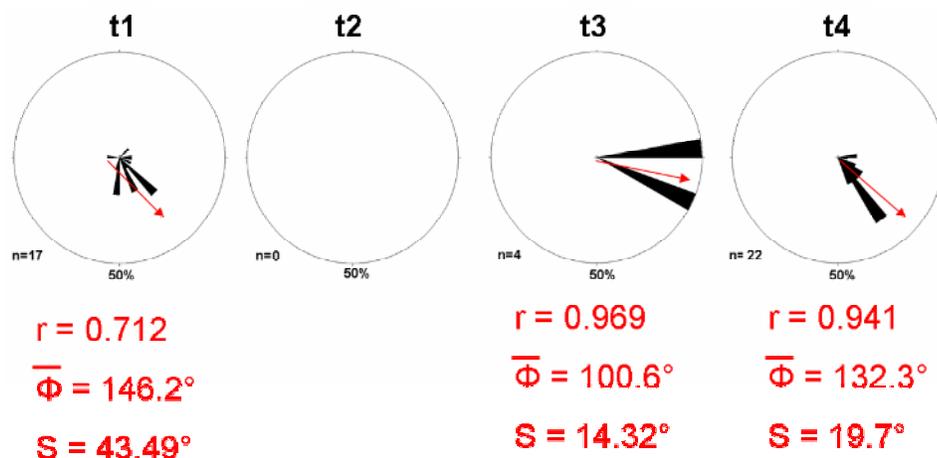


Figura 34. Dirección de la corriente durante el experimento en el cual se controló la densidad. La  $n$  representa el número de observaciones de la orientación de la veleta. El radio de los círculos representa el 50% de las observaciones.  $r$  es el estadístico o vector de Rayleigh,  $\bar{\phi}$  es la dirección promedio de la corriente (flechas) y  $S$  la desviación angular.

### III.3.3. Efecto de la densidad sobre la distancia entre individuos

La distancia promedio al vecino más cercano tendió a reducirse a través del tiempo en los tratamientos de densidad alta y media (Figura 35). En el tratamiento de baja densidad, fue difícil o imposible calcular las distancias, ya que en la mayoría de los casos hubo muy pocos individuos verticales. Por esta misma razón, no fue posible comparar estadísticamente todas las distancias de los diferentes tratamientos. Para poder comparar las distancias de manera estadística en el tiempo entre las diferentes categorías de densidad y entre las diferentes formas de aislamiento (control, jaula y control-jaula) habría sido necesario que todos los tratamientos presentaran datos (ANOVA tres vías). Por ello, sólo se compararon las jaulas y controles jaulas de densidad media y alta entre t2 y t4 (Recuadro Figura 35). Se

encontraron diferencias significativas ( $p = 0.000007$ ) entre las distancias promedio entre individuos con respecto al tiempo. Hubo diferencias en los tratamientos de densidad media y alta en t2 con respecto al t4. (Figura 35).

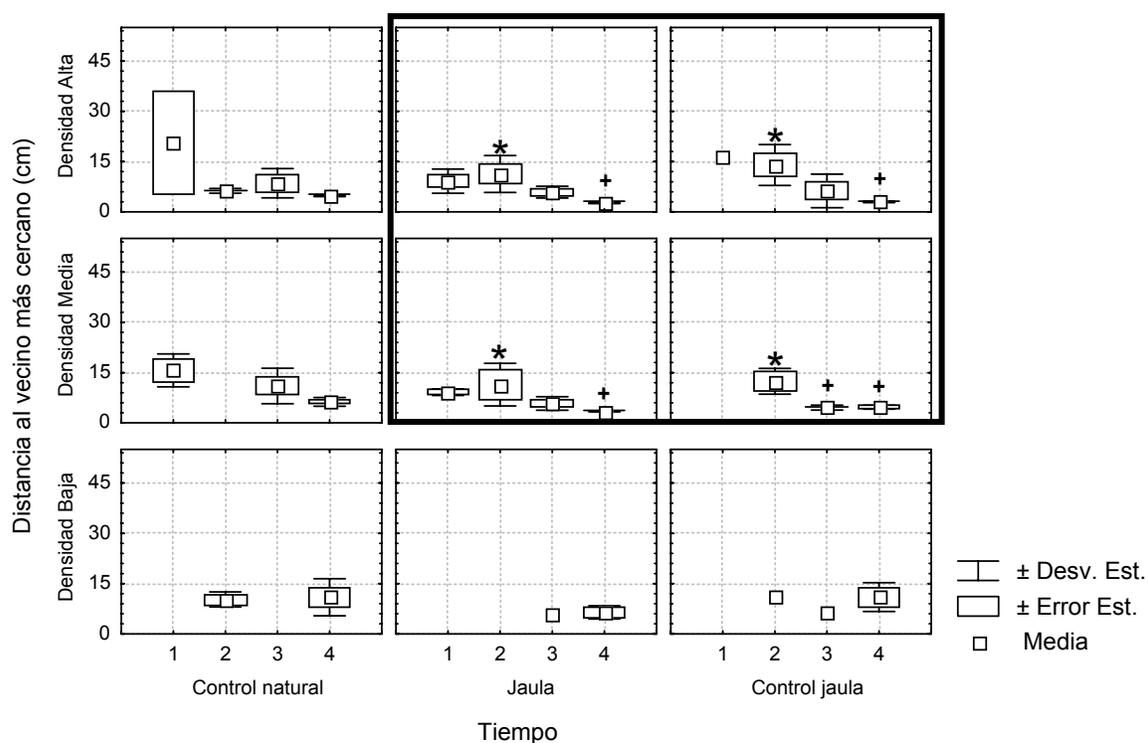


Figura 35. Distancias promedio al vecino más cercano (cm) de *Dendraster excentricus* durante el experimento controlando la densidad de *Dendraster excentricus*. La comparación estadística se hizo con las distribuciones que están dentro del marco y excluyendo el t1. Los grupos marcados con \* difirieron significativamente de los marcados con +.

La alteración de la densidad causada por los individuos que se enterraron, entraron o salieron de los cuadrantes fue considerada en el cálculo del índice de distancia al vecino más cercano (R), ya que se empleó el número real de individuos fotografiados en posición vertical para calcular la densidad real. Sin embargo, aunque la densidad de individuos de cada tratamiento era adecuada, durante t1 y t2 la cantidad de individuos verticales no fue suficiente para estimar los parámetros principalmente en el caso de los tratamientos de baja densidad. Al igual que con el análisis de la distancia promedio, el índice de distancia al vecino más cercano (R) fue comparado entre los tiempos t2 a t4 en las categorías de densidad alta y media de las jaulas y controles jaulas (Figura 36).

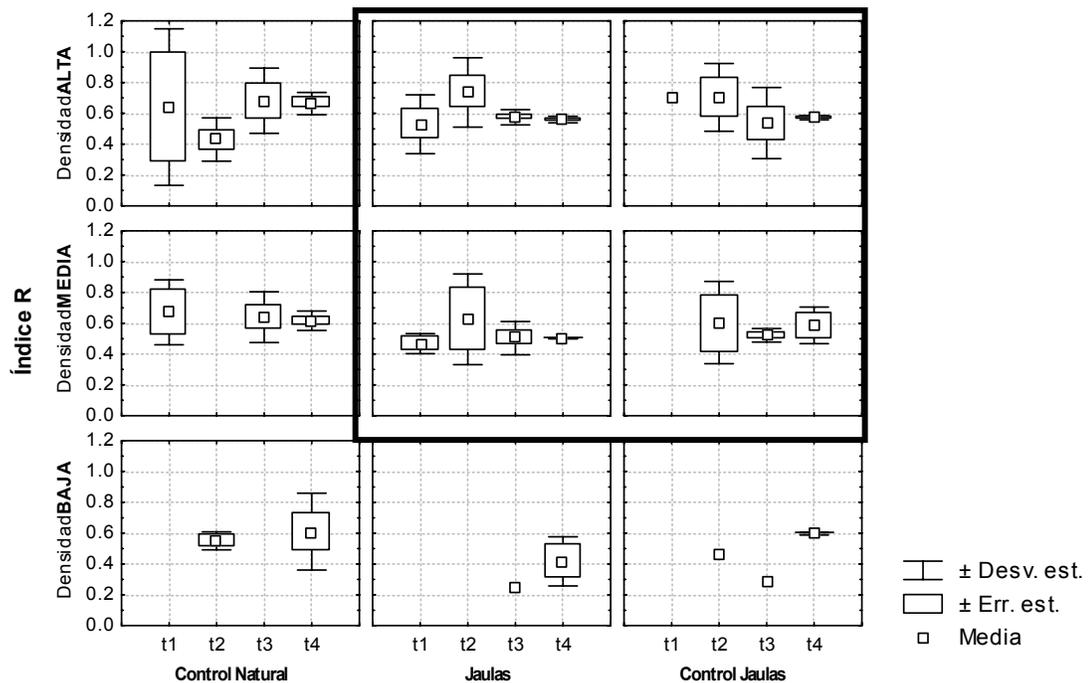


Figura 36. Valores del índice R de distancia al vecino más cercano durante el experimento de control de densidad de *Dendroaster excentricus*. En la sesión t1 no hubo suficientes individuos verticales para calcular el índice R en la mayoría de los tratamientos. La comparación estadística se hizo con los datos dentro del recuadro. No hubo diferencias significativas entre grupos.

Al comparar los resultados del índice R de distancia al vecino más cercano entre las diferentes densidades, tiempo y forma de encierro (ANOVA de tres vías) no se encontraron diferencias significativas ni interacción entre los diferentes tratamientos ( $p < 0.05$ ). La mayor variación del índice R fue durante sesión t1, en la cual hubo pocos individuos en posición vertical (Figura 36). La variación dentro de cada grupo se redujo a través del tiempo. Con excepción de los controles, el índice tendió a aumentar en t2 y a disminuir en t3 y t4. En las tres categorías de densidad en t4, el índice tuvo valores de alrededor de 0.6 con muy poca variación.

## IV. DISCUSIÓN

Las variaciones en las condiciones ambientales regulan los procesos y patrones ecológicos (Poff *et al.*, 2003). Los sistemas estuarinos son ambientes dinámicos que se caracterizan por la fluctuación regular de condiciones físicas y biológicas. La mayoría de los trabajos publicados referentes a los factores que influyen sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* se han realizado en el laboratorio o en zonas expuestas, donde *D. excentricus* habita a una mayor profundidad (12-15 m), y donde los efectos de factores físicos y biológicos pueden ser muy distintos a los que predominan en un lugar somero como el Estero de Punta Banda. Por ejemplo, Timko (1975) fue la primera en tratar de identificar los factores que desencadenan el patrón de comportamiento alimentario de *D. excentricus*. Para discriminar entre la influencia de la rapidez de corriente y la cantidad de alimento suspendido, realizó un experimento de laboratorio en el cual observó que *D. excentricus* se colocaba en la posición vertical en respuesta a la combinación de movimiento del agua, alta densidad y presencia de partículas suspendidas. La influencia del nivel de marea no fue tomada en cuenta en sus experimentos.

En este estudio, se evaluó la relación entre factores biológicos (modo de alimentación, disponibilidad de alimento, orientación, densidad de *D. excentricus* y la distancia entre individuos) y factores físicos (nivel de marea, dirección y rapidez de las corrientes). En el Estero de Punta Banda, el patrón de alternancia en el modo de alimentación de *D. excentricus*, su patrón de orientación y la distancia

entre *D. excentricus* verticales fueron diferentes a lo descrito en la literatura para galletas que habitan zonas costeras expuestas.

#### **IV.1. Inducción de la posición vertical**

Entre los diferentes factores estudiados que influyen sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* en el Estero de Punta Banda, el nivel de la marea resultó ser el factor fundamental en generar el cambio en el modo de alimentación. El nivel de la marea fue la variable que estuvo más altamente correlacionada con el porcentaje de individuos en posición vertical (coeficientes de correlación significativos de hasta 0.995). Tanto los días de mareas vivas como durante los de mareas muertas, el menor porcentaje de *D. excentricus* vertical se registró durante la marea baja (entre 5 y 40 %). Conforme incrementó el nivel de marea, el porcentaje de *D. excentricus* en posición vertical aumentó gradualmente hasta llegar al 100% durante la mayor altura de marea (Figuras 14 a 17). Al descender el nivel del agua, *D. excentricus* abandonó la posición vertical de manera progresiva (ca. 70% de individuos se encontraban en posición vertical cuando la marea estaba descendiendo), hasta aproximarse al 0% durante la marea baja.

Hasta la fecha, no se había examinado cuantitativamente el efecto del nivel de marea sobre el modo de alimentación de *D. excentricus*. Sin embargo, los resultados de este estudio coinciden con lo observado por Merrill y Hobson (1970), quienes identificaron que la posición de *D. excentricus* se relaciona con la

marea. De igual forma, Timko (1975) observó que en algunas poblaciones de zonas protegidas como las de Newport Harbor y Morro Bay (California, EE.UU.), *D. excentricus* alternaba entre el modo de alimentación vertical y horizontal. Los individuos asumían la posición horizontal o se enterraban cuando el movimiento del agua era muy bajo o cuando descendía la marea; al subir la marea, emergían en posición vertical. En otros lugares protegidos, como Puget Sound (Washington, EE.UU.), *D. excentricus* también ha sido reportada en posición horizontal durante la marea baja (Birkeland y Chia, 1971). Sin embargo, todas estas observaciones fueron cualitativas. Además, la mayoría de las observaciones del comportamiento alimentario de esta especie en sitios protegidos son reportes puntuales y sin un seguimiento en el tiempo.

El porcentaje de individuos de *D. excentricus* en posición vertical también presentó una correlación positiva con la rapidez de la corriente, aunque los valores de los coeficientes de correlación fueron menores que para el caso del nivel de la marea y las relaciones no fueron estadísticamente significativas. Es probable que la ausencia de correlaciones significativas entre el porcentaje de individuos en posición vertical y la rapidez de la corriente se deba a bajos valores de  $n$  (Zar, 1984). Nakamura (1994), describe que en el laboratorio, la ausencia de corrientes causa que *D. excentricus* tienda a permanecer en posición horizontal, mientras que con corrientes moderadas adquiere la posición vertical. Este autor no tomó en cuenta el nivel de la marea en los experimentos de laboratorio.

En otras especies que presentan plasticidad en el comportamiento alimentario, como en los poliquetos de la familia Spionidae, la rapidez de corriente es el factor que induce el cambio de modo de alimentación. Bajo rapidez de corriente moderada, estos poliquetos dejan de alimentarse del sedimento, y elevan los tentáculos alimentándose de la columna de agua hasta que la intensidad de corriente disminuye (Taghon *et al.*, 1980). Con base en el efecto de la corriente sobre el comportamiento de los poliquetos, se esperaba que la rapidez de corriente fuera el factor inductor de la posición vertical en *D. excentricus*. Sin embargo, al observar las correlaciones positivas entre el porcentaje de individuos en posición vertical, el nivel de marea y la rapidez de la corriente, los factores que influyen sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* parecen ser más complejos que los que inducen la alimentación por suspensión en los poliquetos spionidos.

Una observación que destaca la importancia del nivel de marea con respecto a la rapidez de corriente es que el mayor porcentaje de *D. excentricus* en posición vertical se observó durante la marea alta, cuando la rapidez de la corriente fue casi nula. En contraste, durante la marea baja, cuando la rapidez de la corriente también fue muy baja, la mayoría de los individuos se encontraban en posición horizontal. Por lo tanto, el nivel de marea es un factor aún más importante que la rapidez de la corriente en el comportamiento alimentario de *D. excentricus* en zonas someras protegidas.

En todos los casos el porcentaje de individuos de *D. excentricus* verticales estuvo correlacionado de manera positiva con el flujo de materia orgánica (coeficientes de correlación entre 0.18 y 0.57), mientras que con la concentración de materia orgánica en el agua, las correlaciones fueron negativas y positivas (coeficientes de correlación entre -0.03 y 0.61). La correlación positiva entre la posición vertical de *D. excentricus* y el flujo de materia orgánica se explica por la dinámica de la alimentación suspensívora de *D. excentricus*. La rapidez con la que el alimento pasa cerca de sus apéndices afecta la tasa de captura (Timko, 1975). En otras palabras, si la concentración de materia orgánica en el agua es escasa y además hay muy baja rapidez de corriente, la disponibilidad de material en suspensión cerca de los apéndices sería muy baja. Por el contrario, habiendo escasa concentración de materia orgánica en el agua pero mayor rapidez de corriente, la disponibilidad de partículas aumentaría, ya que pasarían cerca de los apéndices con mayor frecuencia. Como en otros organismos filtradores y suspensívoros, debe existir un flujo óptimo por encima del cual la capacidad de captura se vea físicamente limitada (Wildish y Kristmanson, 1997).

Se encontró una correlación positiva entre el nivel de marea y la concentración de materia orgánica (coeficientes de correlación entre 0.42 y 0.78) y entre el nivel de marea y el flujo de materia orgánica (coeficientes de correlación entre 0.11 y 0.69). Se esperaba que al existir mayor flujo de materia orgánica en el agua, se observaría una mayor cantidad de galletas en el modo de alimentación vertical, ya que se ha observado que al enriquecerse el sedimento, *D. excentricus* se

mantiene en modo de alimentación horizontal (Fodrie *et al.*, en evaluación). Sin embargo, bajo condiciones naturales este patrón no fue observado. Los índices de correlación entre la concentración de materia orgánica en el agua y la proporción de individuos verticales estuvieron muy por debajo de los obtenidos al correlacionar el porcentaje de individuos verticales con el nivel de marea en todos los muestreos.

De esta manera, para explicar el cambio de modo de alimentación el nivel de marea fue el factor más importante por arriba de la influencia del flujo de materia orgánica o la rapidez de corriente.

No se pudo establecer la razón por la cual *D. excentricus* se coloca en posición horizontal durante la marea baja en el Estero de Punta Banda. Es probable que la posición horizontal les facilite enterrarse y prevenir la desecación en caso de que la marea baje hasta el punto de quedar expuestos, lo cual ocurre en esta zona durante niveles de mareas inferiores a la media de la bajamar inferior.

Otra causa puede ser el cambio en la abundancia de microalgas bentónicas, como las diatomeas. Las diatomeas constituyen el grupo principal de algas bentónicas móviles que habitan en las capas superiores del sedimento (MacIntyre *et al.*, 1996). Las diatomeas forman parte de la dieta de *D. excentricus* (Timko, 1975). En algunos sistemas estuarinos, este grupo de microalgas llega a representar más de un tercio de la producción primaria (Sullivan y Moncreiff,

1988). Muchas especies de diatomeas móviles migran verticalmente dentro del sedimento con tasas de movimiento que pueden llegar hasta los  $25 \mu\text{m s}^{-1}$  (Edgar y Pickett-Heaps, 1984). Se ha propuesto que éste patrón de migración está relacionado con los ciclos de marea y con ritmos circadianos (Hopkins 1966a; Saburova y Polikarpov, 2003). Las diatomeas migran hacia abajo en los sedimentos durante el ascenso de la marea, previniendo ser resuspendidas (Hopkins 1966b). Por el contrario, durante la marea baja ascienden en busca de mayor intensidad de luz, necesaria para la fotosíntesis. El ascenso de las algas aumenta la densidad de las células en la superficie del sedimento durante dicho periodo (Hopkins, 1966b).

El patrón de migración de las diatomeas coincide con el comportamiento horizontal de *D. excentricus*. Es posible que en sistemas someros, donde hay una alta abundancia de diatomeas en los sedimentos, *D. excentricus* se coloque en posición horizontal cuando hay la mayor abundancia de algas en las capas de sedimento más próximas (durante la marea baja). Cuando las algas migran hacia niveles inferiores del sedimento, *D. excentricus* se observa en posición vertical, alimentándose de la columna de agua. En marea alta el costo energético de colocarse en posición vertical estaría compensado con el alimento que obtienen de la columna de agua cuando hay pocas diatomeas en el sedimento. Lamentablemente, los datos de materia orgánica en el sedimento no permiten verificar que esta sea la razón del comportamiento, puesto que la colecta de las muestras no fue diseñada para ello. Sin embargo, las mayores concentraciones

de materia orgánica en el sedimento se hallaron en mareas muertas, cuando el nivel de la altura de la columna de agua sobre *D. excentricus* era mayor que al coleccionar las muestras de sedimento en mareas vivas.

La diferencia entre el contenido de materia orgánica del sedimento entre los días de mareas vivas y muertas puede deberse a las diferencias en rapidez de corriente observada entre estos días. Durante mareas vivas, la rapidez de corriente de mayor intensidad resuspende la capa rica en materia orgánica que contiene microalgas y que se observa sobre el fondo durante las mareas muertas (observación personal). Esto explicaría que las muestras de sedimento fueran más ricas en materia orgánica durante las mareas muertas, y que la mayor concentración de materia orgánica en el agua se registrara en mareas vivas.

Se desconoce como *D. excentricus* identifica las condiciones ambientales que inducen un modo de alimentación u otro. Puede haber un mecanismo mediante el cual detecten el nivel de la marea, la concentración de algas bentónicas o algún otro factor. Es posible que sean sensibles a la presión de la columna de agua o al movimiento del agua por diferencias de presión. Esto se ha descrito para algunas especies de braquiópodos, los cuales distinguen la diferencia de presión dinámica entre los sifones inhalante y exhalante, lo que hace que se orienten hacia la posición que les genere la mejor tasa de filtración con el mínimo esfuerzo de bombeo LaBarbera (1977). Aunque *D. excentricus* no posee sifones, podría detectar diferencias de presión a través del madreporito (Figura 1), que es la

estructura mediante la cual regula la presión interna para el movimiento de apéndices, locomoción, etc. Independientemente de cual sea el mecanismo que induce a la posición vertical, los resultados del presente estudio indican que está correlacionado con el cambio de marea.

Para esclarecer el motivo por el cual *D. excentricus* se coloca en posición horizontal durante la marea baja, se recomienda realizar experimentos de laboratorio controlando la intensidad de la luz, en sedimento con diatomeas, sedimento libre de materia orgánica y controlando además la rapidez de corriente a un mismo nivel de la columna de agua.

#### **IV.2. Patrón de orientación**

Una vez que *D. excentricus* adquirió la posición vertical, se observó que la intensidad y dirección de la corriente fueron los factores claves en la generación de los patrones de orientación observados en el estero. Durante las mareas muertas (rapidez de corriente inferior a  $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), no se observó un patrón de orientación particular cuando el 100% de *D. excentricus* se encontraba en posición vertical. La ausencia de un patrón de orientación específico durante las mareas muertas difiere a lo reportado para sitios expuestos, en los cuales *D. excentricus* se ubica de forma paralela en la dirección de la corriente (Merrill y Hobson, 1970; Timko, 1975). La ausencia de orientación fue descrita previamente por Bikerland y Chia (1971) en un avistamiento puntual en Puget Sound

(Washington, EE.UU.). Estos autores atribuyeron la distribución “desordenada” a la complejidad de las corrientes de esa localidad.

En contraste, durante mareas vivas, cuando se alcanza una rapidez de corriente superior a los  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , sí hubo un patrón claro en la orientación de *D. excentricus* en posición vertical (Figura 20). La orientación promedio de los individuos se relacionó con la dirección de la corriente (Figura 22). Esto fue evidente durante las tres primeras sesiones fotográficas del día 24 de febrero. La mejor alineación se observó durante t1, poco después del máximo de marea pero antes del máximo de corriente (Figura 19). Posteriormente, la desviación angular (dispersión en la orientación) aumentó al alcanzarse el máximo de rapidez registrada, lo cual podría deberse a que las fuerzas generadas por la corriente muevan a *D. excentricus*. Es probable que en sitios expuestos también se observe una cierta desviación angular debido al efecto de la alta rapidez de corriente. Por debajo de  $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  de rapidez de corriente, no se observó un patrón de orientación coherente entre individuos.

Los patrones de orientación registrados en el Estero de Punta Banda durante mareas vivas coinciden con lo reportado por Merrill y Hobson (1970) para un sitio protegido (Morro Bay, EE.UU.). Esas galletas fueron observadas en posición vertical y paralelas a la corriente a niveles “moderados” de corriente de marea, mientras que bajo corrientes “menores” se oponían a la corriente o se colocaban en posición horizontal. Lamentablemente, Merrill y Hobson (1970) no mencionan

la rapidez específica de la corriente, lo cual dificulta la comparación con los resultados de este estudio.

La desviación angular de  $\pm 27^\circ$  con respecto al eje de orientación (promedio angular) observada durante el periodo en que *D. excentricus* se orientó de forma paralela a la corriente durante mareas vivas (Figura 20), concuerda con lo observado en un canal de marea de Morro Bay donde la mayoría de *D. excentricus* se encontraba entre  $0^\circ$  y  $18^\circ$  con respecto a la dirección de la corriente (sin orientación preferida respecto a la boca) bajo las mismas condiciones de marea (nivel de la marea bajando durante mareas vivas) (Merrill y Hobson, 1970). El sitio de estudio en Morro Bay es descrito por estos autores como de rapidez de corriente moderada y lo clasifican dentro del mismo grupo en el que colocan al Estero de Punta Banda. En Magu Lagoon, otro lugar citado en el mismo estudio, la rapidez de corriente era todavía más baja y la mayoría de *D. excentricus* se encontraba en un ángulo perpendicular a la corriente con la boca orientada hacia la corriente.

La razón por la cual *D. excentricus* se orienta con respecto a la dirección de corriente por encima de los  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  pudiera ser explicada por la eficiencia de captura o las fuerzas de levante y arrastre generadas por el flujo de agua sobre el organismo. Existen dos respuestas generales de los suspensívoros hacia la hidrodinámica: en una los organismos se orientan con el fin de optimizar la tasa

de captura de alimentos, y en la otra los organismos minimizan las fuerzas de levante o arrastre en su cuerpo (Wildish y Kristmanson, 1997).

La respuesta de *D. excentricus* hacia la hidrodinámica ha sido estudiada en zonas expuestas y en experimentos de laboratorio (Timko, 1975; 1976; O'Neill, 1978 y Nakamura, 1994). Se ha postulado que la alineación con respecto a la corriente aumenta la fuerza de levante, lo que favorece la tasa de captura del alimento en suspensión (O'Neill, 1978). A través de experimentos de laboratorio utilizando microesferas fluorescentes que se movían a una rapidez de  $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ , Timko (1975) encontró que la eficiencia de captura de partículas fue mayor en la posición vertical paralela a la corriente que en posición vertical perpendicular a la corriente o en posición horizontal. Postuló que esto se relaciona con la forma de la testa, la cual causa compresión entre las líneas de corriente que hay entre *D. excentricus* cercanos. De esta manera, los individuos tomarían ventaja de la curvatura de las líneas de corriente generadas por los vecinos paralelos aumentando su capacidad de captura (O'Neill, 1978).

Sin embargo, las fuerzas de levante y de arrastre aumentan de manera exponencial en función de la rapidez de la corriente (Timko, 1975; O'Neill, 1978). A baja rapidez de corriente, la fuerza de levante es despreciable y no mejora significativamente la eficiencia alimentaria, por lo que Timko (1975) predice que *D. excentricus* debe abandonar la posición vertical bajo tales condiciones debido al

posible costo energético. Esto explicaría la ausencia de un patrón de orientación coherente observado durante mareas muertas en este estudio.

Aunque el patrón de orientación varió en un intervalo de rapidez de corriente de entre los 10 y 20  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , determinar la rapidez a la cual deja de ser importante la fuerza de levante probablemente sea descrita por una función compleja. Habría que considerar las fuerzas que actúan sobre el material en suspensión (su masa, flotabilidad, distancia de la testa, movilidad, fuerza de arrastre, etc.). Es difícil predecir el límite inferior de eficiencia de captura de partículas de individuos en posición vertical basados solamente en la rapidez de corriente (O'Neill, 1978).

Los altos porcentajes de individuos orientados a ambos lados de las distribuciones examinadas para evaluar si predominaba la orientación oral-aboral descrita en estudios previos (p. ej. Timko, 1975; O'Neill, 1978, Tabla II), indican que si bien *D. excentricus* se orienta en el mismo eje de la corriente bajo ciertas condiciones de rapidez de corriente (Figura 22), no hay un patrón importante de orientación con respecto a la posición de la boca. Esto también fue observado en Morro Bay durante mareas vivas (Merrill y Hobson, 1970). En sitios como Zuma Beach (California) el 62% de los individuos analizados se encontró con la misma orientación respecto a la boca de su vecino más próximo (O'Neill, 1978).

Se ha propuesto que la orientación paralela entre individuos tiene una mayor implicación en la reducción de la fuerza de arrastre que en maximizar la fuerza de

levante (Nakamura, 1994). Aunque la razón exacta de la orientación no ha sido esclarecida, el patrón de orientación observado en el Estero de Punta Banda difiere del descrito en zonas expuestas y está estrechamente relacionado con la intensidad y dirección de la corriente.

### **IV.3. Distancia entre individuos y efecto de la rapidez de corriente**

La distancia promedio al vecino más cercano ( $\bar{r}_A$ ) varió durante los diferentes muestreos, pero no se encontró un patrón definido entre mareas vivas y muertas. La relación entre estas distancias y la intensidad de corriente planteada por O'Neill (1978) en donde la distancia entre vecinos más cercanos en posición oral-aboral varía proporcionalmente con el cuadrado de la rapidez de corriente, no fue evidente en el Estero de Punta Banda.

Las distancias promedio al vecino más cercano ( $\bar{r}_A$ ) obtenida durante mareas vivas (corriente entre 0 y 30 cm·s<sup>-1</sup>) presentó un intervalo de variación muy amplio (entre 4 y 15 cm) y no hubo diferencias significativas en el tiempo a pesar de experimentar corrientes cercanas a cero. Sin embargo, estas distancias promedio fueron bastante grandes en comparación con las distancias óptimas de alimentación predichas y calculadas por Timko (1975) y O'Neill (1978), las cuales reportan entre 0.9 y 3.5 cm a una rapidez de corriente entre 0 y 150 cm·s<sup>-1</sup>. Sin embargo, las comparaciones con los trabajos de Timko (1975) y O'Neill (1978) en términos de la magnitud de la distancia entre vecinos más cercanos es muy difícil,

ya que ambas analizaron las distancias entre individuos paralelos en configuración oral-aboral, y esa disposición no es común en el estero.

Al tomar en cuenta el efecto de la densidad usando el índice R de distancia al vecino más cercano, los valores obtenidos tanto en mareas muertas como en mareas vivas se ubicaron alrededor de 0.5, lo que indica que los vecinos están más próximos de lo esperado bajo una distribución uniforme y equidistante. Es decir, sí hubo una cierta tendencia a agruparse, y esa tendencia varió en el tiempo. Los dos grupos observados durante mareas muertas (Grupos A y B en Figura 25) indican que la distribución de *D. excentricus* se describe mejor como una distribución espacial uniforme ( $R=1$ ) cuando aumentó la marea y hubo una mayor cantidad de individuos verticales. Sin embargo, esta relación no se observó en mareas vivas bajo corrientes de mayor intensidad, ya que el valor del índice no varió significativamente en el tiempo (Figura 26). Los resultados obtenidos en el Estero de Punta Banda difieren de lo reportado para lugares expuestos como Zuma Beach (California), en donde se ha observado que el espacio entre *D. excentricus* es constante bajo una misma intensidad de corriente, aún cuando estas se distribuyen en parches de pocos o muchos individuos (O'Neill, 1978).

Es probable que las diferencias observadas entre el estero y las zonas expuestas estén relacionadas con las intensidades de corriente moderadas del Estero de Punta Banda y la menor densidad de individuos del sistema (Merrill y Hobson, 1970). Es factible que la ausencia de vecinos próximos observada en el sitio de

estudio ( $\bar{r}_A$  elevada y densidad baja), no promueva la búsqueda de un vecino para colocarse en la posición de beneficio propuesta por O'Neill (1978) pues los vecinos se encuentran a una distancia superior a la distancia que genera beneficios alimentarios.

#### **IV.4. Efecto de la densidad sobre el comportamiento alimentario**

El análisis de la densidad de individuos de *D. excentricus* en el Estero de Punta Banda, obedece al efecto observado en zonas expuestas de esta variable sobre la inducción de la posición vertical (Timko, 1975), sobre la orientación y la distancia entre individuos (Timko, 1975; O'Neill, 1978). La densidad promedio de galletas en el Estero de Punta Banda (93.8 individuos· m<sup>-2</sup>) obtenida en los muestreos preliminares, es comparable al reportado para otros lugares protegidos en la costa de California como Morro Bay y Newport Harbor, donde las densidades promedio eran respectivamente de 84 y 31 individuos· m<sup>-2</sup> (Merrill y Hobson, 1970). Estas densidades son bajas con respecto a las descritas en la literatura para sitios expuestos como Zuma Beach, en donde se han reportado desde 150 hasta más de 1000 individuos· m<sup>-2</sup> (Timko, 1975). Las diferencias observadas en el comportamiento alimentario (particularmente orientación de los individuos verticales) en sitios de diferente exposición al oleaje podrían estar relacionadas tanto a las diferencias respecto a la rapidez de corriente como a las diferencias en densidad de individuos.

Al manipular la densidad durante los experimentos con las jaulas, se observó que en los controles de baja densidad los individuos no se colocaron en posición vertical hasta t4. En el transcurso del experimento no se observaron diferencias significativas en el comportamiento entre las densidades intermedias y bajas, en las que el porcentaje de individuos verticales aumentó conforme el nivel de marea incrementó. A bajas densidades, no parece importante colocarse en posición vertical y menos aún orientarse con la corriente, pues no hay vecinos cercanos que mejoren la eficiencia de captura de alimento. Sin embargo, al incrementar la rapidez de corriente, la mayoría se colocó en posición vertical sin importar la densidad a la que se encontraban. Esto coincide con lo reportado por O'Neill (1978) con base en modelos hidrodinámicos, quien describe que a bajas densidades los individuos de *D. excentricus* actúan como si estuvieran solos, y que por lo tanto no hay una distancia óptima entre individuos.

A densidades intermedias y altas, se observó que un mayor porcentaje de individuos se colocó más rápidamente en posición vertical conforme subía la marea (alrededor del 40% en posición vertical en t3) que a densidades bajas (aproximadamente 30% en t3). Esto puede indicar que bajo una misma rapidez de corriente, es más importante para *D. excentricus* colocarse en posición vertical a densidades intermedias y altas que a densidades bajas. Lo cual podría deberse a la mejora de la eficiencia en la captura de alimento suspendido que generan los vecinos cercanos (O'Neill, 1978).

En cuanto a la influencia de la densidad sobre la orientación de *D. excentricus*, se encontraron orientaciones no aleatorias en casi todos los tratamientos de densidad intermedia al momento de mayor rapidez de corriente (t4). Aunque no se observó una orientación clara respecto a la corriente, como en el seguimiento bajo condiciones naturales, la prueba de Rayleigh indicó que la orientación de *D. excentricus* no era al azar. La rapidez de corriente máxima registrada durante el experimento manipulativo fue de aproximadamente  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en el flujómetro inferior, lo cual coincide con la rapidez a la cual se inició la pérdida del patrón de orientación en los días de mareas vivas del experimento bajo condiciones naturales. Esto explica que la orientación no sea clara, a pesar de que no fue estadísticamente aleatoria.

Aunque al estudiar el efecto de la densidad sobre la distancia promedio al vecino más cercano fue necesario eliminar algunos tratamientos por ausencia de datos, fue posible detectar una disminución de la distancia entre vecinos en el tiempo, en los tratamientos de densidad intermedia y alta (Figura 35). Esta reducción de la distancia media encontradas entre t2 y t4 en ambos tratamientos pueden deberse a que un mayor número de individuos se colocó en posición vertical al subir la marea (Figura 29). En consecuencia, hubo más individuos verticales, y la distancia entre ellos se redujo pues están confinados a un espacio limitado dentro de las jaulas. La alta variación en la distancia media entre vecinos más cercanos observada en t1 se explica porque hubo pocos individuos en posición vertical.

A una rapidez de corriente de aproximadamente  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , la distancia promedio entre vecinos más cercanos fue de alrededor de 5 cm, tanto a densidades intermedias como altas (Figura 35). No es del todo posible comparar estos resultados con los calculados por Timko (1975) u O'Neill (1978), pues ambas analizaron las distancias entre individuos paralelos; configuración que no fue observada durante el experimento manipulativo. Sin embargo, a la misma rapidez ( $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) la distancia reportada por O'Neill (1978) es de aproximadamente 1 cm en configuración oral-aboral, es decir con individuos paralelos con la boca en la misma dirección.

Cuando la densidad de individuos es considerada con el índice R de distancia al vecino más cercano, no se observaron diferencias significativas en el tiempo entre los tratamientos de densidad intermedia y alta. Es importante recordar que el tratamiento de densidad baja no se pudo analizar estadísticamente por la ausencia de individuos verticales. La ausencia de diferencias significativas entre el índice R a densidades altas e intermedias, confirma que las variaciones en las distancias promedio del experimento fueron producto de la densidad y no de los cambios en la rapidez de corriente como sugieren tanto Timko (1975) como O'Neill (1978).

O'Neill (1978) demostró que las agregaciones densas en posición vertical de esta especie mejoran la eficiencia de captura. En experimentos controlados de laboratorio con esferas inertes y con algas en suspensión, Timko (1975) demostró

que a densidades altas ( $960 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$ ) existe una mayor tendencia a colocarse en la posición vertical que a densidades más bajas (240 y 260  $\text{individuos} \cdot \text{m}^{-2}$ ). La presencia de alimento en el agua y la densidad alta de individuos probablemente actúan en sinergia, induciendo la postura vertical (Timko, 1975). La densidad de individuos en el estero se encuentra muy por debajo las densidades bajas descritas por Timko (1975), por lo cual es muy probable que la densidad afecte de manera diferente el comportamiento alimentario en sitios protegidos como el estero.

La relación positiva entre la densidad y el porcentaje de individuos en posición vertical en un mismo momento ha sido demostrada en otro estudio en la misma localidad (Fodrie *et al.*, en evaluación). Bajo las mismas condiciones ambientales, en densidades menores a  $75 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$  la cantidad de individuos verticales fue del 60%; mientras que en densidades arriba de  $325 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$ , el porcentaje de individuos verticales fue de 90% (Fodrie *et al.*, en evaluación).

#### **IV. 5. Efecto de la talla**

No se observó un efecto directo de la talla sobre el modo de alimentación. Los organismos menores a 20 mm de ancho en posición vertical representaron menos del 1% de las observaciones. El hecho de que aparecieran esporádicamente podría deberse a que la mayoría de estos organismos pequeños tiende a permanecer enterrada, evitando ser arrastrados por la corriente. El haber observado individuos pequeños en posición vertical en el Estero de Punta Banda

contrasta con lo reportado para sitios expuestos, donde los individuos juveniles generalmente se encuentran enterrados (Telford y Mooi, 1987). Se sabe que estos organismos de talla menor ingieren selectivamente granos de magnetita que usan como lastre (Chia, 1973). Es posible que la rapidez de corriente en el estero, más pequeñas que las reportadas en sitios expuestos, permita que organismos más pequeños puedan colocarse en posición vertical sin ser arrastrados. Se ha demostrado que el tamaño de *D. excentricus* varía con respecto a la región biogeográfica pero no con el tipo de hábitat (Nakamura, 1995). Previamente se había sugerido que *D. excentricus* de zonas protegidas era de menor tamaño que de zonas expuestas (Stanton *et al.*, 1979). Sin embargo, el trabajo de Nakamura (1995) no pudo probarlo encontrando que los individuos de zonas frías al norte son más grandes y pesados mientras que los de lugares más cálidos al sur son más pequeños y livianos. Este autor indica que tales diferencias podrían deberse a respuestas plásticas del fenotipo ante variación de parámetros ambientales o podrían estar fijadas mediante selección natural.

La distribución bimodal observada sólo en los muestreos preliminares (Figura 13), pudiera ser explicada si la(s) generación(es) menos representada(s) en el medio de la distribución sean individuos que nacieron durante un periodo desfavorable. Para entender esta distribución sería necesario un estudio de edad-talla pues también es posible que crezcan rápidamente cuando están alrededor del intervalo de talla menos abundante. Fodrie y colaboradores (en evaluación) encontraron dos grupos marcados de tallas que coincide con lo observado en los muestreos

preliminares de este estudio y que atribuyen a un crecimiento rápido en torno a la talla donde pasan de un grupo a otro. Para entender esto, se recomienda un estudio de la relación edad-tamaño de *D. excentricus* en el estero a través de las bandas de crecimiento de la testa.

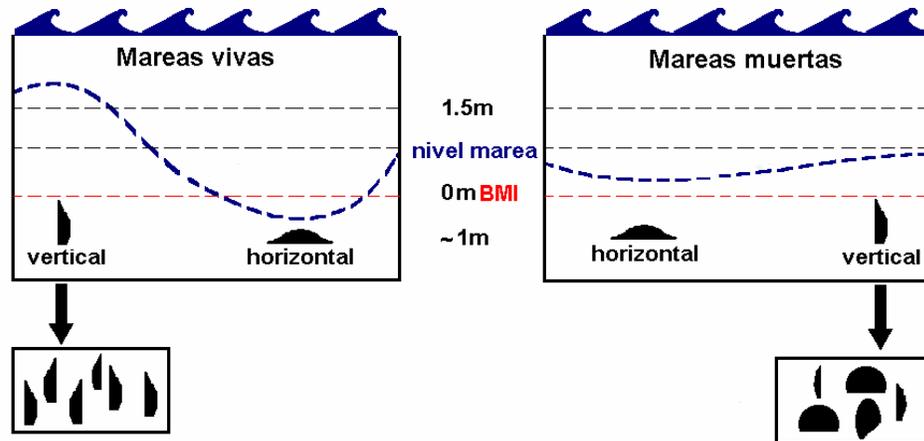
## **V. CONCLUSIONES: modelo del comportamiento alimentario entre sistemas expuestos y protegidos**

Con base en los resultados presentados en las secciones anteriores y en la literatura publicada hasta la fecha, se propone un modelo del comportamiento alimentario de *D. excentricus* para sistemas estuarinos someros y para zonas expuestas (Figura 37). En las zonas expuestas, *D. excentricus* pasa más tiempo en posición vertical que en zonas protegidas (Timko, 1976). En sistemas estuarinos, se colocan en posición horizontal al bajar la marea (Figura 37) y tienden a enterrarse pero no a moverse hacia zonas más profundas (Merrill y Hobson, 1970), mientras que al subir la marea prefieren la posición vertical (Figura 37). En los sistemas estuarinos, el nivel de marea parece ser el factor principal que influye sobre el comportamiento diferencial de alimentación de *D. excentricus*, tanto durante mareas vivas como muertas. En el Estero de Punta Banda, la mayor proporción de galletas se encuentra entre 0.6 y 1.2 m de profundidad (Merrill y Hobson, 1970), mientras que en costas expuestas y semi-protegidas *D. excentricus* se encuentran a mayor profundidad (4-15m) (Merrill y Hobson, 1970; Parks, 1973; Timko, 1975). Es posible que los cambios en el nivel de marea no sean importantes para los parches de galletas que se encuentran a profundidades típicas de las poblaciones de las zonas expuestas, donde las variaciones en la columna de agua no son proporcionalmente tan dramáticas. Además, es posible que la concentración de diatomeas bentónicas no sea tan variable como en los estuarios ya que se ha observado que los cambios de salinidad y de concentración de nutrientes afectan la concentración de diatomeas

(Underwood y Provot, 2000). En las zonas donde *D. excentricus* habita a mayor profundidad no existe el peligro de quedar expuestas al bajar la marea por lo que no se colocan en posición horizontal bajo esta condición (Figura 37).

Otros factores que influyen sobre el comportamiento alimentario de *D. excentricus* son la rapidez de corriente y la disponibilidad de alimento, tanto en la columna de agua como en el sedimento (Fodrie *et al.*, en evaluación). La rapidez de corriente influye tanto en la posición como en la orientación (Merrill y Hobson, 1970). En el Estero de Punta Banda, los individuos de *D. excentricus* verticales no siempre se ubicaron de manera paralela como ocurre en las costas expuestas. Se observaron paralelos a la dirección de la corriente durante los intervalos de mayor rapidez, pero tan sólo en los días de mareas vivas. Adicionalmente, no se observó una preferencia respecto a la orientación de la boca al orientarse paralelas las unas a las otras. Durante mareas muertas, aunque se colocaron verticalmente durante la marea alta, no hubo un patrón de orientación con las corrientes o de forma paralela entre individuos (Figura 37).

## A. AMBIENTE PROTEGIDO



## B. AMBIENTE EXPUESTO

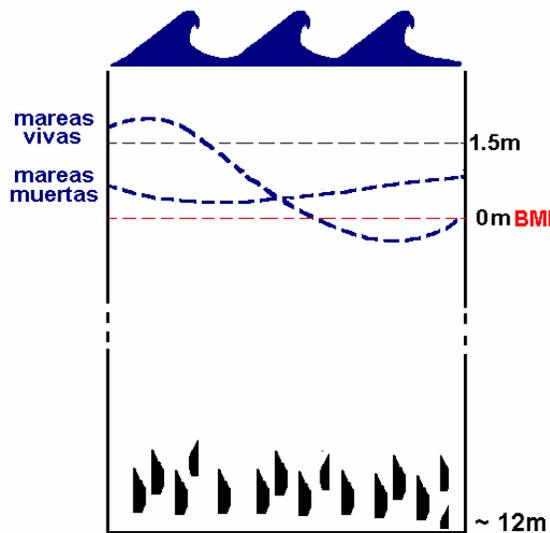


Figura 37. Modelo comparativo del comportamiento alimentario de *Dendraster excentricus* entre lugares protegidos y expuestos. El nivel de marea influye sobre la posición de los individuos en sitios protegidos. En marea alta se encuentran verticales y en marea baja en posición horizontal independientemente de que las mareas sean vivas o muertas. Cuando hay mayor rapidez de corriente se alinean de forma paralela. En sitios expuestos *D. excentricus* está a mayor profundidad y el nivel de la marea no parece afectar el comportamiento.

La ausencia de un patrón de orientación claro en mareas muertas coincide con reportes para el Estero de Punta Banda (Merrill y Hobson, 1970) y para otros lugares protegidos como Puget Sound (Birkeland y Chia ,1971) y con la presencia de intensidades de corriente menores, como los observados por Nakamura (1994) en condiciones de laboratorio. Las mayores corrientes registradas en el estero ocurren en la zona de la boca, pudiendo llegar hasta  $1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pritchard *et al.*, 1978). A una menor escala, las corrientes en zonas protegidas, como Puget Sound, pueden ser muy complejas (Birkeland y Chia ,1971). Cuando aumenta el oleaje en sitios protegidos como Newport Harbor debido a vientos locales, aumenta el número de galletas en posición vertical (Merrill y Hobson, 1970). Algunos valores de rapidez de corriente estimados para las zonas expuestas donde habita *D. excentricus* están entre  $110$  y  $130\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (O'Neill, 1978). Cuando la rapidez de corriente es extrema, como en condiciones de tormenta, *D. excentricus* tiende a permanecer bajo el sedimento (Merrill y Hobson, 1970).

El hecho de que *D. excentricus* adopte la posición vertical en áreas con rapidez de corriente moderada, probablemente se relacione con cantidades altas de material en suspensión que esta condición produce sobre los fondos arenosos (Merrill y Hobson, 1970).

La fuerza de levante entre individuos no parece ser importante en la captura de alimentos en los sistemas estuarinos. Esto parece estar relacionado con las densidades menores y la rapidez de corriente relativamente baja. El arreglo de *D.*

*excentricus* con sus vecinos cercanos observado en el Estero de Punta Banda indica que no se cumple el patrón de orientación oral-aboral descrito en zonas expuestas en donde *D. excentricus* saca provecho de la curvatura de la testa de su vecino más próximo al lado oral que aumenta la fuerza de levante y favorece la captura de partículas en suspensión (O'Neill, 1978). Esta ausencia de patrón puede relacionarse a la baja densidad (pocos vecinos muy cercanos que favorezcan la captura) y a la baja rapidez de corriente predominante, la cual no favorece la orientación paralela excepto en ciertas condiciones de mareas vivas. Parece haber un umbral de rapidez de corriente por encima del cual la orientación paralela es importante y que está alrededor de los  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Las densidades halladas en el Estero de Punta Banda ( $\sim 100$  individuos  $\text{m}^{-2}$ ) coinciden con las de otros sitios protegidos como Morro Bay ( $84$  individuos  $\cdot \text{m}^{-2}$ ) y son inferiores a las de lugares con mayor exposición al oleaje como Zuma Beach, donde se ha observado hasta  $1000$  individuos  $\text{m}^{-2}$  y que Merrill y Hobson (1970) atribuyen a las diferencias en la rapidez de la corriente. La presencia de concentraciones altas de *D. excentricus* en entradas de bahías o cerca de rompientes debe estar relacionada a la presencia de corrientes aceleradas con cargas altas de material en suspensión que frecuentemente se observan en estas zonas (Merrill y Hobson, 1970). Las poblaciones de *D. excentricus* que habitan sistemas estuarinos generalmente se distribuyen en las zonas cercanas a la boca (Merrill y Hobson, 1970) como es el caso del Estero de Punta Banda. Basados en

la densidad, el hábitat más favorable para *D. excentricus* son las playas de exposición relativa como las del sur de California (Merrill y Hobson, 1970).

Por otra parte, las distancias óptimas descritas para zonas expuestas en las que la distancia aumenta proporcionalmente con el cuadrado de la rapidez de corriente (O'Neill, 1978) no fueron observadas en el estero. Esto parece relacionarse a las menores densidades observadas en el sitio de estudio y no directamente a la baja rapidez de corriente, ya que experimentalmente O'Neill (1978) observó que aun a una rapidez muy baja ( $0 - 20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) *D. excentricus* dejaba un espacio óptimo con su vecinos más cercana (oral-aboral). Las variaciones en las distancias promedio observadas fueron producto de la densidad y no de los cambios en la rapidez de corriente.

## VI. REFERENCIAS

- Acosta Ruiz, M y S. Álvarez Borrego. 1974. Distribución superficial de algunos parámetros hidrológicos, físico-químicos en el Estero de Punta Banda, B. C. en otoño e invierno. *Ciencias Marinas* 1(1):16-45.
- Álvarez Borrego, J. y S. Álvarez Borrego. 1982. Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. Reporte Cal COFI. Vol. XXIII: 188-197.
- Bastchelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press. Nueva York. 371 p.
- Beadle, S. C. 1991. The biogeography of origin and radiation: Dendrasterid sand dollars in the northeastern Pacific. *Paleobiology* 17(4): 325-339.
- Birkeland, C. y F. S. Chia. 1971. Recruitment risk, growth, age, and predation in two populations of sand dollars *Dendraster excentricus* (Eschscholtz). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 6: 265-278.
- Chia, F. S. 1969. Some observations on the locomotion and feeding of the sand dollar *Dendraster excentricus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3: 162-170.
- Chia, F. S. 1973. Sand Dollar: A weight belt for the juvenile. *Science* 181:73-74.
- Clark, P. J. y F. C. Evans. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology* 35 (4): 445-453.
- Edgar, L. A. y J. D. Pickett-Heaps. 1984. Diatom locomotion. En: Round, F. E. y D. J. Chapman (eds). *Progress in Phycological Research*, Biopress, Bristol, Reino Unido, p 47-88.
- Fisher, N. I. 1993. *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press, Reino Unido. 277 p.
- Fodrie, J., S. Herzka, A. J., Lucas y V. Francisco. En evaluación. Positioning and feeding mode regulation of the sand dollar *Dendraster excentricus*. Sometido en: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
- Ghiold, J. 1984. The African sand dollar *Rotula*. En: Keegan, B. F. y B. D. S. O'Connor (eds). *5<sup>th</sup> International Echinoderm Conference*, Galway, A.A. Balkema, Rotterdam, p 269-273.
- Hopkins, J.T. 1966a. The role of water in the behaviour of an estuarine mud-flat diatom. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46: 617-626

- Hopkins, J.T. 1966b. *Some light-induced changes behaviour and cytology of an estuarine mud-flat diatom*. En: Bainbridge, O. R. (ed.), *Light as an ecological factor*. Blackwell, Oxford. p. 335-358.
- Komers, P. E. 1997. Behavioral plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology* 75: 161-169.
- LaBarbera, M. 1977. Brachiopod orientation to water movement. Theory, laboratory behaviour, and field observations. *Paleobiology* 3: 270-287.
- Lawrence, J. M., J. Herrera y J. Cobb. 2004. Vertical posture of the clypeasteroid sand dollar *Encope michellini*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 407-408.
- MacIntyre H. L., R. J. Geider y D. C. Millar. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19: 186-201.
- Merrill, R. J. y E. S. Hobson. 1970. Field observation of *Dendraster excentricus*, a sand dollar of western North America. *American Midland Naturalist* 83: 595-624.
- Mooi, R. 1997. Sand dollars of the genus *Dendraster* (Echinoidea: Clypeasteroidea): Phylogenetic systematics, heterochrony, and distribution of extant species. *Bulletin of Marine Science* 6(2): 343-375.
- Nakamura, R. K. 1994. Lift and drag on inclined sand dollar. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 178: 275-285.
- Nakamura, R. K. 1995. Morphological variation in the Pacific sand dollar *Dendraster excentricus*. *Canadian Journal of Zoology* 73: 576-583.
- Okamura, B. 1990. *Behavioral plasticity in the suspension feeding of benthic animals* En: Hughes, R. N. (ed) *Behavioral mechanisms of food selection*. Springer-Verlag, Berlin. p 637-660.
- O'Neill, P. L. 1978. Hydrodynamics analysis of feeding in sand sollars. *Oecologia* 34: 157-174.
- Ortiz, M., L. Huerta y A. Hinojosa. 2003. Transporte de sedimento por tracción de marea en el Estero de Punta Banda, Baja California, México. *GEOS*, 23:283-294.

- Parks, N. B. 1973. Distribution and abundance of the sand dollar *Dendraster excentricus* off the coast of Oregon and Washington. *Fishery Bulletin* 17:1105-1109.
- Paz Vela, R. 1978. *Hidrodinámica y dispersión de contaminantes en el Estero de Punta Banda B.C.* Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California, México. 48 p.
- Poff, N. L. Wellnitz, T. y J. B. Monroe. 2003. Redundancy among three herbivorous insects across an experimental current velocity gradient. *Oecologia* 134: 262-269.
- Pritchard, D. W., R. Paz Vela y H. Cabrera Muro. 1978. Hidrografía física del Estero de Punta Banda, parte I: análisis de datos. *Ciencias Marinas* 5(2):1-23.
- Raup, D. M. 1956. *Dendraster*: A problem in echinoid taxonomy. *Journal of Paleontology* 30: 685-694.
- Rendón, C. 2005. Evaluación del uso de isótopos estables para documentar la migración estuarina de juveniles de *Paralichthys californicus* al Estero Punta Banda. Tesis Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Baja California, México. 104p.
- Saburova, M. A. y I. G. Polikarpov. 2003. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes. *Marine Ecology Progress Series* 251: 115-126.
- Stanton, R. J., J. R. Dodd y R. R. Alexander. 1979. Eccentricity in the clypeasteroid echinoid *Dendraster*: Environmental significance and application in Pliocene paleontology. *Lethaia* 12: 75-87.
- Sullivan, M. y C. Moncreiff. 1988. A multivariate analysis of diatom community structure and distribution in a Mississippi salt marsh. *Botanica Marina* 31: 93-99.
- Taghon, G. L., A. R. M. Nowell y P. A. Jumars. 1980. Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particle fluxes. *Science* 210: 562-564.
- Telford, M. y R. Mooi. 1987. The art of standing still. *New Scientist*: 30-35.
- Telford, M., R. Mooi y O. Ellers. 1985. A new modal of podial deposit feeding in the sand dollar, *Mellita quinquesperforata* (Leske). The sieve hypothesis challenge. *Biological Bulletin* 169:431-448.

- Timko, P. L. 1975. *High density aggregation in Dendraster excentricus (Eschscholtz): Analysis of strategies and benefits concerning growth, age structure, feeding, hydrodynamics, and reproduction*. Tesis Doctoral. Universidad de California. Los Ángeles, California, 323 p.
- Timko, P. L. 1976. Sand dollars as suspension-feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus*. *Biological Bullentin* 151:247-259.
- Underwood, G. J. C. y L. Provot. 2000. Determining the environmental preferences of four estuarine epipellic diatom taxa: growth across a range of salinity, nitrate and ammonium conditions. *European Journal of Phycology* 35:173-182.
- Vogel, S. 1994. *Life in moving fluids. The physical biology of flow*. Princeton University Press. Nueva Jersey, 467p.
- Wildish, D. y D. Kristmanson. 1997. *Benthic suspension feeders and flow*. Cambridge University Press. Reino Unido, 409 p.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2da edición. Prentice hall, Nueva Jersey, 718p.