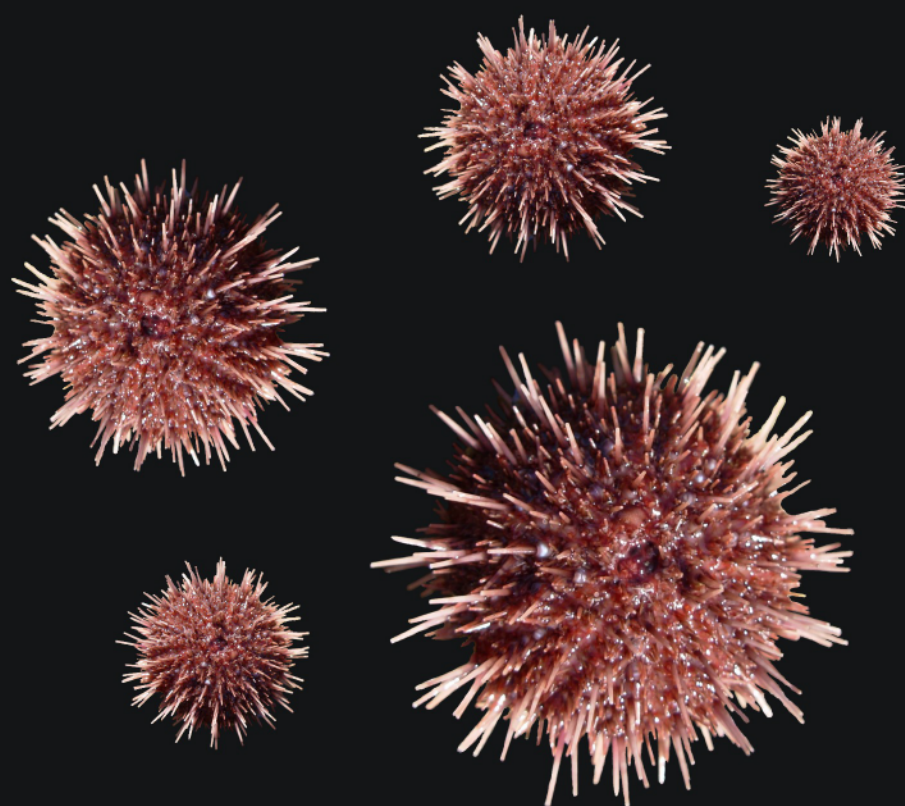


Tesis Doctoral

Biología y ecología del erizo de mar *Pseudechinus magellanicus*
(Echinoidea: Temnopleuridae) en Patagonia Central

por
Damián Gaspar Gil

Directora: Estela C. Lopretto - Codirector: Héctor E. Zaixso



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2015



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Tesis Doctoral

Biología y ecología del erizo de mar *Pseudechinus magellanicus*
(Echinoidea: Temnopleuridae) en Patagonia Central

Lic. Damián Gaspar Gil

Directora
Dra. Estela C. Lopretto

Co-director
Lic. Héctor E. Zaixso

La Plata
2015

A mis hijos Zaniel y Maitena

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría agradecer a Héctor Zaixso, cuyo apoyo, guía y supervisión, incluso en las primeras etapas de mi formación como biólogo, han contribuido enormemente a la realización de este estudio.

A Estela Lopretto por su excelente predisposición y contribución en esta Tesis.

A Alicia Boraso por su valiosa e imprescindible ayuda en la identificación de las macroalgas.

A Javier Tolosano y Paula Stoyanoff por su apoyo constante y muestreos realizados.

A Mauro Marcinkevicius por su ayuda en los muestreos del estudio de crecimiento y por las excelentes fotografías realizadas en el submareal.

A Laura Martínez y Ruth Kowal por su colaboración en las tareas de marcación química.

A Cecilia Velásquez y María Belén Reartes por su apoyo logístico en los muestreos.

Al Departamento de Biología General, y a mis compañeros de las Cátedras de Zoología General, Introducción a la Biología y Estadística por el tiempo brindado para que pueda desarrollar esta Tesis.

A Howard Feder por su motivación y revisión del inglés.

A todos mis compañeros del Instituto de Desarrollo Costero por la compañía y aguantar tantos años de caos en el laboratorio.

A Silvina por su ayuda en los muestreos, por ser un apoyo incondicional y bancarme tantos años repitiendo “este año termino...”.

A Zamiel por compartir charlas sobre erizos en “el laboratorio” de casa y a Maitena porque su llegada puso fin a tantos años de Tesis.

A mi vieja, viejo y hermanas por estar presentes en diferentes etapas de la misma.

ÍNDICE

RESUMEN	i
----------------------	---

SUMMARY	v
----------------------	---

INTRODUCCIÓN

Introducción general	1
La familia Temnopleuridae y el género <i>Pseudechinus</i>	4
La especie <i>Pseudechinus magellanicus</i> y estado actual de conocimiento	5
Contexto ambiental de la zona de estudio	11
Objetivos principales	13
Estructura de la tesis	14

CAPÍTULO I: Ciclo reproductivo de *Pseudechinus magellanicus* en las costas del golfo San Jorge, Argentina

INTRODUCCIÓN	15
---------------------------	----

MATERIALES Y MÉTODOS	18
-----------------------------------	----

Área de estudio y muestreo	18
----------------------------------	----

Análisis en laboratorio	20
-------------------------------	----

Análisis estadísticos	24
-----------------------------	----

RESULTADOS	26
-------------------------	----

Proporción de sexos	26
---------------------------	----

Distribuciones de talla por sexo	27
--	----

Ovogénesis	28
------------------	----

Espermatogénesis	36
------------------------	----

Análisis del ciclo gametogénico	37
---------------------------------------	----

Variación temporal de los pesos gonadales ajustados	45
Variación temporal de diámetros, áreas y formas de ovocitos	48
Ciclo gonadal y factores ambientales	54
Relación entre pesos gonadales e intestinales	60
DISCUSIÓN	61
 CAPÍTULO II: Crecimiento del erizo de mar <i>Pseudechinus magellanicus</i> en las costas del golfo San Jorge (Argentina)	
INTRODUCCIÓN	71
MATERIALES Y MÉTODOS	73
Área de estudio	73
Marcado y recaptura	75
Lecturas de incrementos	75
Modelos de crecimiento	76
Ajuste de los modelos	79
RESULTADOS	80
Distribución de tallas	80
Eficiencias del marcado y recaptura	80
Análisis del crecimiento	82
DISCUSIÓN	88
 CAPÍTULO III: Ecología trófica de <i>Pseudechinus magellanicus</i>: composición de la dieta en un gradiente vertical y efectos de la herbivoría sobre las comunidades de macroalgas intermareales	
INTRODUCCIÓN	96
MATERIALES Y MÉTODOS	99
Área de estudio y muestreo	99

Análisis en laboratorio.....	103
Análisis estadístico	104
RESULTADOS	107
Composición de la dieta	107
Dieta y oferta de macroalgas no coralináceas en pozas de marea	119
Efectos del erizo sobre comunidad de macroalgas en pozas de marea	119
DISCUSIÓN	128
 CAPÍTULO IV: Comportamiento cobertor de <i>Pseudechinus magellanicus</i>	
INTRODUCCIÓN	137
MATERIALES Y MÉTODOS	138
Área de estudio y muestreo	138
Análisis en laboratorio.....	139
Análisis estadísticos.....	140
RESULTADOS	141
Comportamiento cobertor y elementos utilizados	141
Variación espacial en la composición de la cobertura.....	141
Variación vertical en la composición de la cobertura.....	145
Análisis de la superficie cubierta.....	146
DISCUSIÓN	151
 CAPÍTULO V: Distribución, abundancia y agregación de <i>Pseudechinus magellanicus</i> en ambientes costeros	
INTRODUCCIÓN	160
MATERIALES Y MÉTODOS	164
Áreas de estudio	164

Análisis en laboratorio.....	167
Análisis estadísticos.....	168
RESULTADOS	174
Distribución costera en el Mar Argentino	174
Distribución vertical, abundancia y agregación de <i>P. magellanicus</i> en el golfo San Jorge	182
Agregación espacial.....	191
DISCUSIÓN	193
CONCLUSIONES	202
BIBLIOGRAFÍA CITADA	208

RESUMEN

El erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* es una especie abundante y de amplia distribución en el Mar Argentino. En el golfo San Jorge en particular, a pesar de ser muy común, son escasos los estudios referidos a su biología y ecología. En la presente Tesis Doctoral se estudian algunos aspectos de la biología y ecología de la especie en la zona costera central del golfo San Jorge. Los objetivos particulares de la misma, pretenden: (1) analizar el ciclo sexual de la especie y su relación con factores ambientales (Capítulo 1); (2) estudiar el crecimiento somático utilizando técnicas de marcación química (Capítulo 2); (3) examinar la dieta a lo largo de un gradiente vertical costero y analizar la influencia del ramoneo y raspado de la especie en las comunidades de macroalgas en pozas de marea (Capítulo 3); (4) estudiar aspectos del comportamiento de cobertura del cuerpo (Capítulo 4) y (5) evaluar la distribución en plataformas intermareales y analizar la abundancia vertical y patrones de agregación espacial en ambientes costeros (Capítulo 5).

Se encontró que la proporción de sexos es 1:1. El ciclo sexual inferido, tanto de estudios histológicos como a través del análisis de la variación de los pesos gonadales (PGA), muestra que el ciclo de la especie es de carácter anual, sincrónico entre sexos y similar en diferentes años. Presenta una emisión de gametas principal entre agosto y septiembre, y una secundaria en la época estival. El periodo de reabsorción de gametas en la gónada es corto (octubre). Luego del desove, el incremento de los PGA se debe principalmente al aumento del tamaño y a variaciones en la cantidad de gametas, a diferencia de lo que ocurre en otras especies de equinoideos donde los incrementos se producen por proliferación de células fagocíticas nutritivas en los acinos. La variación de los PGA muestra una relación positiva con la temperatura y negativa con el fotoperíodo. La evacuación de gametas coincide con el aumento en la cantidad de horas luz y el primer incremento de la temperatura en agua de mar, y ocurre un mes antes -o durante- el máximo de concentración primaveral de la clorofila *a*.

El análisis de crecimiento utilizando marcación con calceína indica que la tasa de crecimiento de *P. magellanicus* es baja, con valores que oscilan entre 0,4 y 1,3 mm.año⁻¹. Los diámetros máximos asintóticos establecidos por el modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy y de Richards fueron 29,9 y 26 mm, respectivamente. Por su parte, la constante

de crecimiento (k), presentó valores bajos en ambos modelos (0,046 y 0,062, respectivamente). La tasa máxima de crecimiento instantánea según Brody-Bertalanffy es de $1,36 \text{ mm.año}^{-1}$, mientras que el modelo de Richards predice un máximo de $2,69 \text{ mm.año}^{-1}$; ambos modelos establecen el máximo de crecimiento en los animales recién reclutados. Los datos de crecimiento por incremento se ajustaron mejor al modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy que al modelo de Richards. Se registra alta variabilidad en el crecimiento dentro de la misma población estudiada y estas diferencias pueden responder tanto a causas genéticas como a efectos micro-ambientales que son propios de las pozas de marea donde se llevó a cabo el estudio. La especie combina un crecimiento lento junto a diámetros máximos bajos y posee el índice de crecimiento ($\theta = 1,61$) y el diámetro máximo más bajos registrados hasta el momento en erizos de mar. Los resultados indican que la especie es longeva, y se estima que las edades mejor representadas en la población están entre los 15 y los 21 años de edad según el modelo de Brody-Bertalanffy y entre 11 y 18 años según el modelo de Richards.

Los estudios de la dieta indican que el papel de *P. magellanicus* en la zona costera del golfo San Jorge es complejo, variable a una escala espacial pequeña (metros) y depende fundamentalmente de la profundidad. En el intermareal la especie se comporta como un omnívoro generalista pero puede también: (1) actuar como un bioerosionador de conchas de mitílidos, principalmente de cholga, al consumir algas epizoicas y microeuendolíticas, (2) afectar la cobertura de *Corallina officinalis* a través de consumo directo o por el debilitamiento de las matas, (3) modificar el ensamble de macroalgas bentónicas en pozas de mareas y (4) manifestar un comportamiento depredador importante. En el bosque de *Macrocystis*, el componente de macroalgas en la dieta es el más diverso, existiendo así una tendencia a la herbivoría, en especial de algas laminariales. A profundidades mayores de 12 metros y fuera del bosque de cachiyuyo, *Pseudechinus* se alimenta de ítems que pueden provenir de otros niveles y se depositan sobre el sustrato, en razón de una moda menos agitada, o sea que se comporta como un alimentador de *biofilms*. Los experimentos de exclusión de la especie en pozas de marea, indican que la composición de las comunidades de macroalgas resulta alterada al reducirse la presión de herbivoría (quitando erizos del ambiente). La biomasa de *Corallina officinalis* y de un grupo de especies filamentosas, foliosas y foliosas corticadas se incrementa, sugiriendo un papel clave de *P. magellanicus*

en la estructuración de estas comunidades. Los resultados obtenidos indican que *P. magellanicus* tendría una preferencia negativa hacia las especies típicas de estadios sucesionales tardíos como *Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Codium fragile* y *Chondria macrocarpa*.

La especie exhibe un comportamiento cobertor mediante el cual captura diferentes elementos del ambiente y los dispone en su cara aboral con la ayuda de los podios. Los elementos incluyen principalmente algas desprendidas y elementos inorgánicos de origen biogénico disponibles en el sustrato. Se encontró variabilidad espacial (entre sitios) y vertical (entre profundidades) en la composición de los elementos de cobertura indicando que la cobertura está fuertemente influenciada por la disponibilidad de los elementos utilizados. Los elementos biogénicos inorgánicos (por ejemplo, restos de valvas) son prevalentes en el intermareal inferior, mientras que en ambientes submareales predominan las algas desprendidas. *P. magellanicus* selecciona los ítems más grandes de aquellos disponibles en el ambiente y existe igual grado de cobertura entre juveniles y adultos. La especie muestra una mayor proporción de individuos con un grado de cobertura alto en el intermareal que en el submareal. El grado de cobertura entre sitios con aporte de sedimento disímiles fue semejante. El comportamiento cobertor en *P. magellanicus* no sería una respuesta a un único factor, sino es un fenotipo ventajoso con múltiples funciones que podrían haberse seleccionado en forma simultánea.

Se verificó la presencia de *P. magellanicus* en el intermareal en costas rocosas de Argentina entre las latitudes 45 °S y 55 °S, con mayor frecuencia en la zona central del golfo San Jorge, en el estrecho de Magallanes y canal Beagle. Se observa una distribución costera fragmentada con ausencia de la especie en el intermareal entre las latitudes 47,2 °S (cabo Blanco) y 54 °S (cabo San Pablo). Análisis de regresión logística y árboles de regresión y clasificación (CART) sugieren que una mayor transparencia del agua y menor cantidad de materia orgánica cromática disuelta podrían explicar su presencia en plataformas intermareales. Además, en los sitios con mayor exposición al oleaje la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* se incrementa rápidamente solo en sitios con mayor transparencia del agua, mientras que dicho incremento es más lento en sitios con bajos valores de transparencia asociados.

En la costa central del golfo San Jorge, las densidades de *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad costero presentan una respuesta unimodal con bajas densidades tanto en los niveles superiores del intermareal como a profundidades mayores a 12 metros, donde no se encontraron individuos. Las máximas densidades de los individuos de mayor tamaño corporal se asocian a las profundidades mayores, correspondientes a los niveles submareales; los de tallas intermedias se asocian a profundidades menores correspondientes a los niveles HMI y HIS del intermareal, mientras que las máximas densidades de los animales más pequeños se asocian al HIS y al submareal. La clase de talla mayor se encuentra fuertemente asociada a ambientes con una alta disponibilidad de alimento. Se registró una asociación positiva entre la complejidad estructural y las densidades de *P. magellanicus*. La relación fue más pronunciada sobre las densidades de los reclutas, juveniles y adultos pequeños de la especie. Las clases de talla más grandes se hallaron asociadas a una complejidad estructural menor. El efecto de la sedimentación sobre la distribución vertical de *P. magellanicus*, sugiere que las clases de tallas más afectadas en la costa son los reclutas y juveniles, y los adultos de tallas menores. El análisis de la agregación espacial de *P. magellanicus* muestra que la disposición agregada es el patrón más frecuente aunque sólo a profundidades de 3-5 m, donde predomina el bosque de cachiyuyo; las clases de talla correspondientes a reclutas y adultos pequeños, por su parte, tienen una dispersión menos agregada, que tiende a aleatoria. La heterogeneidad o complejidad tanto física como biológica de los ambientes costeros de Patagonia influencia la distribución vertical, abundancia y agregación espacial de *Pseudechinus magellanicus*.

SUMMARY

Pseudechinus magellanicus is the most abundant and widespread sea urchin in the Argentine Sea. In the San Jorge Gulf (Argentina), despite being very common, there are few studies concerning its biology and ecology. This thesis examines various aspects of the biology and ecology of the species in the central coastal area of San Jorge Gulf. The objectives of this thesis are to: (1) analyze the sexual cycle of the species and its relationship with environmental factors (Chapter 1); (2) study the somatic growth using chemical fluorescent tagging (Chapter 2); (3) examine the diet between contrasting depths and analyze its effects on seaweed communities in tidepool habitats (Chapter 3); (4) study the behavioral aspects regarding covering behavior (Chapter 4); and (5) evaluate the latitudinal distribution at intertidal platforms and analyze the vertical abundance and spatial aggregation patterns in coastal environments (Chapter 5).

The sex ratio in the study population was 1:1. The sexual cycle inferred from histology and analysis of size-adjusted gonadal weights (AGW) showed an annual cycle that was synchronous between the sexes and similar in different years. Major spawning events occurred between August and September and a minor one during summer. The resorption of gametes in the gonad was short (October). After spawning, the increase of the AGW was mainly due to increase in size and amount of gametes, unlike what occurs in other species of echinoids where increases are primarily due to the proliferation of nutritional phagocytic cells in the acini. The AGW monthly variation had a positive relationship with seawater temperature and a negative relationship with photoperiod. The spawning period was initiated at the period of maximum day length increase and at the first increase of sea water temperature. It typically occurred one month before or during maximum spring chlorophyll *a* concentration.

Growth estimates using calcein tagging and recapture indicated that the growth rate of *P. magellanicus* was low, with values ranging between 0.4 and 1.3 mm.year⁻¹. The asymptotic diameters (D_{∞}) established by Brody-Bertalanffy and Richards models were 29.9 and 26 mm, respectively. The growth constant (*k*), showed low values in both models (0.046 and 0.062, respectively). The maximum instantaneous growth rate according to Brody-Bertalanffy model was 1.36 mm.year⁻¹, while the Richards model predicts a

maximum of 2.69 mm.year⁻¹; both models provide maximum growth in animals recently recruited. Comparison of growth models indicated a better fit of Brody-Bertalanffy over the Richards model. High individual growth variability was detected. This is probably attributable to genetic and micro-environmental effects that are unique to tidepool habitats. The species shows a remarkably low body size and slow growth. It has the lowest growth performance ($\theta = 1.61$) and the lowest maximum diameter ever recorded so far in sea urchin species. The results indicate that *P. magellanicus* is a relatively long-lived species. The most frequent body sizes were between 15 and 19 mm, with ages estimated around 15-21 years according to Brody-Bertalanffy model and 11-18 years according to the Richards growth model.

Diet analysis indicated that the role of *P. magellanicus* in coastal San Jorge Gulf is complex and variable at small spatial scales (meters). It is affected primarily by depth. Within the intertidal region, the species behaves as a generalist omnivore but may also: (1) act as a bioeroder of mussel shells, mainly by consuming epizoic and micro-euendolithic algae, (2) affect coverage of *Corallina officinalis* through direct consumption or by weakening the turf, (3) modify the benthic macroalgae community in tidepool habitats and, (4) show a significant predatory behavior (preying mainly on *Exosphaeroma* sp.). In the kelp forest of *Macrocystis pyrifera*, the component of macroalgae in the diet is the most diverse, and there is a tendency to herbivory, especially in the use of kelp species. At depths greater than 12 meters and outside the kelp forest, in the region of diminished wave activity, *Pseudechinus* feeds on items that may come from upper levels that are deposited on the substrate, so it acts as a biofilm feeder.

Experiments in tidepool habitats indicated that the composition of seaweed communities changed when the pressure of sea urchin herbivory was diminished (by removing sea urchins). The biomass of *Corallina officinalis* and a group of filamentous and foliose species increased, suggesting an important role of *P. magellanicus* in structuring tidepool seaweed communities. The results also showed that *P. magellanicus* has a negative preference for typical species of late successional stages such as *Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Codium fragile* and *Chondria macrocarpa*.

Covering behavior was observed and analyzed for *P. magellanicus* in field studies. Cover elements include mainly algae and detached biogenic inorganic elements available

on the substrate. We detected vertical (between depths) and spatial (between sites) variability in the composition of elements used indicating that coverage composition is strongly influenced by availability of materials. Inorganic biogenic elements (e.g. shell remains) were prevalent at low intertidal while detached algae dominated at subtidal environments. *P. magellanicus* prefers to cover itself using larger items selected from those available in the environment. Equal degree of coverage between juveniles and adults was found. A higher proportion of individuals with a high degree of coverage was found intertidally compared to coverage at subtidal habitats. The degree of coverage between sites with contrasting loads of sediment (sand) was similar. The covering behavior of *P. magellanicus* may not be a response to a single factor, but could be an advantageous phenotype with multiple functions that could have been selected simultaneously.

Pseudechinus magellanicus in the intertidal rocky shores of Argentina occurs between latitudes 45 °S and 55 °S. It is more common in central San Jorge Gulf, the Strait of Magellan and Beagle Channel. A fragmented coastal distribution was found with absence of the species at intertidal sites between 47.2 °S (Cape Blanco) and 54 °S (Cape San Pablo). Logistic regression and CART analysis suggest that increased water transparency and low dissolved organic matter could explain their presence on intertidal platforms. Moreover, at sites with higher wave exposure the probability of finding *P. magellanicus* increases rapidly only at sites with greater water transparency.

On the central coast of San Jorge Gulf, the abundance of *P. magellanicus* showed a unimodal response with depth with lower densities at intertidal levels as well as at depths greater than 12 m. CCA analysis and GAM curves showed that highest densities of larger body size classes ($D > 18$ mm) were associated with greater depths (subtidal levels); those of intermediate sizes ($11 > D < 18$ mm) were related to intertidal levels and shallow depths levels, while maximum densities of recruits and juveniles ($D < 11$ mm) were found at the infralittoral fringe and subtidal. Larger sizes were strongly associated with environments having higher food availability. A positive association between structural complexity and densities of *P. magellanicus* was observed. This relationship was marked for recruits, juveniles and young adults of the species. Larger animals were related with lower values of structural complexity. The effect of sedimentation on the vertical distribution of *P. magellanicus*, suggests that recruits, juveniles and young adults were most affected.

Analysis of the spatial arrangement of *P. magellanicus* shows that aggregation is the most common pattern along a depth profile. However, at depths of 3-5 m, where the kelp forest (*M. pyrifera*) dominates recruits, juveniles and young adults, have a less aggregate pattern which tends to be random. The physical and biological heterogeneity and complexity of environments from coastal Patagonia could influence the vertical distribution, abundance and spatial aggregation of *P. magellanicus*.

INTRODUCCIÓN

Introducción general

Los erizos de mar comprenden un grupo de invertebrados marinos pertenecientes a la clase Echinoidea dentro del phylum Echinodermata. Se encuentran representados mundialmente por cerca de 1.000 especies actuales y más de 10.000 especies fósiles (Kroh y Mooi 2011; Appeltans *et al.* 2012). Presentan una amplia distribución geográfica que va desde los trópicos hasta los polos, y batimétricamente se encuentran desde el intermareal hasta los 5.000 metros de profundidad (Lawrence 2013). Antiguamente se los clasificaba en función de su morfología externa en Regularia o Irregularia (Durham 1966), los erizos regulares incluían a aquellas especies que presentaban un caparazón globoso e incluían a los cidaroideos. Actualmente se reconocen dos subclases: Cidaroidea (erizos primitivos) y Euechinoidea, de acuerdo a criterios evolutivos y filogenéticos (Kroh y Smith 2010); esta última subclase incluye tanto formas regulares como irregulares.

Los primeros estudios sobre la diversidad de equinoideos del océano Atlántico Sudoccidental fueron realizados en los siglos XIX y XX por Agassiz (1873, 1881, 1904), Studer (1880), Bell (1881) y Mortensen (1910, 1936). Posteriormente, la Prof. Irene Bernasconi realizó avances significativos en la taxonomía de las especies que habitan el Mar Argentino y zona de influencia (Bernasconi 1924, 1925, 1941, 1947, 1953, 1964, 1966, 1970). En la actualidad se reconocen 16 especies de equinoideos en el Mar Argentino con una marcada predominancia de las especies de estirpe magallánica (Brögger *et al.* 2013), la mayoría de ellas (~87%) pertenecen a la subclase Euechinoidea, y solo dos especies del género *Austrocidaris* pertenecen a la subclase Cidaroidea (Brögger *et al.* 2013). Dentro de la subclase Euechinoidea, la mayor diversidad se registra en el orden Spatangoida (erizos acorazonados) con ocho especies pertenecientes a los géneros *Abatus*, *Trypilaster* y *Trypilus*. Luego le sigue el orden Camarodonta con cuatro representantes: *Pseudechinus magellanicus*, *Loxechinus albus*, *Sterechinus neumayeri* y *S. agassizii*. Por último, los órdenes Arbacioidea y Clypeasteroidea se encuentran representados, respectivamente, por *Arbacia dufresnii* y el dólar de mar *Encope emarginata* (Bernasconi 1953; Brögger *et al.* 2013).

En las últimas décadas se realizaron avances significativos en los estudios de aspectos relacionados a la biología y ecología de erizos de mar en el Mar Argentino. La mayoría de los trabajos realizados se centraron en aspectos relacionados al ciclo reproductivo y/o desarrollo embrionario del erizo comestible *Loxechinus albus* (Orler 1992; Pérez 2009; Pérez *et al.* 2008, 2010; Malanga *et al.* 2009; Schuhbauer *et al.* 2010), el erizo verde *Arbacia dufresnii* (Brögger *et al.* 2010; Parra *et al.* 2015; Epherra *et al.* 2015), el erizo acorazonado *Abatus cavernosus* (Gil *et al.* 2009) y el erizo *Pseudechinus magellanicus* (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006, 2008). También se han realizado avances en algunos aspectos de la ecología trófica de *Arbacia dufresnii* (Penchaszadeh y Lawrence 1999; Teso *et al.* 2009) y *Pseudechinus magellanicus* (Penchaszadeh *et al.* 2004; Teso *et al.* 2009), así como de otros aspectos ecológicos relacionados con su distribución espacial (Zaixso y Lizarralde 2000; Escolar 2010; Souto *et al.* 2014) y relaciones interespecíficas (Pastorino y Zelaya 2001; Brögger y Ivanov 2010; Zelaya y Ituarte 2002, 2013; Falleni *et al.* 2014).

La mayoría de los erizos regulares habitan fondos rocosos y/o de sustratos móviles, mientras que los irregulares, como los dólares de mar y erizos acorazonados, son exclusivos de fondos blandos donde se entierran (Hyman 1955). Algunos erizos regulares obtienen su alimento de materia que está a la deriva en corrientes de agua, mientras que otros son raspadores y ramoneadores activos, tanto herbívoros como omnívoros, pudiendo combinar estas estrategias alimenticias (Lawrence 1987).

Algunas especies desarrollan un comportamiento cobertor particular al colocarse sobre la región aboral diferentes elementos (ej. algas, conchas). Su significado funcional es aun motivo de controversia y existen numerosas teorías que intentar explicar el fenómeno (ej. captura de algas; protección contra radiación UV, sedimentación, o depredadores) (Hyman 1955; Crook *et al.* 1999).

Los erizos de mar regulares son miembros comunes e importantes de ecosistemas costeros como arrecifes coralinos y bosques de macroalgas (Steneck 2013). Algunos de ellos, como los pertenecientes a la familia Strongylocentrotidae, han sido ampliamente estudiados y caracterizados como especies claves pudiendo afectar la estructura de las comunidades bentónicas a través del ramoneo intensivo de macroalgas (Lawrence 1975; Carpenter 1981; Andrew y Choat 1982; Himmelman *et al.* 1983; Harrold y Pearse 1987;

Hjörleifsson *et al.* 1995; Davidson y Grupe 2014). En dichos ambientes, el incremento en la abundancia de erizos causa cambios importantes en el estado de la comunidad al convertir los bosques de macroalgas en áreas cubiertas sólo por algas incrustantes y, en consecuencia, resulta también afectada la fauna asociada al bosque (Mann 1977; Wharton y Mann 1981; Vásquez *et al.* 1984; Miller 1985; Balch y Scheibling 2000; Tuya *et al.* 2006; Vanderklift *et al.* 2006; Guidetti y Dulcié 2007). Otras especies (por ejemplo, del género *Diadema*) se caracterizan por ser importantes bioerosionadores (Hernández *et al.* 2008) y tienen la capacidad de modificar la tasa de acreción de sedimentos en arrecifes coralinos (Toro-Farmer *et al.* 2004; Ortega *et al.* 2009). A pesar de la conocida importancia de los erizos de mar en la estructuración de comunidades de macroalgas y sus especies asociadas, no se han realizado estudios que analicen el efecto de la alimentación de los erizos en las costas patagónicas de la Argentina.

El sistema reproductivo de los erizos de mar regulares fue ampliamente estudiado y se halla compuesto por cinco gónadas conectadas cada una a través de un gonoducto a un gonoporo localizado en las placas genitales aborales (Hyman 1955; Pearse y Cameron 1991; Walker *et al.* 2013). Dada la ausencia de órganos de reserva, las gónadas presentan dos funciones: reproducción y reserva de nutrientes (Hughes *et al.* 2006). El ciclo reproductivo en erizos de mar de aguas templado-frías ha sido examinado en numerosas especies, es por lo general anual y presenta cambios celulares previsible en la gametogénesis (Boooloitian 1966; Pearse y Cameron 1991; Walker *et al.* 2013). No obstante, la regulación del ciclo está controlada por una serie de factores ambientales (temperatura, fotoperiodo, salinidad) y endógenos (nutrición) que parecen interactuar de manera compleja, generando variabilidad espacial y temporal en los ciclos reproductivos de diferentes poblaciones (Pearse *et al.* 1986; Mercier y Hamel 2009). La liberación de gametas ocurre en la columna de agua y por ello presentan fecundación externa. La mayoría de las especies exhiben ciclos de vida sencillos con desarrollo indirecto a través de una larva planctófaga obligada (*equinopluteus*). Sin embargo, existen otros patrones de desarrollo como larvas planctófagas facultativas, lecitotróficas, incluso especies con desarrollo directo (McEdward y Miner 2001). Se identifican tres procesos importantes que producen mortalidad de la larva y que por ende afectan la abundancia de las poblaciones de erizos de mar: (1) transporte larval y dispersión, (2) detección y asentamiento en

microhábitat determinados y (3) metamorfosis y reclutamiento. El éxito de estos procesos está fuertemente influenciado por diversos factores abióticos y bióticos. La depredación, las condiciones hidrodinámicas y físicas, y las enfermedades afectan la supervivencia de los juveniles luego del asentamiento (McEdward y Miner 2007).

El estudio del crecimiento y la edad contribuyen a comprender el ciclo de vida y la dinámica poblacional de cualquier especie en estudio (Clarke 1991). Se lo define comúnmente como el incremento en peso o tamaño que experimenta un individuo en el tiempo. La variabilidad genética y el ambiente afectan el crecimiento individual. Para su estudio, es necesario modelizar el crecimiento de un conjunto de individuos en una población a través de diversas funciones de crecimiento (Brey 1999). El endoesqueleto de los erizos de mar está formado por series de osículos fusionados que forman el *test* o caparazón. Las placas del caparazón están sujetas entre sí por pequeñas proyecciones y colágeno. Por ello, el crecimiento en los erizos de mar, requiere de procesos de expansión, calcificación y producción de tejido (Ebert 2013). Los métodos utilizados para el estudio de crecimiento en erizos de mar son variados: (1) análisis de progresión modal de tallas, (2) lectura de anillos en placas, (3) marcación física a través de marcas insertas en el cuerpo (plásticas, externas o internas; transmisores pasivos integrados), o (4) marcación química (tetraciclina o calceína) y recaptura (Ebert 2013). La lectura de bandas de crecimiento es problemática en algunas especies al comprobarse que no se añaden anualmente, o el crecimiento es muy bajo y las bandas no se diferencian (Russell y Meredith 2000). El uso de marcadores químicos es el método menos sesgado siempre y cuando las condiciones para su aplicación sean óptimas (ej., posibilidad de marcado y recaptura) (Ebert 2013). En el océano Atlántico Sudoccidental sólo se ha examinado el crecimiento de *Loxechinus albus* en las Islas Malvinas utilizando anillos de crecimiento (Schuhbauer *et al.* 2010) y hasta el momento, no se cuenta con información para otras especies de equinoideos de la región.

La familia Temnopleuridae y el género *Pseudechinus*

La familia Temnopleuridae cuenta con 68 especies actuales, agrupadas en 13 géneros. Sus representantes tienen una distribución mundial (Matsuoka e Inamori 1996) en

aguas tropicales, templadas y frías. La mayoría de las especies de la familia se distribuyen en Oceanía y el océano Índico (~80%) y presentan un amplio rango batimétrico (Matsuoka e Inamori 1996; Kroh y Mooi 2011).

El género *Pseudechinus* Mortensen 1903, comprende un total de once especies de amplia distribución geográfica en aguas templado-frías del hemisferio sur, de las cuales seis de ellas son endémicas de Nueva Zelanda: *P. novaezelandiae* (Mortensen, 1921), *P. variegatus* Mortensen, 1921, *P. huttoni* Benham, 1908, *P. albocinctus* (Hutton, 1872), *P. flemingi* Fell, 1958 y *P. grosularia* (Studer, 1880); dos son de Australia: *P. notius* (H.L. Clark, 1916) y *P. hesperus* H.L. Clark, 1938; dos de islas del océano Índico Sur: *P. marionis* (Mortensen, 1936) y *P. sanctipauli* Mortensen, 1921 y una del extremo sur de Sudamérica: *P. magellanicus* (Philippi, 1857) (Mortensen 1943; McKnight 1969; Kroh 2013). McKnight (1969) incluye a *P. albocinctus* como endémica de Nueva Zelanda, aunque Pierrat *et al.* (2012) la citan, además, para el sur de Australia, por lo que su endemismo en Nueva Zelanda está en duda. La distribución de cada una de las especies actuales se indica en la figura 1.

La especie *Pseudechinus magellanicus* y estado actual de conocimiento

La especie *Pseudechinus magellanicus* (Fig. 2) fue descrita por Philippi en el año 1857 y está restringida al extremo sur de Sudamérica. Es la única especie representante de la familia Temnopleuridae que habita en América del Sur. Es considerada una especie de stirpe magallánica y se distribuye por el Atlántico desde la desembocadura del Río de la Plata hasta Tierra del Fuego (cabo de Hornos) y por el Pacífico hasta Puerto Montt (Chile); la distribución incluye a la península Antártica, islas Malvinas (Bernasconi 1953, 1966; Larrain 1975) y el archipiélago Juan Fernández (~33°S) a más de 600 kilómetros de la costa de Chile (Larrain 1975). El rango de distribución batimétrica comprende desde el intermareal hasta los 360 m de profundidad (Bernasconi 1953; Larrain 1975).

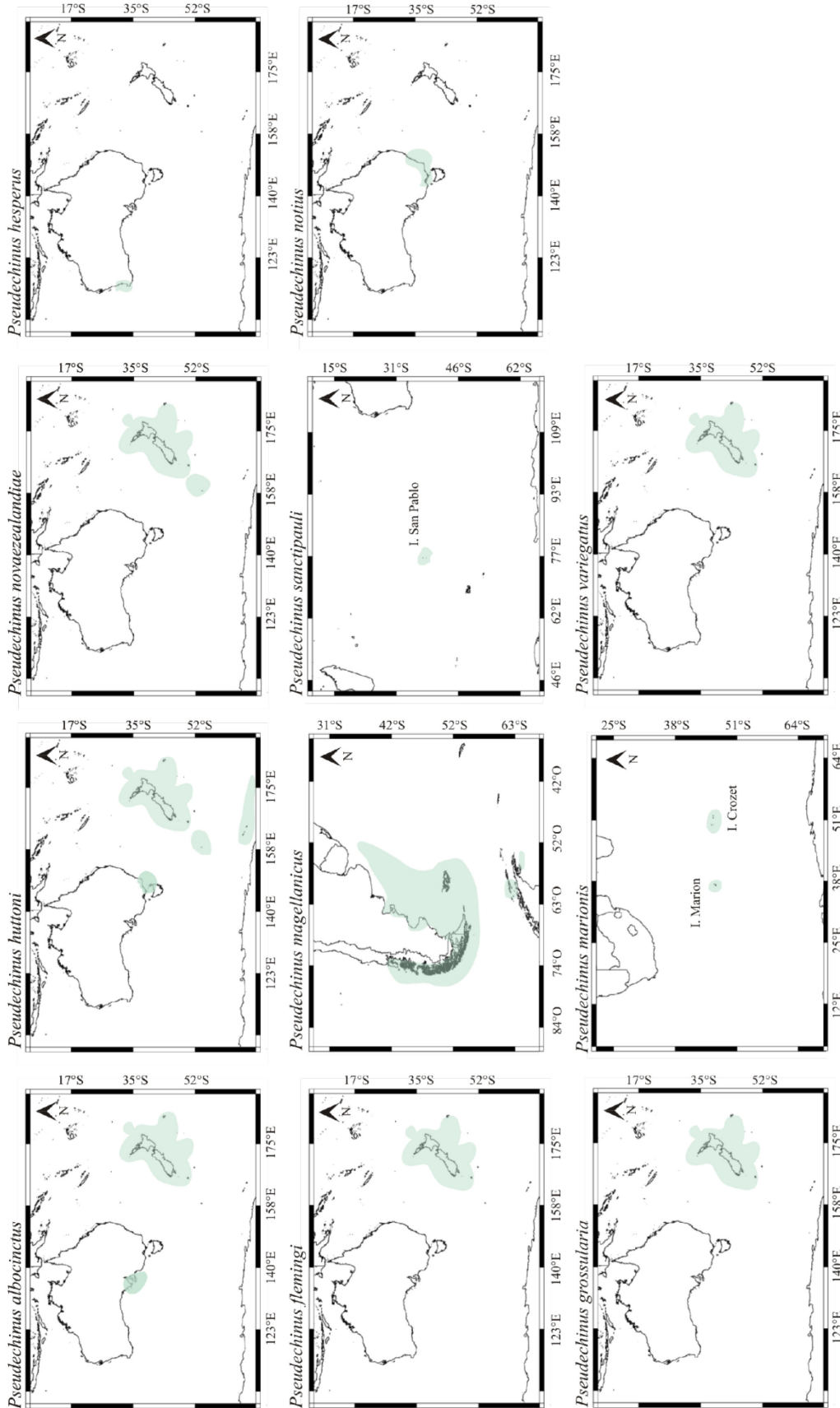


Figura 1. Distribución geográfica de las especies actuales de *Pseudechimus*.

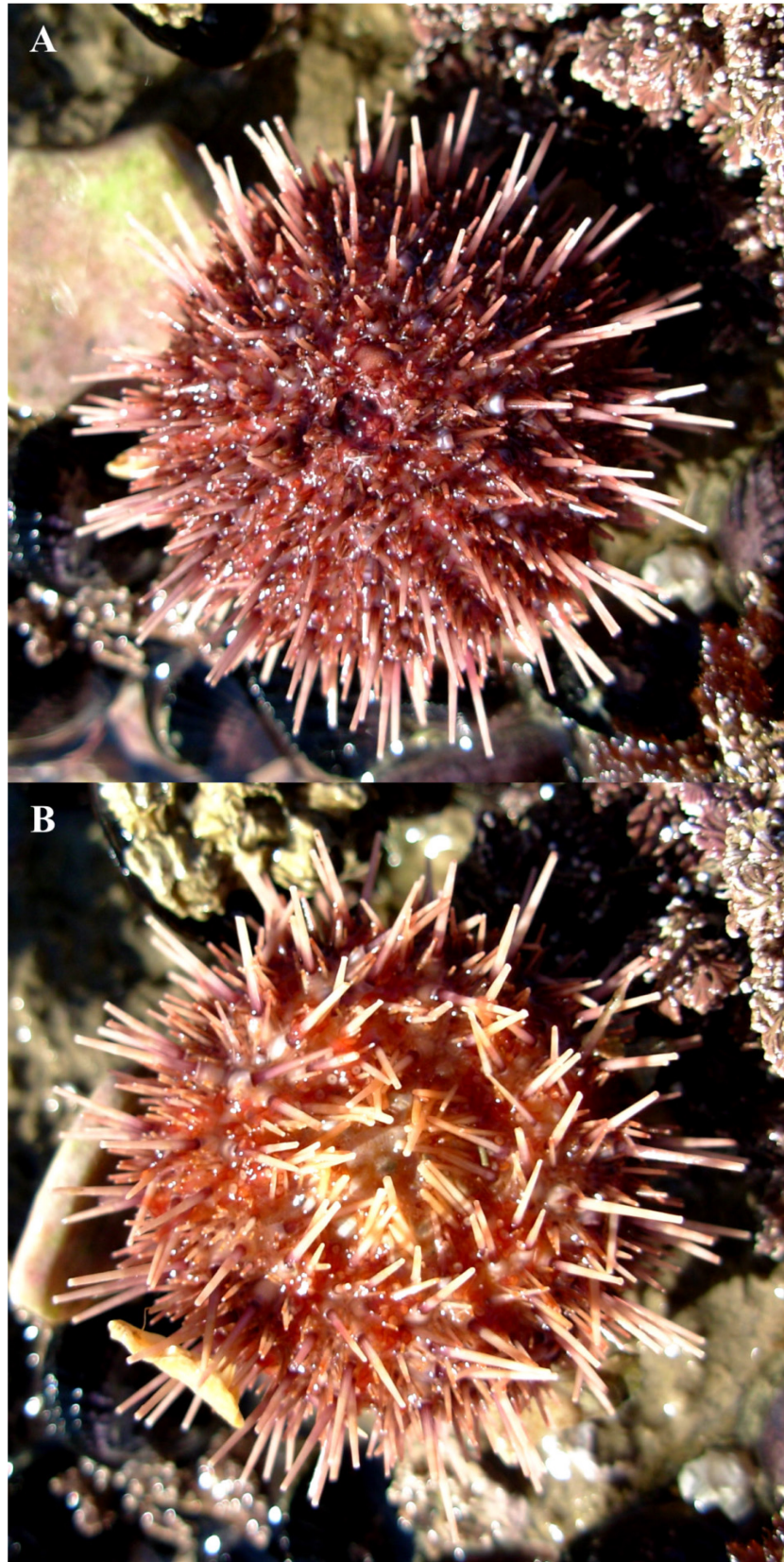


Figura 2. La especie *Pseudechinus magellanicus*. A: vista aboral, B. vista oral.

La figura 3 indica la distribución de ocurrencias de la especie *P. magellanicus*, teniendo en cuenta datos publicados en diferentes bases de datos (Pierrat *et al.* 2012) y campañas oceanográficas. A pesar de que puede existir un sesgo por diferentes esfuerzos de muestreo, en la misma se observa la amplia distribución geográfica y batimétrica de la especie, con registros en el océano Atlántico desde la desembocadura del Río de la Plata (sólo en profundidad) hasta el pasaje de Drake, incluyendo las islas Malvinas y zona de plataforma continental y talud argentino. La especie es particularmente común en el estrecho de Magallanes y sur de Chile (Pawson 1966; Mutschke y Ríos 2006) (Fig. 3).

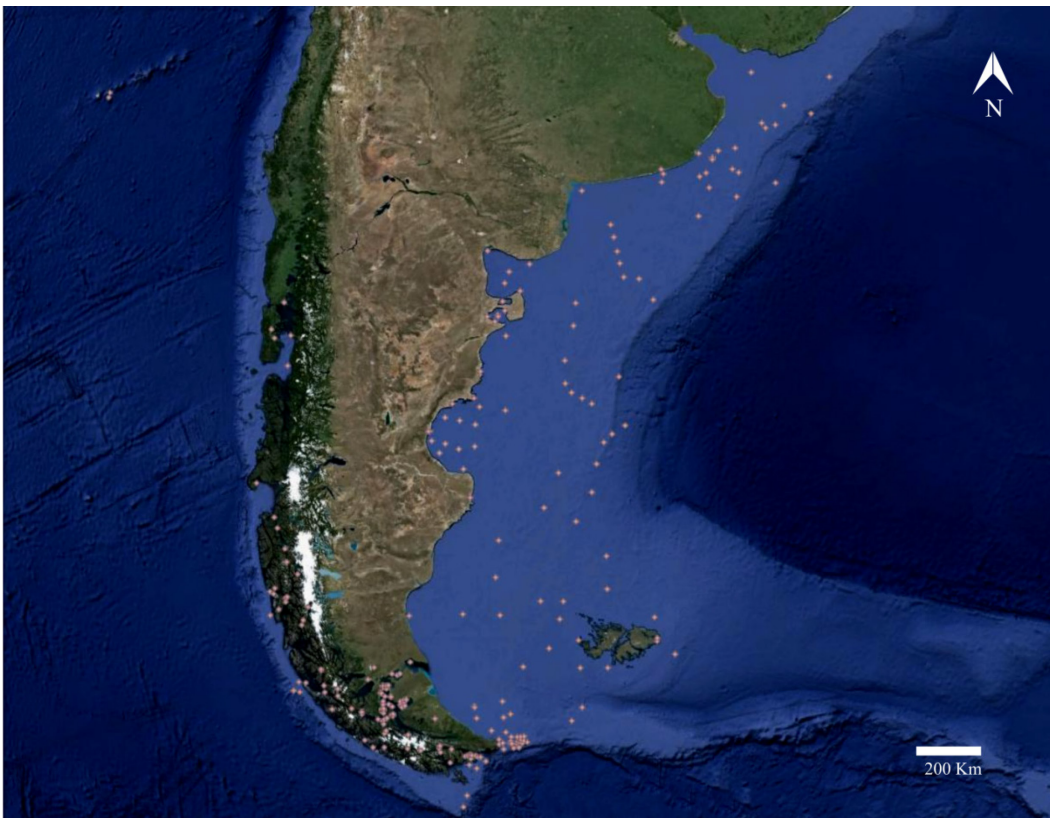


Figura 3. Ubicación de ocurrencias de *P. magellanicus* en el extremo sur de Sudamérica.

El ciclo reproductivo de *Pseudechinus magellanicus* se ha estudiado en el canal Beagle (Orler 1992), golfo Nuevo (Marzinelli *et al.* 2006) y Puerto Montt (Kino 2010). Orler (1992) señala para el canal Beagle una talla de madurez sexual cercana a los 12 mm y una fecundidad que va entre 70.000 y 100.000 huevos por gónada. Los ciclos reproductivos en las localidades estudiadas presentan algunas diferencias, aunque se manifiesta, en líneas

generales, un ciclo de naturaleza anual con un desove principal hacia fines de invierno y principios de primavera, y desoves menores (parciales) estivales (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006). Al momento de desovar, Marzinelli *et al.* (2008) registran un alto estrés en el huevo por estiramiento, particularmente en los animales de pequeño tamaño corporal: La capa gelatinosa que recubre el óvulo de *P. magellanicus* protegería al huevo de las fuerzas compresivas durante el desove, circunstancia común a otras especies de erizos de mar (Thomas *et al.* 1999). La duración de los estados larvales de *P. magellanicus* no ha sido descripta, con excepción de algunas observaciones realizadas por Hernández *et al.* (1990) en ensayos toxicológicos. En la región de Chiloé (Chile) se registra la larva de la especie entre los meses de noviembre y diciembre (Molinet *et al.* 2010).

Pseudechinus magellanicus ha sido citada como uno de los componentes principales en asociaciones macrozoobentónicas en los golfos San Matías, San José y Nuevo (Carriquiriborde *et al.* 1983; Zaixso *et al.* 1998; Zaixso y Lizarralde 2000; Zaixso 2004). Zaixso y Lizarralde (2000) analizaron la abundancia y distribución de la especie en el golfo San José y sur del golfo San Matías. En ellos, la especie presenta una amplia distribución y su abundancia no se halla relacionada con la profundidad (en el rango de muestreo: 0 a 200 m) ni con el porcentaje de limos-arcillas, disminuye con el aumento de la fracción arenas muy finas y se incrementa con el aumento de la fracción de arenas muy gruesas y con la velocidad de las corrientes de superficie.

En el golfo San Jorge es una especie muy abundante, tanto en ecosistemas litorales (Zaixso *et al.* 2015), como en ambientes submareales (Fernández 2006). Su distribución dentro del golfo ha sido documentada en el tiempo a través de estudios de *by-catch* en pesquerías de langostino (Roux *et al.* 1995; Roux 2000a, b; Roux y Piñero 2001). El seguimiento temporal de su abundancia y distribución señala que desde el año 1998 la especie ha expandido su rango de distribución a la totalidad del golfo convirtiéndose en una especie clave y dominante (Roux *et al.* 1995; Fernández 2006). Roux y Bertuche (1998) infieren la existencia de un fenómeno de defaunación y recolonización, en donde alteraciones (físicas o químicas), conducen a una reducción de diversidad y mayor desarrollo, en abundancia y biomasa, de algunas especies bentónicas. Según Fernández (2006), el bentos del golfo San Jorge se encontraría en la actualidad en una etapa de recolonización y *P. magellanicus* sería la especie indicadora de este cambio.

Roux *et al.* (1993) señalan a *P. magellanicus* en comunidades de la plataforma continental bonaerense, mientras que Schejter (2005) y Botto *et al.* (2006) la citan en bancos de la viera patagónica *Zygochlamys patagonica*. Escolar (2010) analizó sus variaciones espacio-temporales en una región del talud continental. La especie es común en bancos de mitílidos (Penchaszadeh 1979; Bremec y Roux 1997; Zaixso 2004) y particularmente abundante en los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Pawson 1966; Barrales y Lobban 1975; Carriquiriborde *et al.* 1983; Adami y Gordillo 1999). En el estrecho de Magallanes es una de las especies dominantes dentro del ensamble de invertebrados que ocupa el grampón del cachiyuyo *Macrocystis pyrifera* (Ríos *et al.* 2003; Mutschke y Ríos 2006; Ríos *et al.* 2007).

La especie ha sido señalada como herbívora en el bentos asociado de *Macrocystis pyrifera* del canal Beagle (Santelices y Ojeda 1984; Vásquez *et al.* 1984; Adami y Gordillo 1999) y como consumidora secundaria en bancos circalitorales de mejillón donde se alimenta de cirripedios, reclutas de mejillón y pequeños gasterópodos, crustáceos y poliquetos (Penchaszadeh 1979). El consumo intenso de reclutas de *Mytilus edulis platensis*, le otorga un papel clave en la estructura de los bancos circalitorales de mejillón (Penchaszadeh 1979) o de la cholga *Aulacomya atra atra* (Zaixso 2004). Penchaszadeh *et al.* (2004) sugieren, además, un comportamiento omnívoro y variable, lo cual le permite la ocupación de diferentes ambientes. Los componentes dietarios dependen principalmente del hábitat y de la biocenosis en la cual se encuentra, y también es capaz de capturar algas a la deriva (Castilla y Moreno 1982; Penchaszadeh *et al.* 2004). Zaixso y Lizarralde (2000) registran la especie en el golfo San José, en zonas con altas corrientes superficiales, sustentando la hipótesis de captura de algas a la deriva. En los golfos nor-patagónicos, Teso *et al.* (2009) examinaron, a través de experiencias en laboratorio, el consumo del alga invasora *Undaria pinnatifida* por parte de *P. magellanicus*, encontrando una baja tasa de alimentación por parte de la especie y por ello un escaso rol en el control de la misma.

El papel ecológico que presenta la especie en el bosque de *Macrocystis* no está claro. Los erizos patagónicos más abundantes (*Pseudechinus magellanicus*, *Loxechinus albus* o *Arbacia dufresnii*) no parecen regular los ciclos de *M. pyrifera* en Patagonia Argentina (Barrales y Lobban 1975) y el rol de estas algas marinas como suministro de alimento no está claro. Una situación similar fue descrita en el sur de Chile, donde las

interacciones herbívoros-algas se diferencian de los patrones conocidos del hemisferio norte (Vásquez y Buschmann 1997). Castilla (1985) sugiere que *P. magellanicus* consume macroalgas ya desprendidas, con bajo efecto de ramoneo directo sobre la planta viva.

No se conocen los mecanismos de regulación poblacional de *P. magellanicus* y tampoco la existencia de un depredador especializado, como tiene lugar en otros sistemas ecológicos del hemisferio norte (Vásquez y Buschmann 1997). Solo existen evidencias de depredación a *P. magellanicus* por parte del centollón *Paralomis granulosa* (Comoglio y Amin 1999), la centolla *Lithodes santolla* (Balzi 2005; Vinuesa *et al.* 2013), el langostino *Pleoticus muelleri* (Roux *et al.* 2009), las estrellas de mar *Cosmasterias lurida* y *Meyenaster gelatinosus* (Dayton *et al.* 1977; Castilla 1985) y el caracol *Fusitriton magellanicus* (Castilla 1985).

En zonas profundas de la Isla de los Estados, la especie se encuentra afectada -con una baja prevalencia (< 0,5 %)- por el gasterópodo parásito *Pelseneeria sudamericana*, el cual se fija al cuerpo en su región aboral (Pastorino y Zelaya 2001). No hay registros de otros ectosimbiontes o endosimbiontes, con excepción del hallazgo de turbelarios de la familia Umagillidae en el tracto digestivo (Gil, obs. pers.).

Contexto ambiental de la zona de estudio

Esta Tesis se enfoca en el estudio de aspectos de la biología y ecología de *P. magellanicus* principalmente en la región costera central del golfo San Jorge (Argentina) (Fig. 4). Actualmente existe un interés creciente en la región por parte del Estado Nacional y se identificó al golfo San Jorge como una de las regiones prioritarias para la investigación oceanográfica y ecológica dada su alta productividad, importancia pesquera y biodiversidad (Góngora *et al.* 2012; Glembocki *et al.* 2015).

El golfo San Jorge es una cuenca del tipo semi-abierta con una superficie de aproximadamente 39.000 km² y profundidades máximas de 110 metros en su región central (Fernández *et al.* 2005). Se encuentra ubicada entre los cabos Dos Bahías y Tres Puntas (45° a 47°S). Roux *et al.* (1995) describen dos tipos de fondos principales: el fondo del sector occidental y central está compuesto por una fracción esencialmente fango-arenosa y fangosa; mientras que aquellos del sector norte y sur presentan condiciones de elevada

hidrodinámica y exhiben una fracción de arena y grava con restos de cirripedios y moluscos. Las aguas del golfo pertenecen a las denominadas aguas templado-frías de plataforma, modificadas por el aporte de agua continental proveniente del estrecho de Magallanes. Éstas constituyen la corriente Patagónica, que fluye en dirección sur-norte desde el estrecho de Magallanes (Piola y Rivas 1997). Fernández *et al.* (2005) indican el desarrollo de frentes de marea estacionales en los dos extremos del golfo y un frente termohalino intenso ubicado en el extremo sur. Los valores de temperatura y salinidad fluctúan entre 5,09 y 13,41°C y entre 32,97 y 33,83 ups respectivamente (Akselman 1996).

Sus costas presentan una extensión cercana a los 500 km. La región costera presenta acantilados de altitud variable conformados en sedimentitas fosilíferas marinas del periodo Terciario superior y playas fósiles cuaternarias (Isla *et al.* 2012). Las plataformas de erosión (restingas) rocosas están poco representadas, siendo las playas de grava y canto rodado las más frecuentes (Isla *et al.* 2012). Los intermareales rocosos de la región costera central presentan pendiente suave, y diferencias locales en cuanto a su topografía y grado de exposición al oleaje.

En general, el bentos de la región intermareal se halla cubierto por una bien desarrollada comunidad mesolitoral de mitílidos, típica de la provincia Magallánica, dominada por el mejillín del sur *Perumytilus purpuratus*, aunque en ocasiones el mejillón, *Mytilus edulis platensis*, puede ser subdominante (Zaixso y Pastor 1977; Zaixso *et al.* 2015). Por su parte, en el intermareal inferior y submareal de fondos duros domina la cholga *Aulacomya atra atra* (Molina) y se desarrollan bosques de *Macrocystis pyrifera* de dimensiones y ciclos variables (Hall y Boraso 1981; Van Tussenbroek 1989). Desde el año 2006 se registra la presencia del alga invasora *Undaria pinnatifida* tanto en ambientes intermareales como submareales (Zaixso *et al.* 2015). La complejidad biológica de los bosques de cachiyuyo y de otros ambientes, como los bancos de mitílidos (ej. cholga) proveen de protección física, recursos tróficos y espacio para el asentamiento y reclutamiento de varias especies de invertebrados (Vinuesa *et al.* 2013).

Los sitios relevados dentro del golfo San Jorge en el marco de esta Tesis corresponden a: (1) restinga Km 3 (45° 50' 5'' S; 67° 27' 37'' W), en la Prov. del Chubut, (b) playa La Tranquera (46° 02' 24,61'' S; 67° 35' 52,61'' W) y (c) restinga Pasto Amarillo (46° 04' 05,84'' S; 67° 34' 21,17'' W) en la Prov. de Santa Cruz (Fig. 4).

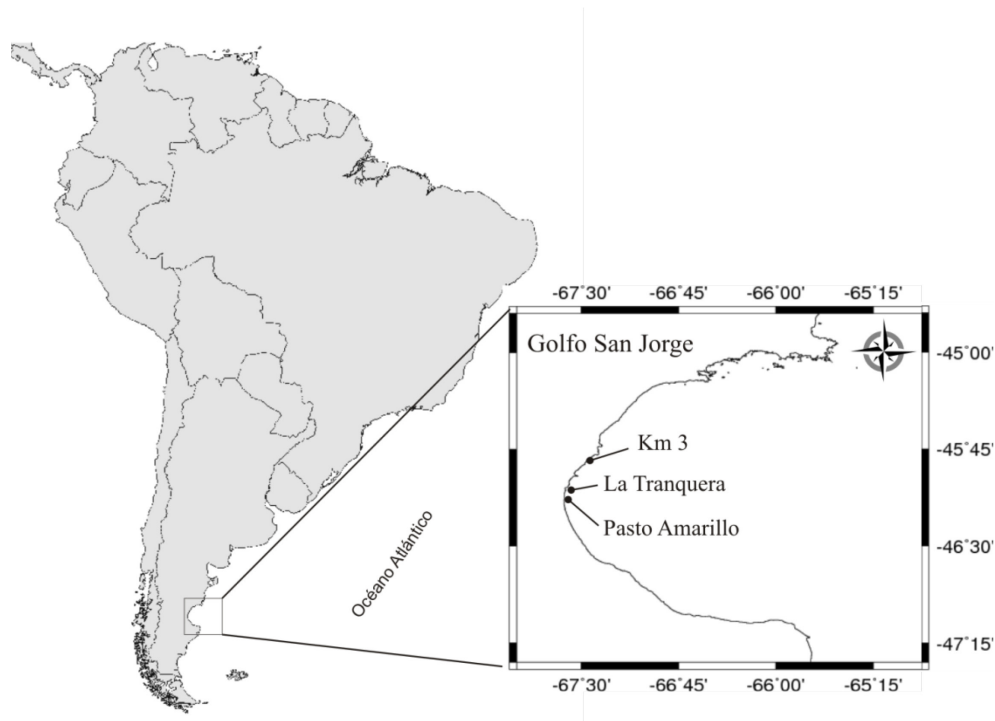


Figura 4. Áreas de estudio en el golfo San Jorge, Argentina.

Objetivos principales

- ✓ Examinar el ciclo reproductivo de *Pseudechinus magellanicus* en la costa central del golfo San Jorge.
- ✓ Estimar el crecimiento somático de la especie al aplicar técnicas de marcado y recaptura.
- ✓ Analizar la dieta de *Pseudechinus magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad costero, y evaluar su relación con la oferta disponible.
- ✓ Evaluar el efecto del raspado del erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* sobre las comunidades de macroalgas en pozas de marea intermareales.
- ✓ Estudiar el comportamiento de cobertura que presenta esta especie y cuantificar la variabilidad individual del hábito.
- ✓ Analizar la distribución costera de *Pseudechinus magellanicus* en la costa del Mar Argentino y relacionar su presencia en el intermareal con variables ambientales.
- ✓ Examinar parámetros de abundancia (ej. distribución de tallas y densidad) y agregación espacial en relación a gradientes ambientales costeros.

Estructura de la tesis

Esta tesis consta de cinco capítulos en los que se abordan y discuten los principales resultados derivados del análisis de aspectos biológicos y ecológicos del erizo *Pseudechinus magellanicus* en Patagonia Central. En cada uno de ellos se analiza las posibles perspectivas de investigación y/o planteos de nuevas hipótesis de trabajo a la luz de los resultados y conclusiones obtenidos.

En el Capítulo I se analiza el ciclo reproductivo de la especie durante 27 meses en la zona costera central del golfo San Jorge. A su vez, se documentan los cambios histológicos durante la gametogénesis, se explora la variación interanual del ciclo y se examina su relación con la temperatura, cantidad de horas luz, y concentración de clorofila *a*.

En el Capítulo II se examina el crecimiento somático de la especie utilizando métodos de marcado-recaptura y aplicando técnicas de marcación química con calceína. Se emplearon y compararon diferentes modelos de crecimiento corporal para datos de crecimiento por incrementos (ej. Brody-Bertalanffy y Richards) y se realizaron estimaciones de edad.

En el Capítulo III se evalúan los componentes de la dieta a lo largo de un gradiente de profundidad, y se analiza la influencia de la especie en la estructuración de ensambles de macroalgas en dos niveles del intermareal inferior, a través de experimentos de remoción de erizos en pozas de marea.

En el Capítulo IV se describe el comportamiento cobertor de la especie, se analiza su frecuencia de ocurrencia y su relación con la oferta de elementos de cobertura. Además, se analiza la variabilidad de la misma, tanto en un gradiente vertical como entre sitios con aportes de sedimento disímiles.

En el Capítulo V se examina la distribución costera de *P. magellanicus* en plataformas intermareales en el Mar Argentino y se analiza la influencia de una serie de predictores oceanográficos utilizando modelos predictivos logísticos y árboles de regresión (CART). En este capítulo también se estudian los cambios en la abundancia y agregación de diferentes categorías de tamaño de la especie en la costa central del golfo San Jorge, en función de diversas variables ambientales como la complejidad y heterogeneidad del hábitat, profundidad, cantidad de algas, entre otras.

CAPÍTULO I

CICLO REPRODUCTIVO DE *PSEUDECHINUS MAGELLANICUS* EN LAS COSTAS DEL GOLFO SAN JORGE, ARGENTINA

INTRODUCCIÓN

La reproducción de invertebrados marinos ha sido extensamente estudiada a nivel mundial por numerosos autores (ej., Pearse *et al.* 1991; Wilson *et al.* 1994; Ramirez Llodra 2002; Lotterhos y Levitan 2010). Los erizos de mar no son una excepción, en los cuales la reproducción fue ampliamente analizada y documentada debido a la facilidad de la extracción de gónadas y gametas maduras (Byrne 1998). Asimismo, el conocimiento de su gametogénesis ha jugado un papel integral en el desarrollo de aplicaciones comerciales, incluyendo el desarrollo de pruebas de toxicidad (Dinnel y Stober 1987) y acuicultura (Walker *et al.* 1998; Lawrence 2007).

En líneas generales, las diversas estrategias reproductivas descritas en los erizos de mar influyen fuertemente sus patrones de distribución y abundancia poblacional. Los organismos manifiestan ciclos de vida variados, adaptados al ambiente en el que habitan, que van desde ciclos complejos, con desarrollo indirecto a través de una larva planctófaga o lecitotrófica, hasta especies con desarrollo directo que incuban de forma variada a su progenie (Lawrence 1987; Pearse y Cameron 1991; Gil *et al.* 2009).

El ciclo reproductivo en erizos de mar de aguas templado-frías es generalmente anual, presentando cambios celulares predecibles en la gametogénesis (Lawrence 1987; Pearse y Cameron 1991; King *et al.* 1994; Meidel y Scheibling 1998). Las especies que exhiben reproducción de índole estacional han desarrollado sistemas reproductivos en donde la gametogénesis y la evacuación gamética están fuertemente sincronizadas dentro de una población, y los individuos son capaces de almacenar y mantener gametas en condiciones hasta el momento adecuado. La sincronía durante el desove asegura la disponibilidad de gametas en el agua para la fecundación y, además, provee de un ambiente adecuado para el posterior desarrollo larval y supervivencia (Olivier y Babcock 1992;

Levitan 1995; Levitan *et al.* 2004). Esta estrategia reproductiva (*broadcast spawners*) se halla ampliamente difundida entre los erizos de mar regulares (Pearse y Cameron 1991).

El sistema reproductivo de los erizos de mar regulares está compuesto por cinco gónadas conectadas a través de un gonoducto a un gonoporo localizado en las placas genitales aborales (Hyman 1955). Desde el punto de vista histológico, el crecimiento y la maduración gonadal se caracterizan por el almacenamiento de nutrientes dentro de la gónada y su utilización en la gametogénesis (Walker *et al.* 2005). Se diferencian dos tipos de células dentro de las gónadas: células germinales o sexuales y células somáticas denominadas fagocitos nutritivos, las cuales almacenan los nutrientes necesarios y proveen de un microambiente estable y nutritivo para la gametogénesis (Walker *et al.* 2005). En general, la gametogénesis en erizos de mar sigue una secuencia regular y ordenada de cambios tanto en sus células germinales, como en los fagocitos nutritivos (Pearse y Cameron 1991; Walker *et al.* 2005).

La mayoría de las especies de erizos de aguas someras presentan ritmos anuales discretos de gametogénesis activa y desove (Pearse y Cameron 1991). La época de freza o desove y la producción gonadal suele entonces estar correlacionada con diversos factores ambientales como el fotoperíodo, la temperatura de agua de mar, el ciclo lunar o de mareas, afloramientos de fitoplancton y/o presencia de esperma en el agua (Mercier y Hamel 2009). No obstante, la comprensión del mecanismo que desencadena la evacuación gamética en equinoideos es escasa y con frecuencia especulativa, debido a la dificultad de registrar desoves con una resolución temporal alta (Gaudette *et al.* 2006). Se encontró que el estado nutricional del animal también influye en gran medida en la producción gonadal, tanto en experimentos de campo (Meidel y Scheibling 1998, 1999), como de laboratorio (Garrido y Barber 2001). A menudo, diferentes poblaciones de la misma especie tienen épocas de desove diferentes y también pueden existir diferencias interanuales importantes dentro de la misma población (Pearse y Cameron 1991; Byrne *et al.* 1998). Estas diferencias pueden reflejar condiciones ambientales heterogéneas que influyen la gametogénesis. La variación interanual en los ciclos reproductivos de erizos de mar ha sido relacionada con disponibilidad de nutrientes, estado nutricional de los adultos, y abundancia poblacional (Lawrence y Lane 1982; Beddingfield y McClintock 1998; Gil *et al.* 2009).

La mayoría de los estudios reproductivos en equinoideos se llevaron a cabo sobre géneros de tres órdenes de erizos de mar regulares: Arbacioida, Diadematoida, Camarodonta y, en mayor grado, sobre aquellas especies de distribución boreal (ej. *Strongylocentrotus spp.*, *Paracentrotus spp.*; Pearse y Cameron 1991; Lawrence 2007). En el Mar Argentino, se han realizado estudios sobre la reproducción de *Abatus cavernosus* (Gil *et al.* 2009), *Arbacia dufresnii* (Brögger *et al.* 2010, Epherra *et al.* 2015), *Loxechinus albus* (Orler 1992; Pérez *et al.* 2008, 2010) y *Pseudechinus magellanicus* (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006). La reproducción de otras especies del género *Pseudechinus* ha sido estudiada en Nueva Zelanda en tres especies simpátricas: *Pseudechinus albocinctus*, *P. huttoni* y *P. novaezealandiae*, cuyos ciclos reproductivos presentan características anuales, con épocas de desove diferentes entre *P. huttoni* y *P. novaezealandiae* (McClary y Barker 1998).

Pseudechinus magellanicus es el erizo de mar de mayor abundancia y más amplia distribución geográfica en la región sur de Sudamérica (Bernasconi 1953; Brögger *et al.* 2013). Debido a esta extensa distribución, su ciclo reproductivo fue estudiado en el golfo Nuevo (~42°S) por Marzinelli *et al.* (2006), en el canal Beagle (~55°S) por Orler (1992) y sobre el Pacífico en Chiloe (~42°S) por Kino (2010). Además, Guisado (1995) analizó la época de asentamiento larval en Puerto Montt (~41°S), Chile. La época de desove de *P. magellanicus* difiere entre las localidades estudiadas. Orler (1992) describe un ciclo reproductivo con características anuales en el canal Beagle, con una evacuación gamética principal sincrónica hacia fines de invierno y principios de primavera. Según Marzinelli *et al.* (2006), *P. magellanicus* en el golfo Nuevo exhibe un ciclo anual con dos eventos de desove, uno principal, extenso, en invierno (junio a agosto) y otro menor en verano. Los autores resaltan la ausencia de sincronía en el desarrollo gametogénico en la población entre sexos, atribuyendo como una de las posibles causas el bajo número de animales analizados por mes.

En las costas del golfo San Jorge (~46°S), *P. magellanicus* es un componente ecológico importante en ambientes intermareales y submareales debido a su gran abundancia. Los aspectos reproductivos de esta especie no han sido estudiados en la región, la cual contrasta en las características ambientales y poblacionales con aquellas donde se han realizado estudios previos. Por ejemplo, la población analizada en golfo Nuevo se

caracteriza por tener una baja densidad de animales y de hábitos crípticos submareales (Marzinelli *et al.* 2006). Además, las condiciones ambientales y oceanográficas en el golfo San Jorge son marcadamente diferentes en cuanto a temperatura, fotoperíodo, exposición al oleaje y productividad en comparación con golfo Nuevo y canal Beagle (Acha *et al.* 2004).

El objetivo general de este capítulo es analizar la reproducción de *Pseudechinus magellanicus* en la costa central del golfo San Jorge y compararla con otros estudios realizados en la especie. Los objetivos específicos son: (1) analizar la proporción de sexos en la población estudiada y verificar sus cambios en función del tamaño corporal; (2) documentar la gametogénesis a través del examen histológico de las gónadas; (3) determinar el ciclo reproductivo y patrón de crecimiento gonadal a través del seguimiento de cambios en los pesos gonadales ajustados; (4) examinar variaciones en medidas morfométricas de células sexuales femeninas a lo largo del ciclo reproductivo y relacionarlas con las variaciones en los pesos gonadales ajustados; (5) examinar la variación interanual del ciclo reproductivo de *P. magellanicus* durante dos años; (6) relacionar y estudiar el efecto de diferentes factores ambientales (temperatura del agua de mar, cantidad de horas-luz y concentración de clorofila *a*) sobre el ciclo reproductivo; (7) analizar la relación entre la variación en los pesos intestinales y el ciclo reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreo

Se tomaron muestras mensuales de ~30 individuos de *P. magellanicus* desde septiembre de 2005 a noviembre 2007 (27 meses) (total: 800 individuos; Tabla 1). Se seleccionaron individuos con un diámetro corporal superior a 14,1 mm. A partir de esta talla los animales son maduros dado que Orler (1992) indica el inicio de la madurez sexual con un diámetro corporal mayor a 12 mm. Los animales fueron fijados inmediatamente en formol salino a 5%. El lugar de recolección corresponde a pozas de mareas ubicadas en el infralitoral superior (entre 0,50 y 0,90 m por encima del nivel de referencia local que pasa 3

m por debajo del nivel medio) de la restinga ubicada en Km 3, Comodoro Rivadavia (Chubut) (Figs. 4, 5). El sitio presenta una moderada exposición al oleaje y está sujeto a ciclos diarios de mareas que incluyen dos mareas bajas y dos mareas altas diarias. La amplitud de marea media y máxima es de 4,18 y 6,11 m, respectivamente. La salinidad fluctúa entre 33,3 y 33,9 ups (Zaixso, datos no publicados).

La biota de las pozas de marea del horizonte infralitoral donde se extrajeron los animales para los estudios reproductivos, está dominada por algas coralináceas (*Corallina officinalis*) y los mitílidos *Aulacomya atra atra* (cholga) y *Mytilus edulis platensis* (mejillón). Por lo general, los erizos se encuentran en ambientes crípticos asociados al fondo de las pozas o dispuestos en las bases de algas coralináceas en pequeños encharcados. Estos ambientes de fondo de pozas también están caracterizados por contener abundantes restos de conchillas y otros elementos que son utilizados por los erizos para cubrirse (Fig. 5).

Los datos de temperatura de agua de mar superficial en la fechas de muestreo fueron extraídos de imágenes satelitales disponibles del Satélite MODIS-Aqua, mientras que la concentración de clorofila *a* fue estimada a través de imágenes satelitales provenientes del sensor SeaWiFS. Se utilizó la media de lecturas para una región frente a la zona de estudio de ~650 km² (límites N: -45,83°; E: -67,42°; S: -46,13°; O: -67,13; constituida por ~9 *pixeles*) durante un período de ocho días. El número de *pixeles* diarios utilizados en el cálculo de la media fue variable (oscilando entre 1 y 9) debido a la presencia de nubosidad. Los mismos fueron generados por el sistema de datos *online* Giovanni, desarrollado y mantenido por la NASA GES DISC (Acker y Leptoukh 2007). Por otra parte, la cantidad de horas luz fue calculada a través de datos diarios disponibles en el Servicio de Hidrografía Naval Argentina.

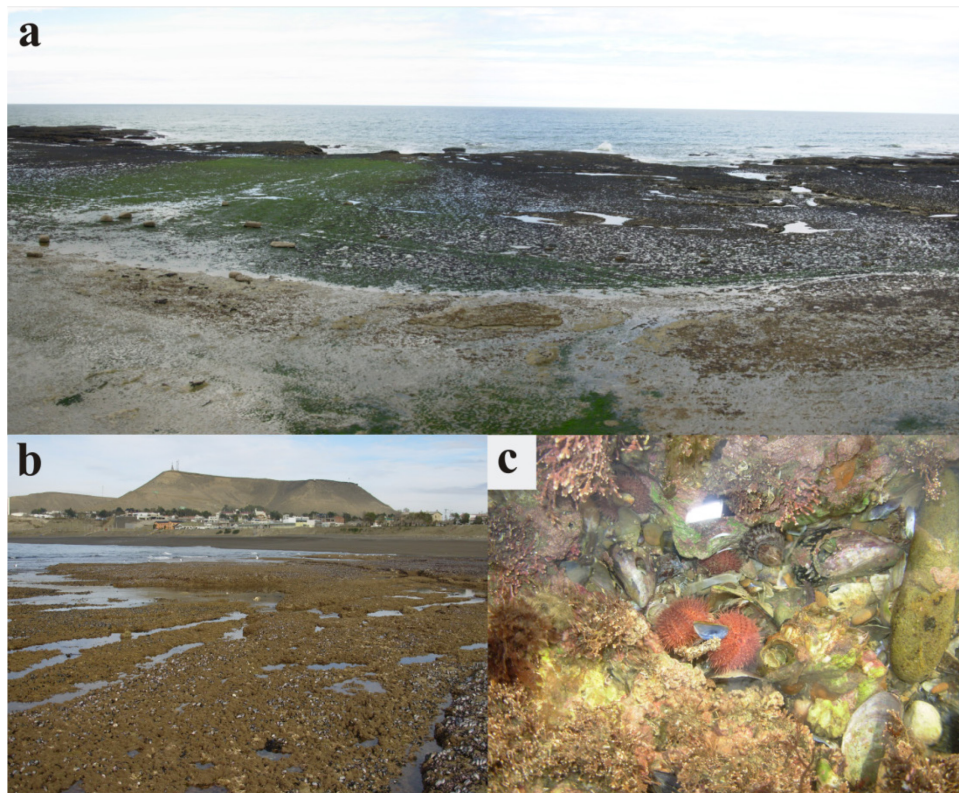


Figura 5. Costa rocosa en Km 3 (Comodoro Rivadavia, Chubut). a) Vista general de la restinga; b) Aspecto general del horizonte infralitoral superior; c) Disposición natural de *P. magellanicus* en pozas de marea y encharcados.

Análisis en laboratorio

En el laboratorio, se registró el diámetro de la testa de cada individuo utilizando un calibre Vernier ($\pm 0,01$ mm) y luego se procedió a su disección a través de un corte a la altura del plano ecuatorial. Con el objeto de extraer información sobre su condición reproductiva y nutricional se les extrajo el sistema digestivo completo (esófago, estómago e intestino, con contenidos incluidos), la linterna de Aristóteles y las cinco gónadas. Una gónada fue reservada y fijada en solución de Bouin para posterior análisis histológico. Las restantes cuatro gónadas, el digestivo completo, la linterna de Aristóteles y el resto del *test* o caparazón fueron secados en forma separada hasta peso constante (60°C por 48 horas) y pesados en balanza analítica ($\pm 0,0001$ g). El sexo de cada individuo fue registrado a través de la observación directa de gametas luego de la realización de un extendido gonadal o a

través de observación de cortes histológicos. La figura 6 muestra el sistema apical de *P. magellanicus* con los cinco gonoporos, y las gonadas femeninas y masculinas.

Para analizar cambios mensuales en variables de forma y tamaño de ovocitos, se procedió a realizar un extendido gonadal (sobre material formolizado) de 6-7 hembras sobre un portaobjetos excavado, permitiendo realizar mediciones sin errores por aplastamiento, ni alteraciones producto de la deshidratación. En razón de ello, estas medidas no son comparables con las resultantes de los cortes histológicos. Los ovocitos fueron fotografiados bajo microscopio binocular (100X) y todos aquellos presentes en la imagen fueron medidos hasta alcanzar un mínimo de ~ 200 ovocitos totales mensuales. Las mediciones fueron realizadas utilizando el software J-Image (Abràmoff *et al.* 2004). Las variables morfométricas registradas fueron: (1) diámetro medio: $\phi_{med} = (\phi_{max} - \phi_{min})/2$; (2) área total del ovocito y (3) coeficiente de forma circular o circularidad: $circ = 4\pi \frac{[área]}{[perímetro]^2}$. La circularidad, toma valores entre 0 y 1, siendo 1 el valor correspondiente a una forma totalmente circular (Abràmoff *et al.* 2004). A medida que el coeficiente se acerca a cero indica elongación de la forma del ovocito. Los ovocitos y ovas residuales caracterizados por tener signos de degeneración o reabsorción no fueron medidos. Los datos fueron analizados en conjunto y usados para determinar la distribución de frecuencias ovocitarias tanto para el diámetro medio como para el área de ovocito.

Las gónadas preservadas para estudios histológicos fueron deshidratadas a través de una serie de alcoholes, embebidas en parafina y cortadas con un micrótopo a espesor de 5-6 μm . Los cortes fueron teñidos con hematoxilina y eosina. Los ovarios y testículos fueron luego asignados a una escala de madurez modificada de seis estadios siguiendo los criterios morfológicos de Fuji (1960) y Byrne (1990) en función de la cantidad de fagocitos nutritivos, tamaño de ovocitos y afinidad a los colorantes. Se analizó un mínimo de 20 animales por mes durante el período septiembre 2005 – septiembre 2006.

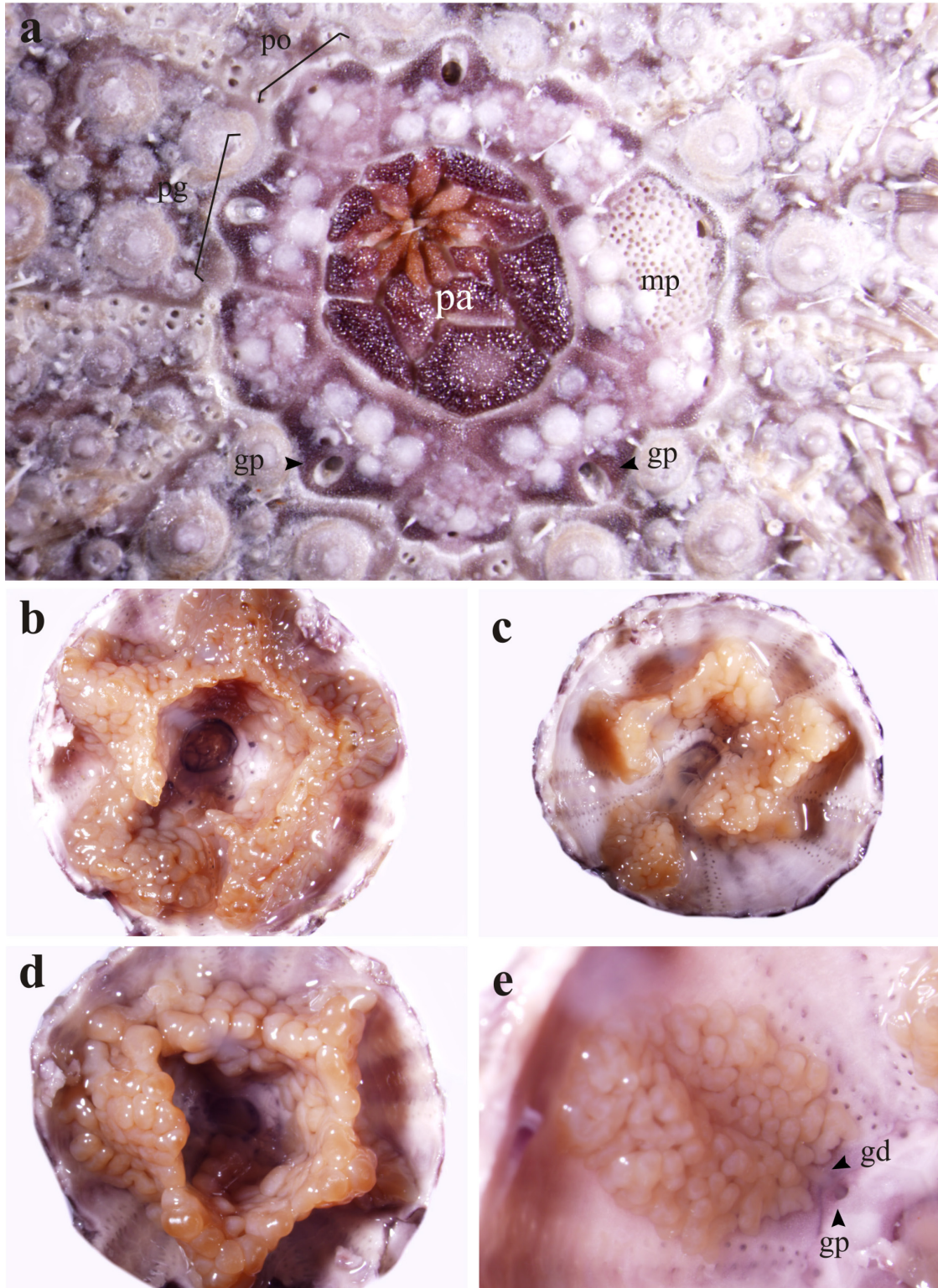


Figura 6. Sistema apical (a) y gónadas femeninas (b-c) y masculinas (d-e) de *P. magellanicus*.
gd, gonoducto; gp, gonoporo; mp, madreporito; pa, placas anales; pg, placa genital; po, placa ocular.

Tabla 1. Resumen de las mediciones iniciales tomadas sobre *P. magellanicus* durante el período septiembre 2005 – noviembre 2007 en restinga Km 3 para estudios reproductivos.

Mes	Diámetro (mm)		Peso seco (g)	
	Media	D.E. (n)	Media	D.E. (n)
Sep-05	19,24	1,59 (30)	1,14	0,22 (30)
Oct-05	20,45	1,96 (29)	1,28	0,29 (29)
Nov-05	21,07	2,13 (29)	1,50	0,42 (29)
Dic-05	20,21	2,56 (29)	1,38	0,52 (29)
Ene-06	21,03	2,54 (30)	1,56	0,47 (30)
Feb-06	19,56	2,56 (30)	1,26	0,41 (30)
Mar-06	20,14	2,75 (30)	1,40	0,45 (30)
Abr-06	20,52	1,91 (30)	1,46	0,45 (30)
May-06	19,17	2,01 (30)	1,24	0,37 (30)
Jun-06	20,32	2,36 (30)	1,36	0,38 (30)
Jul-06	18,98	2,11 (30)	1,20	0,37 (30)
Ago-06	19,54	1,66 (30)	1,25	0,34 (30)
Sep-06	19,46	2,25 (31)	1,21	0,34 (31)
Oct-06	20,19	1,60 (27)	1,22	0,26 (27)
Nov-06	20,45	1,79 (30)	1,35	0,37 (30)
Dic-06	19,74	1,93 (30)	1,24	0,36 (30)
Ene-07	21,63	1,71 (30)	1,52	0,38 (30)
Feb-07	20,50	1,69 (30)	1,33	0,30 (30)
Mar-07	23,07	1,94 (27)	1,87	0,46 (27)
Abr-07	20,31	1,80 (30)	1,40	0,34 (30)
May-07	20,37	2,69 (30)	1,41	0,45 (30)
Jun-07	20,10	1,77 (30)	1,30	0,31 (30)
Jul-07	20,94	2,09 (30)	1,46	0,39 (30)
Ago-07	21,02	1,97 (30)	1,56	0,37 (30)
Sep-07	19,68	1,99 (30)	1,24	0,39 (30)
Oct-07	20,07	2,75 (29)	1,28	0,49 (29)
Nov-07	20,63	2,43 (29)	1,38	0,44 (29)

Análisis estadísticos

La proporción de sexos en *P. magellanicus* fue calculada a través de datos provenientes de los muestreos mensuales (n=800). Se utilizaron pruebas G de máxima verosimilitud (ajustadas por la corrección de Yates) para probar si la proporción total de machos y hembras se desvía de una relación 1:1 y si la proporción mensual de sexos se desvía de dicha relación a través del año.

El patrón temporal reproductivo de *Pseudechinus magellanicus* fue analizado estudiando la variación mensual en los pesos gonadales ajustados en machos y hembras y en cambios en las distribuciones de diámetros y áreas de ovocitos en estas últimas. La variación mensual en los pesos gonadales fue estudiada a través de procedimientos de regresión lineal, utilizando un modelo de análisis de la covarianza factorial (ANCOVA) entre meses y sexos. En el mismo, el efecto del diámetro del erizo fue incluido como covariable, obteniéndose así los pesos gonadales medios ajustados a un diámetro fijo. Previo a la prueba del modelo, se procedió a verificar el supuesto de homogeneidad de pendientes entre tratamientos, y los supuestos de homocedasticidad y normalidad tanto de la variable dependiente como de la covariable, utilizando la prueba de C de Cochran, el análisis de las distancias intercuartílicas y la prueba de Shapiro-Wilks (Quinn y Keough 2002). Las variables peso gonadal y diámetro del erizo presentaron distribuciones log-normales y fueron transformadas a logaritmo natural en concordancia con la relación alométrica existente entre el peso gonadal y el tamaño en erizos de mar (Ebert *et al.* 2011). El modelo de ANCOVA utilizado para el estudio de la reproducción ha sido recomendado y utilizado por diferentes autores debido a que cuenta con ventajas considerables frente al uso de índices corporales (Packard y Boardman 1999; Gil *et al.* 2009; Ebert *et al.* 2011). La sincronía del ciclo gonadal entre sexos y entre los dos años estudiados fue reanalizada mediante correlaciones cruzadas.

Se calculó la inversión reproductiva para cada año, calculando el porcentaje de pérdida del peso gonadal medio ajustado durante el desove para los dos años estudiados

(2006 y 2007). La misma se calculó: $IR(\%) = \frac{\overline{PGA}_{Pre} - \overline{PGA}_{Pos}}{\overline{PGA}_{Pre}} \cdot 100$, donde \overline{PGA}_{Pre}

corresponde al peso gonadal ajustado medio para animales previos al desove (julio y

agosto), mientras que PGA_{Pos} corresponde al peso gonadal ajustado medio luego del desove (octubre-noviembre). Asimismo se analizó la presencia de cambios interanuales en el ciclo del PGA antes, durante y luego de la evacuación de gametas utilizando una prueba de ANCOVA de dos entradas (época y año).

Los datos de diámetros medios y áreas de ovocitos obtenidos a través de un extendido gonadal fueron analizados en conjunto mensualmente. Se realizaron histogramas de frecuencias relativas y gráficos *box-plot* para ambas variables en cada mes. Los cambios en las distribuciones de frecuencias entre meses sucesivos fueron analizados a través de una prueba de bondad de ajuste de dos muestras empíricas de Kolmogorov-Smirnov (Grant y Tyler 1983; Quinn y Keough 2002). Para disminuir el incremento del error tipo I debido a la comparación múltiple sucesiva, se procedió a ajustar el nivel de significación utilizando el método de Dunn-Sidak (Quinn y Keough 2002). Por su parte, la circularidad de los ovocitos fue analizada a través de ANOVA de una entrada, previa comprobación de los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad, utilizando la prueba C de Cochran y metodos gráficos de inspección de residuales, respectivamente.

Con el propósito de relacionar en hembras el ciclo de peso gonadal ajustado (PGA) y las variables de tamaño y forma de ovocitos, se calcularon las medianas mensuales de diámetros medios y áreas ovocitarias y las medias de circularidad. Luego, se realizaron correlaciones entre el PGA y las diferentes medidas de posición de las variables de tamaño y forma ovocitaria. Las variaciones interanuales en los diferentes estimadores del ciclo reproductivo (PGA, diámetro y área ovocitaria) fueron realizadas a través de sendos análisis de correlación cruzada con análisis de corrimiento (*lags*) entre los dos años estudiados y del análisis de los histogramas.

Con el objeto de examinar la relación del ciclo reproductivo con: la temperatura de agua de mar, la concentración de clorofila *a* y la cantidad de horas luz diarias, se realizó una regresión lineal múltiple con selección de variables hacia delante (*forward*), para encontrar las variables explicativas que más contribuyen a la variación del ciclo gonadal en los pesos gonadales ajustados. Asimismo, se evaluó la colinealidad entre las variables explicativas evaluando el factor de inflación de la varianza (Quinn y Keough 2002). En forma complementaria, se procedió a realizar correlaciones cruzadas con análisis de

corrimiento (*lags*) entre el peso gonadal ajustado de machos y de hembras, para cada factor ambiental por separado.

Para evaluar la posible relación entre el ciclo reproductivo y la variación en el contenido estomacal, se procedió a calcular el peso intestinal ajustado por la talla a través de técnicas de regresión lineales (MLG - ANCOVA) similares a las utilizadas con el peso gonadal. La relación entre los pesos gonadales ajustados medios y los pesos intestinales ajustados medios fue analizada a través de una correlación de Spearman.

Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el paquete estadístico STATISTICA 8.0 (Statsoft) y utilizando un nivel de significación de 5%.

RESULTADOS

Proporción de sexos

Sobre un total de 800 individuos de *P. magellanicus* recolectados mensualmente en el sitio restinga Km 3, 413 resultaron hembras y 387 machos, obteniéndose una proporción general de sexos de 1:0,94 (H:M). No se encontraron desviaciones significativas a la proporción esperada 1:1 para el conjunto de los datos (G (Yates) = 0,78; p = 0,38). Las proporciones de sexos no difieren de la relación 1:1 en los meses estudiados (Fig. 7), ni para las diferentes categorías de tallas analizadas (Tabla 2).

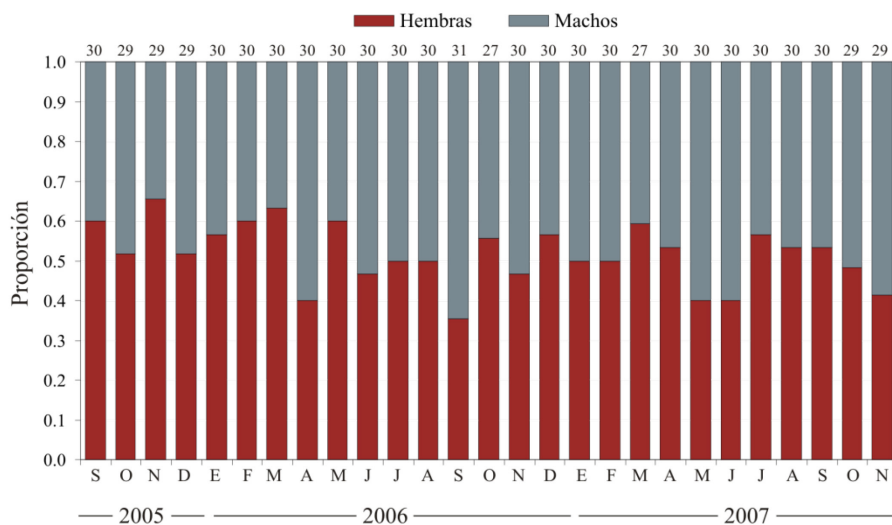


Figura 7. Proporción de sexos mensual de *P. magellanicus* durante el período estudiado.

Se indica el tamaño muestral (n) por encima de cada barra.

Tabla 2. Proporción de sexos de *Pseudechinus magellanicus* para cuatro categorías de talla. Prueba de G (Yates) indica desvíos a la proporción esperada 1:1

Clase de talla (mm)	Frecuencia		Proporción (H:M)	G (Yates)	p
	H	M			
[14,0 – 18,8]	108	96	1:0,88	0,59	0,44
[18,9 – 20,2]	93	103	1:1,11	0,41	0,52
[20,3 – 21,9]	108	99	1:0,92	0,31	0,58
[22,0 – 28,0]	104	89	1:0,86	1,02	0,31
Total	413	387	1:0,94	0,78	0,38

Distribuciones de talla por sexo

Los diámetros corporales de *P. magellanicus* oscilaron entre 14,1 y 27,5 mm. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($t_{798} = 0,52$; $p = 0,30$; Fig. 8) entre las medias de diámetro de machos ($20,22 \pm 0,11$ mm (387)) [media \pm error estándar (n)] y hembras ($20,37 \pm 0,12$ mm (413)).

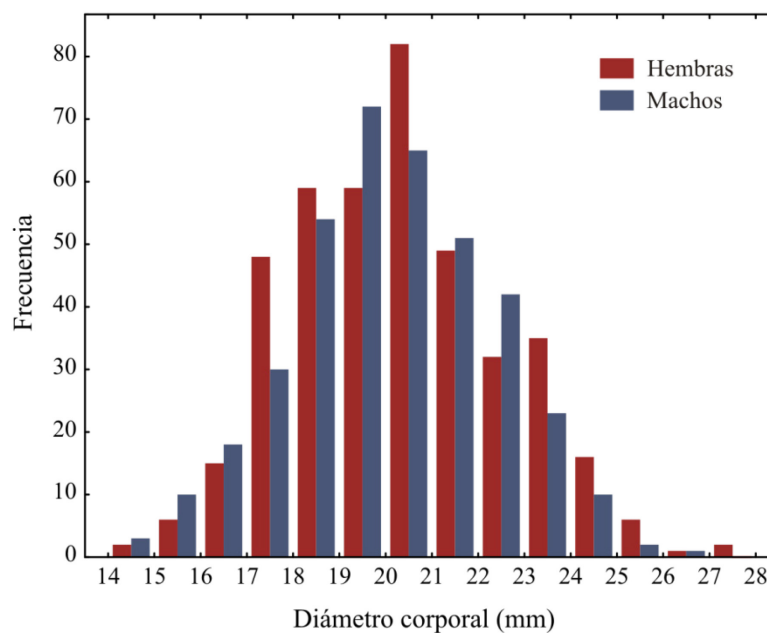


Figura 8. Distribución de tallas de *P. magellanicus* para machos y hembras (n = 800).

Histología del sistema reproductivo

Ovogénesis

El patrón del crecimiento ovárico de *Pseudechinus magellanicus* fue dividido en seis estadios. Los mismos fueron utilizados para describir eventos histológicos de la ovogénesis durante el primer año de estudio.

Estadio I: Reabsorción y recuperación

El lumen del acino contiene células fagocíticas nutritivas desarrolladas (células accesorias, no germinales) pero no forman una red extensa. Las mismas presentan vacuolas e inclusiones de diferentes tamaños. El ovario puede tener acinos con ovocitos y ovas residuales en los que es posible observar procesos de lisis y fagocitosis. En la pared del acino hay escasas ovogonias (<25 μm) y ovocitos primarios (previtelogénicos) con citoplasma basófilo (tiñéndose de púrpura con hematoxilina-eosina). Estos últimos están asociados a las células fagocíticas nutritivas (Fig. 9 a-f).

Estadio II: Crecimiento

El comienzo de la vitelogénesis se observa por la presencia de ovocitos en estadios tempranos de vitelogénesis (diámetro 25-65 μm) en la pared del acino. El citoplasma de estos ovocitos en vitelogénesis temprana es de color púrpura claro, indicando una basofilia poco marcada (Fig. 10 a-d). El núcleo de estos últimos es grande y central, mientras que el nucléolo se observa en posición excéntrica. En el lumen del acino hay células nutritivas fagocíticas que contienen vacuolas vacías o con material granular y se encuentran rodeando a las células sexuales. Puede haber ovocitos residuales. Sobre la pared del acino se observan ovogonias, ovocitos previtelogénicos y en vitelogénesis temprana (Fig. 10 e-f).

Estadio III: Premaduro I (premaduro incipiente)

En este estadio, el número y tamaño de ovocitos vitelogénicos (diámetro 25-65 μm) se incrementa, asociado a una disminución en la abundancia de las células fagocíticas

nutritivas. Los acinos contienen ovocitos en casi todos los estadios de desarrollo, incluyendo ovas que se acumulan en baja cantidad en el lumen del acino. Los ovocitos vitelogénicos presentan forma ovoidal, son alargados y se proyectan al lumen del acino. El citoplasma es granular fino (Fig. 11 a-f).

Estadio IV: Premaduro II (premaduro)

Este estadio está caracterizado por el incremento en el número y tamaño de los ovocitos vitelogénicos que conservan sus propiedades de tinción. Un número moderado de ovas ya están en el lumen, las mismas presentan un citoplasma granular fino y un núcleo poco visible. La pared del acino, con ovocitos vitelogénicos alargados, contrasta con el lumen cargado de ovas que se han acumulado. El núcleo de los ovocitos en vitelogénesis cuenta con un nucléolo excéntrico, en tanto que las ovas que comienzan a acumularse en el lumen tienen un núcleo reducido poco visible y, en algunos, se observa el nucléolo (Fig. 12 a-f).

Estadio V: Maduro

Los acinos contienen numerosas ovas (diámetro > 65 μm) empaquetadas en forma densa en el lumen del acino. Las mismas están provistas de un citoplasma granular muy fino acidófilo y presentan una membrana gelatinosa. El núcleo es de un tamaño reducido. Las células fagocíticas nutritivas son escasas y se localizan en la pared del acino junto a escasos ovocitos primarios y ovogonias (Fig. 13 a-f).

Estadio VI: Evacuación gamética

Los acinos se observan vacíos o conteniendo un número bajo de ovocitos residuales. Las paredes del acino en general son finas y con escasas células germinales. Ovocitos previtelogénicos y pocos nidos de ovogonias aparecen en forma ocasional en el epitelio germinal, asociados a células fagocíticas nutritivas. Se evidencia un incremento en la abundancia de células nutritivas fagocíticas (CNF) pero éstas no dominan en los acinos. Algunas de estas células en grupos se encontrarían fagocitando ovocitos y ovas residuales (Fig. 14 a-f).

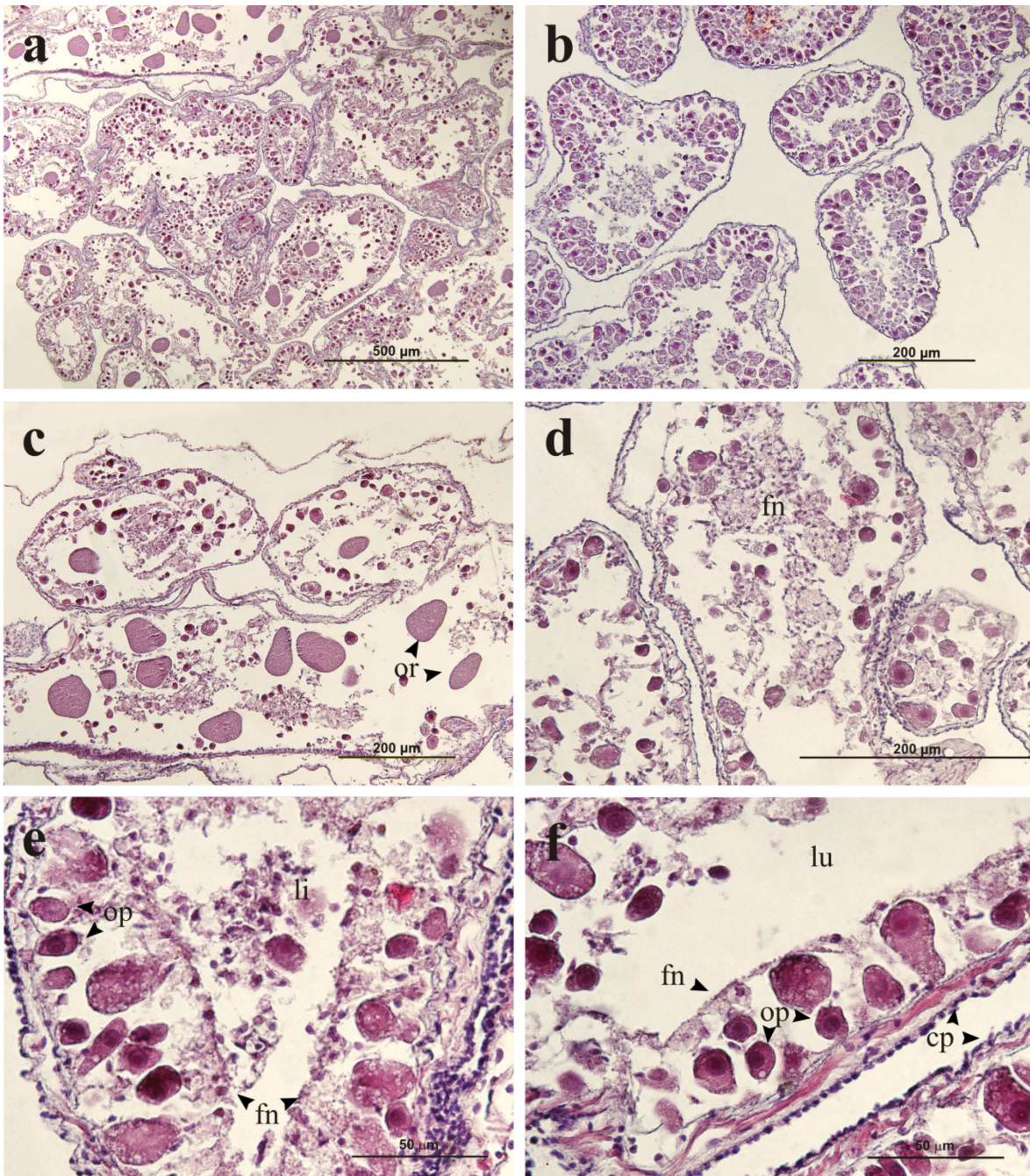


Figura 9. Corte transversal de ovarios en estadio de reabsorción y recuperación (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp, células peritoneales; fn, fagocito nutritivo; li, ovocito residual en lisis; lu, lumen del acino; op, ovocito previtelogénico; or, ova residual.

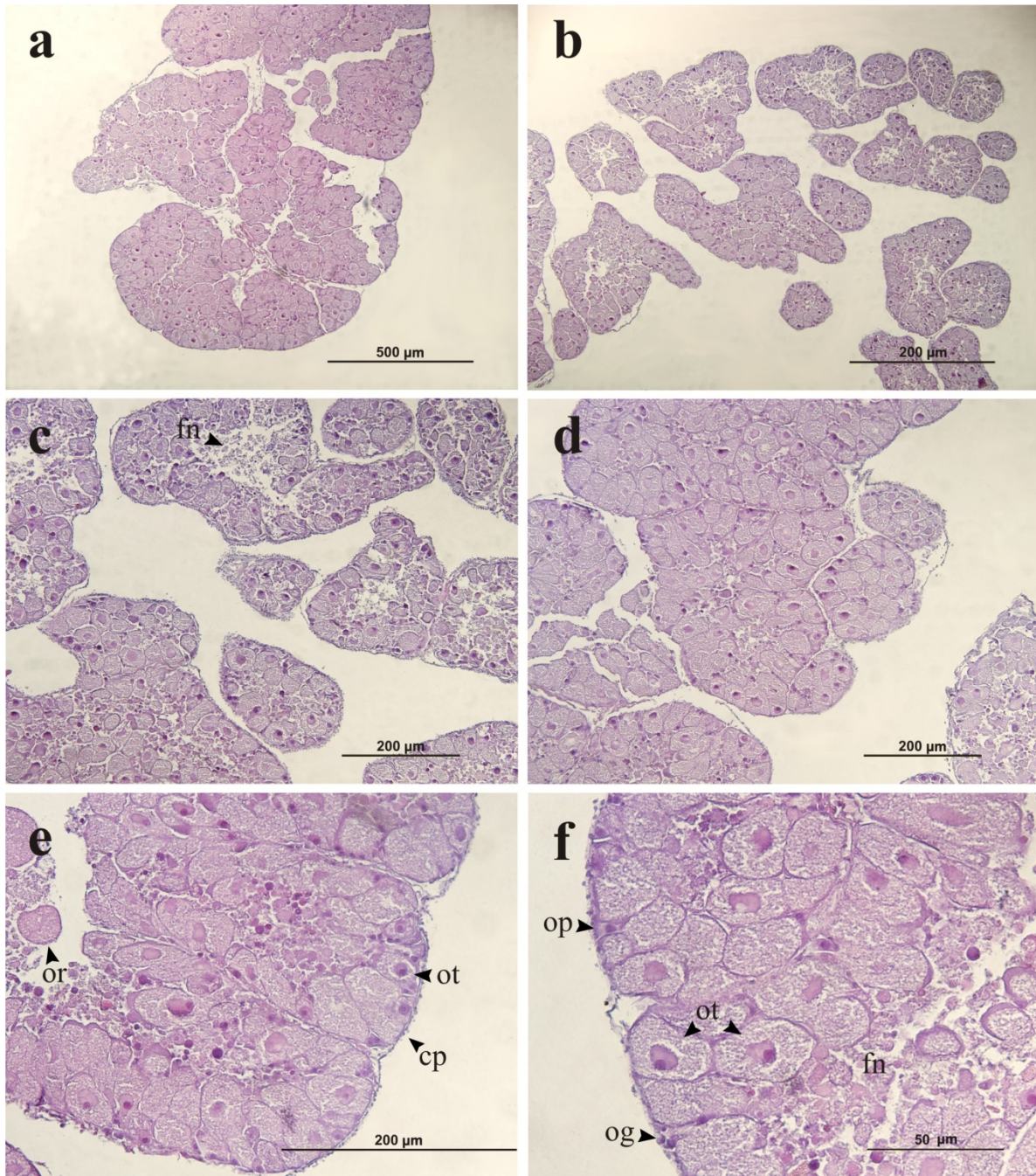


Figura 10. Corte transversal de ovarios en estadio de crecimiento (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp, células peritoneales; fn, fagocitos nutritivos; og, ovogonia; op, ovocito previtelogénico; or, ova residual; ot, ovocito en vitelogénesis temprana.

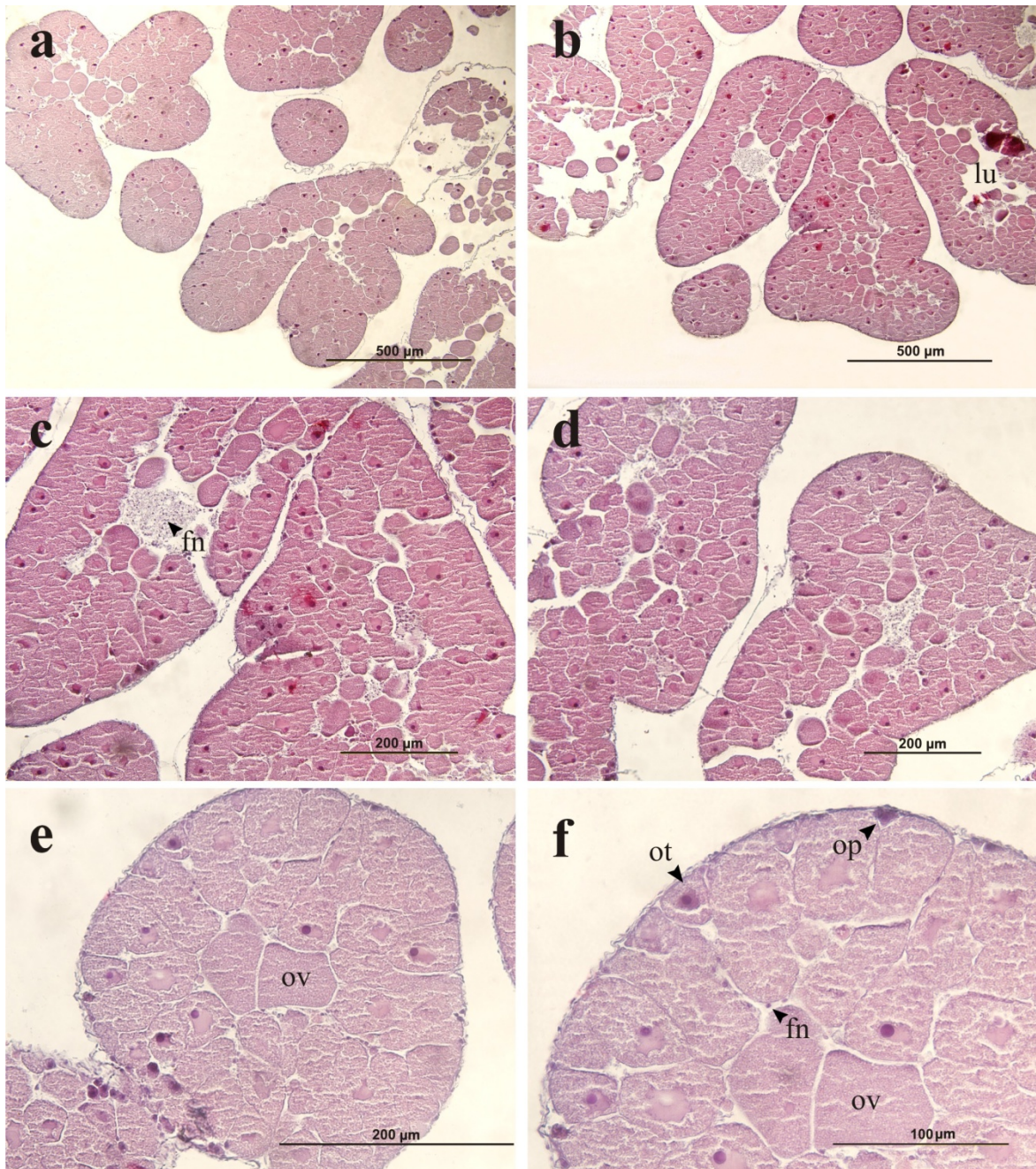


Figura 11. Corte transversal de ovarios en estadio premaduro I (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. fn, fagocitos nutritivos; op, ovocito previtelogénico; ot, ovocito en vitelogénesis temprana; ov, ova.

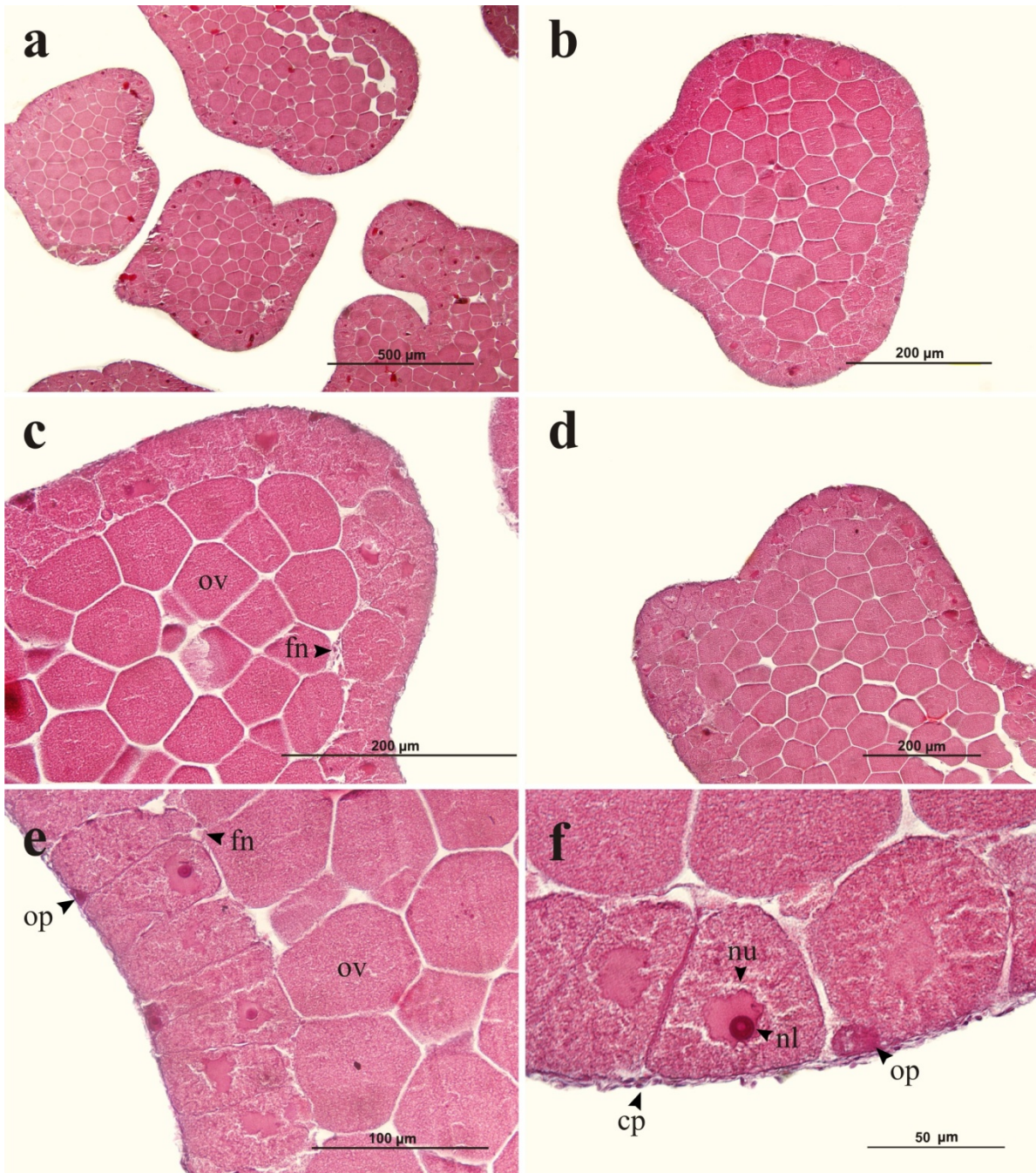


Figura 12. Corte transversal de ovarios en estadio premaduro II (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. fn, fagocitos nutritivos; nl, nucléolo; nu, núcleo; op, ovocito previtelogénico; ov, ova.

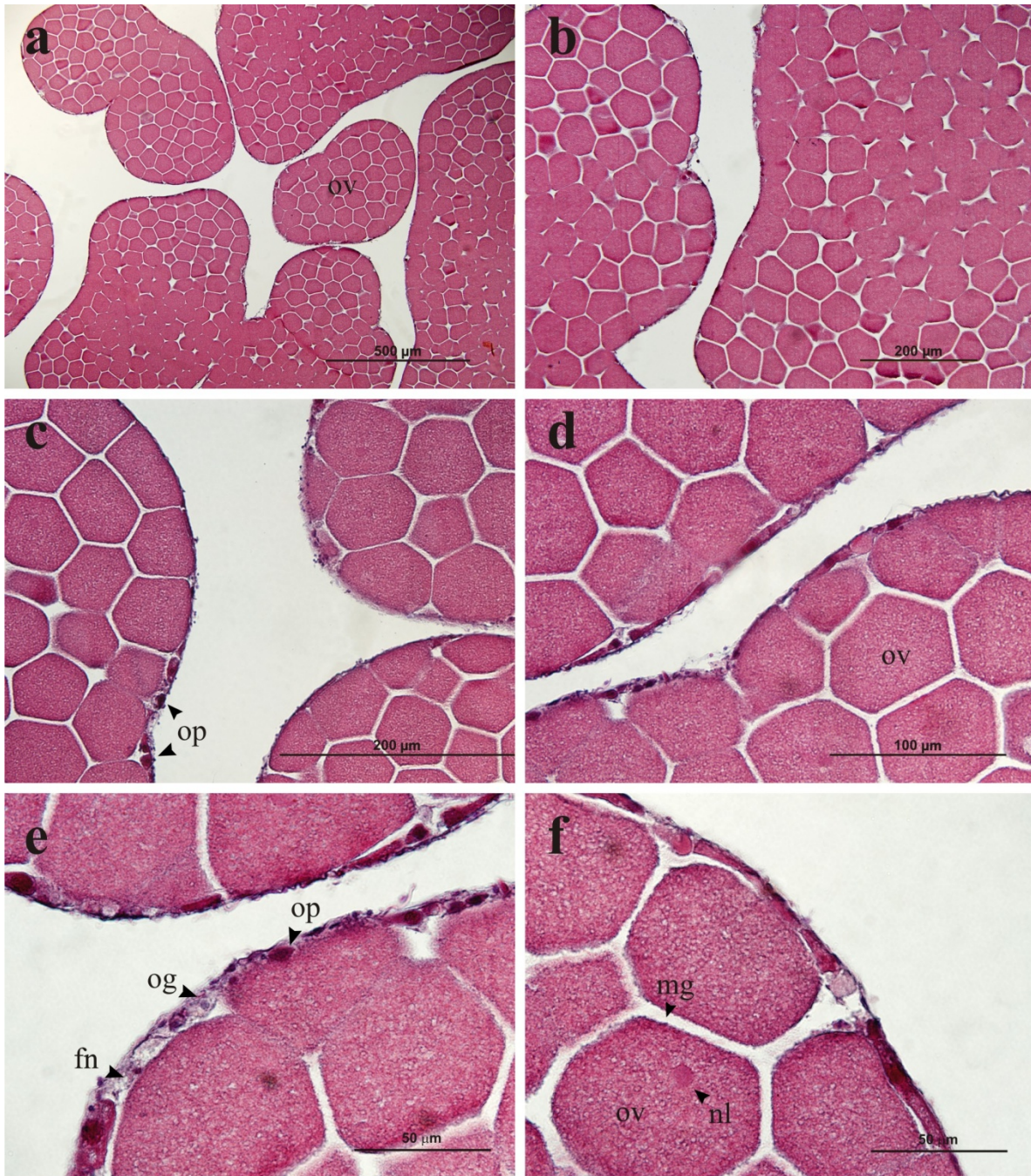


Figura 13. Corte transversal de ovarios en estadio maduro (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. fn, fagocitos nutritivos; mg, membrana gelatinosa; nl, nucléolo; og, ovogonia; op, ovocito previtelogénico; ov, ova.

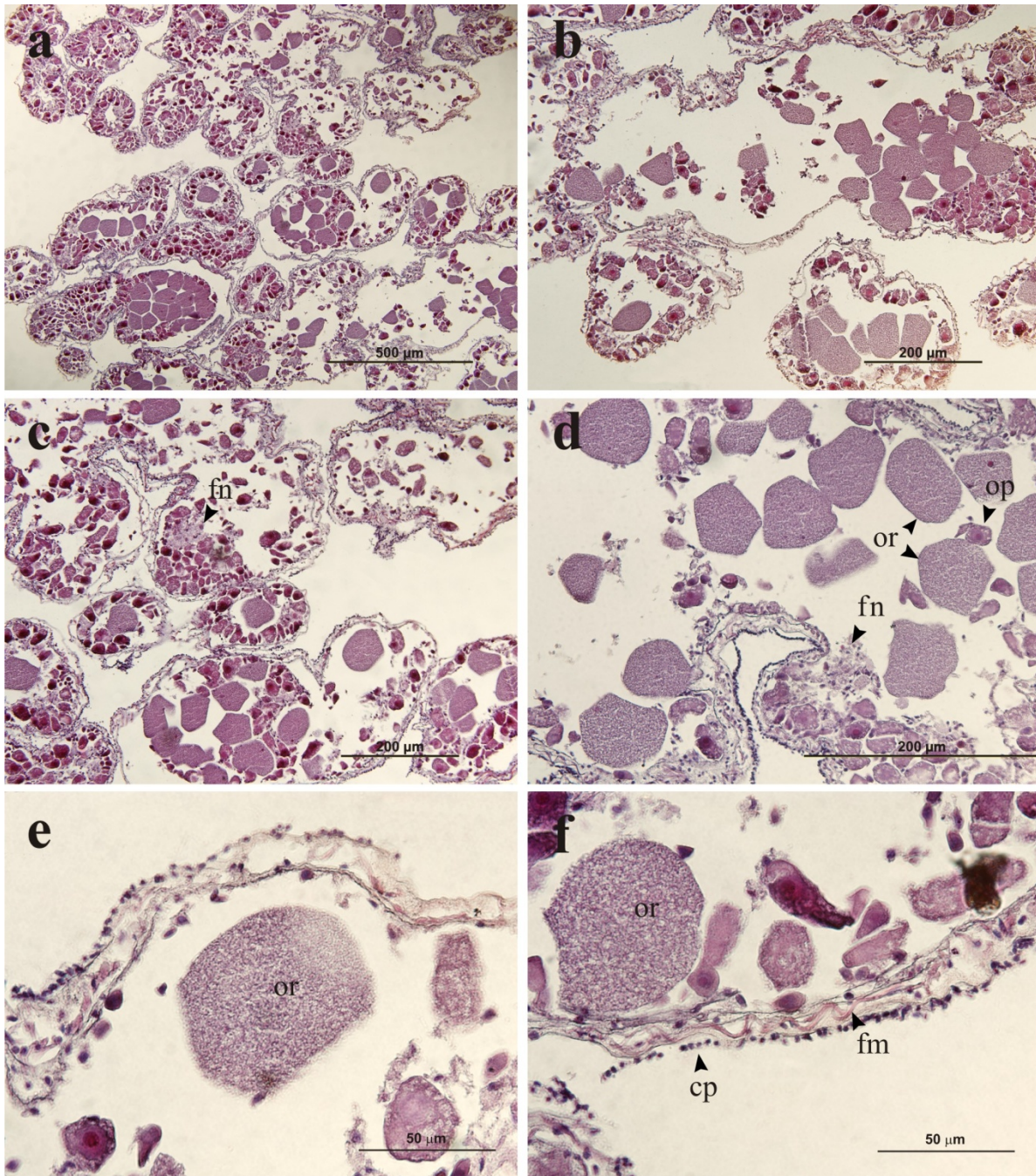


Figura 14. Corte transversal de ovarios en estadio de evacuación gamética (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp, célula peritoneal; fm, fibra muscular; fn, fagocitos nutritivos; op, ovocito previtelogénico; or, ova residual.

Espermatogénesis

El patrón del crecimiento testicular de *Pseudechinus magellanicus* fue dividido en seis estadios basados en la cantidad de fagocitos nutritivos y espesor del epitelio germinal.

Estadio I: Recuperación

En este estadio de recuperación y reabsorción los acinos son de tamaño pequeño y plegados (Fig. 15 a-b). El lumen del acino se encuentra dominado por una red de células fagocíticas nutritivas débilmente eosinófilas, y presenta en su citoplasma algunas inclusiones oscuras y vacuolas (Fig. 15 c-f). El epitelio germinal es fino con espermatogonias basófilas. En muy pocos casos se observa el comienzo de la formación de columnas de espermatoцитos primarios. Hay escaso esperma residual, el cual es fagocitado por las células nutritivas (Fig. 15 f).

Estadio II: Crecimiento

Una capa de espermatogonias y espermatoцитos primarios (espesor: ~25 μm) ya se encuentra dispuesta en la pared y comienza a proyectarse hacia el interior del acino a modo de columnas dispuestas en forma regular. Estas columnas contienen espermatogonias en la base con diferenciación creciente hacia el extremo distal en espermatoцитos primarios y secundarios (= espermátidas, sin flagelos y más desorganizados). Las células nutritivas fagocíticas son más eosinófilas que en el estadio anterior y se localizan principalmente en el centro del lumen (Fig. 16 a-f).

Estadio III: Premaduro I (premaduro incipiente)

En este estadio, las columnas de espermatoцитos primarios que se proyectan al lumen son más evidentes (espesor: ~ 50 μm). Los espermatozoides comienzan a acumularse en el lumen del acino. Las células fagocíticas nutritivas disminuyen en abundancia y quedan desplazadas del centro a la periferia, ubicándose entre los espermatozoides y la capa espermatogénica (Fig. 17 a-f).

Estadio IV: Premaduro II (premaduro)

Presenta un aspecto general similar al estadio de premadurez I, pero los acinos contienen abundantes espermatozoides basófilos libres en el lumen central. Las columnas de espermatocitos siguen siendo abundantes, aunque de menor espesor. La banda concéntrica de células fagocíticas nutritivas se hace más angosta (Fig. 18 a-f).

Estadio V: Maduro

El aspecto general de la gónada es fuertemente basófilo (Fig. 19 a-b). El lumen de los acinos se encuentra dominado por espermatozoides en altas densidades. La capa espermatogénica se vuelve más angosta o a menudo está ausente (Fig. 19 c-f). Las células fagocíticas nutritivas son escasas y se localizan a lo largo del epitelio germinal. Con frecuencia se observan los espermatozoides dispuestos en bandas.

Estadio VI: Evacuación gamética

El lumen de los acinos está casi vacío y el acino tiene un aspecto dilatado. Es posible observar agrupamientos de espermatozoides residuales con células fagocíticas nutritivas asociadas. La pared de los acinos presenta una capa espermatogénica fina, provista de espermatogonias, sin espermatocitos primarios. Las células fagocíticas nutritivas forman una capa fina eosinófila a lo largo de la periferia del lumen. En algunos individuos los acinos están parcialmente desovados, indicando que la evacuación gamética entre acinos no siempre es sincrónica (Fig. 20 a-f). En ellos, las bandas de espermatozoides son más evidentes por los espacios vacíos.

Análisis del ciclo gametogénico

La frecuencia relativa de los diferentes estadios de maduración gonadal de *P. magellanicus* en las costas de golfo San Jorge, entre el período septiembre 2005 – septiembre 2006, se ilustra para machos y hembras en la figura 21.

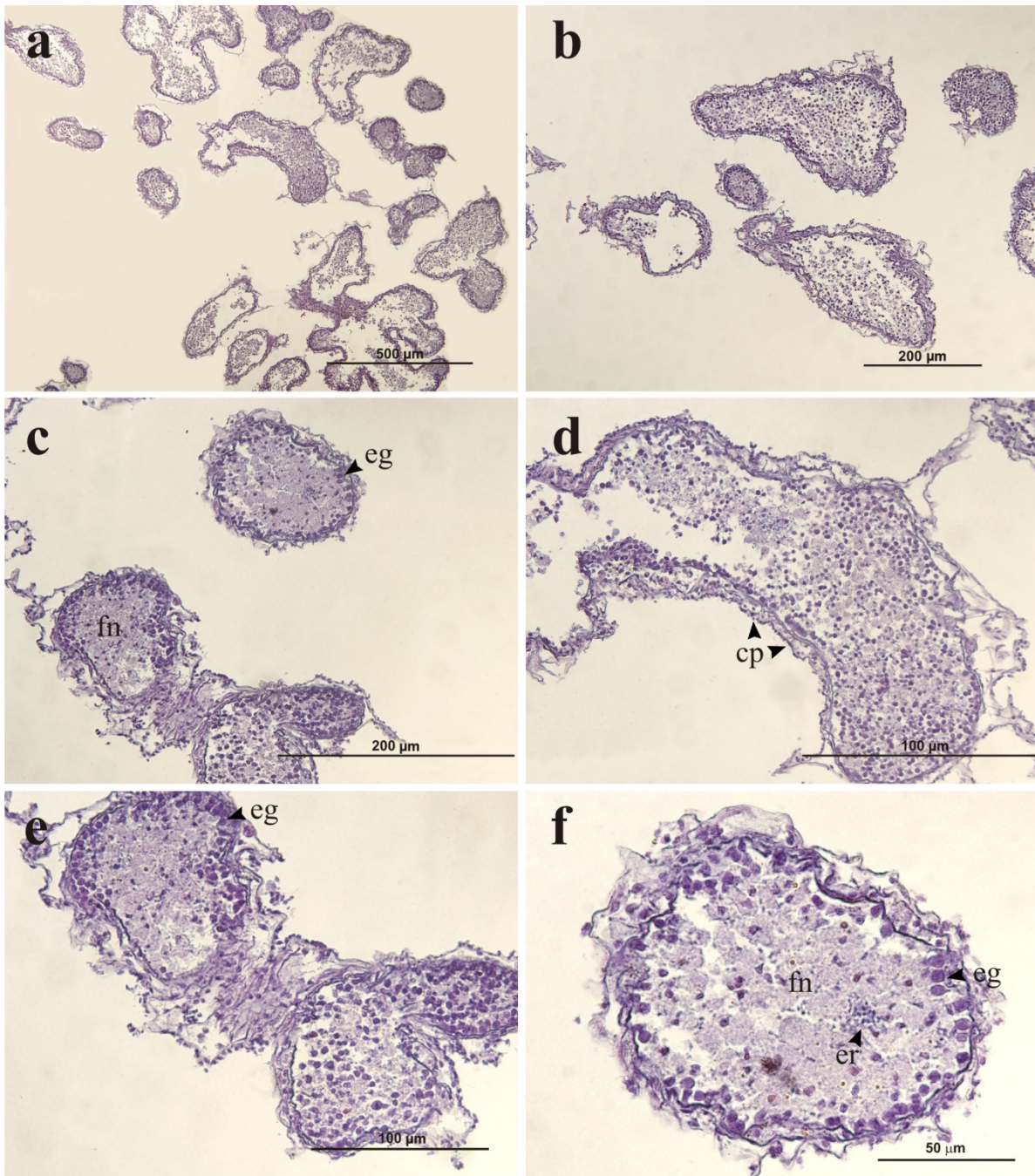


Figura 15. Corte transversal de testículos en estadio de reabsorción y recuperación (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp, células peritoneales; eg, espermatogonias; er, espermatozoides residuales; fn, fagocitos nutritivos.

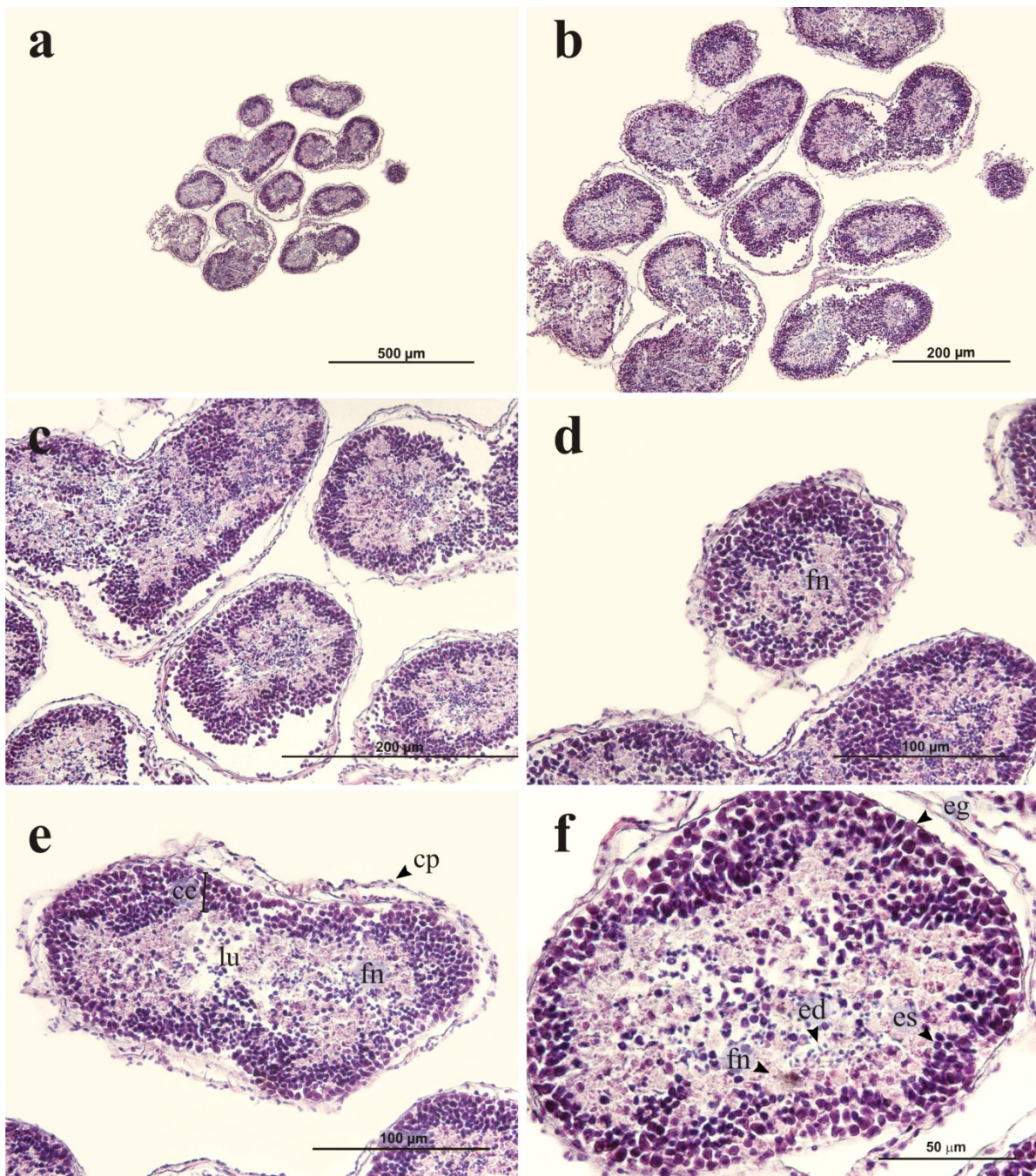


Figura 16. Corte transversal de testículos en estadio de crecimiento (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. ce, columnas de espermatoцитos primarios; cp, células peritoneales; ed, espermátidas (espermatoцитos secundarios); eg, espermatoгонias; es, espermatoцитos primarios; fn, fagocitos nutritivos; lu, lumen de la gónada.

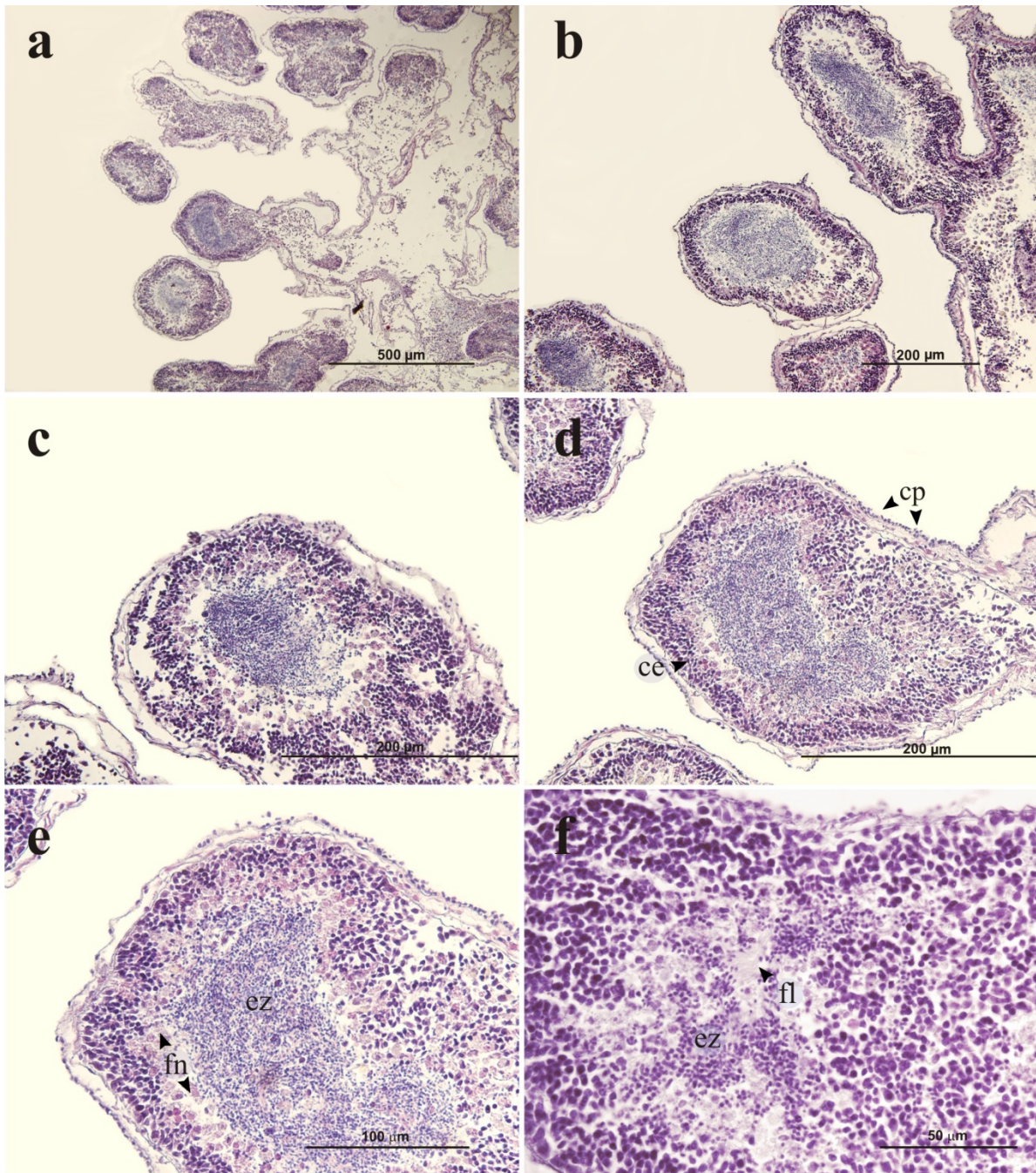


Figura 17. Corte transversal de testículos en estadio Premaduro I (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. ce, columnas de espermatocitos primarios; cp, células peritoneales; ez, espermatozoides; fl, flagelos de espermatozoides; fn, fagocitos nutritivos.

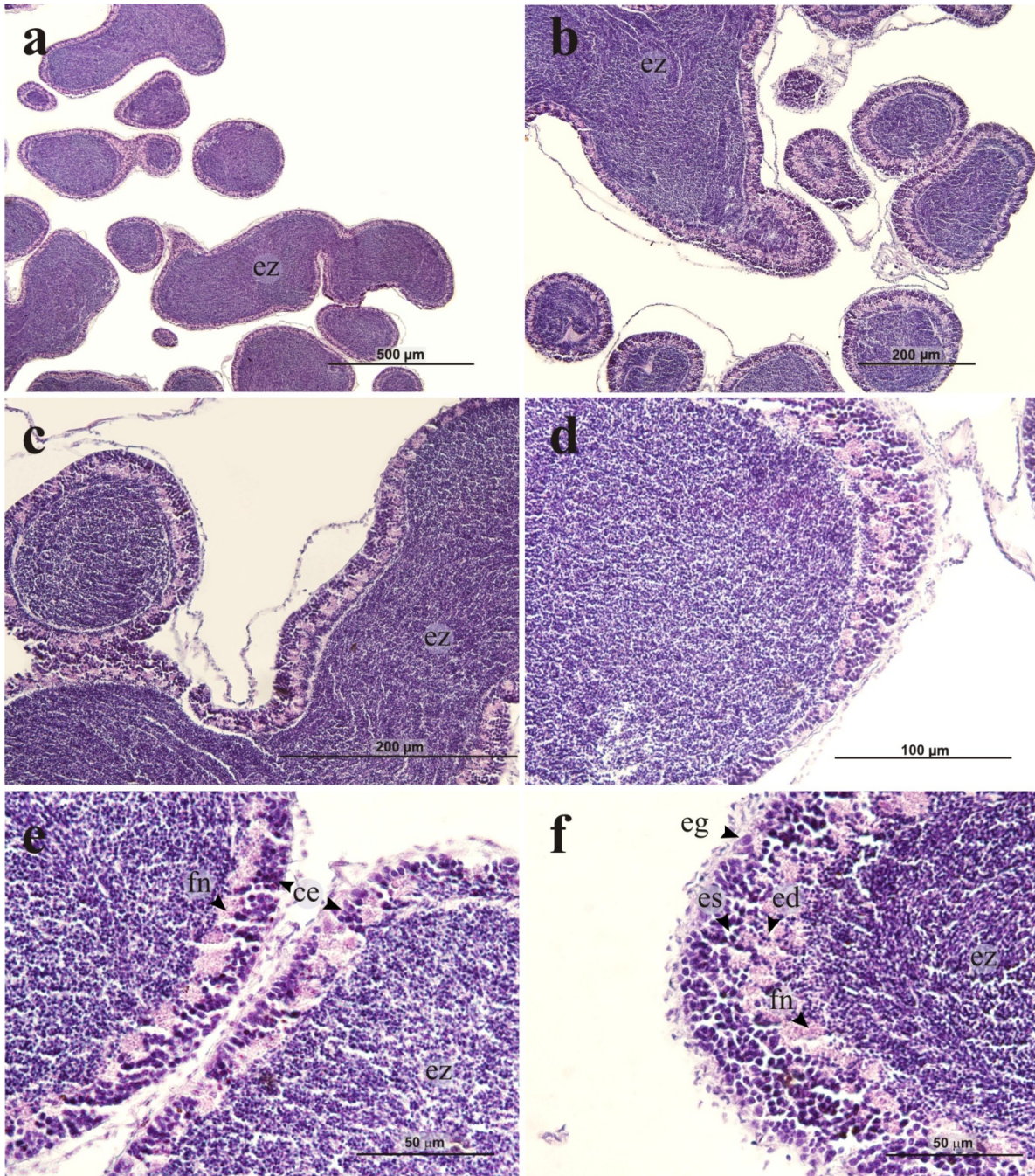


Figura 18. Corte transversal de testículos en estadio Premaduro II (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. ce, columnas de espermatocitos primarios; ed, espermátidas; eg, espermatogonias; es, espermatocitos primarios; ez, espermatozoides; fn, fagocitos nutritivos.

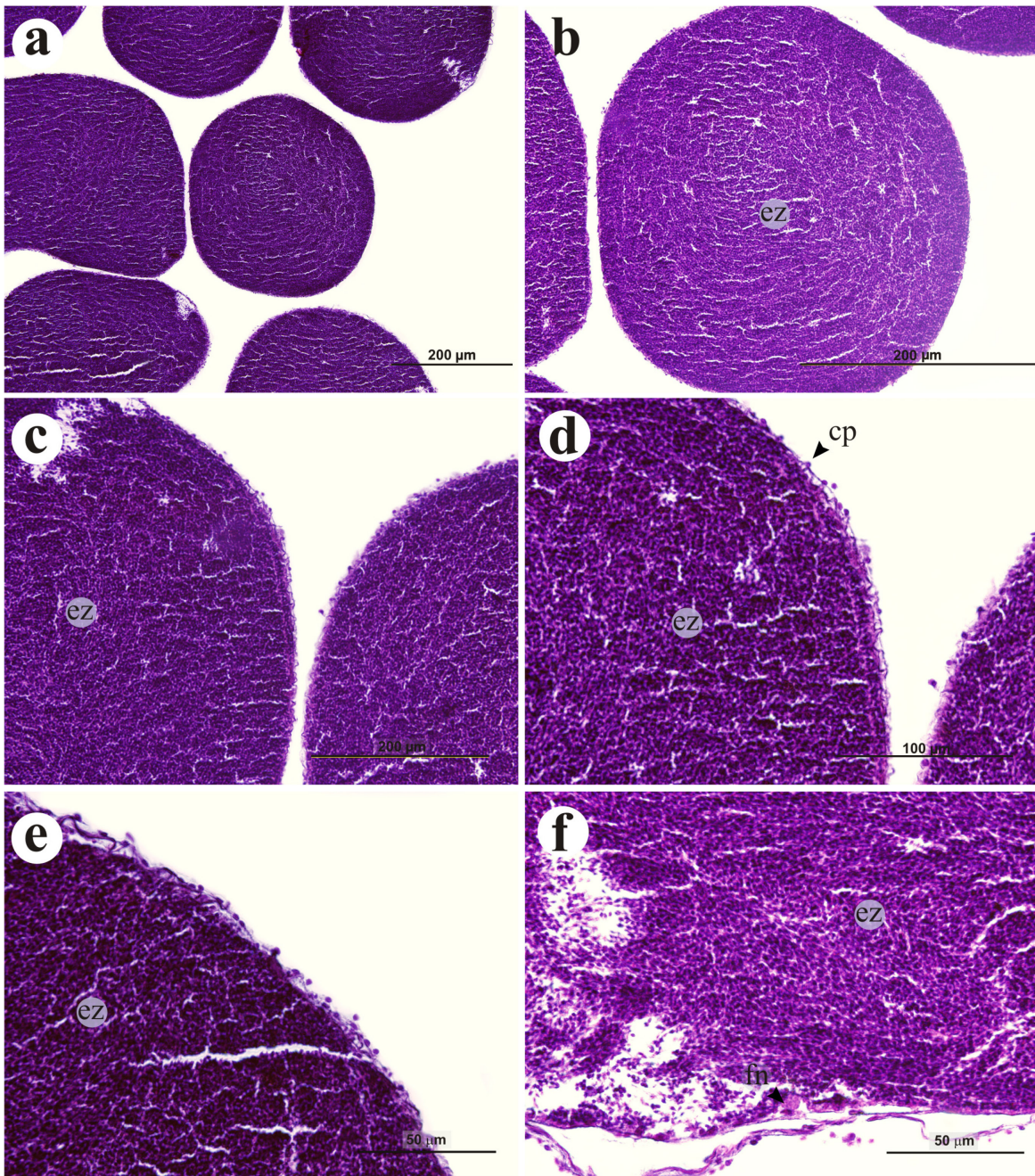


Figura 19. Corte transversal de testículos en estadio de madurez (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp: células peritoneales; ez, espermatozoides; fn, fagocitos nutritivos.

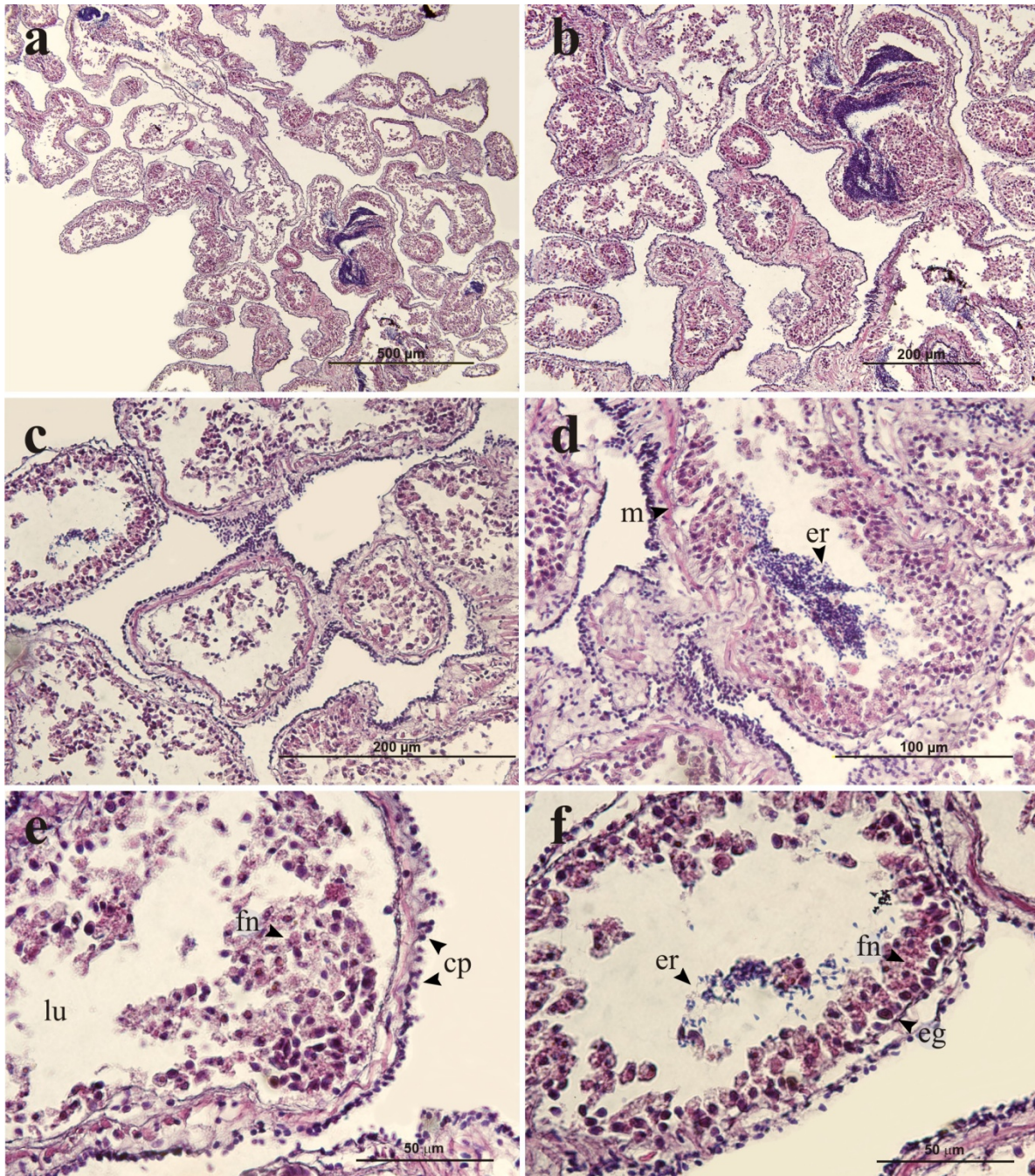


Figura 20. Corte transversal de testículos en estadio de evacuación gamética (a-f). Hematoxilina-eosina, contraste interferencial diferencial. cp, células del peritoneo; eg, espermatogonias; er, espermatozoides residuales; fn, fagocitos nutritivos; lu, lumen gonadal; m, fibras musculares.

En el caso de la ovogénesis, la distribución temporal de los estadios gonadales para el año estudiado muestran un ciclo gametogénico de naturaleza anual (Fig. 21). A pesar que se observan ovocitos previtelogénicos durante casi todo el año, éstos solo dominan en los estadios de desove y reabsorción-recuperación. El estadio de evacuación gamética (desove) ocurre principalmente en septiembre, coincidiendo ésto para 2005 y 2006. Los procesos de reabsorción de ovocitos y ovas residuales y recuperación son inmediatos al desove, y dominan solo en el mes siguiente al mismo (octubre). Durante esta etapa la red de células fagocíticas dominantes no llenan completamente el lumen de los acinos. La fase de crecimiento comienza en forma temprana luego del desove, con un máximo de hembras en este estadio en noviembre y diciembre (Fig. 21). Para el mes de enero, ya se observa una dominancia de estadios en premadurez incipiente (PM1) y una fracción muy baja de hembras premaduras avanzadas, las cuales comienzan a almacenar ovas en el lumen de los acinos. La aparición de una hembra desovada durante el mes de febrero indica la presencia de un desove menor. Los estadios PM1 continúan dominando hasta el mes de marzo. A partir de abril y hasta mayo, se observa un dominio de estadios en premadurez avanzada (PM2). El comienzo de la aparición de hembras maduras ocurre en abril, siendo los meses de invierno (junio a agosto) los que manifiestan mayor frecuencia de este estadio (Fig. 21).

Para los machos, el patrón de desarrollo gametogénico es levemente diferente en cuanto a su disposición temporal, observándose que la maduración es más rápida que en las hembras. La fase de reabsorción gonadal es de corta duración y ocurre durante octubre, un mes antes que en las hembras. En este mes también da comienzo la formación de las columnas espermáticas (fase de crecimiento), la cual domina durante noviembre (Fig. 21). Se observan machos con gónadas premaduras incipientes entre noviembre y marzo, con un máximo en diciembre. El estadio de premadurez avanzada comienza en diciembre y tiene un máximo de ocurrencia entre febrero y abril. En enero y abril se observó una fracción menor de gónadas con evacuación gamética total o parcial. Los estadios de testículos maduros comienzan a incrementarse desde marzo hasta que dominan en ocurrencia en el mes de agosto, situación semejante a lo que ocurre en hembras (Fig. 21). La evacuación gamética menor, observada en algunos cortes histológicos, no es sincrónica entre sexos y no se encuentra acompañada en el tiempo por procesos de recuperación gonadal.

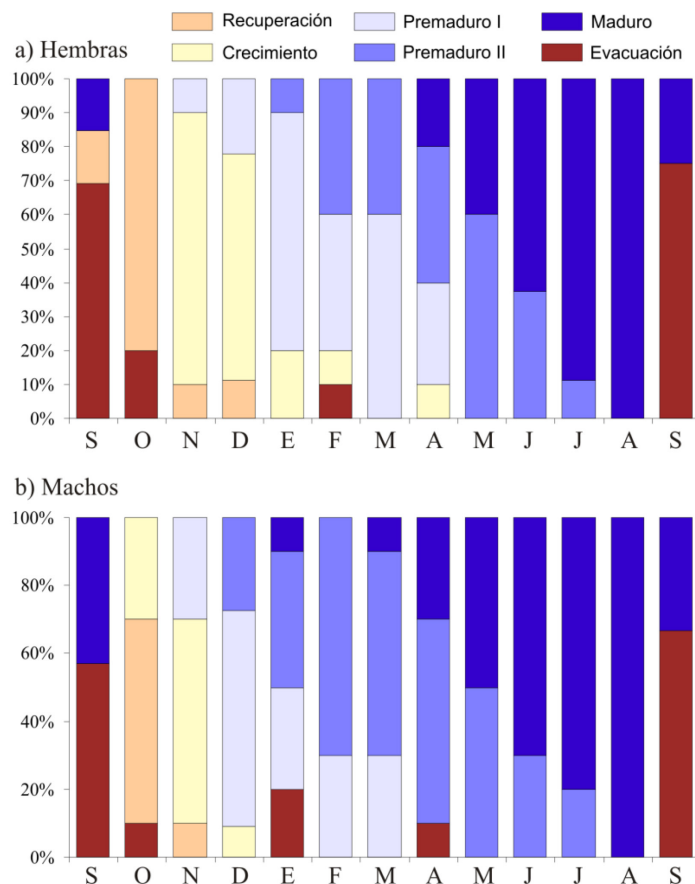


Figura 21. Variación mensual en los estadios de madurez gonadal observados en preparados histológicos entre septiembre 2005 y septiembre 2006, para (a) hembras y (b) machos (n = 20 por mes).

Variación temporal de los pesos gonadales ajustados

La variación mensual del peso gonadal seco ajustado por el tamaño corporal (PGA), presenta un fuerte patrón temporal con características anuales bien definidas en los dos años estudiados. Una prueba de ANCOVA factorial señala diferencias altamente significativas en los pesos gonadales ajustados en los diferentes meses (Tabla 3; Fig. 22). La ausencia de interacción mes × sexo (Tabla 3), coincide con el análisis de correlación cruzada entre sexos indicando una alta sincronía en el desarrollo gonadal entre sexos (*lag* 0; $r = 0,94$). Los PGA de machos y hembras no difieren significativamente entre sí (Tabla 3). En general los valores mínimos de PGA se encontraron a principios de primavera (octubre - noviembre) luego del desove. La producción gonadal crece en forma constante hasta

alcanzar su máximo desarrollo entre marzo y mayo. Las máximas variaciones en el crecimiento en peso de las gónadas se dan entre noviembre y enero, siendo menores en verano y estables en otoño e invierno (Fig. 23). El seguimiento de los PGA indica una leve disminución entre mayo y junio tanto para el año 2006 como el 2007 (Figs. 22, 23), aunque dicha variación no fue significativa estadísticamente (contraste repetido, $p > 0,15$). Durante el invierno permanece elevada sin mayores fluctuaciones y luego, entre agosto y septiembre, se produce una disminución pronunciada indicando la presencia de una evacuación de gametas de características masivas (Figs. 22, 23).

Tabla 3. Prueba de ANCOVA para analizar diferencias en los pesos gonadales secos entre sexos y meses. El efecto del diámetro de la testa fue incluido como covariable en el modelo lineal general (MLG).

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Intercepto	38,97	1	38,97	395,74	<0,001
ln diámetro	22,92	1	22,92	232,71	<0,001
Mes	119,31	26	4,59	46,59	<0,001
Sexo	0,03	1	0,03	0,27	0,61
Mes × sexo	3,57	26	0,14	1,39	0,09
Residual	72,68	738	0,10		

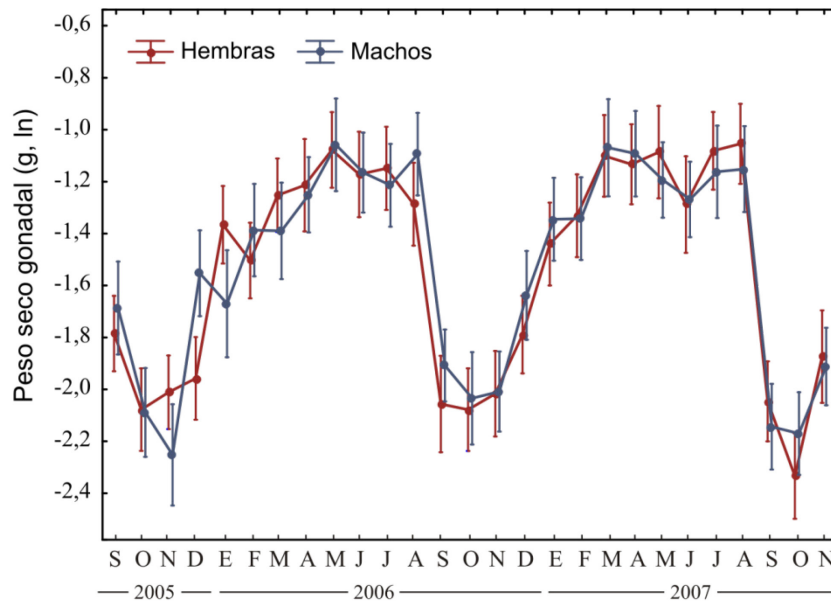


Figura 22. Variación mensual en los pesos gonadales secos (g) ajustados por la talla. Las barras de error denotan el intervalo de confianza de 95%. Diámetro del caparazón medio de ajuste: 20,1 mm.

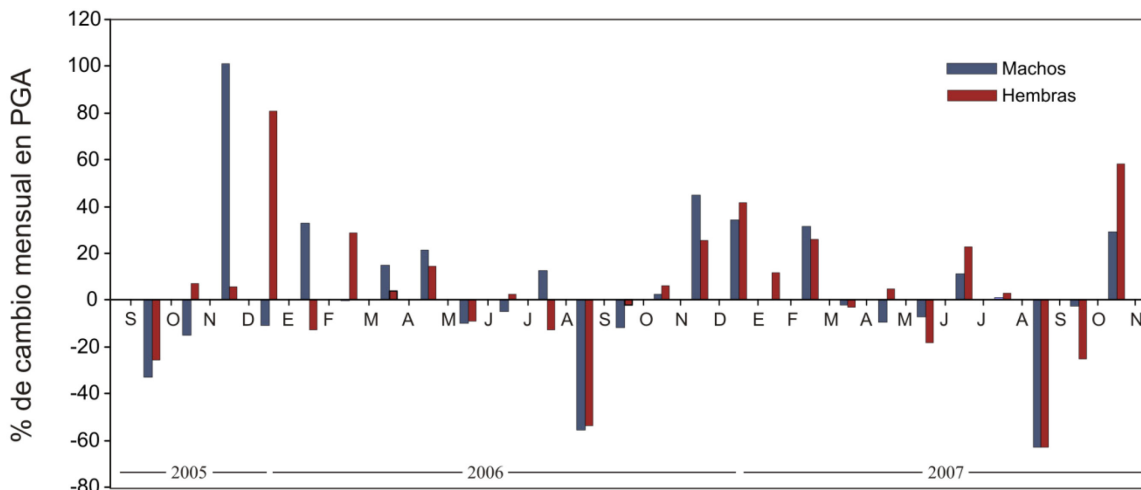


Figura 23. Cambios porcentuales en el PGA entre meses sucesivos para machos y hembras.

El análisis conjunto con los estadios de madurez gonadal para el primer año de estudio, indica una concordancia entre la disminución abrupta de los PGA y la presencia de hembras y machos desovados en septiembre para los años 2005 y 2006. El análisis histológico arrojó evidencia de evacuaciones gaméticas menores asincrónicas entre sexos observados durante el verano que se traducen, a una escala poblacional, en una leve disminución en los PGA para las hembras (enero a febrero 2006) y machos (diciembre 2005 a enero 2006). No obstante, estos patrones de desoves menores estivales no fueron registrados en el ciclo de PGA correspondiente al año 2006 (Fig. 22). La aparición de estadios de evacuación gamética en machos durante el comienzo del otoño (marzo 2005 a abril 2005) no es consistente con una disminución en los PGA para esa fecha.

El análisis de correlaciones cruzadas interanuales para machos y hembras indica sincronía y estabilidad temporal en el patrón general del desarrollo gonadal entre años (machos *lag* 0: $r = 0,88$; hembras *lag* 0: $r = 0,94$; Fig. 24). Se evidencia una disminución más abrupta en los pesos ajustados, tanto para machos como hembras en el período agosto-septiembre de 2007 (Figs. 22, 23); pese a esto, no se encontró interacción significativa entre la época (predesove, desove y postdesove) y año (2006 y 2007) (ANCOVA época \times año; $F_{2, 282} = 1,16$, $p = 0,31$), indicando que los pesos gonadales en dichos períodos son semejantes entre los dos años estudiados. El porcentaje de peso gonadal seco desovado para el año 2006 fue de 60,51% en hembras y 60,95% en machos, mientras que se visualizó un incremento de los mismos en el año 2007 (72,18% en hembras y 62,92% en machos).

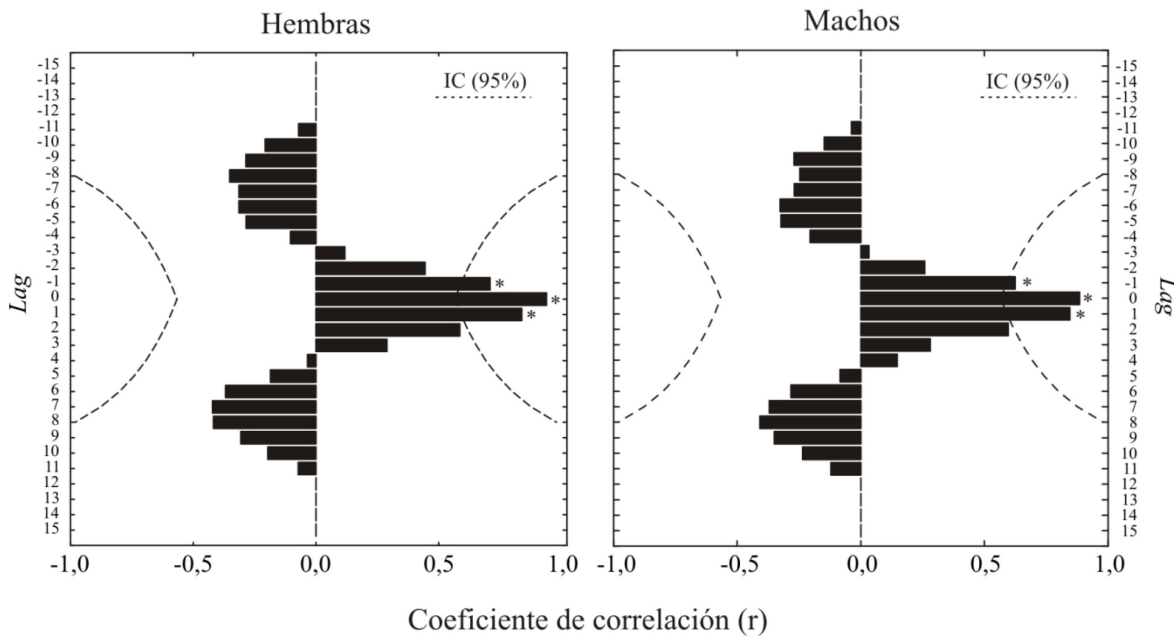


Figura 24. Análisis de *lags* en correlaciones cruzadas entre los años 2006 y 2007 para hembras y machos. El (*) indica correlaciones significativas ($p < 0,01$).

Variación temporal de diámetros, áreas y formas de ovocitos

Los cambios mensuales en las distribuciones de frecuencias para diámetros y áreas ovocitarias provenientes de extendidos gonadales son semejantes (Figs. 25, 26). Inmediatamente después del desove (septiembre), los ovarios contienen solamente ovocitos previtelogénicos (moda $\sim 40 \mu\text{m}$) y/o un pequeño número de ovas residuales que no fueron desovadas (moda $\sim 140 \mu\text{m}$). Solo se observan distribuciones de frecuencias con dos cohortes claras de ovocitos en septiembre de los años 2005 y 2006, los cuales coinciden con el mes de desove principal (Figs. 25, 26). Por su parte, en septiembre de 2007 existe solo una cohorte de ovocitos primarios, indicando la existencia de un desove total y masivo en ese mes. Los ovocitos previtelogénicos, si bien están presentes en todos los meses estudiados, solo dominan en la época pos-desove (octubre y noviembre), cuando la gónada se encuentra en período de reabsorción. Durante estos meses no se observa crecimiento en tamaño de ovocitos primarios, ni se observan ovas, lo que sugiere que entre septiembre y

octubre fueron todos desovados o que los mismos fueros reabsorbidos. A partir de noviembre-diciembre, en los histogramas de frecuencia se observa el inicio del período de crecimiento, en coincidencia con los resultados de los análisis histológicos y de seguimiento de los PGA. Estos meses exhiben una distribución ovocitaria multimodal platicúrtica, en coincidencia con la observación de diferentes estadios vitelogénicos de los ovocitos. El incremento en tamaño continúa en forma sostenida hasta febrero, donde las distribuciones multimodales van alcanzando en forma paulatina una distribución con tendencia unimodal con moda cercana a 120-130 μm . Es importante observar que el análisis de variables de tamaño ovocitario entre enero y febrero de 2006 no señalan la presencia de un desove menor (Figs. 25, 26) como lo indicaría el análisis histológico (Fig. 21). También es evidente una cohorte de ovocitos previtelogénicos durante algunos meses estivales. De febrero a junio (verano y otoño), se observa un menor crecimiento en diámetro con distribuciones de ovocitos (130 μm ; ovas) dominantes. En julio y agosto se observan las modas más grandes tanto de diámetro (140-150 μm) como de área de ovocito (Fig. 26). Estos resultados corroboran que el período de acumulación de ovas ($> 130 \mu\text{m}$) en los acinos ocurre en otoño-invierno en un período aproximado de tres o cuatro meses (mayo-agosto). Los patrones generales en las variaciones mensuales de diámetros y áreas de ovocitos son similares en los diferentes años estudiados (Figs. 25, 26).

Con respecto a las variaciones en las áreas ovocitarias, el resultado es similar al descrito para los diámetros medios, aunque con distribuciones menos multimodales. Se encontró una correlación positiva altamente significativa entre el PGA mensual y las medianas mensuales de los diámetros ($r = 0,95, p < 0,0001$ ($n = 27$)) y de áreas ovocitarias ($r = 0,92, p < 0,0001$ ($n = 27$)). Esto indica que el incremento en los PGA fue acompañado por un incremento en las variables de tamaño ovocitario (Fig. 27).

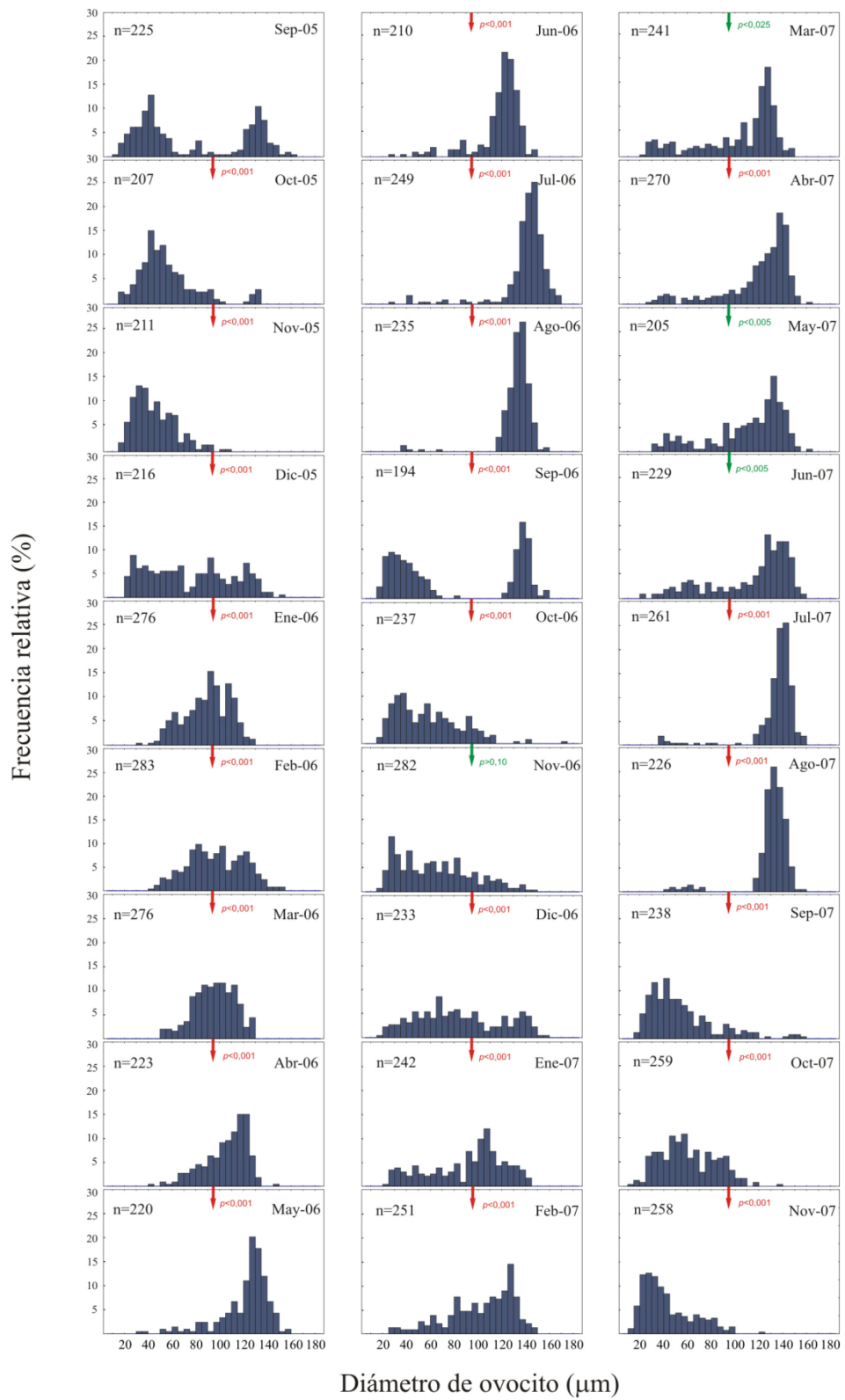


Figura 25. Distribución de frecuencia de diámetros ovocitarios para el período de estudio (n = 6-7 hembras).

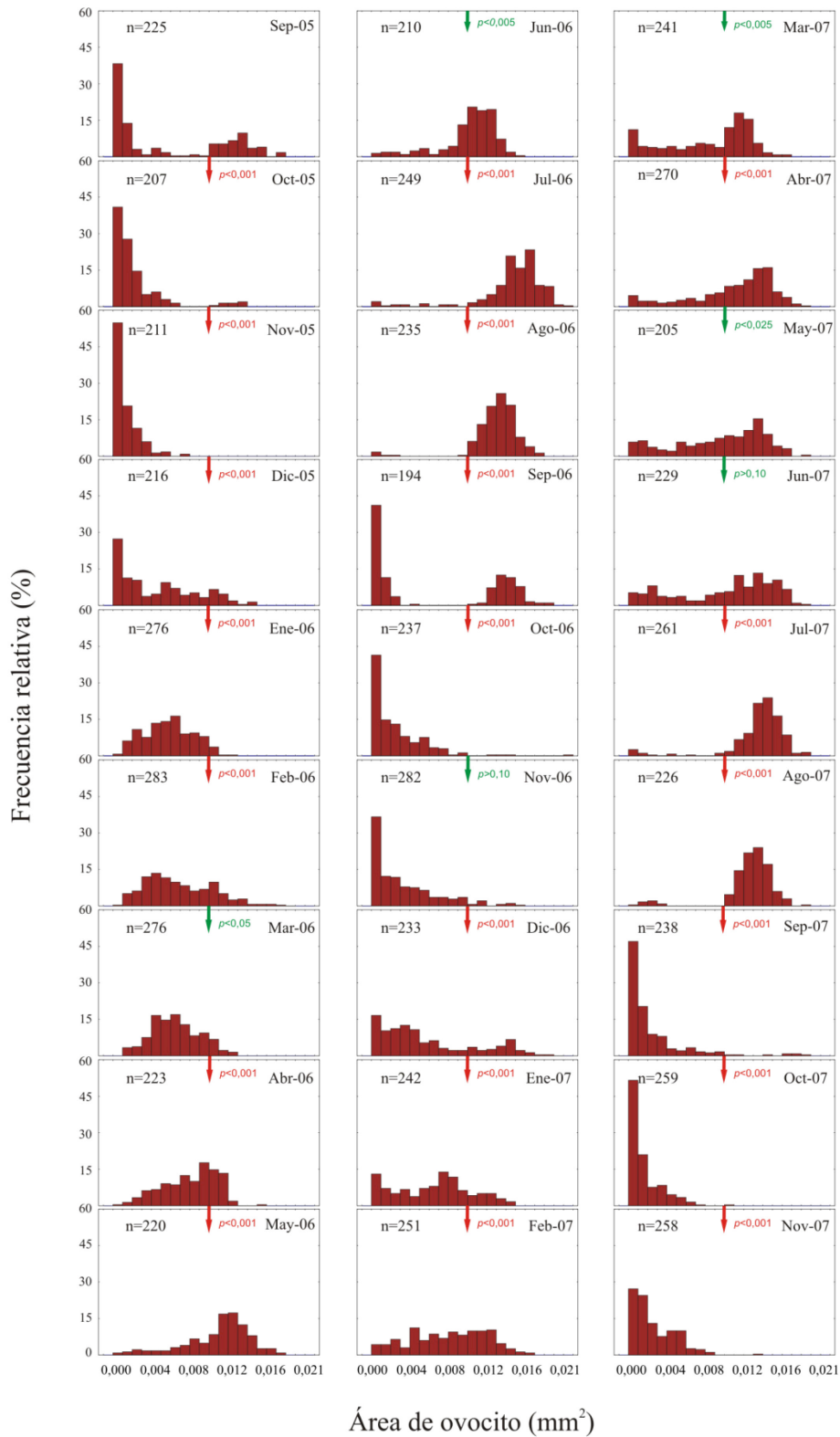


Figura 26. Distribución de frecuencia de áreas ovocitarias para el período de estudio (n = 6-7 hembras).

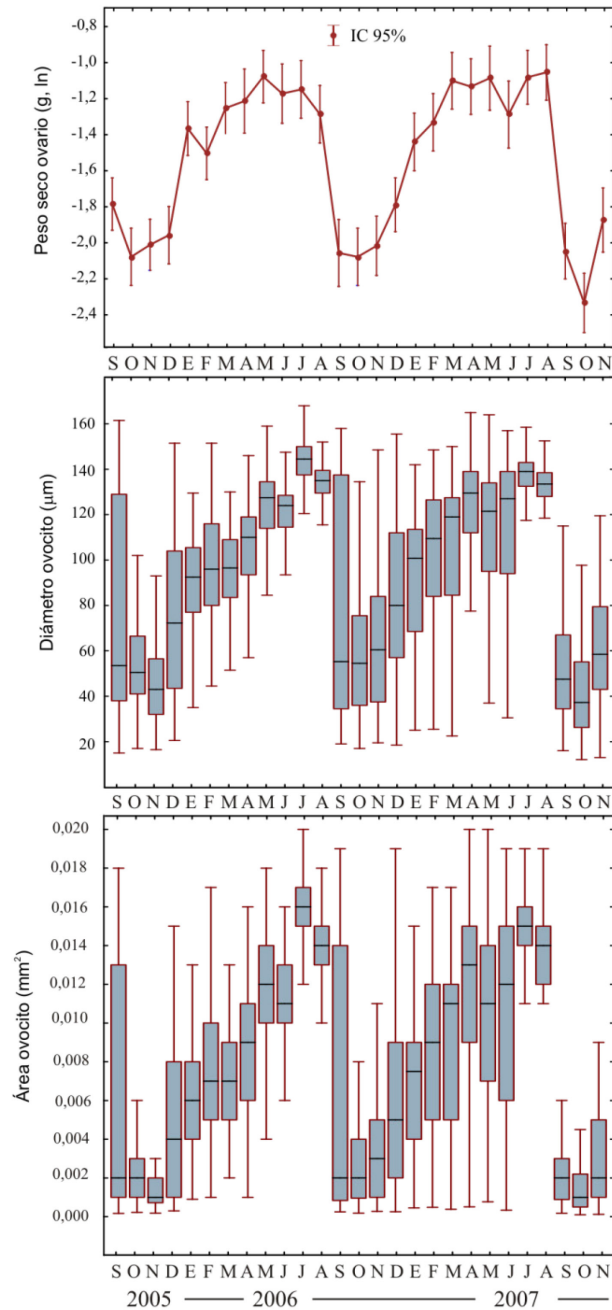


Figura 27. Variación en el peso seco medio de ovario ajustado por la talla y su relación con cambios en las variables de tamaño de ovocito (diámetro y área de ovocitos). En los gráficos *box-plot* se grafican las medianas, primer y tercer cuartil, y valores máximos y mínimos.

Es interesante observar que el pico máximo de diámetro y área de los ovocitos para el año 2006 es precedido en el tiempo por un máximo en el peso gonadal; no obstante, esta relación se vuelve sincrónica para el año 2007 (Fig. 27). En el 2006, durante la etapa de

gametogénesis activa de diciembre, el incremento en PGA es superior que el incremento en las medianas de diámetros ovocitarios.

El ciclo del PGA también se encuentra altamente correlacionado con cambios en la circularidad de los ovocitos ($r = 0,83$, $p < 0,0001$) obtenidos a través de un extendido gonadal. Un ANOVA indicó la presencia de diferencias significativas ($F_{26, 6430} = 59$, $p < 0,001$) en las medias de circularidad en los diferentes meses. Los valores máximos de circularidad (cerca de 1: forma circular) se encontraron en el mes de agosto, mes previo al desove (Fig. 28). Estos valores altos están asociados a la presencia de ovas, las cuales al quedar liberadas del acino toman la forma circular. En los meses pos-desove (octubre-noviembre), la circularidad alcanza sus valores mínimos indicando la presencia de ovocitos previtelogénicos de forma ovalada o con pedúnculos basales. En los meses de crecimiento en tamaño de los ovocitos (diciembre a febrero), se observa un incremento en los valores de circularidad pero no alcanzan los valores típicos observados en ovocitos de la gónada madura. Durante el período de febrero a junio, no se observan incrementos en el valor de la circularidad, indicando que durante este período no se ve afectada la forma pero sí el tamaño. En julio se observa un segundo incremento en este coeficiente alcanzando el máximo en agosto. Este patrón se repite en los dos períodos estudiados (Fig. 28).

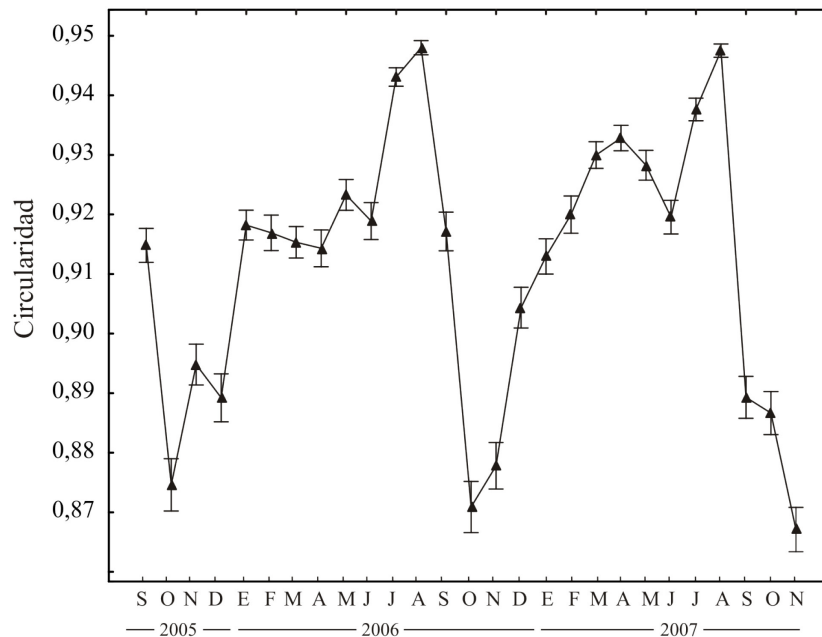


Figura 28. Variaciones mensuales en la circularidad media (\pm ES) de los ovocitos.

Ciclo gonadal y factores ambientales

Factores ambientales

La variación mensual de la temperatura del agua de mar, cantidad de horas luz y clorofila *a* para el período septiembre 2005 a noviembre 2007 se ilustra en la figura 31. La cantidad de horas luz varía entre 8,7 horas en junio y 15,6 horas en diciembre. El incremento en las horas luz fue inmediatamente seguido por un incremento en la temperatura de agua de mar. Los valores de temperatura más bajos se registraron en agosto (7,7 °C) y los máximos durante febrero (15,9 °C) (Figs. 29, 31). Por su parte, los valores de clorofila *a* presentaron una mayor variación temporal a lo largo del año, pero se distingue un pico máximo en octubre con valores entre 5 y 8 mg.m⁻³, un pico menor en otoño (abril) de ~3 mg.m⁻³ y baja productividad durante los meses de invierno (Figs. 30, 31).

Relación ciclo y factores ambientales

El análisis de regresión múltiple indicó una relación significativa positiva de la variación del PGA con la temperatura y por otro lado negativa con la cantidad de horas luz, tanto para machos como para hembras (Tabla 4). La concentración de clorofila *a* no fue seleccionada en el modelo final. Los factores de inflación de la varianza fueron inferiores a 2,5.

Las correlaciones cruzadas complementarias entre el PGA y los factores ambientales indican que solo la cantidad de horas luz se encuentra asociada en forma negativa con el PGA, mientras que existe ausencia de correlación con la temperatura y clorofila *a* (Tabla 5; Fig. 31). Cuando se incluyen series de correlaciones con análisis de *lags*, se verificó que el ciclo de PGA se encuentra corrido tres meses con respecto a la temperatura y un mes con respecto al fotoperíodo (Fig. 31). Dada la naturaleza irregular de los valores de concentración de clorofila *a* no se encontraron correlaciones significativas para este factor (Tabla 5).

Tabla 4. Resumen de análisis de regresión múltiple con selección de variables *forward*. Se indica, para cada sexo, el coeficiente de regresión parcial estandarizado y la tabla de ANOVA del modelo ajustado.

a) PGA machos (modelo final: $r^2_{aj} = 0,69$)

Var. explicativas	Coefficiente estandarizado	Error estándar	t	p
Horas luz	-0,937	0,125	-7,46	< 0,0001
Temperatura	0,649	0,126	5,14	< 0,0001
Clorofila <i>a</i>	-0,145	0,111	-1,31	0,20
	g.l.	CM	F	p
Regresión	3	0,043	20,42	< 0,0001
Residual	23	0,002		

b) PGA hembras (modelo final: $r^2_{aj} = 0,75$)

Var. explicativas	Coefficiente estandarizado	Error estándar	t	p
Horas luz	-0,980	0,112	-8,75	<0,0001
Temperatura	0,673	0,113	5,97	<0,0001
Clorofila <i>a</i>	-0,116	0,099	-1,16	0,25
	g.l.	CM	F	p
Regresión	3	0,051	27,64	<0,0001
Residual	23	0,002		

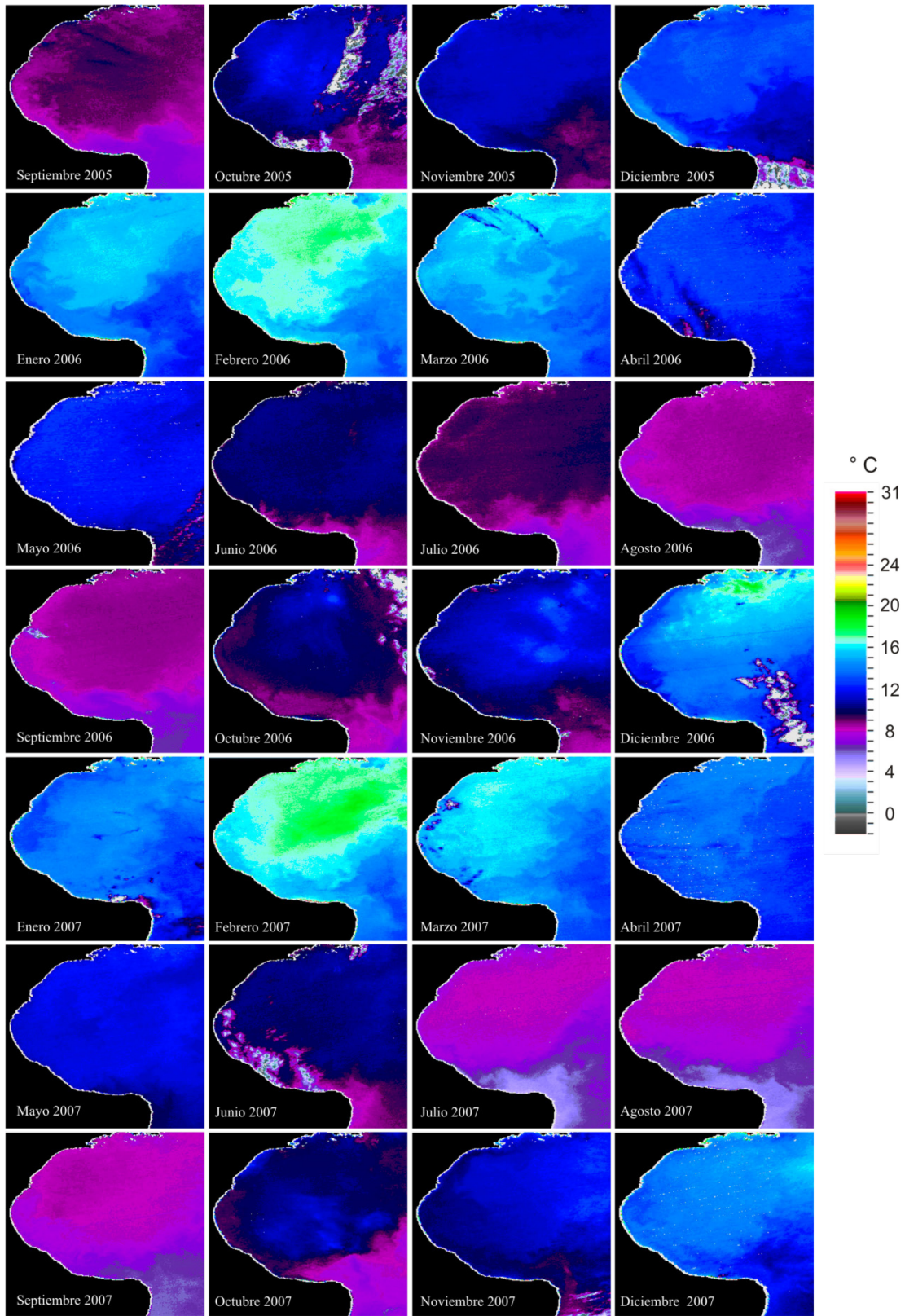


Figura 29. Variaciones mensuales en la temperatura del agua superficial en el golfo San Jorge.

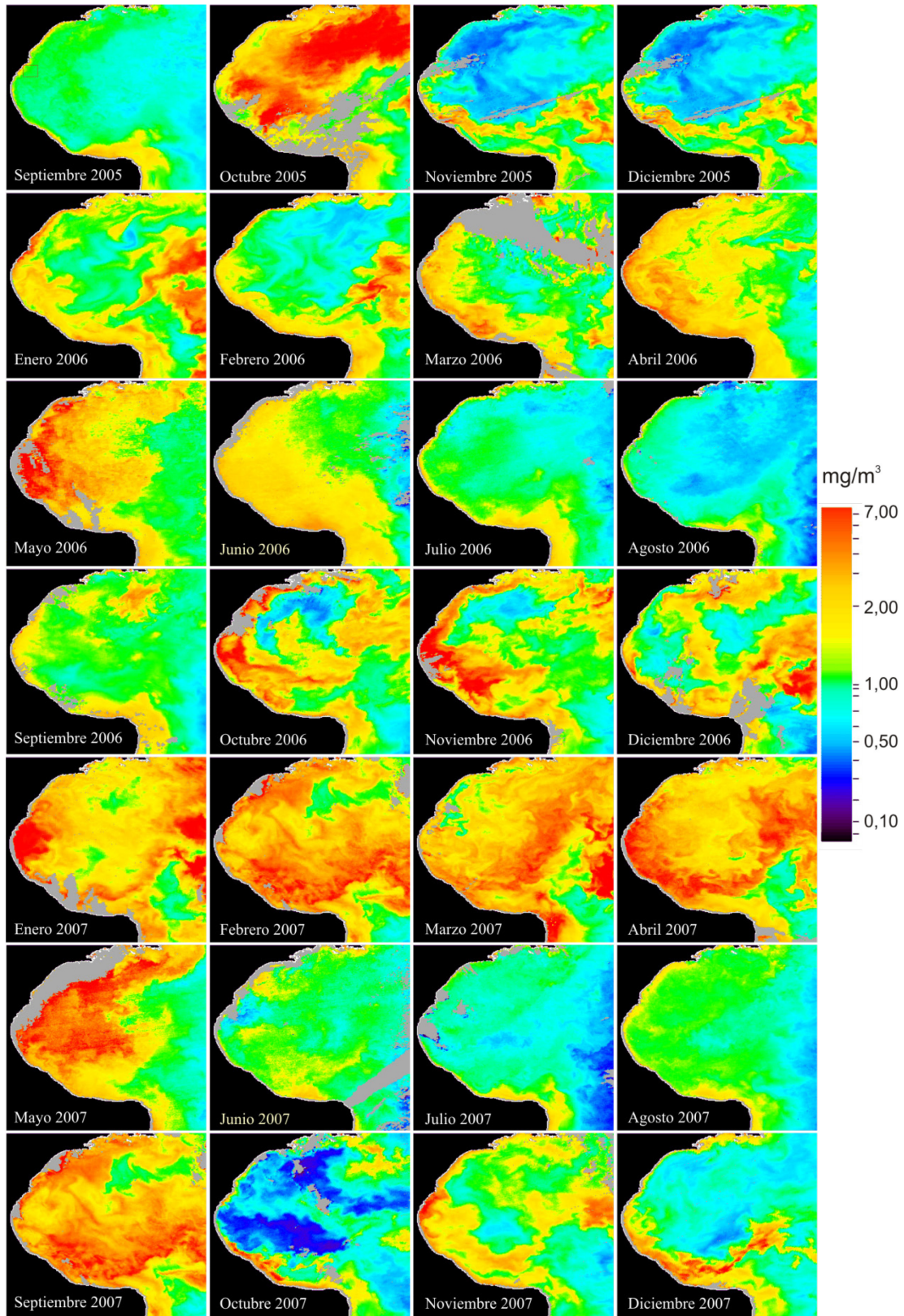


Figura 30. Variaciones mensuales en concentración de clorofila *a* en el golfo San Jorge.

El peso gonadal ajustado máximo, tanto para machos como para hembras, ocurre durante el mes de menor cantidad de horas luz o un mes antes; mientras que los pesos mínimos de PGA (pos-desove) ocurren en el momento en que la cantidad de horas luz se encuentra en máximo incremento (Fig. 31). El período de incremento en el PGA (diciembre) hasta febrero, que coincide con el primer incremento en las variables de tamaño ovocitario, concuerda con un fotoperíodo en franco aumento y máximo en febrero. La aparición y acumulación de ovas en acinos e incremento en los PGA se relaciona con el acortamiento en la longitud del día hasta alcanzar la mínima.

Por otra parte, el marcado incremento de la temperatura (noviembre a febrero) está asociado con valores de aumento de la producción gonadal y vitelogénesis (tanto de PGA, como de tamaños de ovocitos) (Fig. 31). La producción gonadal continúa creciendo luego a menor ritmo y/o permanece estable y elevada aun cuando la temperatura disminuye de verano a otoño. Esto indica que la acumulación de ovas en el lumen del acino ocurre durante la disminución de temperatura, y explica la ausencia de correlación entre los dos factores. Los pesos máximos de PGA (previos al desove) se dan en los meses de mínima temperatura o tres meses antes de la mínima (Tabla 5; Fig. 31).

Relación desove y factores ambientales

El desove principal ocurrió entre agosto y septiembre, aunque se extendió hasta octubre en algunos años. Pese al acotado período de evacuación gamética, es posible observar que el desove concuerda con la época de incremento en la cantidad de horas luz y luego del primer incremento de temperatura de agua de mar. Asimismo, ocurre un mes antes o durante el máximo de concentración de clorofila *a* de primavera (Fig. 31).

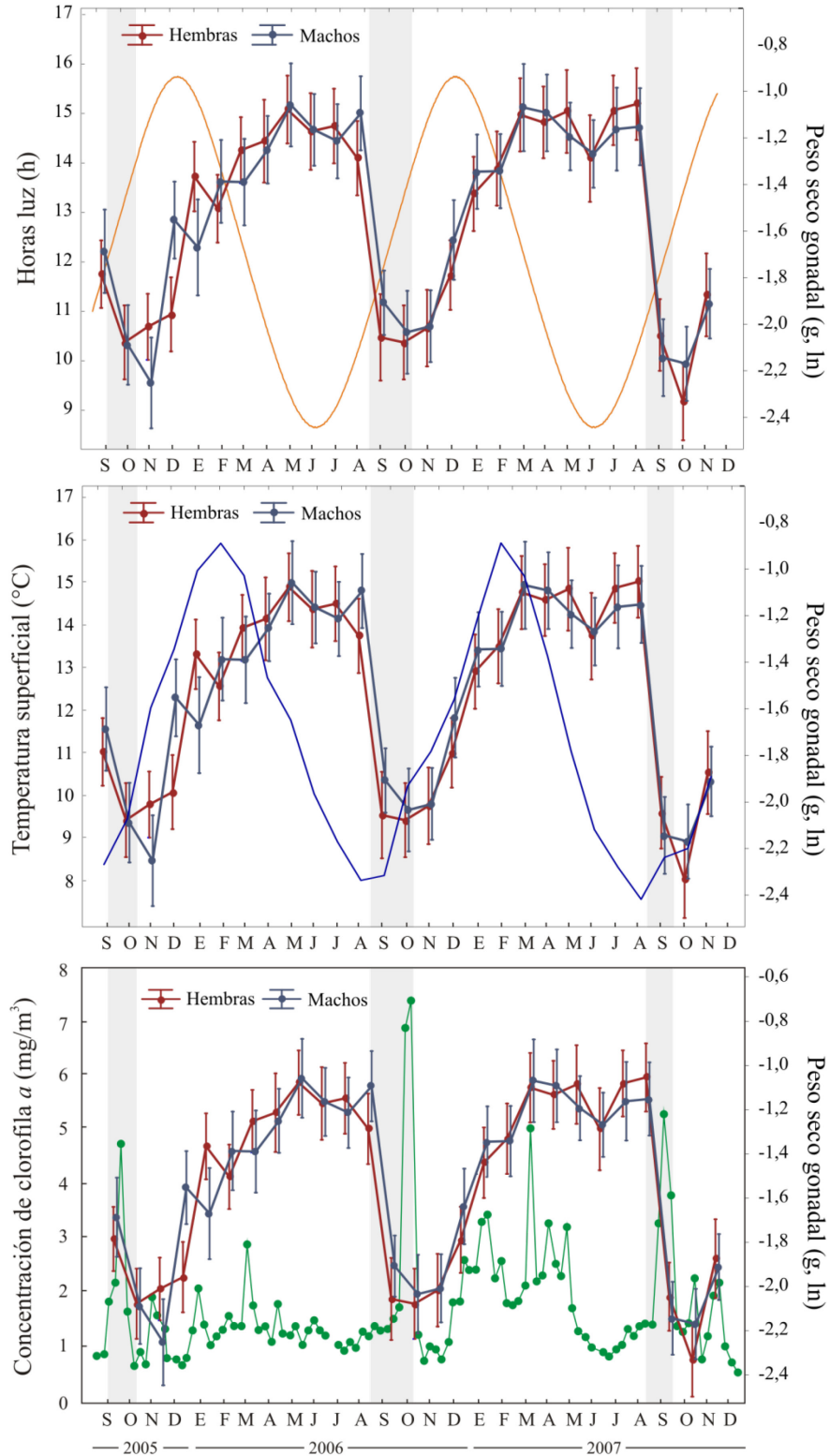


Figura 31. Variación mensual de horas luz, temperatura superficial y clorofila *a* en relación con los pesos gonadales ajustados (PGA) de machos y hembras. Las barras grises indican las épocas de desove principal tal como resultan del análisis de los PGA, distribuciones de talla ovocitarias e histología.

Tabla 5. Tabla resumen análisis de correlaciones cruzadas por sexo en función de diferentes variables ambientales. r: coeficiente de correlación de Spearman (\pm error estándar).

Factor ambiental	sin lag		Análisis de lags ($p < 0,05$)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Temperatura	$r = 0,22 (\pm 0,19)$	$r = 0,20 (\pm 0,19)$	lag: -3	lag: -3
	ns	ns	$r = -0,73 (\pm 0,20)$	$r = -0,70 (\pm 0,20)$
Horas luz	$r = -0,62 (\pm 0,19)$	$r = -0,59 (\pm 0,19)$	lag: -1	lag: -1
	$p < 0,01$	$p < 0,01$	$r = -0,83 (\pm 0,19)$	$r = -0,80 (\pm 0,20)$
Clorofila <i>a</i>	$r = -0,15 (\pm 0,19)$	$r = -0,19 (\pm 0,19)$	no se encontraron	no se encontraron
	ns	ns	lags significativos	lags significativos

Relación entre pesos gonadales e intestinales

La variación en los pesos intestinales ajustados por la talla (PIA) obtenidos a través de un ANCOVA, no presenta una tendencia estacional muy definida. Se observa un incremento en forma irregular hacia fines de primavera y verano (Fig. 32). No se encontró una asociación significativa entre los pesos gonadales ajustados y el peso de intestino ajustado para las hembras ($r = -0,35$; $p > 0,05$), pero sí una asociación negativa leve en los machos ($r = -0,54$; $p < 0,01$). Los PGA máximos de invierno coinciden con los PGI mínimos, mientras que el PGI se incrementa hacia fines de primavera en coincidencia con valores bajos de PGA.

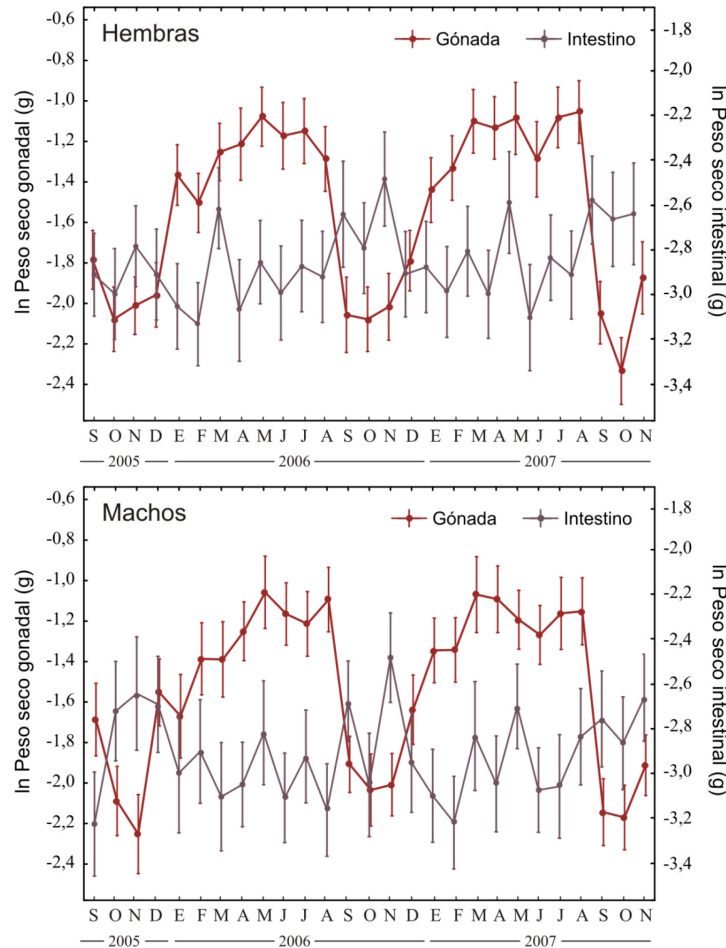


Figura 32. Variación mensual en los pesos intestinales medios ajustados (PIA) por la talla del erizo en relación con cambios en los pesos gonadales medios ajustados (PGA).

DISCUSIÓN

El erizo *Pseudechinus magellanicus* es una especie dioica y no se han encontrado animales hermafroditas en este estudio. El hermafroditismo en erizos de mar es raro (Pearse y Cameron 1991), y si bien no se han hallado animales hermafroditas en otras poblaciones de *P. magellanicus* (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006), sí hay registros de casos aislados de hermafroditismo en otras especies del género como *P. novaezealandiae* (McClary y Barker 1998). La proporción de sexos en la población estudiada es 1:1 y no varió con el tamaño corporal ni con la época del año. Idénticas proporciones de machos y hembras han sido encontradas en la población de golfo Nuevo (Marzinelli *et al.* 2006) y en el canal

Beagle (Orler 1992), siendo éste un patrón común, aunque no universal, en la mayoría de las especies de equinoideos (Lawrence 1987; Pearse y Cameron 1991).

Pseudechinus magellanicus en la costa del golfo San Jorge en el océano Atlántico Sudoccidental, presenta un ciclo reproductivo anual con un patrón de desove fuertemente estacional similar a algunas especies de aguas templado frías (Pearse y Cameron 1991; King *et al.* 1994; Meidel y Scheibling 1998; Lamare *et al.* 2002). La mayoría de los erizos de mar tienen ciclos reproductivos anuales, con cambios previsibles en el desarrollo gonadal a nivel histológico y con desoves en una época definida (Pearse y Cameron 1991; Meidel y Scheibling 1998). No obstante, el patrón del ciclo y el desove puede variar entre años o entre distintas poblaciones (Byrne *et al.* 1998).

La familia Temnopleuridae cuenta con representantes de amplia distribución global (Matsuoka e Inamori 1996). Sin embargo, los estudios reproductivos realizados en especies de esta familia son escasos y se ha descrito la presencia de ciclos anuales, bianuales o continuos (McClary y Barker 1998; Williamson y Steinberg 2002; Marzinelli *et al.* 2006). De las once especies actuales de *Pseudechinus* (Kroh 2013), sólo se estudió el ciclo reproductivo en cuatro de ellas: *P. huttoni*, *P. novaezealandiae*, *P. albocinctus* en Nueva Zelanda (McClary y Barker 1998) y *P. magellanicus* en diferentes sitios en el extremo sur de Sudamérica (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006; Kino 2010). En líneas generales, los ciclos resultaron anuales para todas las especies mencionadas, con excepción de *P. albocinctus* donde hay evidencia de un ciclo bianual (McClary y Barker 1998). A pesar de que estas especies comparten un ciclo con características anuales, existen diferencias en el patrón del ciclo, sincronía entre sexos, época de vitelogénesis, maduración y desove.

En equinoideos, la producción gonadal puede diferir entre sexos. En algunas especies la gónada femenina es de mayor peso que la masculina como en *Holopneustes purpurascens* (Williamson y Steinberg 2002), *Strongylocentrotus droebachiensis* (Munk 1992; de Jong-Westman *et al.* 1995; Minor y Scheibling 1997; Meidel y Scheibling 1999), y *Arbacia dufresnii* (Epherra *et al.* 2015) o pueden presentar un patrón inverso (ej. *Abatus cavernosus*, Gil *et al.* 2009). Sin embargo, los pesos gonadales de *P. magellanicus* son equivalentes en los dos sexos y el ciclo gonadal es altamente sincrónico entre machos y hembras. El ciclo gonadal inferido a través de los pesos gonadales ajustados de *P. magellanicus* fue similar en los dos años de estudio, a pesar de encontrarse algunas

diferencias menores interanuales. El desove principal, de naturaleza masiva, ocurre en un lapso corto de tiempo (un mes) entre agosto y septiembre en ambos años estudiados.

La gametogénesis en equinoideos está ampliamente documentada y las especies, por lo general, presentan una secuencia ordenada de eventos desde la proliferación gonial, espermatogénesis o vitelogénesis hasta la maduración final de las gametas (Pearse y Cameron 1991). Además de su función en la reproducción, las gónadas funcionan como órganos de reserva (Russell 1998; Hughes *et al.* 2006). Los acinos de los erizos de mar están compuestos por dos tipos celulares: células somáticas denominadas nutritivas o fagocitos nutritivos (FN) y células sexuales. Éstas se hallan inversamente relacionadas tanto en abundancia como en tamaño a lo largo del ciclo reproductivo (Pearse y Cameron 1991).

En general la ovogénesis de la mayoría de los erizos de mar regulares incluye una etapa de proliferación de ovogonias, seguida por un almacenamiento de ovas por unas semanas o pocos meses. Este almacenamiento es previo al desove, que ocurre en una época discreta del año (Bennet y Giese 1955; Fénaux 1968; Pearse 1969; Dix 1970a; Gonor 1973b; Pearse *et al.* 1986; Byrne 1990; Meidel y Scheibling 1998; Walker *et al.* 2005). No obstante, la presencia de vitelogénesis continua se ha verificado en algunas especies (Holland 1967; Williamson y Steinberg 2002; Epherra *et al.* 2015). Usualmente en una primera etapa previa a la proliferación y vitelogénesis, los fagocitos nutritivos incrementan en tamaño y abundancia. Durante la vitelogénesis, los nutrientes contenidos en los fagocitos nutritivos (FN) son transferidos a los ovocitos, y los FN se afinan y vacuolizan. Los ovocitos primarios crecen durante las fases previtelogénicas y vitelogénicas, hasta alcanzar la madurez con las subsecuentes divisiones meióticas (Holland y Giese 1965; Chatlyne 1969; Gonor 1973a; Pearse y Cameron 1991). En numerosas especies, luego de la evacuación gamética existe un período de reposo y reabsorción a menudo extenso (~3-5 meses) donde la gónada no incrementa su peso o lo incrementa en forma leve debido a la acumulación de nutrientes en los FN (Pearse y Cameron 1991; Harrington *et al.* 2007). Estas células con frecuencia forman una capa o entramado que en general ocupa todo el acino gonadal. En el caso de hembras de *P. magellanicus*, se observó un escaso desarrollo en tamaño de los FN, los cuales no alcanzan a cubrir todo el lumen del acino. Más aun, el incremento en el peso gonadal ocurre luego de uno a dos meses después del desove, en coincidencia con la proliferación de nuevas células sexuales que fuera observado en el

análisis de diámetros ovocitarios. Este escaso desarrollo temporal de los FN en hembras, indicaría que la extensión temporal del almacenamiento de nutrientes por el tejido nutritivo está reducida y que existiría un proceso de reabsorción e inversión simultáneo. Epherra *et al.* (2015) sugieren un proceso similar en la especie *Arbacia dufresnii* de la costa central del golfo San Jorge, donde no se encontraron animales en estadio de reabsorción, y el período de proliferación celular y vitelogénesis fue prolongado en el tiempo.

Pseudechinus magellanicus produciría varias cohortes de ovocitos cada año concentradas, principalmente, durante fines de primavera e inicios de verano. Los mismos se desarrollan en forma sincrónica y una vez maduros se acumulan en forma progresiva en el lumen. Los ovocitos primarios (previtelogénicos) no son dominantes en todos los meses del año, sino que predominan en los meses posteriores al desove. El curso de la vitelogénesis varía de modo considerable en diferentes especies de erizos (Pearse y Cameron 1991). En la población estudiada de *P. magellanicus*, gónadas en diferentes estadios de crecimiento y premadurez se extienden principalmente durante fines de primavera hasta otoño, lo que sugiere una vitelogénesis extendida. El mayor ritmo de crecimiento gonadal se observó entre fines de primavera y verano, seguido histológicamente por estadios de crecimiento y premadurez inicial, y evidencia así una fuerte etapa de proliferación y vitelogénesis. Esto contrasta con lo registrado por Orler (1992) y Marzinelli *et al.* (2006) en canal Beagle y golfo Nuevo, respectivamente, donde la vitelogénesis y el mayor ritmo de crecimiento gonadal se registró en los meses de otoño. En el análisis histológico se evidenció que los erizos de la población aquí analizada, tienen la capacidad de realizar desoves durante el verano. Éstos no son totales y tampoco predominan a nivel poblacional. Los desoves menores estivales no están acompañados por una disminución notoria en la masa gonadal, por lo que los desoves implicarían un menor número de gametas. Estos resultados están en concordancia con lo observado por Orler (1992) en canal Beagle. Futuros estudios de reclutamiento y/o abundancia de larvas en la columna de agua permitirían establecer la importancia de estos desoves en la población. Kino (2010), en *P. magellanicus* de Chiloé, destaca la presencia de un único desove anual en primavera y, subsiguiente a esto, un asentamiento larval importante. Orler (1992) y Marzinelli *et al.* (2006) también indican la presencia de desoves parciales en verano, aunque mucho más numerosos y extendidos que en la población del golfo San Jorge.

La maduración gonadal fue observada en meses invernales asociada a una elevada masa gonadal y a la dominancia de clases de ovocitos grandes. Esto también fue registrado en otras poblaciones de *Pseudechinus magellanicus* (Orler 1992; Marzinelli *et al.* 2006; Kino 2010), y en otras especies como *Strongylocentrotus purpuratus* (Gonor 1973b) y *Centrostephanus rogersii* (King *et al.* 1994), entidades que también exhiben un ciclo anual y ovogénesis sincrónica. No obstante, este patrón de distribución ovocitaria contrasta con lo observado en *Stylocidaris affinis* (Holland 1967), *Paracentrotus lividus* (Byrne 1990) y *Holopneustes purpurascens* (Williamson y Steinberg 2002), donde los ovocitos previtelogénicos están en una proporción elevada durante todo el año, incluso en el interior de gónadas maduras. Al respecto, en *Arbacia dufresnii* del golfo San Jorge (Epherra *et al.* 2015) y en *H. purpurascens* (Williamson y Steinberg 2002) las ovas se encuentran también presentes durante todo el año sugiriendo una vitelogénesis constante. En el caso de *P. magellanicus* la acumulación de ovas en el lumen comienza en otoño, siendo prevalente y dominante unos tres meses antes del desove. Las bajas temperaturas han sido estimadas como promotoras de la extensión temporal del almacenamiento de gametas y desove en poblaciones en erizos de mar (Leahy *et al.* 1981; Byrne *et al.* 1998). La acumulación de ovas en el lumen previo al desove es variable en diferentes especies de erizos de mar y puede extenderse por unos pocos meses o semanas o prolongarse en el tiempo (Pearse y Cameron 1991).

Es interesante observar que el pico máximo de diámetro y área ovocitaria es precedido en el tiempo por un máximo en el peso gonadal en el año 2006, mientras que esta relación se vuelve sincrónica en el año 2007. En 2006, durante la etapa de gametogénesis activa de diciembre, el incremento en PGA es superior que el incremento en las medianas de los diámetros ovocitarios. Durante la vitelogénesis estival, se observa un incremento en los valores de circularidad pero no alcanzan los valores registrados en ovocitos de la gónada madura invernal. Durante el período de febrero a junio, no se observan incrementos en el valor de la circularidad, indicando que durante este período no se ve afectada la forma pero sí el tamaño. En julio, se observa un segundo incremento en este coeficiente alcanzando su máximo valor en agosto en coincidencia con la madurez. Estos resultados indican que los ovocitos desovados en el verano son de un tamaño menor y de sección menos circular que aquellos desovados en primavera. Al respecto, Garrido y Barber (2001)

indican que en *Strongylocentrotus droebachiensis* la temperatura afecta el tamaño de los ovocitos, siendo más grandes aquellos producidos a temperaturas bajas.

El patrón temporal de la gametogénesis en machos de *P. magellanicus* fue, en líneas generales, similar al de las hembras y de características anuales. Se observó una mayor velocidad de maduración, encontrándose una mayor prevalencia temporal de estadios de madurez gonadal. Esta situación también ha sido comprobada en *P. magellanicus* por Kino (2010) en una población de Chiloe (Chile) y en tres especies de *Pseudechinus* en Nueva Zelanda (McClary y Barker 1998). Las diferencias observadas en las tasas de gametogénesis entre sexos, responden a requerimientos nutricionales diferentes, dadas las notorias asimetrías que existen en la composición bioquímica de las gametas (Lawrence y Lane 1982).

La reproducción en equinoideos está controlada por una serie de factores ambientales y endógenos que parecen interactuar de manera compleja (Kennedy y Pearse 1975; Pearse *et al.* 1986; Bay-Schmith y Pearse 1987; Pearse y Cameron 1991; Guillou y Michel 1993). Según la especie en estudio, se han descrito varios factores importantes en la regulación de la gametogénesis como el fotoperíodo, la intensidad lumínica y la temperatura (Pearse *et al.* 1986; Bay-Schmith y Pearse 1987; McClintock y Watts 1990). Asimismo, se encontró que el estado nutricional del animal influencia la producción gonadal, tanto en experimentos de campo (Meidel y Scheibling 1998) como de laboratorio (Walker y Lesser 1998; Garrido y Barber 2001). Más aún, los erizos usan las gónadas y estómago como órganos de reserva y por ende en períodos de estrés, las gónadas son reabsorbidas y la gametogénesis se altera o detiene (Lawrence y Lane 1982; Guillou *et al.* 2000). En *P. magellanicus*, el inicio de la gametogénesis (primavera) coincide con el máximo incremento de la temperatura y la cantidad de horas luz. Sin embargo, la ausencia de fluctuaciones en los pesos intestinales y ausencia de estadios de acumulación de nutrientes previa a la proliferación, indica un óptimo estado nutricional de los individuos estudiados y una inversión rápida de nutrientes en la proliferación celular y la vitelogénesis. Esa proliferación inmediata observada luego del desove en ambos años estudiados pudo haberse desencadenado por una alta disponibilidad de alimento en el hábitat, acompañada por el incremento de la temperatura y horas luz. Sin embargo, es difícil separar el efecto de estos factores en ambientes altamente estacionales. La relación entre el incremento de la

temperatura y la tasa de alimentación no ha sido examinada en *P. magellanicus*, pero existe evidencia experimental de una relación positiva entre la temperatura y la tasa de alimentación en otras especies de erizos como *Strongylocentrotus droebachiensis* (Siikavuopio *et al.* 2006). Al igual que en *P. magellanicus*, el incremento de la cantidad de horas luz se encontró asociado al inicio de la gametogénesis en *Evechinus chloroticus* (Brewin *et al.* 2000). Si la gametogénesis es desencadenada por el incremento de las horas luz, esto contrasta con otras especies de erizos, donde estudios experimentales demostraron que la gametogénesis se inhibe en días largos o se promueve en días cortos (Pearse y Cameron 1991). Se ha observado en forma previa que los ciclos reproductivos en erizos de mar están inversamente relacionados con el ciclo anual de la temperatura (Cocanour y Allen 1967; Cochran y Engelmann 1975). En otras especies de erizos de ambientes estacionales la evidencia está mezclada, por ejemplo, en *Paracentrotus lividus* y *Strongylocentrotus droebachiensis*, donde el crecimiento gonadal concuerda con la disminución de la temperatura. En *Strongylocentrotus purpuratus* como en *P. magellanicus* no se observó una correlación directa entre el ciclo gonadal y la temperatura.

Pseudechinus magellanicus en Patagonia central exhibe un desove masivo altamente sincrónico entre sexos entre septiembre y octubre, y uno menor asincrónico en algunos meses de verano. Se encontraron diferencias interanuales en los patrones de desove y la inversión reproductiva entre años, siendo el desove del año 2007 mucho más abrupto y pronunciado que el correspondiente al año 2006. En las especies de invertebrados marinos bentónicos que liberan sus gametas al agua, la sincronización del desove es crítica para asegurar el éxito reproductivo, especialmente con respecto a los procesos de fertilización y desarrollo larval (Gaudette *et al.* 2006). Primero, el grado de sincronía en el desove entre machos y hembras afecta fuertemente la tasa de fertilización del huevo debido al limitado tiempo de vida de las gametas y al problema de la dilución de las gametas (Pennington 1985; Levitan 1995). Segundo, el desove debería ocurrir en una época del año donde la larva pelágica tenga una alta probabilidad de supervivencia y desarrollo (Himmelman 1999). Una manera de sincronizar la liberación de gametas y asegurar la supervivencia temprana es vincular el proceso de desove con estímulos ambientales que predicen ambientes favorables (Giese y Kanatani 1987; Pearse 1990; Himmelman 1999).

Los eventos de desove en erizos se han observado en cercanía tanto temporal como espacial a afloramientos fitoplanctónicos de primavera (Himmelman 1975, 1978; Starr *et al.* 1993; Vadas y Beal 1999; López *et al.* 1998; Gaudette *et al.* 2006). Se encontró que *Strongylocentrotus droebachiensis* reacciona a diferentes taxones de fitoplancton (Starr *et al.* 1990, 1992). Según Vařtilingon *et al.* (2005) los desoves invernales de *Tripneustes gatilla* estarían probablemente sintonizados con afloramientos fitoplanctónicos con predominio de diatomeas, las cuales han sido caracterizadas como una importante fuente de alimento para las larvas (Lawrence *et al.* 1977). En líneas generales, el desove principal de *Pseudechinus magellanicus* en el golfo San Jorge coincide con el primer incremento de la temperatura, la época de máximo incremento del fotoperíodo y máxima abundancia de fitoplancton en la columna de agua. Fernández *et al.* (2007), registran para el Golfo San Jorge un ciclo de productividad primaria bimodal con máximos en la biomasa fitoplanctónica durante la primavera y otro menor en el otoño. El hecho de sincronizar el desove durante los *blooms* fitoplanctónicos es beneficioso, ya que les permite contar con disponibilidad de alimento para las necesidades energéticas de la larva planctófaga.

Los productos del desove también son un importante disparador del desove sincrónico en equinodermos (Beach *et al.* 1975; Miller 1989; Unger y Lott 1994). En este sentido, la adición de esperma en pruebas de laboratorio induce a desove de *Strongylocentrotus droebachiensis* (Starr *et al.* 1990); no obstante, experiencias posteriores aseguran que la respuesta al esperma depende de la presencia de fitoplancton (Starr *et al.* 1992). Reuter y Levitan (2010) realizaron pruebas factoriales en *Lytechinus variegatus* con varios potenciales disparadores del desove e indican que el esperma fue el inductor más exitoso. El fitoplancton como factor aislado no produjo desove, pero cuando luego de añadir fitoplancton se añadió también esperma, se produjo el desove con acorte del tiempo adición-desove y menor variabilidad de respuesta entre individuos. Los machos desovaron antes en respuesta a estos disparadores que las hembras.

A pesar de estos avances, los desencadenantes del desove aun se encuentran poco estudiados y comprendidos (Giese y Kanatani 1987; Mercier y Hamel 2009; Reuter y Levitan 2010). La comprensión de los estímulos ambientales es a menudo especulativa debido a la dificultad de registrar desoves con una alta resolución temporal y a la presencia de efectos confundidos entre los diversos factores. Brewin *et al.* (2000) indican que en

ciclos reproductivos con desoves prolongados, el factor ambiental disparador sería uno que presente cambios graduales, mientras que en desoves cortos altamente sincrónicos, el disparador tendría que cambiar en forma abrupta. Los estudios realizados sobre esta temática en erizos de mar sugieren que los potenciales desencadenadores del desove son: (1) ciclo lunar, (2) cambios en la temperatura (Minchin 1992; Selvakumaraswamy y Byrne 2000), (3) fotoperíodo (Minchin 1992; Selvakumaraswamy y Byrne 2000), (4) fitoplancton (Himmelman 1978; Smith y Strehlow 1983; Starr *et al.* 1990, 1992), (5) esperma o gametas liberadas al agua (Beach *et al.* 1975; Miller 1989; Unger y Lott 1994). En la revisión realizada por Mercier y Hamel (2009), se comprueba que si bien los distintos autores difieren en la importancia de estos factores en el desove, se observa una concordancia en que el éxito del desove sincrónico se debe a un efecto conjunto de estos factores. Otras especies de erizos que cohabitan con *Pseudechinus magellanicus* como *Arbacia dufresnii* (Epherra *et al.* 2015) tienen un patrón de desove diferente, con evacuaciones gaméticas más prolongadas en el tiempo y más importantes hacia verano. Esto resalta la variabilidad interespecífica en la percepción de los potenciales estímulos ambientales exógenos. Futuros experimentos en laboratorio o en campo son necesarios para entender los mecanismos que intervienen en el desove masivo registrado.

Es posible observar diferencias espaciales en el ciclo gonadal y desoves entre las poblaciones estudiadas de *Pseudechinus magellanicus*, con excepción de la población estudiada por Kino (2010) en Chiloe la cual presentó desoves sincrónicos y similares a los encontrados en este estudio. Otras poblaciones de *P. magellanicus* en golfo Nuevo y canal Beagle registraron desoves más extendidos en el tiempo y con diferencias temporales. En golfo Nuevo, los desoves principales se anticiparon, ocurriendo a partir de junio hasta agosto y tuvieron una baja sincronía entre sexos; mientras que los desoves parciales estivales estuvieron mejor representados. Luego de la freza, la gónada no se recupera rápidamente y permanece con baja producción en primavera y verano. El incremento gonadal es notorio hacia el otoño (Marzinelli *et al.* 2006). En golfo Nuevo, la baja sincronía entre los sexos, la presencia de un período más extenso de desove y el bajo ritmo de incremento gonadal posdesove pueden estar asociados a una menor disponibilidad de recursos y/o a efectos denso-dependientes, debido a la baja densidad que tiene esta especie en dicho golfo. El efecto de la densidad poblacional y su relación con la reproducción fue

estudiado por numerosos autores como Levitan (1989, 1995) y Levitan *et al.* (1992). Debido a la alta dilución del esperma en los desoves, poblaciones con baja densidad o en pequeñas agregaciones pueden estar afectadas por una severa limitación de la fertilización (Petersen y Levitan 2001) y si estos efectos persisten en el tiempo pueden llevar a tales poblaciones a una disminución o extinción local (Gaudette *et al.* 2006).

En el caso de la población de *P. magellanicus* del canal Beagle, la misma exhibe altas densidades y los desoves son sincrónicos pero extendidos en 4 o 5 meses, más concentrados hacia primavera (Orler 1992). La especie puede potencialmente producir nuevas gametas durante la primavera y realizar evacuaciones sucesivas sincrónicas estivales que involucran un menor número de gametas. La diferencia más notable es que la población examinada por Orler (1992) hace una mayor inversión reproductiva en otoño e invierno, y menor inversión en primavera-verano, situación opuesta a lo encontrado en el golfo San Jorge. Orler (1992) no relacionó el ciclo gonadal con variables ambientales. Sin embargo, se sabe que las variaciones de temperatura del agua de mar en el canal Beagle no son importantes (Δ 5-6 °C; Vinuesa 1977) y que las fluctuaciones mensuales en el fotoperíodo y la producción primaria son más notorias. Si los mecanismos de recepción de estímulos exógenos son similares en las diferentes poblaciones, la temperatura no tendría un efecto importante como disparador del desove ni sería necesaria una temperatura crítica para el comienzo del desove como se sugiere para otras especies de erizos (Fénaux 1968; Byrne 1990), aunque sí influenciaría la variación de la longitud del período reproductivo entre poblaciones.

Si bien existen diferencias temporales en los patrones reproductivos de *P. magellanicus* entre las distintas poblaciones, el esquema de reproducción anual es equivalente en los diferentes sitios, sugiriendo que el ciclo reproductivo de *P. magellanicus* está controlado no solo por el alimento sino posiblemente también por el fotoperíodo y la temperatura. La temperatura no es un factor obvio en la iniciación de la gametogénesis o desove pero sería crítica para que el ovocito se desarrolle hasta su tamaño máximo durante la maduración invernal. Además, la variabilidad espacial encontrada en los períodos de vitelogénesis y desove puede ser atribuida a diferencias individuales en la adquisición y alocación de reservas energéticas destinadas a la gametogénesis.

CAPÍTULO II

CRECIMIENTO DEL ERIZO DE MAR *PSEUDECHINUS MAGELLANICUS* EN LAS COSTAS DEL GOLFO SAN JORGE (ARGENTINA)

INTRODUCCIÓN

Para poder comprender los procesos que afectan la dinámica de poblaciones patagónicas del erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* son necesarios estudios que evalúen su crecimiento a nivel individual. El estudio del crecimiento y la edad son pilares esenciales para comprender el ciclo de vida y la dinámica poblacional de cualquier especie en estudio, y también proveen de información para evaluar los efectos ambientales sobre las mismas (Clarke 1991; Ebert 2013).

De las especies de *Pseudechinus* existentes en la actualidad, Kirby *et al.* (2006) examinaron el crecimiento de la especie *P. huttoni* de las costas sur de Nueva Zelanda, encontrando variabilidad entre poblaciones de diferentes profundidades. No existen antecedentes de estimaciones de crecimiento para *P. magellanicus*, a pesar de ser la especie de erizo más común y abundante en el extremo sur de Sudamérica (Bernasconi 1953; Brögger *et al.* 2013). El crecimiento de los erizos ocurre inicialmente por un proceso de incorporación de nuevas placas al endoesqueleto y luego por incremento en tamaño de las mismas. El endoesqueleto está compuesto por series o hileras de placas hexagonales dobles sostenidas y unidas por tejido conectivo mutable donde el colágeno es el componente principal (Eilers *et al.* 1998; Johnson *et al.* 2013). Las hileras de placas terminan en la cara aboral en un anillo de placas denominadas ócelo-genitales, las que incluyen cinco placas genitales y cinco ocelares (Hyman 1955). De cada placa ocelar nacen las áreas ambulacrales formadas por dos hileras de placas cribadas que llegan hasta el peristoma (Ageitos de Castellanos *et al.* 1996). La inserción de las nuevas placas ocurre en forma adyacente a las placas ocelares y el crecimiento en tamaño de las placas ocurre por incorporación marginal de calcita (Johnson *et al.* 2013). Además de las placas del endoesqueleto, los erizos de mar presentan otros componentes de carbonato de calcio tales

como la linterna de Aristóteles y las espinas. Las pirámides dobles de la linterna de Aristóteles crecen también por incorporación de calcita sobre toda su superficie pero con mayor énfasis en su extremo aboral (Johnson *et al.* 2013).

Para poder realizar inferencias sobre el crecimiento en erizos de mar se requiere información sobre cambios en el tamaño corporal en función de la edad y la aplicación posterior de modelos de crecimiento (Brey 1999; Pecorino *et al.* 2012). Los métodos utilizados para examinar el crecimiento en erizos de mar son variados, e incluyen: (1) análisis de cohortes a través de datos de estructura de tallas (ej., Swan 1958; Ebert 1968; Nichols *et al.* 1985; Raymond y Scheibling 1987; Kenner 1992; Smith *et al.* 1998); (2) análisis de líneas de crecimiento o anillos en diferentes placas del endoesqueleto (ej., Gage 1992; Brey *et al.* 1995; Blicher *et al.* 2007; Schuhbauer *et al.* 2010); (3) marcado y recaptura (Ebert y Russell 1993; Lamare y Mladenov 2000; Kirby *et al.* 2006); (4) experiencias en laboratorio (Grosjean *et al.* 1996; Lamare y Mladenov 2000); y (5) experiencias de cultivo en jaulas (Swan 1961). Por otra parte, los modelos de crecimiento utilizados también son variados e incluyen desde modelos asintóticos (ej. Brody-Bertalanffy, Richards, Logísticos, Gompertz y Jolicoeur) hasta más complejos con crecimientos continuos, no asintóticos como es el caso del modelo de Tanaka (Ebert y Russell 1993).

Sobre esa base, los métodos que implican marcado y recaptura son los más eficientes y robustos (Ebert 2013). El uso de marcadores fluorescentes químicos como los marcadores químicos, que se unen a elementos esqueléticos como placas calcáreas, han sido utilizados extensamente para cuantificar el crecimiento corporal en numerosas especies de invertebrados, incluidos los equinodermos (ej., Kobayashi y Taki 1969; Taki 1972; Pearse y Pearse 1975; Ebert 1980b; Lamare y Mladenov 2000; Russell y Meredith 2000; Johnson *et al.* 2013). Entre ellos, podemos citar al antibiótico tetraciclina y a la calceína. Kobayashi y Taki (1969) fueron pioneros en aplicar estas técnicas en erizos de mar al utilizar el marcador fluorescente tetraciclina. Subsiguientemente, numerosos autores han utilizado este marcador en sus estudios de crecimiento en erizos de mar (ej., Ebert 1982; Russell 1987; Ebert 1988; Gage 1991, 1992; Ebert y Russell 1993; Russell *et al.* 1998; Ebert *et al.* 1999; Russell 2001; Ebert y Southon 2003; Rogers-Bennett *et al.* 2003). Otro marcador de uso más reciente en invertebrados y vertebrados marinos es la calceína

(Wilson *et al.* 1987; Rowley y Mackinnon 1995; Russell *et al.* 1998; Kaehler y McQuaid 1999; Rogers-Bennett *et al.* 2003; Haag *et al.* 2013; Peru *et al.* 2013). La calceína se adhiere en forma irreversible a los iones de calcio del endoesqueleto en desarrollo y emite luz verde (515 nm) cuando es excitada (o iluminada) con luz del rango espectral del color cian (~495 nm). Ambos marcadores no afectan el crecimiento normal de los animales marcados (Ebert 1988; Russell y Urbaniak 2004; Ellers y Johnson 2009), pero la calceína presenta mayores ventajas ya que es más fluorescente, se absorbe fácilmente y es menos tóxica, permitiendo así el marcado de individuos pequeños al someterlos a baños químicos (Rowley y Mackinnon 1995; Russell y Urbaniak 2004; Johnson *et al.* 2013).

En los erizos de mar, la calceína puede ser administrada por inyección a través de la membrana peristomial, o por absorción vía ósmosis, al sumergir los individuos en una solución concentrada (Lamare y Mladenov 2000; Russell y Meredith 2000; Rogers-Bennett *et al.* 2003; Haag *et al.* 2013). Con la aplicación de marcadores fluorescentes se ha encontrado, en algunas especies, que las líneas de crecimiento no son anuales y por ello no serían buenos estimadores de edad (Pearse y Pearse 1975; Ebert 1988; Gage 1992; Russell y Meredith 2000).

El presente capítulo tiene por objetivo brindar las primeras estimaciones de crecimiento en el erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* en el Mar Argentino al aplicar técnicas de marcación química utilizando calceína. Además, se compara y discute el crecimiento de la especie junto con otras especies de erizos regulares estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado sobre una población de erizos de pozas de marea ubicadas en la restinga de la playa La Tranquera (Provincia de Santa Cruz; Fig. 4). Las pozas de marea utilizadas para la marcación química se ubicaron en el horizonte mesolitoral inferior, con profundidades de hasta 2,5 metros en su sección más profunda (Fig. 33 a). El fondo de las mismas presenta una elevada complejidad estructural (ej., sustrato rocoso desnudo o

cubierto con organismos varios como macroalgas y bivalvos, con oquedades, grietas, rocas y abundantes valvas sueltas) lo cual permite el establecimiento de algunas especies típicas del submareal o infralitoral superior como juveniles de centolla *Lithodes santolla*, la estrella *Cosmasterias lurida* y abundantes individuos de *P. magellanicus*. Se seleccionaron pozas de estas características a fines de evitar la influencia de parámetros ambientales en el crecimiento de individuos en pozas de escasa profundidad.



Figura 33. Tareas de marcación química con calceína al erizo *Pseudechinus magellanicus*. a, Pileta de marcación; b-c, Ejemplar marcado de *P. magellanicus* devuelto a la poza de marea; d-e, Administración de la solución de calceína en la membrana peristomial.

Marcado y recaptura

Los ejemplares a marcar fueron extraídos de la poza de marea a través de buceo autónomo y *snorkeling*. Los erizos fueron luego dispuestos en recipientes de 40 litros, refrigerados y colocados en la sombra. Se utilizó como marcador fluorescente la calceína. La solución se preparó a una concentración de 500 ppm con agua de mar filtrada (45 μm) y llevada a pH 8 por adición gradual de NaOH. En el caso de erizos de menor tamaño (< 15 mm de diámetro), la incorporación del marcador se realizó por absorción vía ósmosis, al sumergir los individuos en una solución concentrada a 500 ppm por 24 horas. Los animales sometidos a este tratamiento fueron extraídos e inmediatamente colocados en un tanque con dicha solución, refrigerado y a la cual se le administró oxígeno utilizando un aireador. Luego fueron llevados a una heladera con temperatura controlada (7-10 °C) y liberados en la zona al día siguiente. En el caso de los erizos con un diámetro mayor a 15 mm aproximadamente, la incorporación de la calceína al celoma se realizó mediante la administración de una inyección (0,3-0,9 ml) a través de la membrana peristomial (Fig. 33 b-e). La marcación se realizó con sumo cuidado en alrededor de 1.100 individuos con diámetros de caparazón entre 9 y 25 mm, el día 13 de marzo de 2008.

Luego de 376 días (1,03 años) se procedió a recapturar un total de 463 ejemplares de la zona de estudio. Los ejemplares recapturados incluyen tanto animales marcados como sin marcar, debido a que las marcas no son visibles externamente. Una vez en el laboratorio los individuos se colocaron en un *freezer* a -30 °C hasta su posterior procesamiento.

Lecturas de incrementos

Una vez en laboratorio se procedió a medir el diámetro del *test* o caparazón de cada individuo (libre de espinas) utilizando un calibre Vernier (D; $\pm 0,01$ mm). Luego se los colocó en forma individual en una solución de hipoclorito de sodio concentrado (55 gr.l^{-1}) por 24 horas a fin de eliminar la materia orgánica y poder extraer en forma limpia los distintos elementos que constituyen la linterna de Aristóteles. Una vez limpio de materia orgánica, se procedió a lavar el caparazón y linterna de Aristóteles con agua corriente y se

secaron a temperatura ambiente en oscuridad por 3-4 días. Una vez seco se midió la longitud de una de las semipirámides, desde el extremo oral hasta la unión con la epífisis (Fig. 34), de acuerdo a lo recomendado por Ebert y Russell (1993) y Ebert *et al.* (1999).

Para la observación de las semipirámides se utilizó un microscopio Zeiss Standard 50 provisto con cámara fotográfica y un epicondensador de fluorescencia (IV-FI), apropiado para visualizar piezas opacas; el microscopio estaba equipado con objetivos Neofluar, una lámpara halógena 12V 100W y una caja de reflector para excitación en azul-violeta la cual emite a 495 nm de longitud de onda. La calceína, que se acopla al carbonato de calcio, tiene su máximo de excitación a 495 nm (rango 470-500 nm) y emite luz verde a 515 nm. Se tuvo especial cuidado para distinguir la fluorescencia de la calceína de la fluorescencia natural producida por otras sustancias orgánicas e inorgánicas (Millott 1966; Kobayashi y Taki 1969). La marca de calceína es clara y fácilmente reconocible por su coloración verde (Fig. 36).

Los incrementos de crecimiento fueron medidos aplicando métodos utilizados en otras especies de erizos de mar (ej. Ebert 1982; Russell 1987; Lamare y Mladenov 2000; Ebert *et al.* 2008). En el caso de visualizar la marca en forma de una línea discreta y clara, ésta indica el tamaño de la semipirámide al momento del marcado (L_t). En estos casos, se procedió a realizar las siguientes mediciones: (1) largo total de la semipirámide del animal recapturado luego de un año (L_{t+1}) y (2) incremento en la longitud (ΔL) en el extremo aboral de la semipirámide que representa el crecimiento neto de la semipirámide durante un año. Con ambas mediciones y por diferencia, se obtiene la longitud de la semipirámide al momento de la marcación (L_t) (Fig. 34). A pesar que el crecimiento de la semipirámide en los erizos de mar ocurre en ambos extremos, el extremo oral generalmente muestra poco crecimiento y puede ser despreciable en comparación con el borde aboral (Ebert *et al.* 2008; Johnson *et al.* 2013). En *P. magellanicus* no se pudo observar crecimiento neto en el extremo oral de las semipirámides debido a la ausencia de una marca clara.

Modelos de crecimiento

Los datos de longitud de semipirámide (L) fueron convertidos a diámetros del caparazón (D) a través de una regresión no lineal del tipo potencial ($D_t = a.(L_t)^b$) en una

muestra de 447 individuos. Se utilizó un modelo II de regresión según Ebert y Russell (1994).

Para estimar las tasas de crecimiento en los animales marcados con calceína, se realizaron gráficos de Walford (Walford 1946) en donde se relaciona el diámetro al momento de la marcación (D_t) y el diámetro al momento de la recaptura después de un año (D_{t+1}). Luego, sobre dicha relación, se ajustaron regresiones lineales o no lineales según una ecuación diferencial con el objeto de estimar los parámetros de cada modelo de crecimiento (Ebert y Russell 1993; Lamare y Mladenov 2000; Pecorino *et al.* 2012). La naturaleza lineal de la relación entre D_{t+1} y D_t sugiere que tanto los modelos de Brody-Bertalanffy y de Richards son apropiados (Pederson y Johnson 2008). No obstante, se intentó ajustar a otros modelos no lineales como los de Tanaka, Gompertz y Jolicouer (Ebert y Russell 1993; Lamare y Mladenov 2000) con resultados no satisfactorios.

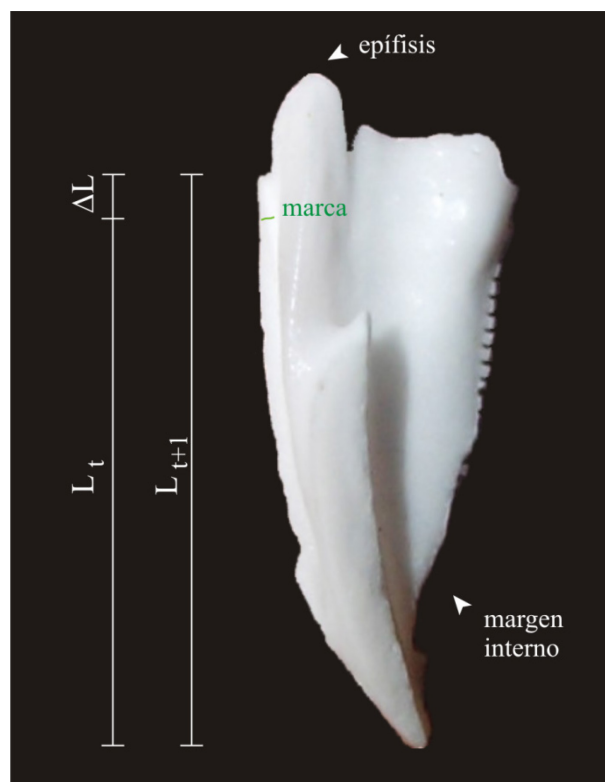


Figura 34. Mediciones realizadas sobre una semipirámide de la linterna de Aristóteles donde, L_{t+1} representa la suma de la longitud de la semipirámide desde el extremo oral hasta la unión con la epífisis en el momento de la marcación (L_t), más el incremento de la misma luego de un año (ΔL). Fotografías de las marcas de calceína pueden visualizarse en la figura 36.

Los modelos de crecimiento, sus funciones diferenciales y las respectivas tasas de crecimiento instantáneas, han sido extensamente utilizados y fueron extraídos de los trabajos de Ebert y Russell (1993) y Lamare y Mladenov (2000).

(a) Modelo de Brody-Bertalanffy

$$\text{Modelo general: } D_t = D_\infty(1 - be^{-kt})$$

En esta función, utilizada en muchos organismos marinos, la tasa de crecimiento anual disminuye con el tamaño (edad) y asume un máximo de crecimiento inicial. Los parámetros de esta función (D_∞ y k) fueron obtenidos mediante gráficos de Walford (1946) y se ajustaron los datos a un modelo de regresión lineal, $D_{t+1} = c + mD_t$. Donde D_{t+1} es el diámetro al momento de la recaptura luego de un año y D_t es el diámetro al momento del marcado. La pendiente de la regresión $m = e^{-kt}$. Luego se obtiene: El diámetro máximo:

$$D_\infty = \frac{c}{(1-m)} \text{ y la constante de crecimiento } k = \frac{-\ln m}{t} \text{ donde } t \text{ es el tiempo transcurrido}$$

entre la medición inicial y la final. Por último, $b = 1 - \frac{D_0}{D_\infty}$ donde D_0 es el diámetro de asentamiento. El mismo fue estimado en 0,4 mm.

$$\text{La tasa de crecimiento instantánea para el modelo es: } \frac{\partial D}{\partial t} = D_\infty k b e^{-kt}$$

Por último, debido a la existencia de una asociación negativa entre el D_∞ y k en los parámetros estimados de la función de Brody-Bertalanffy, se calculó el índice de crecimiento θ propuesto por Munro y Pauly (1983), a fin de poder realizar comparaciones con otras especies de *Pseudechinus* y erizos regulares, donde: $\theta = \ln(k) + 2\ln(L_\infty)$.

b) Modelo de Richards (Richards 1959)

El modelo de Richards describe un crecimiento en “S” de tipo flexible, convergiendo en el modelo de Brody-Bertalanffy cuando n aproxima a -1, a una función

logística si n aproxima a $+1$ y a un modelo de Gompertz si $|n|$ tiende a infinito (Ebert 1980a; Lamare y Mladenov 2000). El modelo general es:

$$\text{Modelo general: } D_t = D_\infty (1 - be^{-kt})^{-n}$$

Donde D_t es el tamaño al tiempo t . D_∞ es el diámetro asintótico, b es el parámetro que escala para ajustar un tamaño inicial diferente a cero, k es la constante de crecimiento y n es un parámetro de forma del modelo de Richards. Los parámetros de esta función fueron estimados mediante procedimientos iterativos no lineales utilizando el algoritmo de Quasi-Newton sobre la relación entre D_{t+1} y D_t dada por: $D_{t+1} = (c + mD_t^{-1/n})^{-n}$. Luego,

$$D_\infty = \left[\frac{c}{(1-m)} \right]^{-n}, \text{ la constante de crecimiento } k = \frac{-\ln m}{t} \text{ y } b = \frac{\left[D_\infty^{(-1/n)} - D_0^{(-1/n)} \right]}{D_\infty^{(-1/n)}}$$

La tasa de crecimiento instantánea para el modelo de Richards es:

$$\frac{\partial D}{\partial t} = -bkns(e^{kt} - b)^{-n-1} e^{knt}$$

Ajuste de los modelos

Los modelos propuestos fueron comparados entre sí a través de la suma de cuadrados del error (SC_E) y el Criterio de Información de Akaike corregido (AIC_c , por sus siglas en inglés) (Akaike 1983; Burnham y Anderson 2002),

$$AIC = n \ln(SC_E) + 2k$$

$$AIC_c = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

Donde n es el número de observaciones, k es el número de parámetros estimados, SC_E es la suma de cuadrados del error.

El AIC es un estimador simple y asintótico desarrollado por Akaike que selecciona el mejor modelo basado en el principio de máxima parsimonia (simplicidad), éste indica que ante dos modelos posibles, se elige el más simple (ej., menor número de parámetros y supuestos) (Akaike 1983; Burnham y Anderson 2002). En este trabajo se seleccionó el modelo con el menor valor de AIC con el objeto de asegurar que tiene la complejidad y la bondad de ajuste óptima.

La asociación entre los estimadores de crecimiento de Brody-Bertalanffy (D_{∞} y k) y el índice de crecimiento (θ), entre diferentes especies de erizos regulares y la latitud fue examinada a través de un análisis de correlación de Pearson (Quinn y Keough 2002).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el paquete estadístico SYSTAT (Wilkinson 1989). Se utilizó un nivel de significación de 5% en todas las pruebas estadísticas.

RESULTADOS

Distribución de tallas

La distribución de tallas de los erizos de mar al momento de la recaptura en la localidad estudiada muestra un patrón general de tipo unimodal dominado por individuos con diámetros de caparazón entre 15 y 20 mm (Fig. 35). La talla mínima registrada es de 11,4 mm, mientras que la máxima corresponde a un animal de 24,2 mm. El diámetro de caparazón medio es de 17,67 mm ($\pm 2,17$ (DE); $n = 447$). La ausencia de ejemplares de menor tamaño (< 11 mm) pudo ser consecuencia de la técnica de muestreo empleada.

Eficiencias del marcado y recaptura

Sobre un total de 461 individuos recapturados luego de un año, se detectaron 47 individuos con marcas fluorescentes generadas por la calceína (10,19% recaptura total), de los cuales solo 36 presentaron líneas fluorescentes bien definidas (7,8% recaptura efectiva) (Fig. 36). Si bien el porcentaje de recaptura es bajo, el número absoluto de animales recapturados ($n = 36$) con marca es óptimo y suficiente.

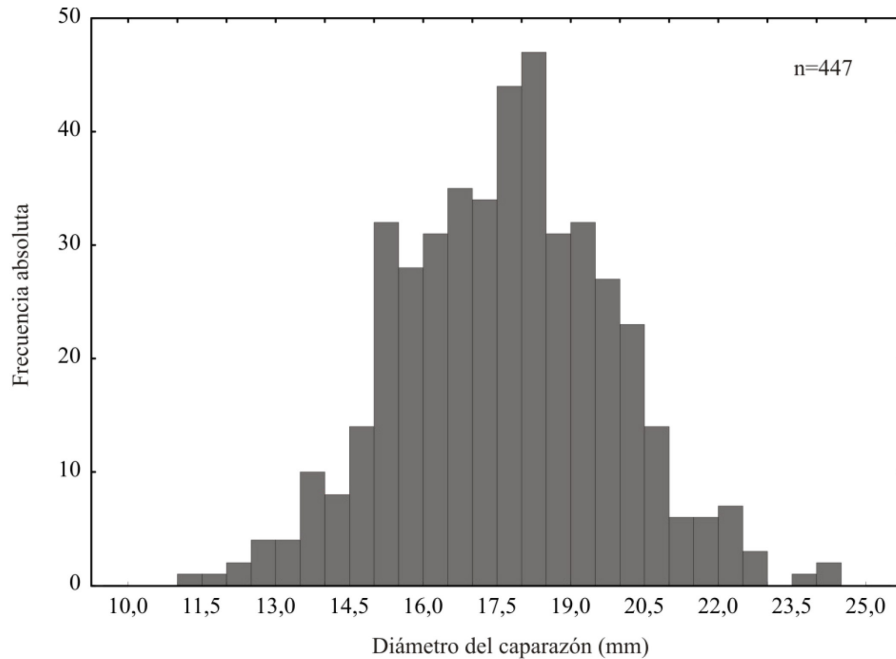


Figura 35. Distribución de diámetros de caparazón de *P. magellanicus* (sin espinas) en pozas de marea del golfo San Jorge al momento de la recaptura.

Los animales recapturados con marcas discretas presentes tienen diámetros de 12 mm hasta 23 mm. La tasa de recaptura en función de clases de tallas se ilustra en la figura 37. En ella se observa que no hubo recaptura de animales con diámetro menor a 12 mm y hay mayor recaptura de animales con mayor tamaño corporal (> 19 mm). Pese a esto, los animales recapturados se encuentran en la fracción 60% superior del rango de tallas.

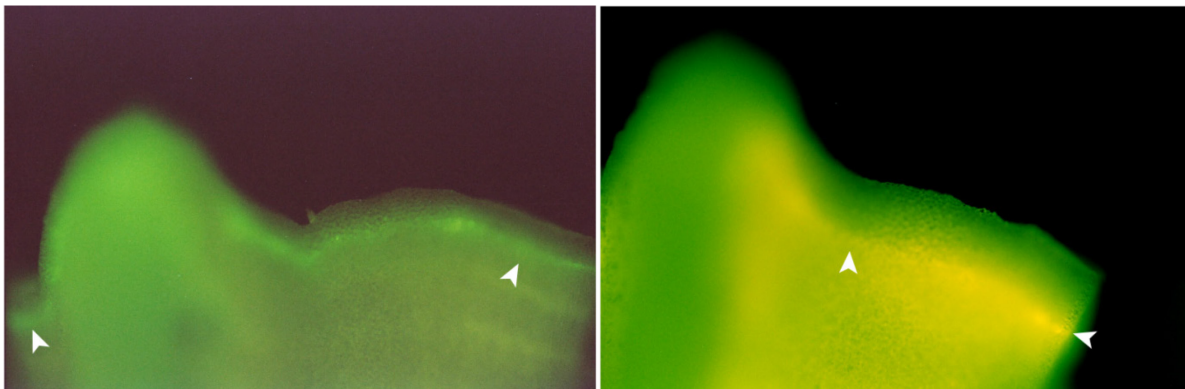


Figura 36. Visualización de la marca fluorescente de calceína en el extremo aboral de la semipirámide de *P. magellanicus*. Flechas señalan la marca discreta generada por la calceína.

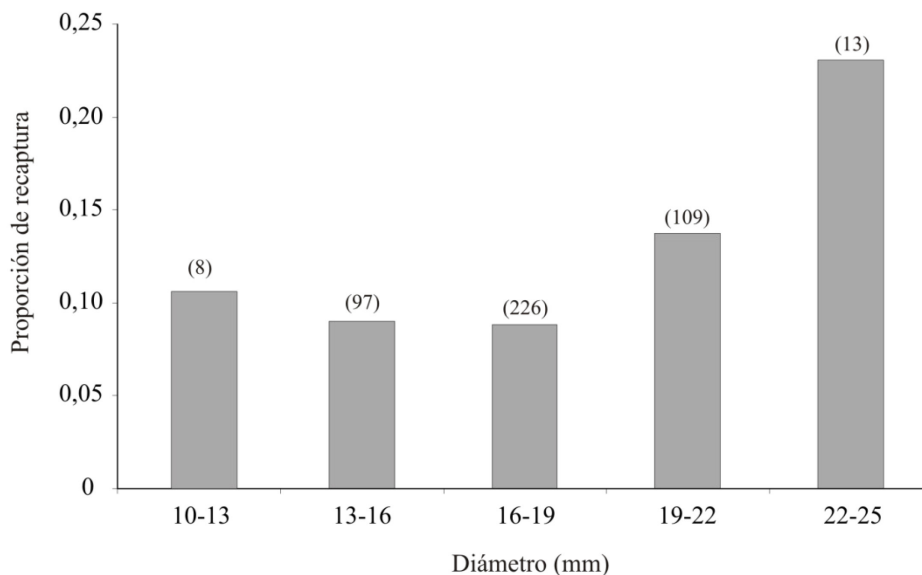


Figura 37. Proporción de *P. magellanicus* recapturados en diferentes categorías de talla. Se indican entre paréntesis el número de muestras.

Análisis del crecimiento

Relación entre el diámetro de caparazón y longitud de semipirámide

Se encontró una relación potencial significativa ($p < 0,001$) entre el largo de la semipirámide y el diámetro del caparazón de *P. magellanicus* (Tabla 6; Fig. 38).

Tabla 6. Regresión potencial entre el diámetro del caparazón (D) y la longitud de la semipirámide. $D = a \cdot L^b$ (Modelo II). $n = 447$.

Parámetro	Estimador	ES	Intervalo de Confianza (95%)	
			Inferior	Superior
a	2,598	0,141	2,32	2,876
b	1,181	0,033	1,116	1,246

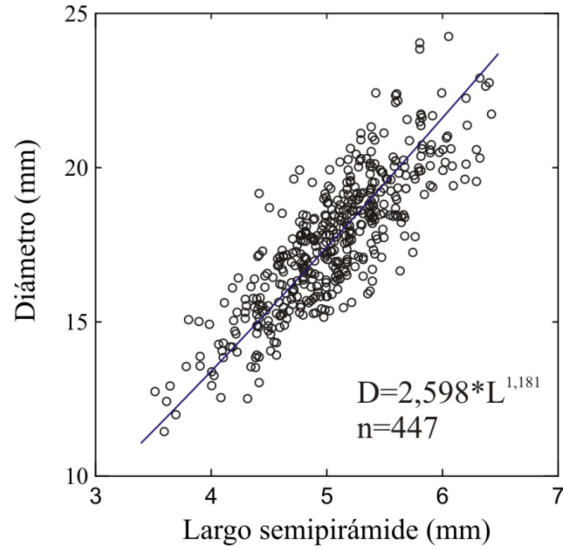


Figura 38. Regresión potencial (Modelo II) entre el diámetro (D) y la longitud (L) de la semipirámide de la linterna de Aristóteles en el erizo *P. magellanicus*.

El análisis de la tasa de crecimiento (mm.año^{-1}) en función del diámetro de caparazón inicial (Fig. 39) indica escaso crecimiento individual de los animales recapturados para el rango de tallas recapturado, con mayores crecimientos en animales de menor tamaño ($\sim 1,3 \text{ mm.año}^{-1}$) y menores en los más grandes ($\sim 0,4 \text{ mm.año}^{-1}$).

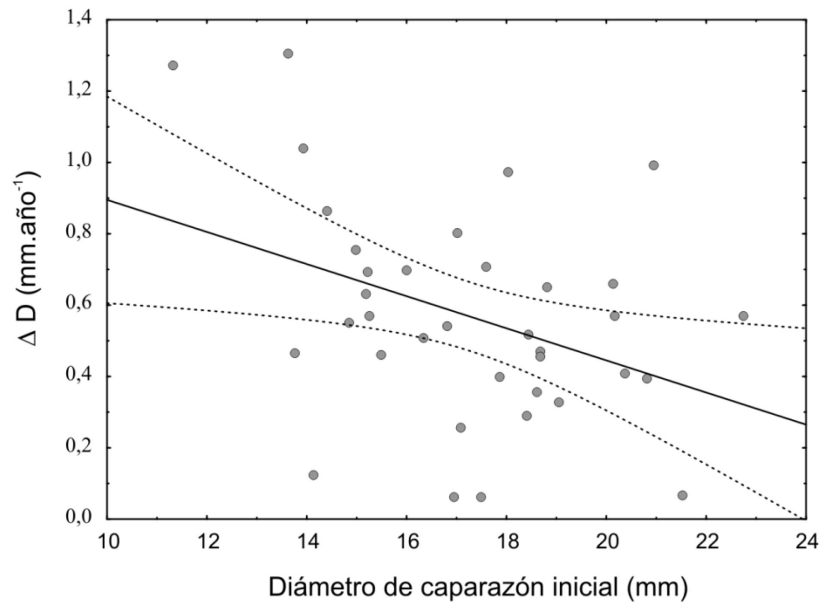


Figura 39. Variación del crecimiento individual (ΔD , mm.año^{-1}) de los animales recapturados con marca interna. La línea sólida indica relación lineal significativa ($p < 0,05$) ($\Delta D = 1,34 - 0,045D$; $r^2 = 0,17$) y la punteada señala el intervalo de confianza de 95%.

Si bien el análisis de la figura 39 indica variabilidad en las tasas de crecimiento individuales, las mismas sólo fluctúan entre 0,05 y 1,3 mm.año⁻¹, existiendo una relación lineal negativa significativa entre el incremento en diámetro luego de un año (ΔD) y el diámetro de caparazón inicial (D_t).

Modelos de crecimiento

Los gráficos de Walford indican una relación lineal marcada entre el diámetro del caparazón al momento de la marcación (D_t) y luego de un año (D_{t+1}) (Fig. 40) para el rango de tallas recapturadas. En éstos se observa un crecimiento bajo en la mayor parte del rango de tamaños estudiados. También se observa que los individuos de *P. magellanicus* de diámetro mayor a 21 mm, continúan con crecimientos positivos y no aproximan a cero (Figs. 39, 40).

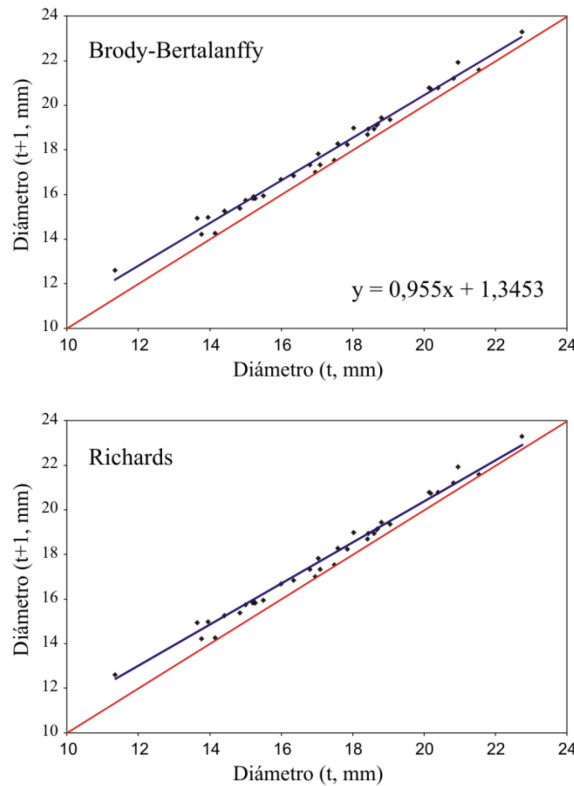


Figura 40. Gráficos de Walford ilustrando la relación entre el diámetro inicial (D_t) y el diámetro en la recaptura luego de un año (D_{t+1}) para modelo de Brody-Bertalanffy y de Richards.

La línea roja denota ausencia de crecimiento.

La tabla 7 resume los estimadores de crecimiento de los diferentes modelos evaluados. Los diámetros máximos asintóticos estimados fueron 29,89 mm para el modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy y 26,01 mm para el modelo de Richards. Con respecto a la constante de crecimiento (k), ésta presentó valores bajos y similares en ambos modelos (Tabla 7). Según el modelo de Brody-Bertalanffy, la tasa máxima de crecimiento instantánea es de 1,36 mm.año⁻¹, mientras que el modelo de Richards predice un máximo de 2,69 mm.año⁻¹; ambos modelos establecen el máximo de crecimiento a la edad de reclutamiento (Tabla 7; Fig. 41).

Tabla 7. Estimadores de los parámetros de crecimiento obtenidos para los modelos de crecimiento de Brody-Bertalanffy y Richards. k : constante de crecimiento; D_{∞} : diámetro asintótico; n : parámetro de forma de Richards. MTC: Máxima tasa de crecimiento (mm.año⁻¹).

Modelos	k	D_{∞}	b	n	MTC
Brody-Bertalanffy	0,046	29,89	0,985	--	1,36
Richards	0,062	26,01	0,993	-0,831	2,69

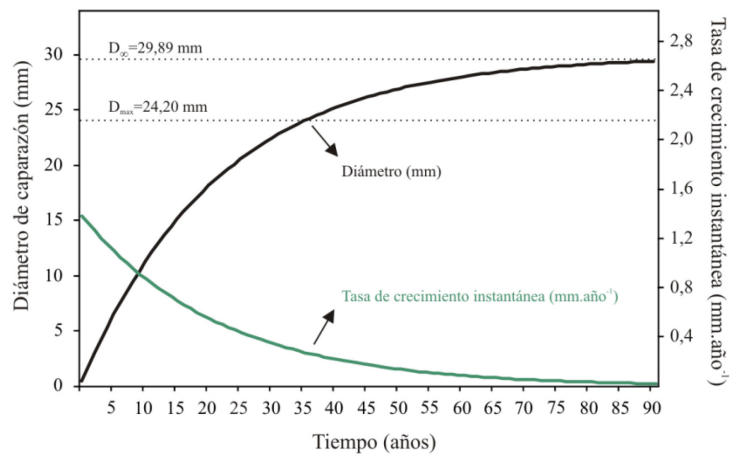
Selección del modelo

La comparación entre modelos con diferentes criterios estadísticos señala que el modelo de Brody-Bertalanffy presenta un ajuste levemente superior al obtenido con el modelo de Richards, al contar con valores más bajos de suma de cuadrados residuales, como así también menores valores de AICc (Tabla 8). No obstante, la diferencia en los valores de AICc entre modelos en competencia es menor a 4, e indica que ambos modelos son adecuados (Burnham y Anderson 2002; Lau *et al.* 2011). Si se considera como criterio secundario la relación entre el diámetro máximo observado en campo y el diámetro máximo asintótico, el modelo de Richards se aproxima mejor a D_{\max} a expensas de un mayor crecimiento inicial y una reducción del mismo en tamaños superiores en comparación con el modelo de Brody Bertalanffy (Figs. 40, 41).

Tabla 8. Selección de modelos de crecimiento para datos de marcado y recaptura de *P. magellanicus*.

Modelo	SC _E	r ²	k	n	AIC	AICc	ΔAICc
Brody-Bertalanffy	2,752	0,987	2	36	19,82	20,19	0
Richards	2,962	0,986	3	36	22,97	23,72	3,53

a) Modelo Brody-Bertalanffy



b) Modelo Richards

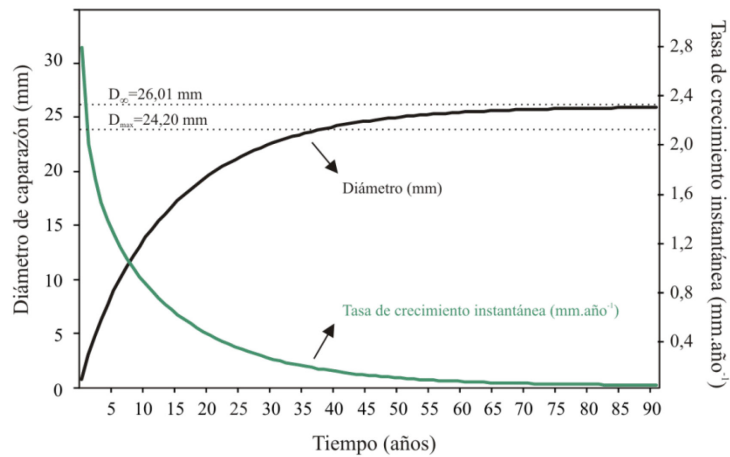


Figura 41. Curvas de crecimiento y tasa de crecimiento instantáneas obtenidas para a) modelo de Brody-Bertalanffy y b) modelo de Richards. Se indica D_{∞} como diámetro asintótico y

D_{max} como diámetro máximo observado en el campo.

A pesar de las leves diferencias observadas entre ambos modelos en competencia, *P. magellanicus* combina valores de diámetros asintóticos y constantes de crecimiento bajas. Al considerar ambos modelos, la estructura de edades estimadas en función de la distribución de tallas indica edades mínimas de 7 y 10 años (~10-12 mm) y máximas de 36 y 37 años (~23-24 mm) (Fig. 42). Según el modelo de Brody-Bertalanffy, las edades más representativas están entre 15 y 21 años y, según el modelo de Richards son menores, entre 11 y 18 años (Fig. 42).

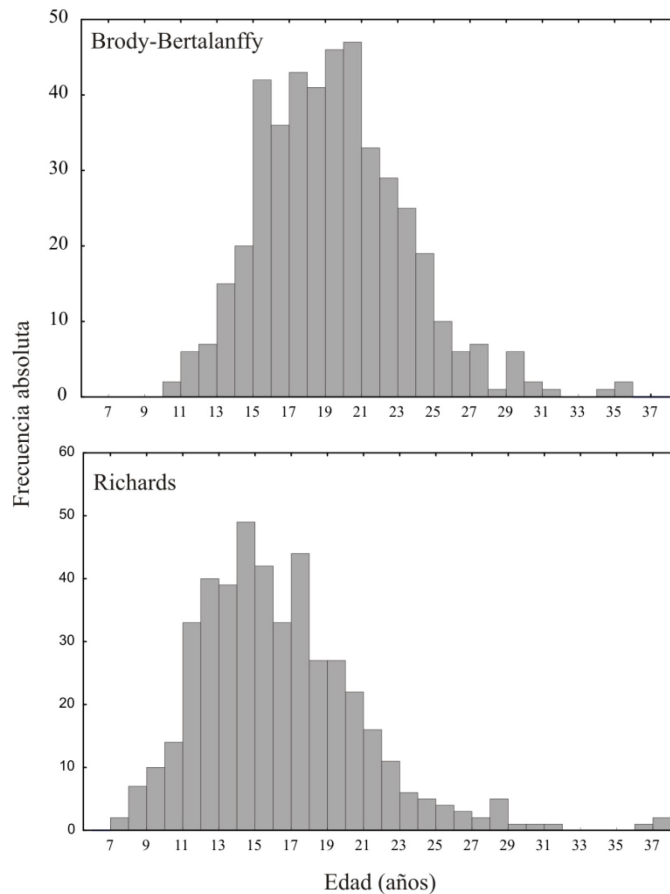


Figura 42. Estructura de edades de *P. magellanicus* basadas en estructura de talla según modelos de Brody-Bertalanffy y Richards en pozas de marea de playa La Tranquera.

Considerando los estimadores (k y D_{∞}) obtenidos del modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy, el índice de de crecimiento (θ) para la población estudiada tuvo un valor de 1,61.

DISCUSIÓN

Este trabajo representa el primer estudio de crecimiento utilizando calceína como marcador fluorescente en un erizo de mar en el Mar Argentino y además brinda los primeros datos de crecimiento somático para la especie *Pseudechinus magellanicus*.

Luego de la marcación, la tasa de recaptura de animales fue baja aunque suficiente de acuerdo a los criterios utilizados en este tipo de trabajos (ej., Lamare y Mladenov 2000; Kirby *et al.* 2006). En nuestro caso, la baja tasa de recuperación podría deberse a diversos factores, no excluyentes entre sí, tales como: (1) poco éxito del marcado en campo, (2) alta mortalidad de los individuos marcados y (3) selección de pozas de marea demasiado extensas. Dentro de los marcadores fluorescentes, la calceína es la menos tóxica y por lo general, no ocasiona efectos nocivos en erizos de mar (Rowley y Mackinnon 1995; Russell y Urbaniak 2004; Lau *et al.* 2011). La gran cantidad de animales sin marcas recuperados sustenta la hipótesis de mezcla con individuos no marcados producto de la gran extensión de la poza de marea utilizada y las altas abundancias de esta especie en la misma. Además, los hábitos crípticos que exhibe la especie (ver Capítulo IV) podrían haber afectado la recaptura. Ebert *et al.* (2008) sostienen para *Echinometra lucunter* que la marcación puede estar afectada por un efecto estacional en la calcificación (ej. baja incorporación de calcio durante el invierno). Si bien no se realizaron estudios de marcación en diferentes épocas del año, la marcación de *P. magellanicus* tuvo lugar a fines de verano, época en la cual se ha detectado calcificación en otras especies de erizos de aguas templado-frías (Gage 1991). Kirby *et al.* (2006) atribuyen la baja tasa de recaptura de *Pseudechinus huttoni* a fenómenos de migración vertical. En nuestro caso, esto no sería posible debido a que las experiencias de marcado se realizaron en un ambiente natural relativamente confinado (poza de marea). La validez de los modelos de crecimiento obtenidos para *Pseudechinus magellanicus* puede estar limitada, en cierta medida, por la ausencia de animales de tamaño pequeño. Esto puede tener consecuencias sobre la forma en la región izquierda de las curvas de crecimiento, donde los estimadores de crecimiento en los animales más pequeños (< 11 mm) no pudieron ser validados. Al respecto Brey *et al.* (1995) registran una situación similar en sus estudios con *Sterechinus neumayeri*, aunque sugieren que la adición de ejemplares más pequeños no modificaría de forma considerable los parámetros de la

función. Por su parte, Kirby *et al.* (2006) recuperaron solo la fracción 30-40% de individuos más grandes de *P. huttoni*, con ausencia de datos de animales menores a 20 mm de diámetro, indicando algunas limitaciones en la interpretación de los modelos de crecimiento. Haag (2009) señala que los estimadores de crecimiento, en trabajos de marcado y recaptura sobre mejillones de agua dulce, pueden estar levemente sesgados si no se trabaja con un rango de tallas amplio. Según el autor, la presencia de datos con solo la mitad superior de tallas grandes generaría sobreestimaciones de la edad y viceversa. En nuestro caso el rango de tallas recapturado con marca visible oscila entre 12 y 24 mm; esto representa, considerando una talla máxima en campo de cerca de 25 mm, 60% de la fracción superior con dominancia de tallas grandes. Por lo tanto, nuestros estimadores de edad -a pesar de estar algo limitados- son estimadores óptimos. Futuros estudios considerarían un mayor esfuerzo en la marcación de animales juveniles y el uso simultáneo de análisis de anillos de crecimiento en placas del endoesqueleto si es que es posible validar la formación anual de las mismas.

Hasta el momento, *Pseudechinus magellanicus* es el erizo regular de menor tamaño en el cual se ha estudiado el crecimiento. *P. magellanicus* combina características de erizos con crecimiento lento junto a diámetros máximos bajos (Tabla 9; Fig. 43). Si bien el modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy se ajusta a nuestros datos, existen algunas debilidades que pueden derivar en sesgos al utilizar este modelo de crecimiento (Rogers-Bennett *et al.* 2003) y que resulta conveniente discutir. Rogers-Bennett *et al.* (2003) señalan que la tasa de crecimiento anual para juveniles suele más baja de lo que pronostica por lo general el modelo de Brody-Bertalanffy. Si bien se observa mayor crecimiento en tallas pequeñas de *P. magellanicus*, la ausencia de animales recapturados juveniles puede afectar el modelo final. Existen escasos estudios que han incorporado datos de juveniles en estudios de marcación (ej., *Strongylocentrotus franciscanus*), generalmente producto de la obtención y marcado de juveniles en experiencias en laboratorio (Ebert y Russell 1993; Ebert *et al.* 1999; Johnson *et al.* 2013). En ellos se verificó un retraso inicial, luego un crecimiento exponencial y, por último, una disminución gradual de la tasa de crecimiento en animales adultos. Sin embargo, no todos los erizos presentan el mismo patrón y existe fuerte variabilidad entre especies (Lamare y Mladenov 2000).

Tabla 9. Estimadores de crecimiento según el modelo de Brody-Bertalanffy en especies de erizos regulares

Especies estudiadas	Localidad	Latitud	Método	D_e	k	θ	Citas
<i>Alloctrotus fragilis</i>	Oregón, EEUU	44,3° N	PM + A	113,56	1,54	4,3	Sumich y McCauley 1973
<i>Echinus acutus</i>	Escocia	58,1° N	A	85,56	0,096	6,56	Gage <i>et al.</i> 1986
<i>Echinus affinis</i>	Escocia	56,5° N	A	47,7	0,1	5,43	Gage y Tyler 1985
<i>Echinus elegans</i>	Escocia	58° N	A	64,75	0,126	6,27	Gage <i>et al.</i> 1986
<i>Evechinus chloroticus</i>	Nueva Zelanda	45,15° S	MR + L	104,89	0,275	8,01	Lamare y Mladenov 2000
<i>Evechinus chloroticus</i>	Nueva Zelanda	41,14° S	MR	85,07	0,389	7,94	Lamare y Mladenov 2000
<i>Loxechinus albus</i>	Sur de Chile	39,24° S	A	152,1	0,22	8,53	Gebauer y Moreno 1995
<i>Loxechinus albus</i>	Sur de Chile	39,24° S	A	141,2	0,13	7,86	Gebauer y Moreno 1995
<i>Loxechinus albus</i>	Sur de Chile	39,24° S	A	131,7	0,16	7,93	Gebauer y Moreno 1995
<i>Loxechinus albus</i>	Islas Malvinas	51° S	A	95,12	0,179	3,2	Schuhbauer <i>et al.</i> 2010
<i>Paracentrotus lividus</i>	Bretaña, Francia	48,58° N	PM	61,8	0,222	2,92	Allain 1978
<i>Paracentrotus lividus</i>	Mar Mediterráneo	38,9° N	PM	58,96	0,268	2,96	Sellem <i>et al.</i> 2000
<i>Paracentrotus lividus</i>	Mar Mediterráneo	37,3° N	PM	52,83	0,689	3,28	Sellem <i>et al.</i> 2000
<i>Paracentrotus lividus</i>	Mar Adriático	42,5° N	PM	70,7	0,182	2,95	Tomšić <i>et al.</i> 2010
<i>Pseudechinus huttoni</i>	Nueva Zelanda	45° S	MR	42,72	0,56	6,94	Kirby <i>et al.</i> 2006
<i>Pseudechinus huttoni</i>	Nueva Zelanda	45° S	MR	40,73	0,15	5,54	Kirby <i>et al.</i> 2006
<i>Pseudechinus huttoni</i>	Nueva Zelanda	45° S	MR	33,82	0,48	6,35	Kirby <i>et al.</i> 2006
<i>Pseudechinus magellanicus</i>	Golfo San Jorge, Argentina	45,57° S	MR	29,89	0,046	1,62	Este estudio

PM: Progresión modal - A: Anillos de crecimiento - MR: Marcado y Recaptura - L: Experimentos Laboratorios

Tabla 9 (Cont.). Estimadores de crecimiento según el modelo de Brody-Bertalanffy en especies de erizos regulares

Especies estudiadas	Localidad	Latitud	Método	D_∞	k	θ	Citas
<i>Sphaerechinus granularis</i>	Bretaña, Francia	47,45° N	A	99	0,28	7,92	Jordana <i>et al.</i> 1997
<i>Sphaerechinus granularis</i>	Bretaña, Francia	47,45° N	A	105	0,23	7,84	Jordana <i>et al.</i> 1997
<i>Sphaerechinus granularis</i>	Bretaña, Francia	48,2° N	PM + A	93,06	0,386	8,11	Lumingas y Guillou 1994
<i>Sphaerechinus granularis</i>	Bretaña, Francia	48,2° N	PM + A	92,55	0,374	8,07	Lumingas y Guillou 1994
<i>Sterechinus antarcticus</i>	Antártida	77,45° S	A + MR	70,23	0,031	5,03	Brey <i>et al.</i> 1995
<i>Sterechinus antarcticus</i>	Antártida	77,45° S	A + MR	68,17	0,1	6,14	Brey <i>et al.</i> 1995
<i>Sterechinus antarcticus</i>	Antártida	72° S	A	82,5	0,017	4,75	Brey 1991
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	63,1	0,1404	6,33	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	88,5	0,1263	6,9	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	67	0,2315	6,95	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	63,4	0,3268	7,18	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	80,1	0,1776	7,04	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	Maine, EEUU	44,8° N	PM + A	95,2	0,1181	6,98	Vadas <i>et al.</i> 2002
<i>Strongylocentrotus pallidus</i>	Mar de Barents	80° N	A	102,3	0,011	4,75	Bluhm <i>et al.</i> 1998
<i>Tripneustes gratilla</i>	Mar Rojo	12° N	PM + L	60	0,87	8,05	Dafni y Erez 1982

PM: Progresión modal - A: Anillos de crecimiento - MR: Marcado y Recaptura - L: Experimentos Laboratorios

Otro factor a considerar es la escasa información -quizás como consecuencia aleatoria del muestreo durante la recaptura- que indique un crecimiento asintótico (o sea que ΔD en animales grandes llegue a cero), lo cual sugiere para *P. magellanicus* la presencia de un crecimiento bajo y no asintótico en el rango de las tallas máximas estudiadas, o mayor dispersión en las tallas finales de los adultos. A pesar de esto, existe una tendencia hacia la disminución de la tasa de incremento en animales de mayor tamaño (Fig. 39). El modelo que permite un crecimiento indeterminado y que ha sido utilizado en erizos de mar es el propuesto por Tanaka (Ebert *et al.* 1999). En este modelo, la relación observada en los diagramas de Walford es de tipo curvilínea con hasta dos puntos de inflexión. La relación lineal encontrada en los diagramas de Walford para *P. magellanicus* (Fig. 40) imposibilita su aplicación y establece a los modelos de Brody-Bertalanffy y Richards como los más apropiados (Ebert *et al.* 1999; Lamare y Mladenov 2000). Además, los diámetros asintóticos encontrados son coherentes con los diámetros máximos encontrados en el campo (Fig. 41). Una situación similar describe Lamare y Mladenov (2000) al estudiar a *Evechinus chloroticus* donde, a pesar de observar algunos individuos con crecimiento no asintótico, el modelo asintótico de Richards fue el más apropiado. Con el objeto de profundizar nuestro conocimiento sobre el crecimiento asintótico o indeterminado en *P. magellanicus*, los próximos estudios podrían contemplar la recaptura de animales de la misma poza de marea luego de 5 o 6 años. De esta manera se podrían examinar los incrementos en un lapso de tiempo mayor al año según proponen Lamare y Mladenov (2000).

Las constantes de crecimiento (k) del modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy en otras especies de erizos de mar, fluctúan entre 0,011 y 0,87, mientras que los diámetros asintóticos (D_{∞}) varían entre 29,89 y 152,2 mm (Tabla 9; Fig. 43). *Pseudechinus magellanicus* se ubica en el límite inferior de diámetros asintóticos en los erizos de mar regulares estudiados hasta la fecha (Fig. 43). A fines comparativos se analiza la relación entre ambos mediante el índice de crecimiento (θ) desarrollado por Munro y Pauly (1983). Si se compara el θ de *P. magellanicus* con aquellos de otras especies de erizos regulares, el θ es el más bajo ($\theta = 1,61$) registrado hasta el momento (Tabla 9; Fig. 43). A pesar que algunos autores sugieren una relación negativa entre el índice de crecimiento (θ) y la latitud en erizos de mar (Kirby *et al.* 2006), la información que disponemos no apoya dicha

hipótesis (Fig. 43 b). Al respecto, solo se evidencia una relación inversa entre la latitud y la constante de crecimiento (k) (Fig. 43 c), donde las especies con menores valores corresponden a especies de aguas polares.

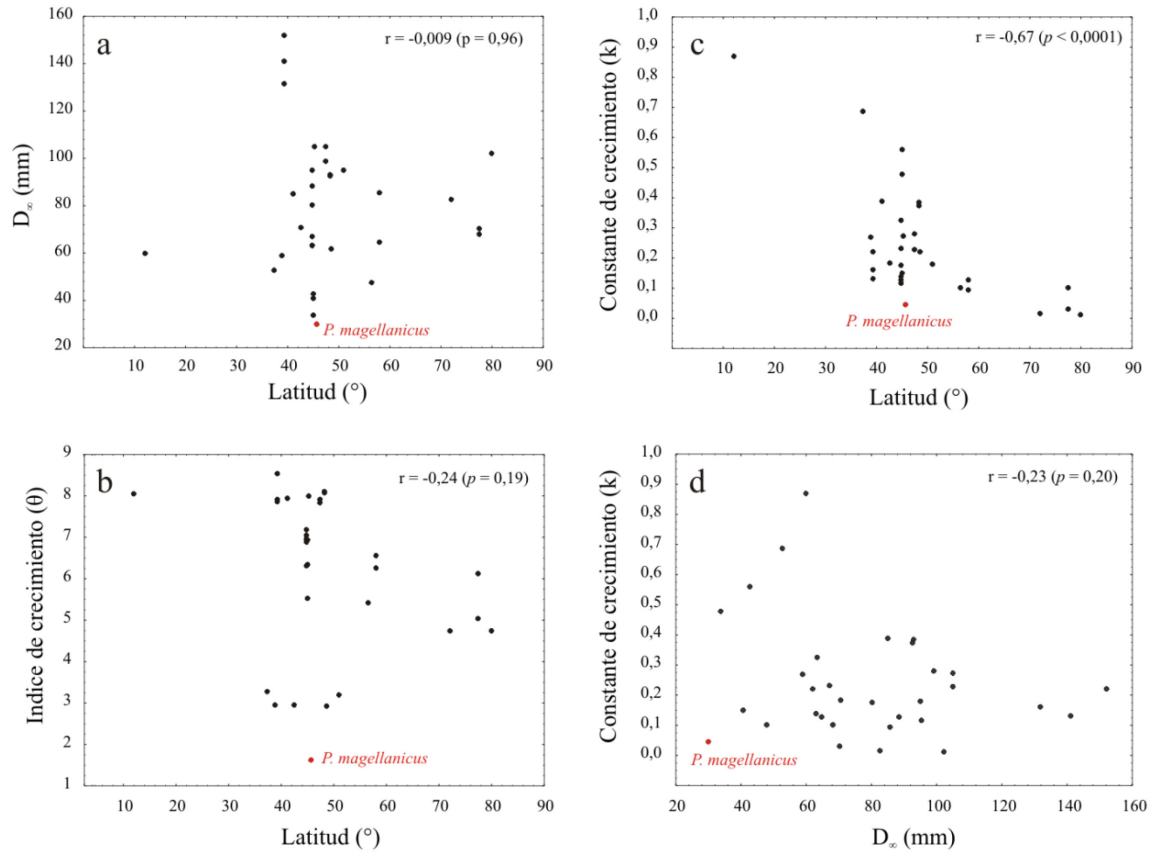


Figura 43. Relaciones entre estimadores de crecimiento según el modelo de Brody-Bertalanffy y la latitud para especies de erizos regulares. En rojo se muestra a la especie bajo estudio.

Datos basados en Tabla 9.

El erizo antártico *Sterechinus antarcticus* tiene una tasa de crecimiento más baja que *P. magellanicus* (Brey *et al.* 1995), pero presenta un diámetro de caparazón asintótico grande, alcanzado los 80 mm, siendo una especie que alcanza más de 70 o 80 años de edad (Brey 1991). En el caso de *P. magellanicus*, las estimaciones de edad según los modelos ajustados reflejan edades máximas cercanas a 40 años. La longevidad de los erizos de mar es variable y su determinación puede oscilar según la metodología utilizada. Las estimaciones realizadas con lecturas de anillos de crecimiento en placas en diferentes especies de erizos regulares señalan longevidades de entre 4 y 75 años (Ebert y Southon

2003). No obstante, numerosos estudios sugieren precaución en la lectura de anillos, debido a que los anillos naturales tienden a subestimar la edad en animales grandes al superponerse líneas claras y oscuras en incrementos muy pequeños imposibles de resolver (Ebert 1988; Ebert y Southon 2003). En comparación, los métodos por marcado y recaptura a menudo proporcionan estimaciones de edad un tanto más elevadas y consistentes (Ebert y Southon 2003). Al respecto, Ebert y Southon (2003), utilizando métodos de marcación química en un amplio rango de tallas y la datación por C^{14} , encontraron que *S. franciscanus* vive más de 100 años. *Strongylocentrotus droebachiensis* también alcanza edades máximas superiores a los 100 años (Russell *et al.* 1998). Según Kirby *et al.* (2006), la presencia de una baja tasa de crecimiento y alta longevidad se encuentra asociada a especies de aguas profundas. A pesar de ello, algunos autores (Ebert y Russell 1993; Ebert y Southon 2003; Ouréns *et al.* 2013) exponen algunas excepciones para poblaciones de erizos de aguas someras como *Paracentrotus lividus* o *S. franciscanus*.

El crecimiento marcadamente bajo de *Pseudechinus magellanicus* podría haber resultado en una ventaja evolutiva, al permitirle una mejor ocupación de hábitats crípticos tanto en ambientes submareales (ej. grampones de *M. pyrifer*) como intermareales. Además, la baja tasa de crecimiento registrada en *P. magellanicus*, podría sugerir un mayor aporte a producción gonadal que a crecimiento somático, o bien indicar que la eficiencia en el crecimiento disminuye con la edad como ocurre en la mayoría de las especies de erizos (Lawrence y Lane 1982). Al respecto, la talla de madurez sexual en *P. magellanicus* se sitúa cerca de los 12 mm de diámetro (Orler 1992) para poblaciones de canal Beagle.

Este estudio señala que *P. magellanicus* presenta alta variabilidad en el crecimiento dentro de la misma población estudiada y que, estas diferencias, pueden responder a causas genéticas o a efectos micro-ambientales propios de las pozas de marea. Asimismo, se observa variabilidad en las distribuciones de tallas entre distintas poblaciones del golfo San Jorge. Al respecto, el diámetro corporal en el sitio de la restinga de Km 3 tiene valores medios y máximos superiores (Fig. 8; $D_{max} = 27,5$ mm) a los registrados en La Tranquera. Las tasas de crecimiento en erizos de mar pueden estar afectadas por limitaciones energéticas relacionadas con una escasa disponibilidad de recursos (Lawrence y Lane 1982; Klinger *et al.* 1983; Raymond y Scheibling 1987; Turon *et al.* 1995; Lamare y Mladenov 2000). McShane y Anderson (1997) indican que *Evechinus chloroticus* incrementa el

tamaño de la linterna de Aristóteles, disminuye la talla de madurez sexual y tiene tamaños corporales pequeños en poblaciones sujetas a escasa disponibilidad de alimento. Asimismo, la presencia de cambios en la temperatura y salinidad en diferentes profundidades puede tener un efecto metabólico y afectar el crecimiento en erizos de mar (Kirby *et al.* 2006; Schuhbauer *et al.* 2010; Molinet *et al.* 2013). Estas observaciones motivan futuros estudios que contemplarían el análisis del crecimiento de *P. magellanicus* en diferentes condiciones ambientales y/o en un gradiente batimétrico.

CAPÍTULO III

ECOLOGÍA TRÓFICA DE *PSEUDECHINUS MAGELLANICUS*: COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN UN GRADIENTE VERTICAL Y EFECTOS DE LA HERBIVORÍA SOBRE LAS COMUNIDADES DE MACROALGAS INTERMAREALES

INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones ecológicas entre organismos es clave para comprender la dinámica y funcionamiento de las comunidades biológicas marinas (Raffaelli y Hawkins 1996). Los invertebrados bentónicos marinos raspadores suelen tener un fuerte control sobre la estructura de las comunidades de macroalgas, sobre todo en ambientes submareales (Lawrence 1975; Lubchenco 1978; Chapman y Johnson 1990; O'Connor *et al.* 2011). En particular, los erizos de mar están entre los invertebrados raspadores más importantes del bentos tanto en ecosistemas tropicales como de aguas templadas (Lawrence 1975; Harrold y Reed 1985; Bulleri *et al.* 1999; O'Leary *et al.* 2013). Pueden afectar la abundancia, asentamiento, distribución y la composición de ensambles de macroalgas e invertebrados, y a raíz de ello pueden perturbar la productividad de ecosistemas marinos (Sammarco 1982; Uthicke *et al.* 2009).

Los erizos regulares se alimentan al desplazarse y ubicarse por encima de su fuente de alimento, reteniendo la misma con la ayuda de las espinas y podios, y triturándola con la linterna de Aristóteles (Hyman 1955). La linterna está constituida por un sistema complejo de placas calcáreas y músculos, que controlan la protracción, retracción y movimiento de los cinco dientes, que asoman por la boca. La mayoría de las especies de erizos regulares cuentan con linternas bien desarrolladas y utilizan sus dientes para raspar algas del sustrato o bien tomar material de origen animal, cortándolo en porciones de tamaño adecuado (Hyman 1955). Algunas especies presentan hábitos sedentarios y obtienen su alimento de materiales alimenticios que están a la deriva en las corrientes de agua, mientras que otras son raspadores activos, tanto herbívoros como omnívoros, pudiendo combinar ambas estrategias de alimentación. Además, algunas especies han desarrollado hábitos carroñeros

y pueden presentar una tendencia a la carnivoría (Lawrence 2007). Estas variadas fuentes de alimentación han propiciado la presencia de altas densidades en algunas poblaciones y la ocupación de diversos ambientes marinos (Lawrence 2007).

En general, dada la particularidad de presentar un aparato masticador complejo, los erizos de mar tienen una amplia flexibilidad con respecto a la dureza, tamaño y estructura de sus componentes dietarios, y por ello existen numerosas especies omnívoras (De Ridder y Lawrence 1982). Algunas especies boreales del género *Strongylocentrotus* han sido señaladas como omnívoras con tendencia a la herbivoría y constituyen uno de los principales agentes responsables de cambios demográficos y batimétricos de los bosques de cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*) en el Hemisferio Norte (Foreman 1977; Scheibling *et al.* 1999; Gagnon *et al.* 2004; Graham *et al.* 2007). La alta densidad de estos erizos puede formar en algunos sitios, áreas desprovistas de bosque denominadas *barrens* (North y Pearse 1970; Chapman 1981; Scheibling *et al.* 1999) o modificaciones en la comunidad bentónica asociada al bosque (Vance y Schmitt 1979; Sumi y Scheibling 2005). La formación de áreas desnudas en fondos submareales se caracteriza por presentar dominancia de algas incrustantes y éstas son mantenidas por la presencia de erizos que consumen macroalgas foliosas. Este fenómeno no ha sido corroborado en los bosques de cachiyuyo del sur de Chile y Argentina, a pesar de poseer varias especies de erizos de mar asociadas a éstos (Barrales y Lobban 1975; Vásquez y Buschmann 1997; Graham *et al.* 2007) siendo el erizo *P. magellanicus* una de las especies más abundantes.

Los hábitos alimenticios pueden entonces variar en la misma especie y a pesar de un mayor predominio de la herbivoría, la omnivoría juega un papel importante. Existen evidencias que indican que la presencia de una dieta mixta en algunas especies como *S. droebachiensis* asegura un mejor crecimiento corporal y gonadal (Briscoe y Sebens 1988; Nestler y Harris 1994; Meidel y Scheibling 1999). Asimismo, la composición de la dieta puede variar entre localidades (Kelly *et al.* 2007) y profundidades (Endo *et al.* 2007).

En el Mar Argentino se han estudiado algunos aspectos de la ecología trófica de *Arbacia dufresnii* y *P. magellanicus*. El erizo verde *A. dufresnii* presenta tendencia a la carnívora en ambientes de aguas moderadamente profundas como los bancos circalitorales del mejillón, *Mytilus edulis platensis*, de la provincia de Buenos Aires donde el erizo presenta un papel ecológico importante en la estructuración de la comunidad al consumir

intensamente a los reclutas del mejillón (Penchaszadeh y Lawrence 1999). No obstante, estudios recientes indican una mayor tendencia a la herbivoría en regiones costeras del sur de Chile (Newcombe *et al.* 2011), destacándose la flexibilidad en la dieta de esta especie. Penchaszadeh *et al.* (2004) describen la dieta de *P. magellanicus* en forma cualitativa para diferentes sitios del Mar Argentino, principalmente en zonas con bancos circalitorales (profundidades superiores a 30 m) del mejillón de la provincia de Buenos Aires. Sus resultados indican que *P. magellanicus* es una especie omnívora cuya alimentación depende de la disponibilidad de recursos en su hábitat. Asimismo describen la alimentación a partir de elementos a la deriva (por lo común piezas de macroalgas) utilizando para su captura los pedicelarios y podios. En bosques de cachiyuyo del sur de Chile, *P. magellanicus* se alimenta principalmente de frondes a la deriva y no se ha observado un raspado activo de consideración sobre las plantas fijas (Castilla y Moreno 1982; Vásquez *et al.* 1984). El conocimiento sobre aspectos alimenticios de *P. magellanicus* en el golfo San Jorge es importante a fin de entender su papel en el funcionamiento de los ecosistemas rocosos costeros de la Patagonia. No existen antecedentes sobre estudios de su biología trófica en esta región, donde su abundancia es elevada en comparación con otras regiones litorales de la Argentina. En el golfo San Jorge, *P. magellanicus* puede encontrarse desde el intermareal hasta el circalitoral (100 m) y su presencia en el intermareal es muy extendida en la costa central de golfo (Capítulo V). De allí que el estudio de sus hábitos alimenticios en un gradiente de profundidad litoral es importante a fin de examinar su rol en diferentes comunidades litorales.

Dado que no se conoce la influencia de esta especie sobre ensambles de macroalgas intermareales, experimentos de campo en pozas de marea (mesolitoral inferior e infralitoral superior) de Patagonia Central, podrían aportar datos sobre los efectos del raspado bentónico del erizo de mar *P. magellanicus* sobre la biomasa y ensambles de macroalgas bentónicas. Esto nos permite probar la hipótesis que el ensamble de macroalgas puede ser perturbado en función de la actividad de raspado de *P. magellanicus*.

Los objetivos de este capítulo son: (1) analizar la dieta de *Pseudechinus magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad costero en la costa central del Golfo San Jorge. El gradiente de profundidad analizado comprende ambientes diferentes, desde niveles intermareales hasta ambientes submareales dominados por bosques de *Macrocystis*

pyrifera y zonas más profundas con alta sedimentación; (2) evaluar la relación entre la composición de la dieta y la abundancia relativa de macroalgas en diferentes niveles intermareales y (3) evaluar el efecto del raspado del erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* sobre las comunidades de macroalgas en pozas de marea intermareales (horizontes mesolitoral inferior e infralitoral superior).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreo

Los estudios fueron realizados en la costa rocosa expuesta de Playa La Tranquera (Fig. 4), ubicada en la Provincia de Santa Cruz (Argentina). Para ello, se reconocieron y definieron cuatro ambientes diferentes donde habita *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad: (1) horizonte mesolitoral inferior (HMI), entre 2 m y 1 m por sobre el plano de reducción local, ambiente dominado por el alga *Corallina officinalis*, el mejillín *Perumytilus purpuratus* y en menor medida por la cholga, *Aulacomya atra atra* (Fig. 44 a); (2) horizonte infralitoral superior (HIS), ubicado por debajo de 1 m por sobre el plano de reducción local y hasta unos 3 m por debajo de dicho plano, dominado por *Corallina elongata* y cholgas; la presencia del alga verde *Codium fragile* es característica de este ambiente (Fig. 44 b); (3) bosque de *Macrocystis pyrifera*, ubicado en promedio a unos 7 m de profundidad (Fig. 44 c); y (4) zona post-bosque, por debajo de éste, ubicada a unos 12 m de profundidad y caracterizada por ser una zona sin *M. pyrifera*, y con un mayor aporte de sedimento (Fig. 44 d) debido a una moda menos agitada.

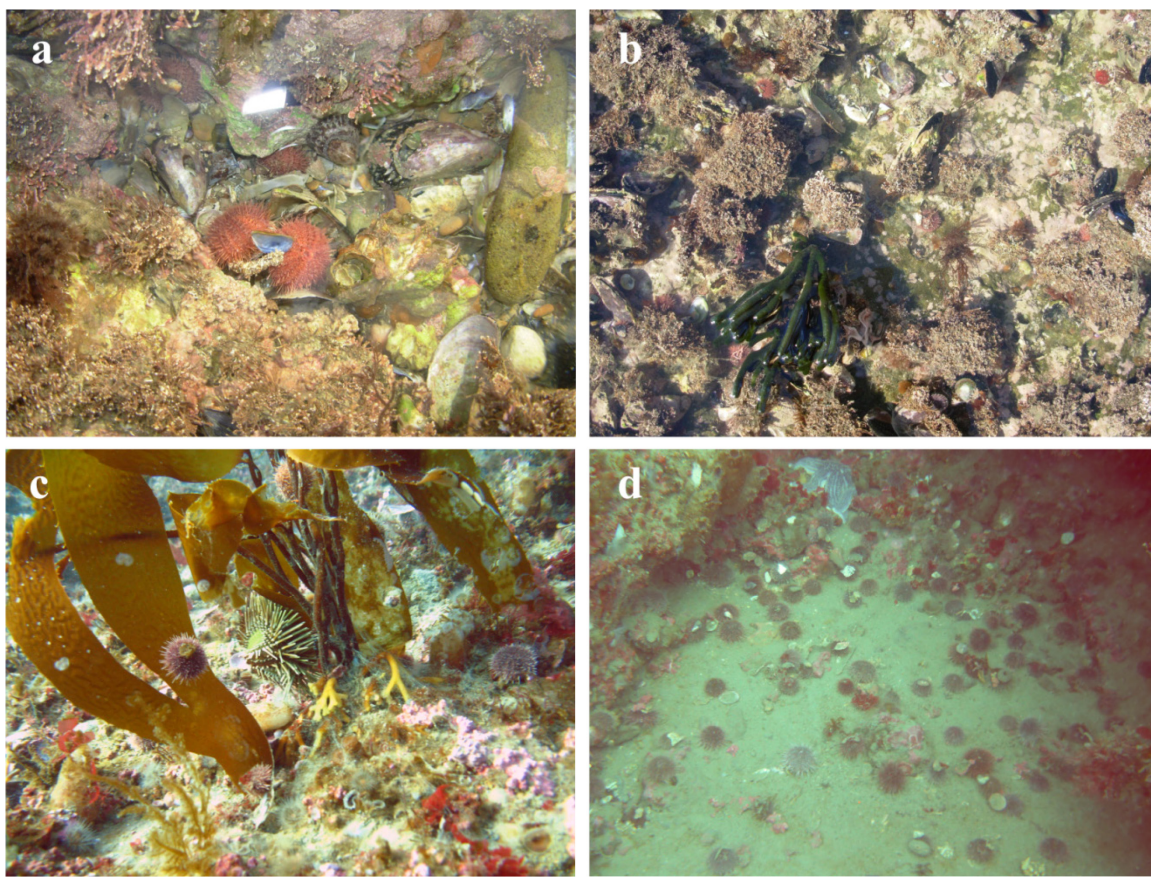


Figura 44. Ambientes costeros estudiados. a, horizonte mesolitoral inferior; b, horizonte infralitoral superior; c, bosque de *Macrocystis pyrifera*; d, zona a 12 m de profundidad (post-bosque).

Para los estudios de composición de la dieta, se tomaron muestras aleatorias de 15 animales adultos durante el invierno de 2007, en cada uno de estos cuatro ambientes -en forma directa o mediante buceo autónomo- y se fijaron inmediatamente en formol salino a 5%. Durante los muestreos de dieta se tomaron seis muestras de 225 cm² de área en los niveles HMI e HIS para evaluar la abundancia relativa de las algas.

Localización de las pozas de marea experimentales

Las experiencias de exclusión de erizos de mar fueron realizadas sólo en los niveles intermareales del mesolitoral inferior e infralitoral superior. En este caso, se entiende como exclusión el raleo del número de individuos de erizos. Las pozas de marea experimentales fueron seleccionadas luego de una exploración preliminar de la zona de estudio en la

plataforma de abrasión de playa La Tranquera. Se eligieron cuatro pozas experimentales, lo más homogéneas posible en cuanto a sus dimensiones (40-50 m²), profundidad máxima (0,5-1 m) y comunidades presentes dentro de cada par (Fig. 45), ubicadas en dos niveles intermareales: (1) horizonte mesolitoral inferior (HMI) y (2) horizonte infralitoral superior (HIS). El contorno de las pozas de marea y su ubicación relativa a características del intermareal fueron dibujadas en campo y se registraron las coordenadas geográficas en el centro de cada poza de marea utilizando un GPS. La experiencia de exclusión inicial se realizó durante una semana entre 31/01/08 y 6/02/08.

Tratamiento de exclusión

Previo a las extracciones de animales se estimó la densidad inicial de *P. magellanicus* en cada poza de marea, utilizando para ello un marco muestral de 225 cm² (entre 20 y 30 unidades muestrales en cada poza experimental). El muestreo previo se realizó con sumo cuidado en el tratamiento control y en ellas los animales no fueron extraídos del lugar. Los tratamientos de exclusión o control fueron asignados a cada una de las pozas de marea en forma aleatoria. La exclusión de animales se realizó manualmente, desde la orilla o flotando sobre la superficie del agua, intentando minimizar el impacto de la remoción de los erizos sobre las macroalgas y fauna asociadas. En zonas de mayor profundidad, se trabajó buceando en apnea. Los animales extraídos fueron transportados a ambientes similares lejos (300 o más metros) de las zonas de trabajo habitual. En las pozas del tratamiento de exclusión se estima una reducción sostenida de 90-95% en las abundancias del erizo de mar *P. magellanicus* (Fig. 46).

Mantenimiento temporal de las exclusiones

Luego de la remoción intensiva inicial, se realizó el mantenimiento de las exclusiones con intervalos de 2-8 meses durante un periodo de tres años. En caso de encontrarse animales en los tratamientos de exclusión se procedió a extraerlos con sumo cuidado. En las tareas de mantenimiento nunca se llegó a extraer animales en el orden de la remoción inicial (Fig. 46).

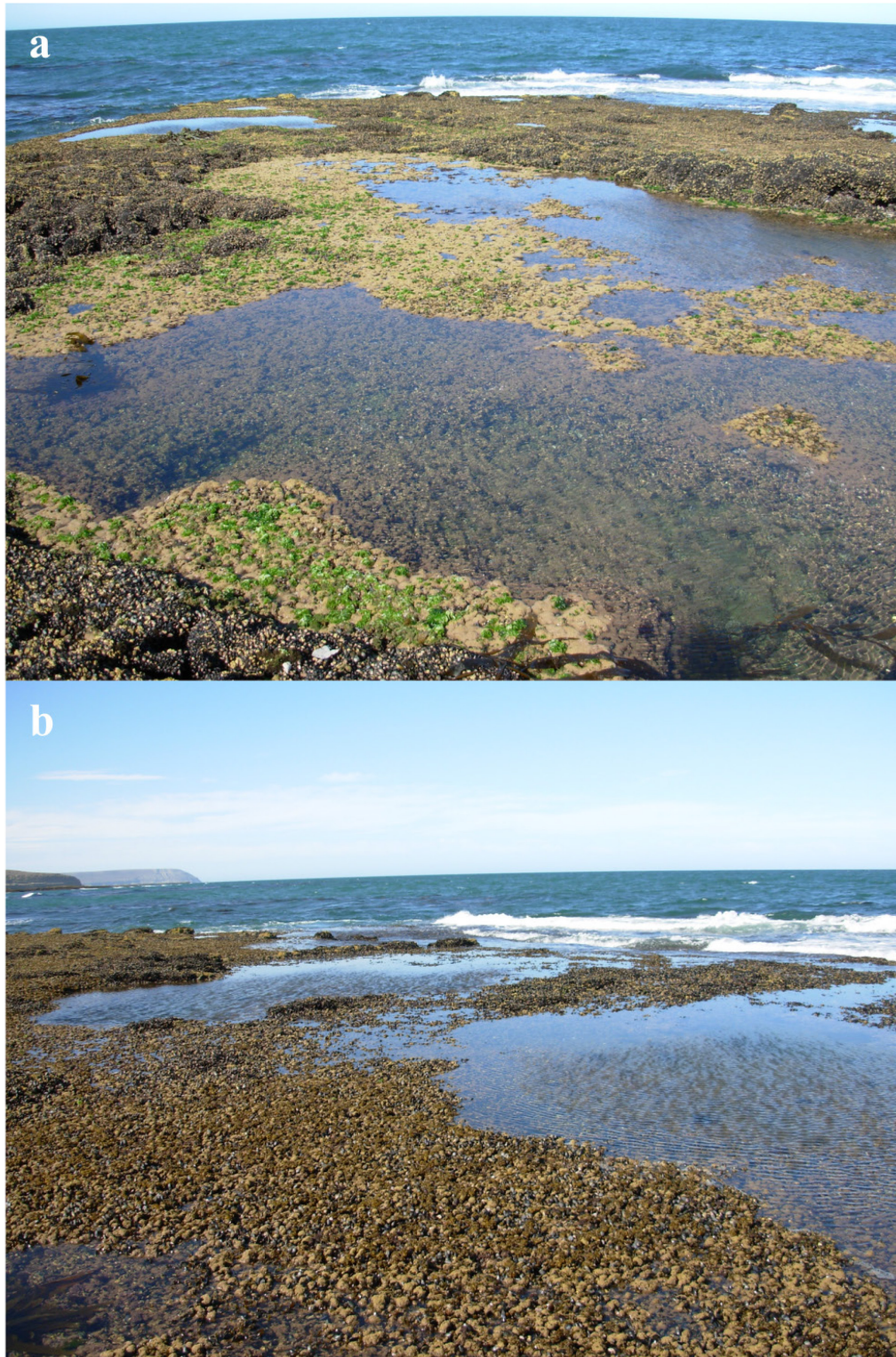


Figura 45. Fotografía de las pozas de mareas experimentales en Playa La Tranquera, Patagonia.
a, pozas del mesolitoral inferior; b, pozas del infralitoral superior.

Muestreo luego del tiempo de exclusión

Luego de tres años de mantenimiento de los tratamientos (1.146 días), el 24 de marzo del 2011 se tomaron seis unidades muestrales (u.m.) aleatorias en cada poza de marea, utilizando un cuadrado de muestreo de 225 cm² de área. No se obtuvieron u.m. en el margen de la misma, con el propósito de evitar sesgos producidos por efectos de borde (interfaz poza-sustrato emergente) en el muestreo y tampoco aquellas que se encontraron cercanas (< 2 m) a otras muestras. Las muestras obtenidas fueron fijadas en formol a 5%.

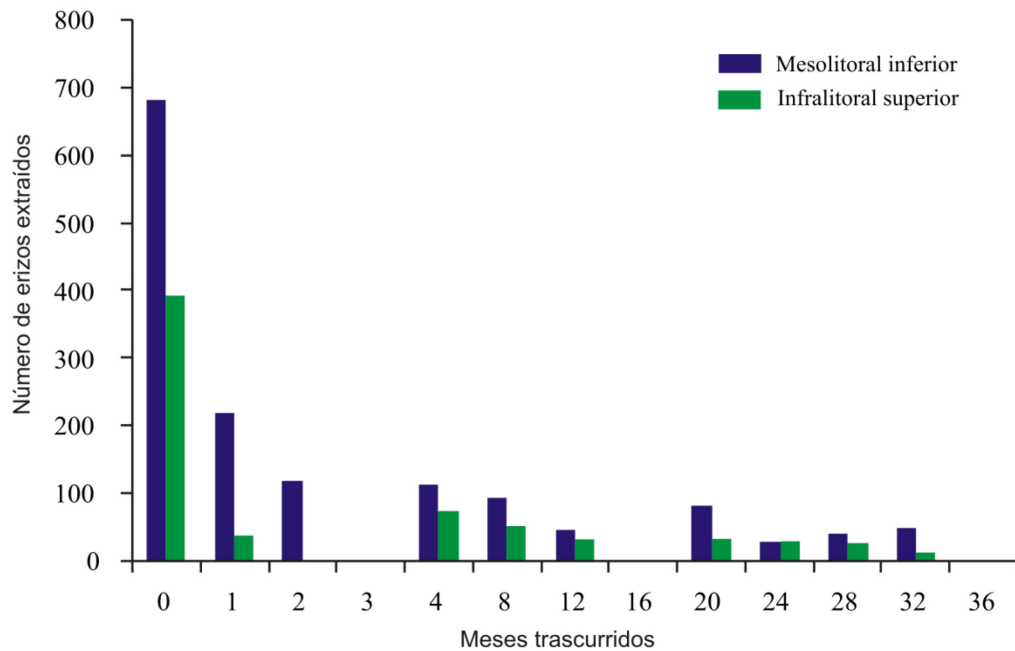


Figura 46. Número de erizos extraídos en pozas de marea experimentales del horizonte mesolitoral inferior e infralitoral superior durante el periodo de exclusión. Superficie de las pozas de marea: 40-50 m² aprox.

Análisis en laboratorio

Composición de la dieta

Una vez en el laboratorio, se procedió a medir el diámetro corporal de cada individuo ($\pm 0,1$ mm) y se extrajo su aparato digestivo con cuidado, previo corte del caparazón a través del plano ecuatorial del animal. Todos los elementos alimenticios

encontrados en el tubo digestivo, principalmente estómago e intestino, fueron recolectados y se fijaron en formol salino a 5%. Los ítems alimenticios fueron visualizados en una primera etapa bajo lupa binocular (40x) y en caso de ser necesario, bajo microscopio óptico (400x). Los ítems alimenticios fueron identificados al máximo grado de resolución taxonómica posible. En el caso de observar material fragmentado cubierto por varias especies de algas de menor tamaño, se lo asignó como “epífitas”. La mayoría de los fragmentos de crustáceos encontrados no pudieron ser identificados a nivel específico, con excepción de algunos ejemplares que se hallaron completos y poco digeridos en el interior del estómago.

Tratamiento de macroalgas para el análisis de oferta y efectos sobre la comunidad

Las muestras fijadas en formol a 5% luego del período de exclusión fueron analizadas bajo lupa binocular y microscopio óptico. Las macroalgas fueron identificadas a la máxima resolución taxonómica siguiendo el esquema taxonómico propuesto por Boraso (2013). Se secaron en estufa a 60°C por 48 horas y se calculó el peso seco de cada una de ellas utilizando una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g). El tratamiento de las algas coralináceas articuladas, consistió en la descalcificación previa sumergiéndolas a una solución de HCl por 24 horas, luego se lavaron con agua destilada y se procedió a su secado y posterior pesado.

Análisis estadístico

Composición de la dieta en un gradiente de profundidad

Se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de una entrada para analizar cambios en los diámetros medios entre los animales muestreados en los cuatro ambientes. Se analizó la existencia de diferencias en la riqueza de especies presas (número total de ítems presa presentes en cada individuo) entre las profundidades estudiadas utilizando un ANOVA de una entrada seguido de la prueba Ryan-Eiont-Gabriel-Welsch de comparación múltiple de medias (Day y Quinn 1989).

Los ítems presa fueron agrupados en grupos de taxones superiores y sobre ellos se calculó la frecuencia de ocurrencia $FO(\%) = \frac{100.F_a}{F}$, donde F_a representa el número de individuos que contenían el ítem alimenticio a y F es el número total de individuos analizados. Este análisis se realizó en cada uno de los ambientes estudiados.

Los datos de ítems alimenticios fueron volcados a una matriz de muestras por especie y que luego se convirtió en una matriz de similitud utilizando el índice cualitativo de Sørensen (= índice de Dice). Se utilizaron técnicas exploratorias de clasificación jerárquicas y de ordenación multivariada. Sobre la matriz de similitud se realizó un análisis de agrupamiento en pares no ponderados con la media aritmética (UPGMA, Sneath y Sokal 1973) y complementariamente se realizó una ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre las mismas u.m. La calidad de la representación de la ordenación nMDS fue analizada verificando los valores de estrés. Valores inferiores a 0,1 indican una buena ordenación, mientras que aquellos superiores a 0,2 son menos confiables (Clarke y Warwick 2001). En caso de valores de estrés superiores a 0,2, Clarke y Warwick (2001) recomiendan el análisis de la superposición gráfica de los grupos obtenidos por la clasificación en el nMDS.

Para examinar diferencias estadísticas en la composición de la dieta entre las profundidades se utilizó un análisis de similitud de una entrada (ANOSIM; Clarke 1993, Clarke y Warwick 2001). En el caso de encontrar diferencias, se realizaron pruebas de análisis de similitud de una entrada pareados. Para evitar un incremento del error tipo I en las comparaciones múltiples se ajustó el nivel de significación según Bonferroni (Quinn y Keough 2002). Los ítems característicos de cada nivel y aquellos que contribuyen a las diferencias entre los mismos, fueron analizados mediante un análisis de similitud porcentual SIMPER (Clarke y Warwick 2001).

Relación entre la oferta de macroalgas y la composición de la dieta

Se estimó la oferta de las macroalgas en el horizonte mesolitoral inferior e infralitoral superior a través del cálculo de la abundancia relativa de las algas más abundantes en campo. La misma se calculó según: $AR(\%) = \frac{100.B_a}{B}$, donde B_a representa la

biomasa del alga a y B es la biomasa total en la muestra. Con el objeto de relacionar la oferta disponible con la dieta, se realizaron gráficos exploratorios entre la FO(%) en la dieta y la AR(%) en el campo considerando solo las especies más abundantes. Se excluyeron del análisis las algas coralináceas articuladas dado que presentan una abundancia relativa mayor a 95% en todas las muestras.

*Efecto de la herbivoría de *Pseudechinus* sobre la comunidad de macroalgas*

Las densidades de *P. magellanicus* iniciales (previo al comienzo de las exclusiones) entre los horizontes intermareales fueron comparadas utilizando la prueba U de Mann-Whitney. Se evaluó el efecto del tratamiento experimental y el nivel intermareal sobre: (a) la riqueza del ensamble de macroalgas (número de especies presentes por u.m.) y (b) índice de equitabilidad de Pielou (J') a través de sendos ANOVA de dos entradas. Además, sobre la matriz de datos de biomasa, se utilizaron curvas de dominancia k , donde se representa en forma gráfica el porcentaje acumulado de biomasa en la ordenada y las especies ordenadas por rangos decrecientes de abundancia en la abscisa (en escala logarítmica). El propósito de estas curvas es extraer información sobre el patrón de dominancia entre los horizontes intermareales y tratamientos experimentales, sin reducir el análisis a un único estadístico de diversidad como puede ser la riqueza específica (Clarke 1990).

Se realizaron dos pruebas de análisis de la varianza multivariado por permutación (PERMANOVA) para evaluar el efecto de la remoción de erizos en la estructura de los ensambles de macroalgas en dos niveles del intermareal. Los factores fijos incluidos en el modelo son: (1) altura del intermareal (con dos niveles: HMI y HIS) y (2) tratamiento experimental (con dos niveles: control y exclusión). El análisis de PERMANOVA particiona la variación multivariada en diferentes componentes utilizando medidas de distancia (cualitativas o cuantitativas) y por ello puede poner a prueba en forma simultánea el efecto de uno o más factores sobre el conjunto de variables respuestas (presencias-ausencias o abundancias) en diseños de análisis de la varianza. Los valores de p se obtuvieron por permutaciones de Monte Carlo (Anderson 2001). Para analizar el efecto sobre los aspectos cualitativos del ensamble de macroalgas, se trabajó con el índice de similitud Sørensen sobre la matriz datos de presencia-ausencia, mientras que para evaluar

cambios cuantitativos, se trabajó con el índice de similitud de Bray-Curtis sobre la matriz de datos de biomasa. Los datos de biomasa fueron transformados a raíz cuadrada debido a la presencia de una especie con biomasa elevada. Para detectar diferencias en la dispersión dentro de cada grupo se realizó un análisis por permutación de la dispersión multivariada (PERMDISP), basada en distancias de la muestra al grupo centroide (Anderson 2004).

Paralelamente, tanto en el enfoque cualitativo como en el cuantitativo, se aplicaron técnicas multivariadas exploratorias, como métodos de ordenación a través del método de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). En aquellos casos donde se encontraron diferencias significativas a través del análisis de PERMANOVA, se procedió a determinar las especies que contribuyen a la diferencia utilizando el análisis de similitud porcentual (SIMPER). Para lo cual se trabajó con un nivel de corte de 80%.

Previo a los ANOVAs se verificó la presencia de homocedasticidad y normalidad en la distribución de los residuales, utilizando la prueba de Levene y la inspección gráfica de los residuales a través de gráficos Q-Q (Quinn y Keough 2002). Los análisis fueron realizados con los programas PRIMER-E v 6.1.12, PERMANOVA (Anderson 2001), PERMDISP (Anderson 2004) y STATISTICA 7.0. Se utilizó un nivel de significación de 5% para todos los análisis.

RESULTADOS

Composición de la dieta

Diámetros medios entre ambientes

Los diámetros medios de los erizos analizados para el estudio de dieta difieren significativamente (ANOVA, $F_{3, 56} = 9,26$, $p < 0,0001$) entre los cuatro ambientes estudiados, siendo los individuos recolectados en el bosque de *Macrocystis pyrifera* los que presentaron mayor diámetro, mientras que los restantes niveles no difieren en sus tallas (Fig. 47). La talla de todos los ejemplares recolectados corresponde a animales adultos (ver Capítulo I).

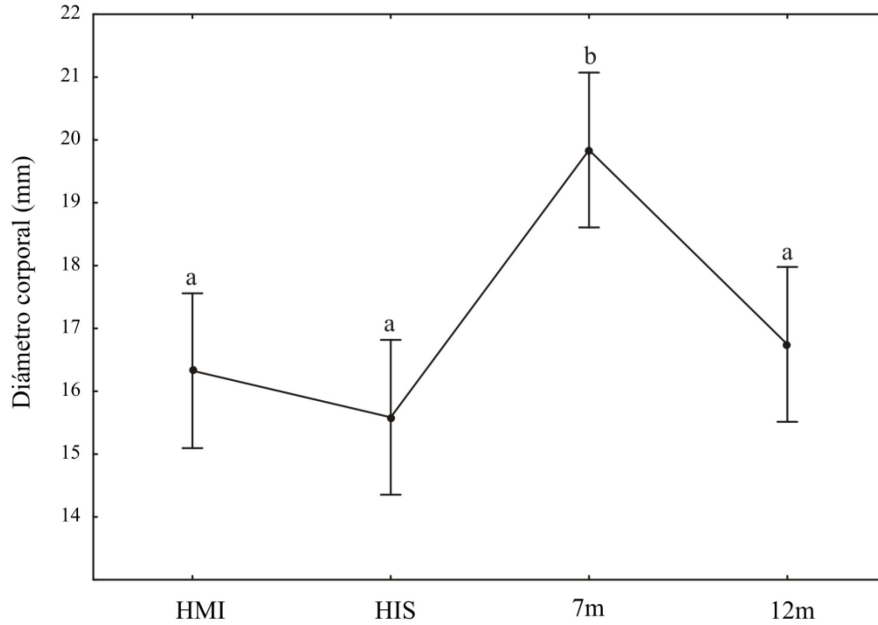


Figura 47. Diámetros medios de erizos utilizados para estudios de dieta. Las barras de error indican IC de 95%. Letras diferentes señalan diferencias en las medias (prueba de R-G-E-W, $p < 0,005$).

Disposición y observación en campo

Los erizos de mar se han observado dispuestos sobre diversas fuentes de alimento, como bases de algas coralinaáceas articuladas (ej. *Corallina officinalis*), sobre cholgas, entre material suelto en fondos de pozas de mareas, en grampones, cauloides o sobre frondes de *Macrocystis pyrifera*, entre otros (Fig. 44). En general, la observación directa de elementos consumidos *in situ* no es común, pero se han observado en los niveles intermareales algunos erizos con restos de isópodos (*Exosphaeroma sp.*), cangrejos (*Halicarcinus planatus*) y algas filamentosas (ej. *Chaetomorpha sp.*) o foliosas entre los dientes de la linterna de Aristóteles. En las zonas intermareales, los erizos se disponen agregados en ambientes crípticos dentro de las pozas de marea, a menudo cubiertos por material a la deriva, en pequeñas oquedades y/o dispuestos en grupos. En la zona submareal, los hábitos crípticos son menos evidentes, pero la agregación y el comportamiento cobertor se mantienen (ver Capítulos IV y V).

Formación de pellets

Por lo común, el contenido del digestivo no se encontró muy digerido. Los ítems alimenticios se encontraron con frecuencia dentro de estructuras agregadas comúnmente denominadas *pellets* que exhiben un aspecto ovalado o esférico y diferentes coloraciones y texturas en función del material contenido en ellos (ej. algas, cianobacterias, valvas trituradas). En algunos casos, sobre todo cuando existía un componente animal importante o fragmentos grandes de algas coralináceas articuladas, los *pellets* no se hallaron completamente formados (Fig. 48). Los *pellets* fueron más frecuentes en el tracto intestinal que en el estomacal.

Composición de la dieta

Todos los erizos analizados presentaron algún contenido en su aparato digestivo. Se identificaron un total de 103 ítems alimenticios diferentes, 67 correspondientes a algas/protistas (28 Rhodophyta, 20 Phaeophyceae, 15 taxones de Chlorophyta, una especie de Dinophyceae y varias especies de Bacillariophyceae), cinco especies de cianobacterias y 32 ítems correspondientes a componentes animales (Tabla 10).

El número medio de especies encontradas en el tubo digestivo de *P. magellanicus* difiere significativamente entre los cuatro ambientes estudiados (ANOVA, $F_{3,49} = 4,27$, $p < 0,005$; Fig. 49), siendo los animales encontrados en el bosque de *Macrocystis pyrifera* (~7 m profundidad), los que tienen la mayor diversidad de ítems (prueba R-E-G-W; Fig. 49).

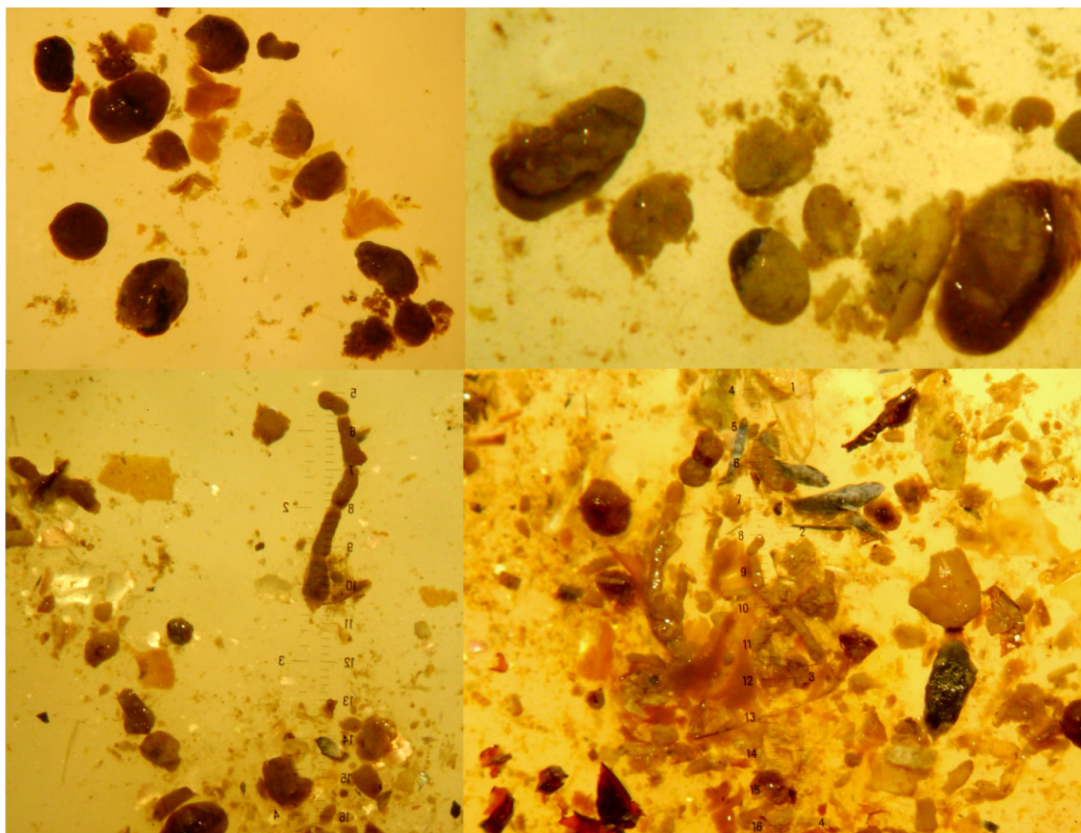


Figura 48. Aspecto macroscópico del contenido del intestino y estómago de *P. magellanicus*.

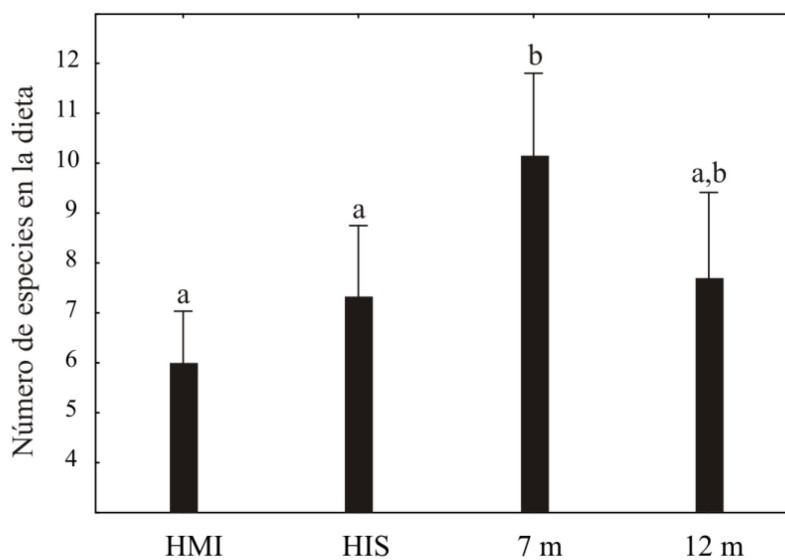


Figura 49. Número medio de especies presa de *P. magellanicus*. Las barras de error indican IC de 95%. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según prueba de R-E-G-W.

Tabla 10. Frecuencia de ocurrencia (%) de los diferentes ítems alimenticios encontrados en *P. magellanicus* en un gradiente de profundidad. HMI: Horizonte mesolitoral inferior; HIS: Horizonte infralitoral superior; 7m: Profundidad 7 metros (bosque cachiyuyo); 12m: Profundidad 12 metros (sin bosque). Fotos en Figura 50.

Taxa	HMI	HIS	7m	12m
Bacillariophyceae				
Bacillariophyceae	61,54	69,23	71,43	69,23
<i>Navicula sp.</i>	0	0	0	15,38
Diatomea envainada	0	0	21,43	7,69
Chlorophyta				
<i>Blidingia minima</i>	0	0	14,29	0
<i>Blidingia sp.</i>	0	0	0	7,69
<i>Bryopsis australis</i>	0	0	7,14	15,38
<i>Chaetomorpha sp.</i>	15,38	0	42,86	0
<i>Cladophora sp.</i>	0	7,69	14,29	23,08
<i>Derbesia sp.</i>	0	0	0	7,69
<i>Rhizoclonium sp.</i>	0	15,38	0	0
<i>Ulothrix sp.</i>	0	23,08	0	0
<i>Ulva bulbosa</i>	0	0	14,29	7,69
<i>Ulva compressa</i>	0	0	0	7,69
<i>Ulva sp.</i>	7,69	7,69	35,71	0
<i>Urospora sp.</i>	0	0	7,14	0
Verdes rastreras	0	0	0	7,69
Verdes epifitas	15,38	0	7,14	0
Cyanobacteria				
Chroococcales	0	15,38	0	0
Oscillatoriales	0	15,38	0	15,38
<i>Hyella caespitosa</i>	15,38	0	0	0
<i>Microcoleus sp.</i>	0	7,69	7,14	0
Cyanophyceae INDET	0	23,08	35,71	46,15
Dinophyceae				
<i>Prorocentrum sp.</i>	15,38	53,85	0	0
Phaeophyceae				
Laminariales INDET	0	0	0	15,38

Taxa (Cont.)	HMI	HIS	7m	12m
Ectocarpaceae	0	7,69	0	0
Myrionemataceae	7,69	38,46	0	0
Chordariaceae INDET	7,69	15,38	0	0
<i>Acinetospora</i> sp.	0	0	35,71	0
<i>Estadios Aglaozonia</i>	23,08	7,69	0	7,69
<i>Cladothele</i> sp.	0	7,69	7,14	0
<i>Colpomenia</i> sp.	0	0	21,43	0
<i>Dictyota dichotoma</i>	7,69	23,08	7,14	7,69
<i>Ectocarpus</i> sp.	0	7,69	0	0
<i>Feldmannia</i> sp.	7,69	7,69	14,29	7,69
<i>Hinckia granulosa</i>	0	7,69	7,14	0
<i>Macrocystis pyrifera</i>	0	0	71,43	0
<i>Myrionema</i> sp.	0	7,69	0	0
<i>Petalonia</i> sp.	0	0	14,29	0
<i>Punctaria</i> sp.	0	0	7,14	0
<i>Ralfsia australis</i>	0	0	0	7,69
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	0	0	7,14	0
<i>Sphacelaria</i> sp.	7,69	0	0	0
<i>Undaria pinnatifida</i>	0	0	7,14	7,69
Rhodophyta				
Acrochaetiaceae	0	7,69	0	7,69
Rhodomelaceae	0	15,38	7,14	23,08
Delesseriaceae	15,38	23,08	28,57	53,85
<i>Anotrichium furcellatum</i>	0	7,69	0	0
<i>Antithamnion</i> sp.	0	0	0	23,08
<i>Antithamnionella</i> sp.	0	0	7,14	7,69
<i>Aphanocladia robusta</i>	0	23,08	21,43	7,69
<i>Bostrychia</i> sp.	7,69	0	0	7,69
<i>Callithamnion</i> sp.	0	15,38	14,29	15,38
<i>Catenella</i> sp.	0	7,69	0	0
<i>Ceramium diaphanum</i>	0	0	7,14	0
<i>Ceramium</i> sp.	15,38	23,08	28,57	0
<i>Corallina elongata</i>	0	0	42,80	0
<i>Corallina officinalis</i>	100	100	0	0
<i>Erythrotrichia</i> sp.	0	15,38	7,14	0
<i>Herposiphonia sulivanae</i>	0	7,69	0	0
<i>Heterosiphonia</i> sp.	0	0	64,29	0

Taxa	HMI	HIS	7m	12m
Rhodophyta (cont.)				
<i>Lophurella sp.</i>	7,69	7,69	0	0
<i>Plocamium secundatum</i>	0	0	0	7,69
<i>Polysiphonia abscissa</i>	0	0	0	7,69
<i>Polysiphonia sp.</i>	7,69	7,69	7,14	0
<i>Pyropia columbina</i>	23,08	15,38	35,71	23,08
<i>Porphyridium sp.?</i>	0	0	0	30,77
<i>Rhabdonia coccinea</i>	0	0	0	15,38
<i>Schizoseris sp.</i>	0	7,69	0	0
<i>Stictosiphonia sp.</i>	23,08	0	7,14	0
<i>Streblocladia sp.</i>	15,38	7,69	7,14	0
Corallinaceae incrustante	0	0	21,43	38,46
Macrofauna				
Ascideacea				
<i>Didemnum sp.</i>	0	0	0	15,38
Bryozoa				
<i>Beania sp.</i>	0	0	21,43	0
<i>Membranipora isabelleana</i>	0	0	28,57	0
Bryozoa INDET	0	0	21,43	15,38
Crustacea				
Crustacea INDET	69,23	53,85	42,86	61,54
<i>Halicarcinus planatus</i>	0	15,38	0	0
<i>Exosphaeroma sp.</i>	38,46	23,08	0	0
Larva decápodo	0	0	0	7,69
Copepoda	0	0	0	15,38
Amphipoda INDET	0	15,38	28,57	15,38
Hydrozoa	7,69	7,69	14,29	38,46
Insecta				
<i>Clunio brasiliensis</i> (larvas)	15,38	0	0	0
Mollusca				
<i>Aulacomya atra</i> (recluta)	0	15,38	0	0
<i>Perumytilus purpuratus</i> (recluta)	0	7,69	0	0

Taxa	HMI	HIS	7m	12m
Mollusca (cont.)				
Rádula gasterópodo	0	7,69	0	0
Valvas trituradas <i>Mytilus</i>	38,46	0	0	0
Valvas trituradas <i>Aulacomya</i>	84,62	53,85	14,29	23,08
Bisos de mitílicos	38,46	15,38	0	7,69
<i>Neolepton sp.</i>	0	0	0	7,69
<i>Lasaea sp.?</i>	0	0	0	30,77
<i>Pareuthria plumbea</i> (juvenil)	0	0	7,14	0
Nematoda	0	0	0	23,08
Polychaeta				
Espirórbidos	0	7,69	0	0
Polychaeta INDET1	0	23,08	14,29	23,08
Polychaeta INDET2	0	15,38	7,14	0
Porifera	38,46	15,38	7,14	84,62
Otros				
Espinas <i>Pseudechinus</i>	0	0	7,14	38,46
Foramínifero	23,08	23,08	64,29	46,15
Sedimento	30,77	23,08	50,00	76,92

Análisis de frecuencia de ocurrencia de ítems presa

El análisis de las frecuencias de ocurrencias (%) en grandes taxones o ítems alimenticios, revela la existencia de macrofauna en la dieta de todos los ambientes analizados, con una disminución de su importancia en el ambiente correspondiente al bosque de cachiyuyo (Tabla 11). La presencia de sedimento y cianobacterias se hace marcadamente más frecuente hacia zonas de mayor profundidad. Las especies de algas rojas no coralináceas son más relevantes en los ambientes submareales, mientras que las coralináceas articuladas (ej. *Corallina*) son frecuentes en estómagos de individuos intermareales. El consumo de algas pardas laminariales es común principalmente en la zona del bosque de cachiyuyo, mientras que las algas pardas no laminariales son objeto de

consumo en todos los niveles estudiados, con una mayor frecuencia en el horizonte infralitoral superior y el bosque de cachiyuyo.

Tabla 11. Frecuencia de ocurrencia (%) por categoría de ítem más amplia en horizonte mesolitoral inferior (HMI), infralitoral superior (HIS), 7 metros (bosque de cachiyuyo) (7m) y 12 metros (12m).

	Sed	Cyano	Chloro	Rhodophyta		Phaeophyceae		Macrofauna
				No coralin	Coralin	No lamin	Lamin	
HMI	30,8	23,1	38,5	69,2	92,3	53,8	0,0	100,0
HIS	21,4	35,7	38,5	76,9	100,0	61,5	0,0	100,0
7m	50,0	42,9	78,6	92,9	42,9	78,6	78,6	85,7
12m	76,9	53,8	38,5	92,3	0,0	15,4	23,1	100,0

Abreviaturas: Chloro: Chlorophytas; Coralin: Coralináceas; Cyano: Cyanobacterias; Lamin: Laminarial; Sed, sedimento.

Variabilidad vertical en la dieta

El ANOSIM encontró diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre profundidades y las comparaciones *a posteriori* (ajustando el nivel de significación según el método de Bonferroni) identificaron diferencias significativas entre todos los niveles estudiados (Tabla 12). El análisis de agrupación UPGMA detectó tres grupos de muestras afines relacionadas (G1, G2 y G3; Fig. 51 a), mientras que la ordenación de las muestras utilizando el análisis nMDS separó en forma clara los individuos de los ambientes submareales (7 m y 12 m), de aquellos de niveles intermareales (HMI y HIS) (Fig. 51 b). Asimismo, se observa una clara separación entre muestras de las profundidades 7 y 12 m (Fig. 51 b). Los resultados de los análisis exploratorios multivariados son sustentados por el análisis de similitud de una entrada (ANOSIM).

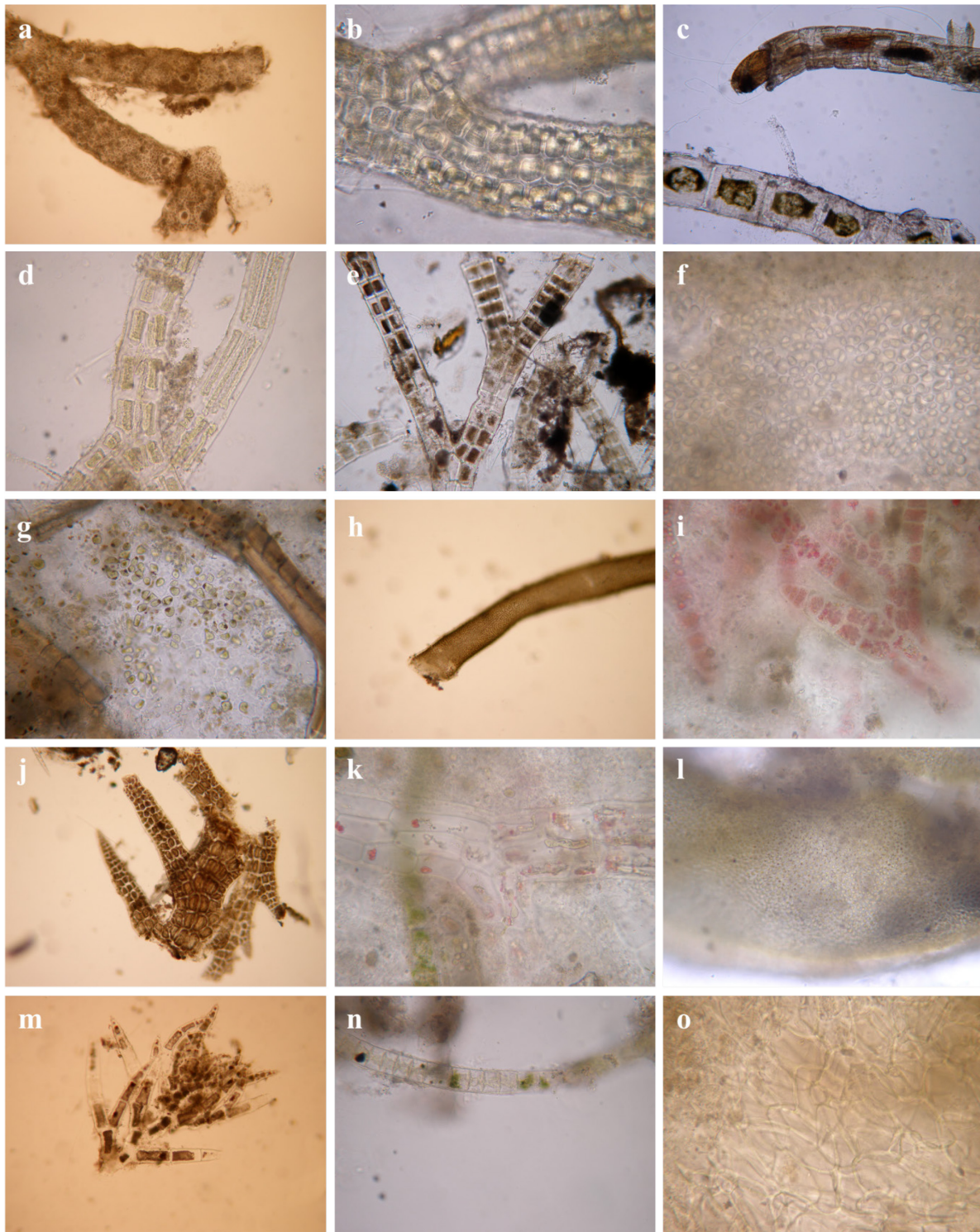


Figura 50. Ejemplos de algunas algas en el contenido de estómago e intestino de *P. magellanicus*. a, *Ceramium rubrum*; b, *Bostrychia sp.*; c, *Chaetomorpha sp.* y *Clunio brasiliensis* (larva de insecto); d, *Polysiphonia abscissa*; e, *Streblocladia sp.*; f-g, *Pyropia* (= *Porphyra*) *columbina*; h, *Ulva sp.*; i, *Heterosiphonia sp.*; j-k: *Aphanocladia robusta*; l, *Macrocystis pyrifera*; m, *Callithamnion sp.*; n, *Urospora sp.*; o, Phaeophyceae (Laminarial).

Tabla 12. Análisis de similitud (ANOSIM). Comparaciones *post hoc* entre niveles, basadas en 1000 permutaciones de Monte Carlo. Ajuste del nivel de significación según el método de Bonferroni ($p < 0,0083$)

Comparaciones pareadas	R	p
HMI vs HIS	0,129	0,006
HIS vs 12 m	0,683	0,001
HIS vs 7 m	0,826	0,001
HMI vs 12 m	0,754	0,001
HMI vs 7 m	0,834	0,001
7 m vs 12 m	0,543	0,001

El análisis SIMPER indicó que en el mesolitoral inferior (HMI), el erizo consume principalmente *Corallina officinalis*, raspado de mitílidos (principalmente de *Aulacomya atra atra*, identificable por el color) y al isópodo *Exosphaeroma sp.*, presentando un porcentaje de similitud dietaria intra-ambiente elevada (Tabla 13). En el infralitoral superior (HIS), *Pseudechinus* consume preferentemente *C. officinalis*, *Prorocentrum sp.*, raspado de mitílidos (cholga), estados Myrionemataceae de algas pardas y *Exosphaeroma sp.* En el nivel del bosque (7 m), la dieta es más diversa (Tabla 13), presenta un componente algal característico del ambiente (*Macrocystis*, *Heterosiphonia*, *Chaetomorpha*, *Corallina elongata*, *Pyropia*, *Ulva*, *Acinetospora* y el briozoo incrustante *Membranipora isabelleana*). A los 12 m se encontraron presentes sedimentos finos, diatomeas bentónicas, cianobacterias, coralináceas incrustantes y algas como *Pyropia*, *Antithamnion* y *Cladophora*.

Las especies responsables de los cambios en la composición de la dieta entre ambientes/profundidades sucesivas se indican en la Tabla 14.

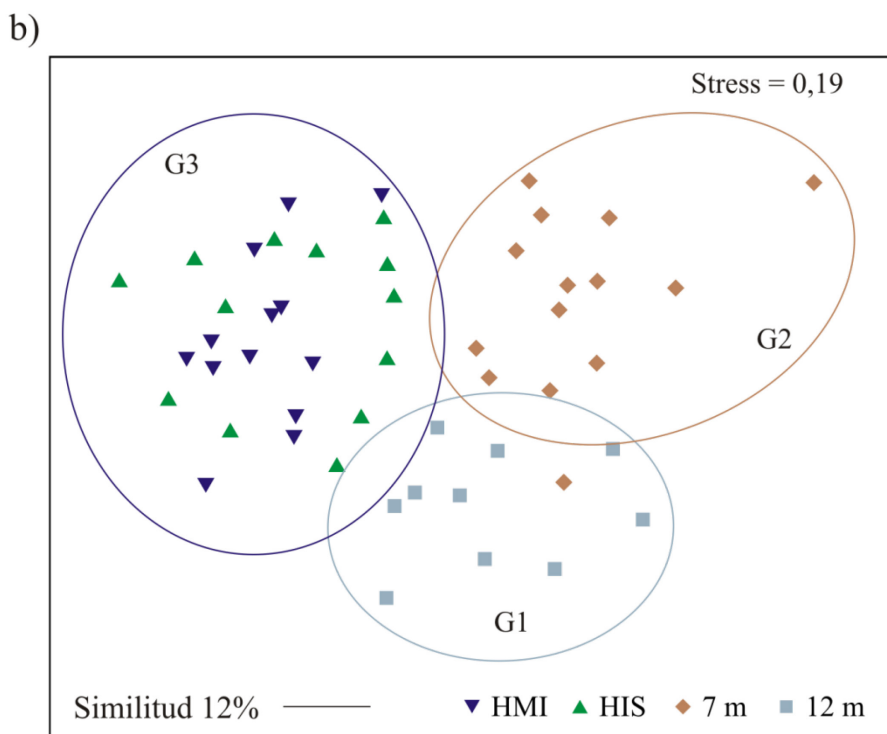
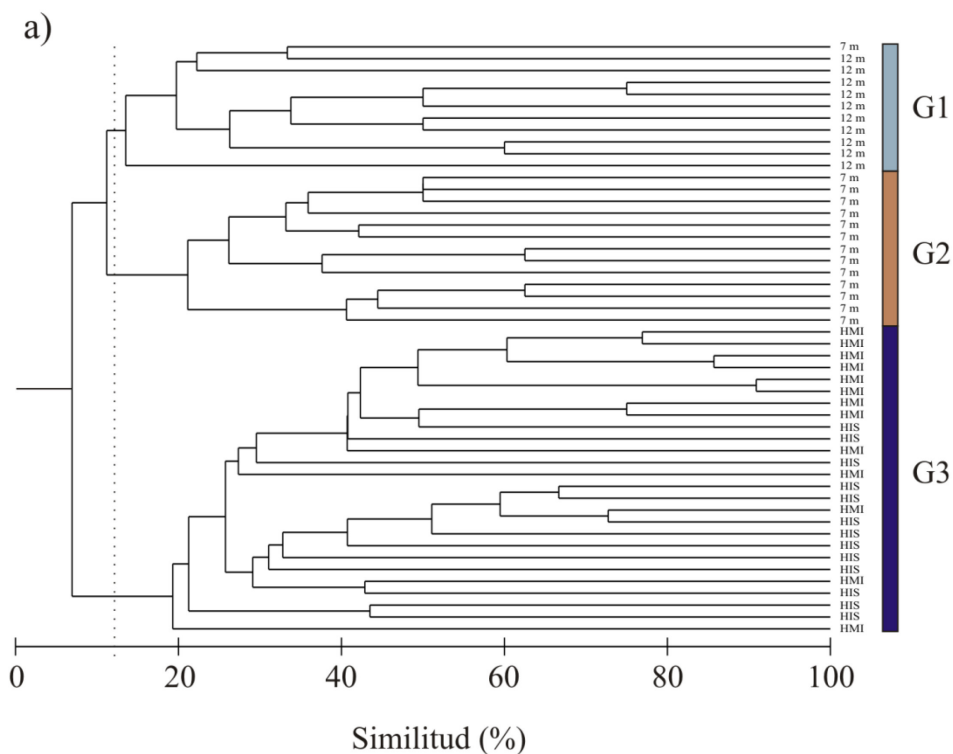


Figura 51. a) Dendrograma (UPGMA) sobre la matriz de similitud entre muestras utilizando el índice de Sørensen; b) nMDS y superposición de clusters.

Tabla 13: Características de componentes dietarios en función de los niveles analizados. Se indica el grado de similitud en la dieta dentro de cada ambiente y el número de taxones que contribuyen a la similitud intra-ambiente según el análisis SIMPER.

	HMI	HIS	7M	12M
Riqueza total ambiente	30	51	52	48
Similitud intra-ambiente grupo (%)	42,27	30,29	26,67	25,16
Nº taxa 85% similitud intra-ambiente	2	4	10	6

Dieta y oferta de macroalgas no coralináceas en pozas de marea

En el horizonte mesolitoral inferior (HMI) el erizo consume la mayoría de las especies más abundantes con excepción de *Adenocystis utricularis* y *Cladophora sp.* Se observa tendencia al consumo de *Ceramium rubrum*, *Lophurella sp.*, *Streblodcladia sp.* y *Chaetomorpha sp.*, las cuales poseen altas frecuencias de ocurrencia en la dieta, pero en la oferta se encuentran poco representadas. El alga *Dictyota dichotoma* presenta una alta abundancia relativa, pero es consumida en menor grado que otras especies (Fig. 52 a).

En el infralitoral superior, la oferta de algas no coralináceas es más alta y se observa que el erizo consume *Aphanocladia robusta*, *Cladophora sp.*, *Ceramium rubrum*, *Herposiphonia sulivanae*, *Lophurella sp.* y *Streblodcladia sp.*, con mayor frecuencia de lo que éstas aparecen en la oferta (Fig. 52 b). Por otra parte, el erizo no ingiere las especies *Codium fragile*, *Chondria macrocarpa* y *Adenocystis utricularis*, presentando estas últimas abundancias relativas elevadas. La especie que tiene mayor abundancia relativa es *Dictyota dichotoma*, pero solo aproximadamente un 23% de los erizos la ingiere.

Efectos del erizo sobre comunidad de macroalgas en pozas de marea

Densidad inicial en ambientes intermareales

Previamente a las experiencias de exclusión, la densidad inicial observada en pozas del mesolitoral inferior no difirió significativamente de la densidad de individuos en pozas del nivel infralitoral superior (Tabla 15; Prueba U de Mann-Whitney, $p = 0,95$). Las densidades oscilaron entre 0 y 444, con una media general en $50,63 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\pm 96,4$ (DE), $n = 50$).

Tabla 14. Análisis de SIMPER para evaluar especies responsables de la disimilitud en la composición de la dieta entre ambientes sucesivos.

a) HMI vs HIS (disimilitud media= 67,18)

Especies	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	HIS	HMI			
<i>Prorocentrum sp.</i>	0,54	0,15	5,21	0,95	7,75
Raspado mitilidos	0,54	0,85	4,58	0,81	14,57
<i>Exosphaeroma sp.</i>	0,23	0,38	3,98	0,82	20,49
<i>Pyropia columbina</i>	0,15	0,23	2,79	0,64	24,64
<i>Ceramium rubrum</i>	0,23	0,15	2,68	0,64	28,63
Myrionemataceae	0,31	0,08	2,65	0,68	32,58
Delesseriaceae	0,23	0,15	2,62	0,61	36,48
<i>Aglaozonia sp.</i>	0,08	0,23	2,51	0,57	40,22

b) HIS vs 7m (disimilitud media = 93,86)

Especies	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	HIS	7m			
<i>C. officinalis</i>	1	0	7,39	2,96	7,88
<i>M. pyrifer</i>	0	0,71	5,55	1,34	13,79
<i>Heterosiphonia sp.</i>	0	0,64	4,5	1,2	18,58
<i>Prorocentrum sp.</i>	0,54	0	4,07	0,98	22,92
Raspado mitilidos	0,54	0,14	3,93	0,97	27,11
<i>Pyropia columbina</i>	0,15	0,36	2,97	0,77	30,28
<i>Chaetomorpha sp.</i>	0	0,43	2,96	0,81	33,43
Cyanophyceae	0,23	0,36	2,91	0,79	36,53
<i>Ulva sp.</i>	0,08	0,36	2,79	0,73	39,5
<i>C. elongata</i>	0	0,43	2,66	0,82	42,34

c) 7m vs 12m (disimilitud media = 88,42)

Especies	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	12m	7m			
<i>M. pyrifer</i>	0	0,71	5,75	1,39	6,51
<i>Heterosiphonia sp.</i>	0	0,64	4,67	1,23	11,78
Delesseriaceae	0,7	0,29	4,58	1,08	16,96
Cyanophyceae	0,6	0,36	4,13	0,97	21,64
Corallinaceae incrustante	0,5	0,21	3,7	0,93	25,82
<i>Pyropia columbina</i>	0,3	0,36	3,32	0,84	29,57
<i>Chaetomorpha sp.</i>	0	0,43	3,06	0,82	33,04
<i>C. elongata</i>	0	0,43	2,75	0,83	36,15
<i>Ulva sp.</i>	0	0,36	2,74	0,71	39,25

Tabla 15. Densidad de erizos (ind.m⁻²) iniciales, previa a la exclusión practicada en ambos niveles.

Ambiente	Densidad (ind.m ⁻²)			
	Media (±DE)	Min	Max	n
Mesolitoral inferior	59,25 (±110,3)	0	444	30
Infralitoral superior	37,70 (±66,5)	0	266	20

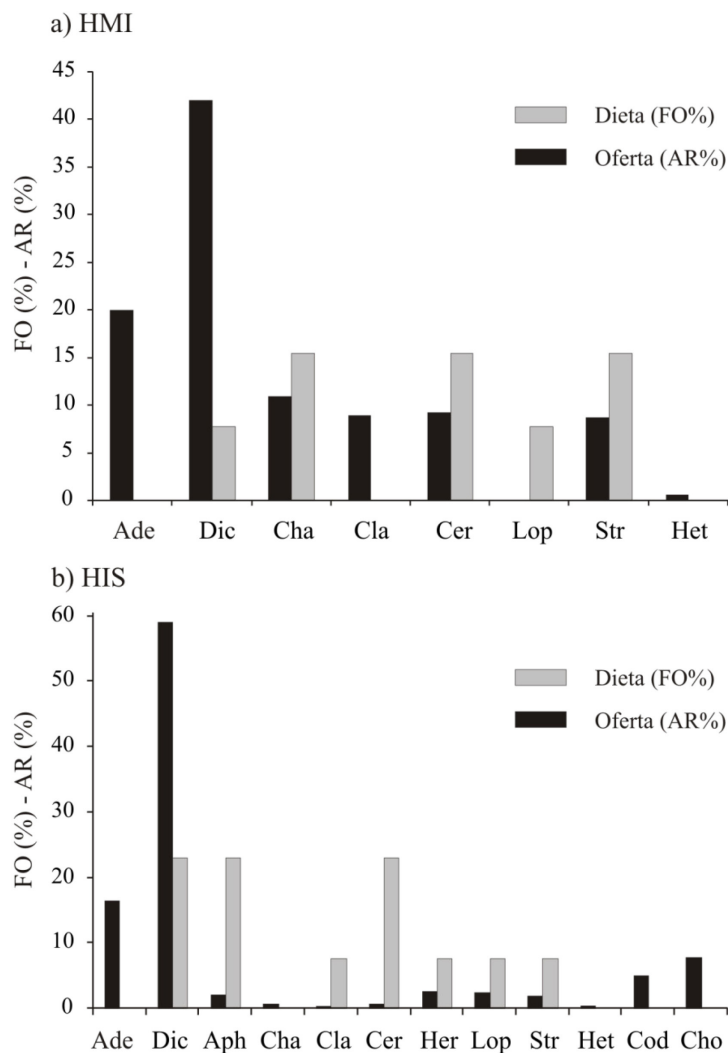


Figura 52. Frecuencia de ocurrencia (FO%) en dieta de *P. magellanicus* y abundancia relativa media en el campo (AR%) en: (a) horizonte mesolitoral inferior (HMI) y (b) infralitoral superior (HIS). Ade: *Adenocystis utricularis*; Aph: *Aphanocladia robusta*; Cer: *Ceramium rubrum*; Cha: *Chaetomorpha* sp.; Cho: *Chondria macrocarpa*; Cla: *Cladophora* sp.; Cod: *Codium fragile*; Dic: *Dictyota dichotoma*; Her: *Herposiphonia sulivanae*; Het: *Heterosiphonia* sp.; Lop: *Lophurella* sp.; Str: *Streblocladia* sp.

Efectos sobre la diversidad de macroalgas

El número de especies de macroalgas por muestra osciló entre 2 y 11 con una media de 6,75 ($\pm 2,61$, $n = 24$). El número medio de especies fue similar entre los tratamientos experimentales en ambos niveles intermareales analizados y solo se encontraron diferencias significativas entre niveles (Tabla 16), siendo el horizonte infralitoral superior el que presentó mayor número medio de especies por muestra (Fig. 53).

Tabla 16: ANOVA de dos entradas. Efecto del nivel de intermareal y los tratamientos experimentales sobre diversidad de macroalgas. (a) número de especies y (b) índice de equitabilidad de Pielou (J'). Datos en Fig. 53.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
(a) Número de especies					
Nivel (Ni)	88,16	1	88,16	31,30	<0,001
Tratamiento (Tra)	6,00	1	6,00	2,13	0,16
Ni x Tra	6,00	1	6,00	2,13	0,16
Residual	56,33	20	2,82		
(b) Índice de Pielou (J')					
Nivel (Ni)	0,04	1	0,04	14,75	<0,01
Tratamiento (Tra)	0,01	1	0,01	0,01	0,92
Ni x Tra	0,01	1	0,01	1,05	0,31
Residual	0,06	20	0,01		

El patrón de dominancia entre niveles es contrastante. En el nivel del mesolitoral inferior, una sola especie (*C. officinalis*) dominó la biomasa en más de 90%, mientras que en el horizonte infralitoral inferior se necesitaron cinco especies para llegar a una dominancia acumulada equivalente (Fig. 54). El patrón de las curvas de dominancia entre tratamientos experimentales de exclusión y control son similares en ambos niveles estudiados. Sin embargo, las curvas de dominancia de macroalgas en el tratamiento de exclusión se encuentran siempre por debajo del control (Fig. 54), indicando una reducción de la dominancia en el ensamble de macroalgas con menos erizos por unidad de superficie.

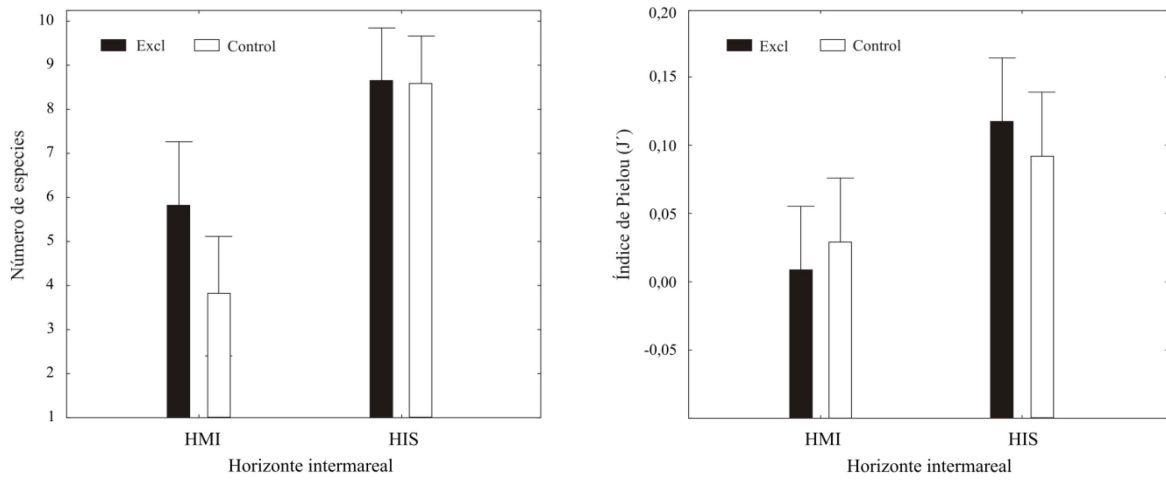


Figura 53. Riqueza específica e índice de equitabilidad de Pielou (J') en función del horizonte intermareal y tratamientos experimentales. HMI: Horizonte mesolitoral inferior; HIS: Horizonte infralitoral superior; Excl: Tratamiento de exclusión de erizos; control: Tratamiento sin exclusión de erizos. Las barras de error representan el IC de 95%.

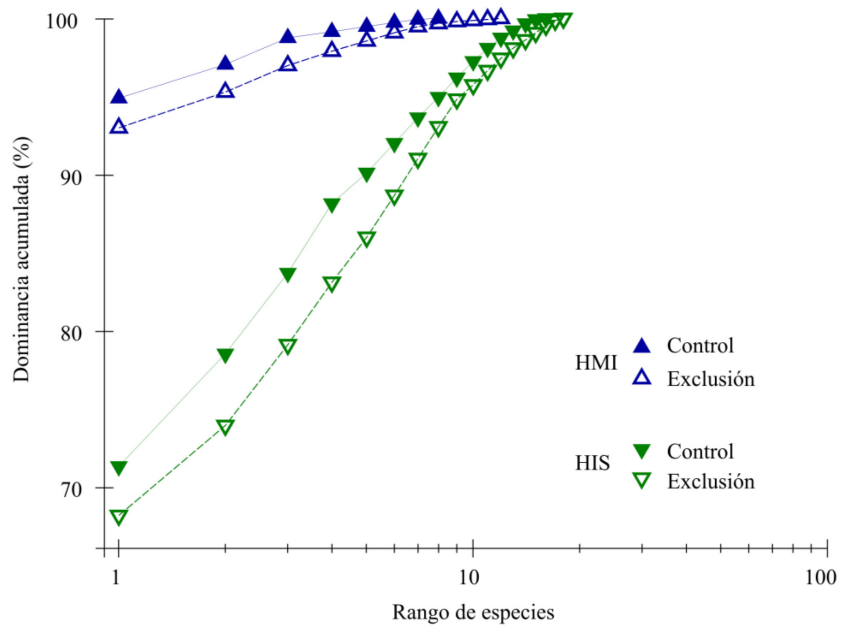


Figura 54. Curvas de dominancia promedio para biomasa jerarquizada discriminadas por horizonte intermareal (HMI: horizonte mesolitoral inferior, HIS: horizonte infralitoral superior) y tratamiento experimental.

Efectos en ensamble de macroalgas: análisis cualitativo

El análisis cualitativo factorial del ensamble de macroalgas (PERMANOVA: Sørensen) entre niveles y tratamientos experimentales, encontró diferencias significativas entre niveles (HMI-HIS) y tratamientos (control-Exclusión); la interacción entre niveles y tratamientos resultó no ser significativa (Tabla 17). Un análisis previo de dispersión multivariado (PERMDISP) no encontró diferencias significativas entre grupos.

Tabla 17. Resultados de PERMANOVA de dos entradas (nivel y tratamiento) para datos de presencia/ausencia (Sørensen) de especies de macroalgas. Se realizaron un total de 9999 permutaciones.

F.V.	gl	SC	CM	F	p (MC)
Nivel (Nv)	1	6206,71	6206,71	6,54	<0,0001
Tratamiento (Tr)	1	2596,6	2596,6	2,74	0,03
Ni x Tr	1	1559,2	1559,2	1,64	0,17
Residual	20	18965,8	948,29		
Total	23	29328,5			

Sørensen – sin estandarización

En concordancia, la ordenación multivariada nMDS señala una ordenación óptima de las unidades muestrales (estrés < 0,5). En el mismo se observa una discriminación clara entre las unidades muestrales provenientes de niveles intermareales diferentes (Fig. 55 a) y entre los tratamientos experimentales (Fig. 55 b), indicando cambios cualitativos en el ensamble de macroalgas producto de la remoción de erizos de mar.

Las especies de macroalgas responsables de la diferencia cualitativa en el ensamble de macroalgas entre tratamientos de exclusión y control (SIMPER, disimilitud promedio: 49,25%) se describen en orden de importancia en la Tabla 18. Las especies cuya frecuencia relativa disminuyó en presencia de erizos (tratamiento control) fueron: *Herposiphonia sulivanae*, *Chaetomorpha sp.*, *Adenocystis utricularis*, *Ceramium rubrum*, *C. strictum*, *Lophurella sp.* y *Dictyota dichotoma*; mientras que se incrementó la frecuencia relativa de especies como *Streblacladia sp.* y *Aphanocladia robusta* (Tabla 18). Como era esperado, el ensamble de macroalgas varió entre los horizontes intermareales estudiados control

(SIMPER, disimilitud promedio: 52,37%) y las especies que discriminaron ambos niveles se indican en la Tabla 19.

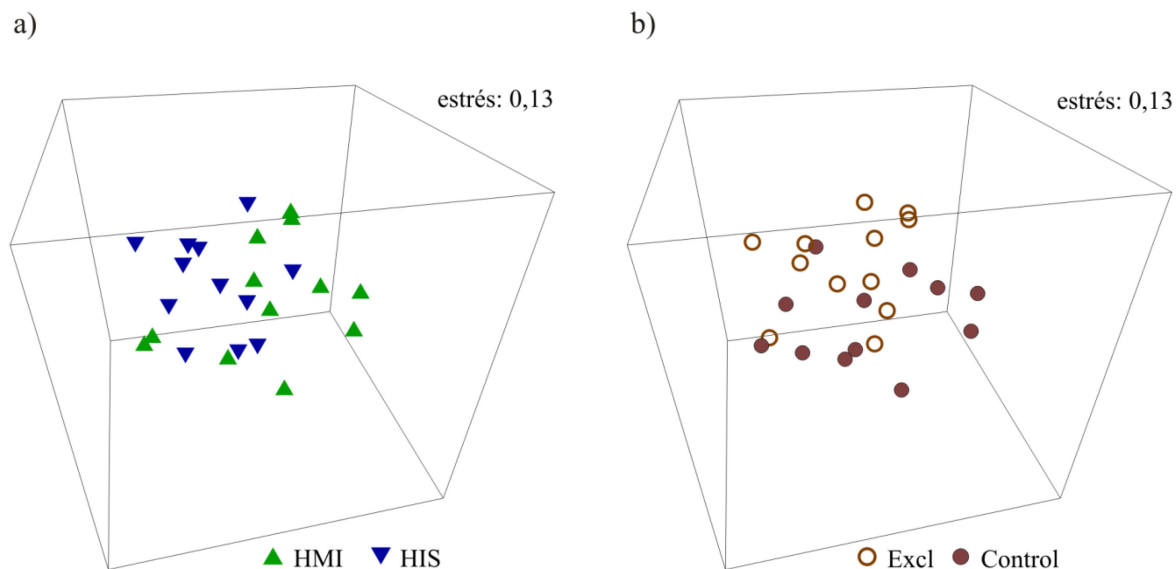


Figura 53. Escalamiento multidimensional no métrico 3D (nMDS) sobre matriz de similitud de Sørensen resaltando ordenación para muestras categorizadas según: a) horizontes del intermareal y (b) tratamientos experimentales.

Tabla 18. Resultados de SIMPER para análisis cualitativo del efecto de *P. magellanicus* sobre macroalgas. Especies indicadoras y responsables de las diferencias entre tratamientos.

Especies	Frecuencia relativa				Acum. %
	Exclusión	Control	Dis	Dis/DE	
<i>Streblocladia sp.</i>	0,25	0,75	4,89	1,18	9,94
<i>Herposiphonia sulivanae</i>	0,58	0,33	4,16	0,98	18,39
<i>Chaetomorpha sp.</i>	0,83	0,5	4,12	0,93	26,76
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,75	0,5	4,06	0,93	35,01
<i>Ceramium rubrum</i>	0,5	0,25	4,01	0,93	43,16
<i>Cladophora sp.</i>	0,33	0,5	3,83	0,94	50,93
<i>Ceramium strictum</i>	0,42	0,17	3,22	0,85	57,47
<i>Aphanocladia robusta</i>	0,17	0,42	3,09	0,82	63,75
<i>Lophurella sp.</i>	0,33	0,25	2,96	0,81	69,77
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,92	0,75	2,81	0,61	75,47

Nivel de corte: 80% Acum

Tabla 19. Resultados de SIMPER para análisis cualitativo de especies responsables de las diferencias en la composición de algas entre horizontes intermareales.

Especies	Frecuencia relativa				Acum.%
	HMI	HIS	Dis	Dis/DE	
<i>Herposiphonia sulivanae</i>	0,17	0,75	5,23	1,33	9,98
<i>Ceramium strictum</i>	0	0,58	4,55	1,13	18,66
<i>Ceramium rubrum</i>	0,58	0,17	4,05	1,09	26,38
<i>Streblocladia sp.</i>	0,42	0,58	3,93	0,99	33,89
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,5	0,75	3,86	0,97	41,26
<i>Chondria sp.</i>	0	0,5	3,69	0,96	48,31
<i>Cladophora sp.</i>	0,33	0,5	3,66	0,97	55,31
<i>Chaetomorpha sp.</i>	0,58	0,75	3,64	0,89	62,26
<i>Aphanocladia robusta</i>	0,08	0,5	3,62	0,97	69,17
<i>Lophurella sp.</i>	0,17	0,42	3,12	0,88	75,13
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,75	0,92	2,53	0,63	79,96

Nivel de corte: 80% Acum

Efectos en ensamble de macroalgas: análisis cuantitativo

El análisis cuantitativo factorial del ensamble de macroalgas entre niveles y tratamientos experimentales considerando datos de biomasa (PERMANOVA: Bray-Curtis), produjo resultados semejantes a los obtenidos para los datos cualitativos. Se encontraron diferencias significativas entre niveles y tratamientos, pero no fue significativa su interacción (Tabla 20). Un análisis previo de dispersión multivariado (PERMDISP) no encontró diferencias significativas entre grupos.

Tabla 20. Resultados de PERMANOVA de dos entradas (Nivel y Tratamiento), para datos: biomasa (en gramos) de macroalgas (Bray-Curtis) transformados a raíz cuadrada. Se realizaron un total de 9999 permutaciones.

F.V.	gl	SC	CM	F	p (MC)
Nivel (Nv)	1	1721,2	1721,2	6,50	0,0020
Tratamiento (Tr)	1	1072,6	1072,6	4,05	0,0130
Ni x Tr	1	608,2	608,2	2,29	0,0796
Residual	20	5291,7	264,5		
Total	23	8693,9			

Bray-Curtis – sin estandarización

La ordenación multivariada nMDS indica una buena ordenación de las unidades muestrales (estrés < 0,10). En el mismo se observa una discriminación clara entre las muestras provenientes de niveles intermareales diferentes (Fig. 54 a) y entre los tratamientos experimentales (Fig. 54 b), indicando cambios cuantitativos en el ensamble de macroalgas entre tratamientos y niveles.

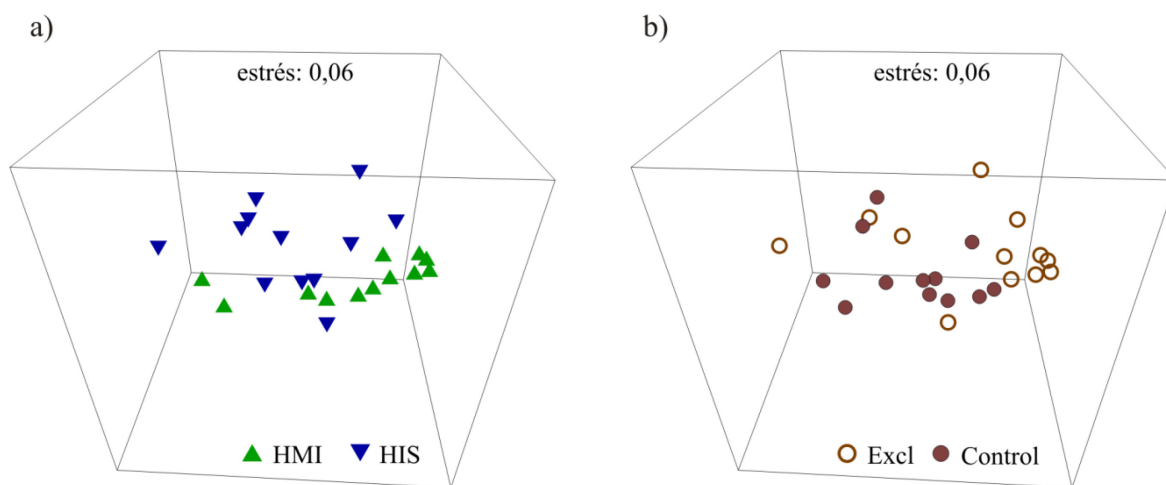


Figura 54. Escalamiento multidimensional no métrico 3D (nMDS) sobre matriz de similitud de Bray-Curtis basada en datos de biomasa, resaltando ordenación para muestras categorizadas según:
a) horizontes del intermareal y (b) tratamientos experimentales.

Las especies de macroalgas responsables de la diferencia en biomasa en el ensamble de macroalgas entre tratamientos de exclusión y control (SIMPER, disimilitud promedio: 27,05%) se describen en orden de importancia en la Tabla 21. Las especies cuya abundancia disminuyó en presencia de erizos (tratamiento control) fueron: *Corallina officinalis*, *Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Herposiphonia sulivanae*, *Chaetomorpha sp.*, *Codium fragile*, *Chondria macrocarpa*, *Sarcothalia sp.* y *Ceramium strictum*, mientras que se incrementó la presencia de *Corallina elongata* (Tabla 21). La comunidad de algas varió entre los horizontes intermareales y las especies que contribuyeron a las diferencias (SIMPER, disimilitud promedio: 27,98%) en su composición según su biomasa se indican en la Tabla 22.

Tabla 21. Resultados de SIMPER para análisis cuantitativo de datos de biomasa (en gramos, transformados por raíz cuadrada). Especies indicadoras y responsables de las diferencias entre tratamientos.

Especies	Ab. Media (g.)		Dis	Dis/DE	Acum. %
	Exclusión	Control			
<i>Corallina officinalis</i>	2,71	2,1	14,08	1,56	51,96
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,13	0,12	2,13	1,27	59,82
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,11	0,09	2,01	1,34	67,23
<i>Corallina elongata</i>	0,03	0,08	1,55	0,63	72,96
<i>Codium fragile</i>	0,06	0,03	1,24	0,47	77,55
<i>Chondria macrocarpa</i>	0,04	0,03	0,94	0,58	81,02
<i>Herposiphonia sulivanae</i>	0,05	0,01	0,93	0,96	84,45
<i>Sarcothalia sp.</i>	0,05	0	0,64	0,3	86,81
<i>Ceramium strictum</i>	0,03	0,01	0,5	0,81	88,64

Nivel de corte: 90%

Tabla 22. Resultados de SIMPER para análisis cuantitativo de datos de biomasa (en gramos, transformados por raíz cuadrada). Especies indicadoras y responsables de las diferencias entre horizontes intermareales.

Especies	Ab. Media (g.)		Dis	Dis/DE	Acum. %
	HMI	HIS			
<i>Corallina officinalis</i>	2,67	2,13	13,56	1,66	48,45
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,06	0,2	2,67	1,38	58
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,05	0,15	2,16	1,34	65,71
<i>Corallina elongata</i>	0	0,11	1,79	0,64	72,1
<i>Codium fragile</i>	0	0,09	1,3	0,5	76,76
<i>Chondria macrocarpa</i>	0	0,07	1,07	0,65	80,59
<i>Herposiphonia sulivanae</i>	0,01	0,06	1,01	1,04	84,21
<i>Sarcothalia sp.</i>	0	0,05	0,62	0,3	86,41
<i>Aphanocladia robusta</i>	0	0,03	0,58	0,73	88,47

Nivel de corte: 90%

DISCUSIÓN

En la costa central de Golfo San Jorge, *Pseudechinus magellanicus* es una especie generalista y omnívora, alimentándose de una gran diversidad de algas e invertebrados. Esta flexibilidad en la composición de la dieta es común en varias especies de erizos de mar

y presenta implicancias ecológicas y evolutivas ya que permite la supervivencia de la especie en diferentes hábitats y épocas desfavorables. La omnivoría ha sido descrita en varias especies de erizos de mar como *Strongylocentrotus droebachiensis*, *S. purpuratus*, *Psammechinus miliaris* (Kelly *et al.* 2007), *Centrostephanus* (Vance y Schmitt 1979; Hill *et al.* 2003), entre otras, aunque existen especies con una marcada tendencia a la herbivoría como *Loxechinus albus* (Vásquez 2007) y *Heliocidaris erythrogramma* (Keesing 2007).

Se han identificado cinco formas de alimentación de *P. magellanicus*: (1) captura de material a la deriva utilizando los podios y pedicelarios, (2) raspado bentónico sobre algas, (3) raspado de *biofilms* en sedimentos superficiales, (4) raspado de valvas de mitílidos para ingerir organismos epibiontes y euendolíticos y (5) captura de algunos invertebrados. Estos comportamientos pueden ser flexibles y a menudo el erizo puede alternar diferentes técnicas de alimentación. Por lo general, *P. magellanicus* ha sido observado en agregaciones y en ocasiones se pudo observar esta disposición sobre material en descomposición de cachiyuyo sobre el fondo (Capítulo V). Existen evidencias de agregación sobre fuentes de alimento en diferentes especies de erizos de mar (Vadas *et al.* 1986; Rodríguez y Fariña 2001; Lauzon-Guay y Scheibling 2007).

La evidencia obtenida indica que los contenidos estomacales e intestinales de *P. magellanicus* reflejan el tipo de alimento disponible en el ambiente, un resultado similar a lo encontrado por Penchaszadeh *et al.* (2004) en otras poblaciones del Mar Argentino. En la costa central del golfo San Jorge, los erizos que habitan la zona intermareal tienen en sus contenidos raspaduras de mitílidos, algas coralináceas articuladas (= *Corallina spp.*), restos de algas filamentosas y foliosas, y crustáceos típicos y abundantes de esa franja intermareal; mientras que en aquellos provenientes del bosque de cachiyuyo el componente algal (no coralináceo) es predominante. No obstante, la tendencia a un mayor o menor consumo de macrofauna es variable entre los ambientes estudiados.

En este sentido, la presencia de altas frecuencias de raspado de mitílidos, restos animales y algas coralináceas articuladas en los horizontes intermareales inferiores (HMI y HIS) sugieren un papel potencial como agente bioerosionador en poblamientos de mitílidos y también como regulador de macroalgas. Además, la existencia de cianobacterias y algas filamentosas junto a material de raspado de valvas de mitílidos, denota el consumo de algas epilíticas y microeuendolíticas, diatomeas bentónicas y *biofilms* asociados a sustratos

duros. El raspado sobre mtilidos, a través de la visualización de restos de fragmentos, filamentos bisales o reclutas también ha sido observado en poblaciones intermareales de *Tetrapygyus niger* (Hidalgo *et al.* 2013). Zaixso y Gil (2011) señalan que en las comunidades de la cholga *Aulacomya atra atra* de los niveles intermareales estudiados, el erizo *Pseudechinus magellanicus* es el principal raspador, representando 39% de la abundancia de raspadores presentes. El análisis de las especies epizoicas (principalmente macroalgas) y microeuendolíticas (algas, cianobacterias y líquenes) que excavan galerías en las valvas de cholga y de los contenidos estomacales e intestinales del erizo, demostró que éste se sustenta en primer lugar de algas epizoicas y que luego sigue raspando las capas mas externas de la concha, alimentándose de las especies microeuendolíticas presentes. Como resultado de la erosión valvar, en los casos menos graves se produce asimetría valvar y en los casos extremos se puede terminar con el colapso de la concha en los sitios donde se inserta el músculo aductor posterior y finalmente con la muerte del bivalvo (Zaixso y Gil 2011).

Asimismo, *Pseudechinus magellanicus* consume macrofauna si ésta se halla disponible. Los elementos animales más comunes registrados fueron isópodos, briozoos incrustantes, esponjas, hidrozooos, cangrejos y poliquetos. En el campo se han observado erizos de mar con restos de animales (por ejemplo, isópodos *Exosphaeroma sp.* y cangrejos *Halicarcinus planatus*) siendo triturados y consumidos por el erizo, lo cual sugiere que *P. magellanicus* presenta capacidad de captura y manejo de estas presas. La captura de la macrofauna móvil por parte del erizo podría facilitarse durante la bajamar y/o ocurrir cuando la potencial presa busca refugio entre restos de valvas en el fondo de pozas o en las bases de las matas de algas coralináceas articuladas, lugares donde es común encontrar al erizo. Cabe destacar que, además, la incorporación en la dieta de algunos elementos de origen animal, junto con elevados contenidos de materia orgánica y sedimento sugiere el consumo indiscriminado de microfauna, macrofauna y de algas. Es importante destacar la posible subestimación de la frecuencia de aquellos ítems presas que poseen tejidos blandos, los cuales pueden ser digeridos rápidamente y pasar así desapercibidos.

En las poblaciones intermareales de *P. magellanicus* analizadas en este estudio no se encontraron evidencias de restos del cachiyuyo *M. pyrifer*a en contenidos estomacales, sugiriendo que la capacidad de capturar fragmentos de esta especie de alga a la deriva es

menos eficiente en el intermareal, quizás producto de una mayor agitación del agua en este tipo de ambientes.

Los erizos de mar suelen tener un fuerte control sobre la estructura de las comunidades biológicas, pudiendo afectar la abundancia, asentamiento, distribución y la composición de ensambles de macroalgas e invertebrados (Sammarco 1982; Uthicke *et al.* 2009). Sus efectos han sido estudiados a través de cambios naturales en sus densidades, tales como eventos de mortalidades masivas naturales, o a través de experimentos de exclusión en campo. Al respecto, las mortalidades naturales masivas del erizo *Diadema antillarum* (Hughes *et al.* 1987) y experimentos de exclusión (Sammarco 1982) han producido resultados semejantes, incrementando la abundancia de macroalgas. Los efectos suelen ser variados y complejos (denso-dependientes), y pueden ser directos propiciando la formación de áreas desnudas de algas foliosas, o indirectos al producir cambios en estructura de comunidades de algas e invertebrados y hasta reducir la abundancia de peces herbívoros (McClanahan *et al.* 1996).

Las disminuciones en la biomasa de algas producto del raspado de erizos son comunes (Paine y Vadas 1969; Benayahu y Loya 1977; Sammarco 1982; Carpenter 1985; Hereu 2006). Las experiencias de exclusión de erizos en pozas de marea, indican que el raspado de *P. magellanicus* afectaría tanto la composición en especies de algas como su biomasa. Los herbívoros marinos pueden afectar la sucesión ecológica (Lubchenco y Gaines 1981; Lubchenco 1983; Farrell 1991). Además, las condiciones pueden verse modificadas según la etapa de sucesión ecológica en la cual se realizan las exclusiones. Por lo general, en experimentos realizados en etapas de sucesión ecológicas intermedias, el efecto es menos notorio que en etapas primarias (Sammarco 1982). Connell y Slatyer (1977) señalan que el efecto de los herbívoros puede modificar o afectar la sucesión ecológica solo si generan reemplazo de especies. Según Lubchenco y Gaines (1981), los cambios en las comunidades de algas inducidos por la herbivoría pueden depender de la preferencia de alimentación del erizo de mar. Si la presión de herbivoría se realiza en particular sobre especies de rápido asentamiento y colonización (típicas de etapas de sucesión temprana), esto puede incrementar el asentamiento y crecimiento de aquellas especies típicas de estadios sucesionales tardíos; mientras que el efecto es opuesto si el erizo se encuentra removiendo preferencialmente especies de estadios de sucesión

avanzados, resultando así en la persistencia de algas efímeras. En el caso de *P. magellanicus*, se observa que al reducir la presión de herbivoría, se incrementa la abundancia de *Corallina officinalis* y un grupo de especies filamentosas, foliosas y foliosas corticadas (*Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Codium fragile*, *Chondria macrocarpa*, *Herposiphonia sulivanae*, *Sarcothalia sp.* y *Ceramium strictum*). La mayoría de estas especies corresponde a especies típicas de estadios de sucesión avanzados, indicando soporte a la primera hipótesis planteada. Además, se observa que *P. magellanicus* tendría una preferencia negativa hacia especies típicas de estadios sucesionales tardíos como *Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Codium fragile* y *Chondria macrocarpa*.

La disminución en la biomasa de *C. officinalis* puede atribuirse a diferentes factores no excluyentes entre sí: (1) consumo intenso por parte del erizo, (2) consumo accidental asociado al raspado de algas epifitas sobre la misma, o (3) efecto indirecto derivado de un debilitamiento en la estabilidad de las plantas. Las observaciones de contenidos estomacales en el mismo ambiente, reflejan una alta frecuencia de ocurrencia de *C. officinalis* y algas filamentosas y foliosas. En otras especies de erizos de mar, el consumo de algas coralíneas articuladas es común, aunque no se registra una selección positiva (Larson *et al.* 1980; Wright *et al.* 2005). Algunos autores sugieren que las algas coralíneas no son ingeridas por los erizos debido a un bajo contenido calórico y dificultad en su asimilación (Paine y Vadas 1969; Littler y Littler 1980; Yatsuya y Nakahara 2004; Sonnenholzner *et al.* 2011). La especie *C. officinalis* ha desarrollado defensa estructural contra la herbivoría al incorporar carbonato de calcio (calcita) a sus tejidos (Littler y Littler 1980); no obstante, en presencia de altas densidades de erizos de mar la defensa física pueden ser vulnerable al raspado intenso de los erizos (Wright *et al.* 2005). El raspado de las bases de las matas puede, además, facilitar el desprendimiento de su porción erecta y resultar en una pérdida de biomasa. Este incremento aparente de la biomasa de *C. officinalis* a densidades disminuidas de *P. magellanicus* sugiere, además, que algunos talos del alga se desarrollaron favorablemente luego de haber reducido la presión del raspado del erizo de mar. Wright *et al.* (2005) registran un efecto similar del erizo *Heliocidaris erythrogramma* sobre *C. officinalis* en Australia. Por otra parte, las especies de algas filamentosas y foliosas que incrementaron su abundancia al reducir el número de erizos,

fueron encontradas en el contenido estomacal de *P. magellanicus* con excepción de la sifonal *Codium fragile*.

Los cambios en la diversidad de especies en una comunidad pueden estar producidos por disturbios bióticos o abióticos y por el efecto de la presión de consumidores, tanto depredadores como herbívoros. Otra variable importante a considerar es si la presión de herbivoría está dada por una única o un conjunto de especies herbívoras (Lubchenco y Gaines 1981). En la zona de estudio, *P. magellanicus* cohabita con otros herbívoros como quitones y lapas, pero es la especie más abundante de raspador en las comunidades analizadas (Zaixso y Gil 2011). La hipótesis del disturbio intermedio propuesta por Connell (1978) intenta explicar y predecir el efecto de los disturbios sobre la diversidad. Esta hipótesis predice que a intensidades o frecuencias intermedias de disturbio, la diversidad (evaluada como riqueza específica) se maximiza, porque disminuye la exclusión competitiva (Connell 1978; Wilkinson 1999). Cuando el disturbio es severo o muy frecuente, los espacios que se abren en la comunidad por muerte o daño de organismos, no alcanzan a pasar de las primeras etapas de sucesión y, por ende, su riqueza es baja porque sólo se encuentran las especies pioneras; a intensidades o frecuencias de disturbio bajas, los competidores más eficaces desplazan a las especies menos competitivas, la/s especie/s clímax prospera/n y se reduce así la diversidad (Connell 1978). En el contexto del efecto del raspado de los erizos de mar sobre la diversidad de algas, diferentes autores han encontrado que a niveles intermedios de herbivoría, la diversidad se maximiza (Paine y Vadas 1969; Lubchenco y Gaines 1981). Asimismo, esta relación puede depender del tipo de interacciones competitivas entre las algas, siendo máxima en niveles intermedios solo si las interacciones de competencia son jerárquicas (Lubchenco y Gaines 1981). Otros estudios indican que disturbios en baja escala con formación de parches por raspado pueden incrementar la diversidad pero en escalas espaciales menores o locales (Sammarco y Williams 1982). A pesar de esto, existe controversia acerca de los efectos del control de los herbívoros sobre la diversidad. Algunos autores registran una disminución de la diversidad y equitabilidad cuando se excluyen los herbívoros (Paine 1971; Hall *et al.* 1970; Russ 1980); sin embargo, otros encuentran un patrón opuesto con un aumento de la diversidad al disminuir la presión herbívora (Day 1977; Hillebrand 2003). En este estudio no se han encontrado cambios significativos en los valores de diversidad entre pozas con reducción

del número de erizos y pozas controles, a pesar de observarse un patrón (no significativo) en el incremento de la diversidad (riqueza) y una disminución de la dominancia en el tratamiento de exclusión (aumento en la equitabilidad).

La falta de efectos significativos sobre la diversidad de las algas puede deberse a que se trabajó en pozas de marea con estadios de sucesión ecológica intermedios o avanzados, o a la flexibilidad dietaria (omnivoría) que presenta la especie. Al respecto, la composición de especies de algas previa a cambios en la presión de herbivoría o raspado y el éxito del reclutamiento subsiguiente son factores que determinan las relaciones entre la diversidad de algas bentónicas y la presión de los herbívoros (Sammarco 1982). La evidencia disponible indica que las comunidades asentadas en las pozas de marea estudiadas, son comunidades en etapas de sucesión avanzadas o clímax (Kühnemann 1972, Zaixso, obs. pers.), ya que en las pozas más disturbadas adyacentes (por ejemplo, con piedras en el fondo movidas por el agua) la estructura algal es más sencilla y limitada principalmente a especies de clorofíceas.

En el bosque de *Macrocystis pyrifera*, la composición de la dieta de *P. magellanicus* señala una mayor tendencia a la herbivoría y al consumo activo de cachiyuyo y también de algas desprendidas. Las algas laminariales son un componente habitual y característico del contenido estomacal, debido posiblemente a su gran abundancia, facilidad en su detección (Lauzon-Guay *et al.* 2006), contenido nutricional, palatabilidad y digestibilidad (Larson *et al.* 1980; Anderson y Velimirov 1982). En el hemisferio norte, los erizos de mar se encuentran entre los principales herbívoros y afectan la estructura de los bosques de cachiyuyo formando en ocasiones extensas áreas desnudas de cachiyuyo (*barrens*); sin embargo, los erizos patagónicos mejor representados en los bosques de cachiyuyo (*Pseudechinus magellanicus* o *Arbacia dufresnii*) no parecen regular los ciclos de *M. pyrifera* en la Patagonia Argentina (Barrales y Lobban 1975) y el rol de estas algas marinas como suministro de alimento no está claro. Una situación similar fue descrita en el sur de Chile, donde las interacciones herbívoros-algas se diferencian de los patrones conocidos del hemisferio norte (Vásquez y Buschmann 1997). Dentro del bosque de cachiyuyo, *P. magellanicus* tiene la posibilidad de consumir una gran diversidad de algas disponibles e inclusive plantas erectas de *M. pyrifera*, como también puede capturar fragmentos de algas a la deriva ya que presenta adaptaciones morfológicas para ello (Penchaszadeh *et al.* 2004).

El consumo de algas marinas a la deriva ha sido observado en diferentes grupos de animales como moluscos (Tutschulte y Connell 1988; Bustamante *et al* 1995), poliquetos (Magnum y Cox 1971) y erizos de mar (Castilla y Moreno 1982; Dayton *et al.* 1984; Harrold y Reed 1985). El aprovechamiento de algas desprendidas de *M. pyrifera* ha sido observado en poblaciones intermareales de erizos de mar *Tetrapygus niger*, *Loxechinus albus* y *P. magellanicus* en Chile (Castilla y Moreno 1982; Contreras y Castilla 1987). Experiencias de manipulación de *P. magellanicus* en el bosque de *Macrocystis* en el sur de Chile indican que no explotarían plantas vivas erectas y que, en cambio, utilizan algas submareales a la deriva (Castilla 1985). Cabe destacar que el estudio de dieta en este trabajo se realizó durante el invierno, época de senescencia y máxima epibiosis del cachiyuyo (Barrales y Lobban 1975; Hall y Boraso 1981). El mayor o menor consumo de cachiyuyo activo podría variar entre estaciones del año con diferentes grados de epibiosis. Futuros estudios podrían enfocarse en discriminar el aporte de fragmentos de algas a la deriva en la dieta de esta especie y verificar cambios en su palatabilidad en diferentes épocas del año. Dado que *P. magellanicus* tiene la capacidad de contar con diversas estrategias de alimentación, resulta difícil aventurar acerca de su papel trófico en el bosque. Quizás la elevada biomasa disponible de otras algas palatables en su interior hace que el consumo sobre el bosque mismo se vea disminuido. También la presencia de epibiontes, los cuales varían a lo largo del año, puede debilitar al alga (Dixon *et al.* 1981), facilitar el consumo del cachiyuyo por parte del erizo al aumentar su peso y acercarlo al fondo, o simplemente aumentar la herbivoría circunstancial si los mismos epibiontes son escogidos como alimento por el erizo. Futuros estudios deberían considerar el impacto del consumo directo y la capacidad de capturar algas a la deriva bajo distintas circunstancias ambientales y en función del ciclo de vida del alga.

En el submareal, *Pseudechinus magellanicus* suele encontrarse dispuesto en forma agregada. En *S. purpuratus* existen dos procesos que interaccionan en el patrón de agregación de erizos, uno es la depredación y otro la disponibilidad de alimento (Scheibling y Hatcher 2007). Esto puede verse afectado por múltiples factores ambientales (acción del oleaje, temperatura, entre otros). En un sentido amplio se puede atribuir a la agregación como un balance que minimiza el riesgo de depredación y maximiza la toma de alimento (Scheibling y Hatcher 2007). En el caso de *P. magellanicus*, el riesgo de depredación

parece ser menor debido a la ausencia de un depredador especializado, como en cambio ocurre con especies de *Strongylocentrotus* del Hemisferio Norte (Hagen y Mann 1994); entonces la disponibilidad de alimento y la influencia de factores ambientales se potenciarían como mecanismos importantes en la alteración de la disposición espacial en *P. magellanicus*. Si esta hipótesis fuera cierta, futuros estudios podrían analizar cambios en la disposición espacial en época donde hay mayor disponibilidad de recursos quizás asociados a épocas de decaimiento del bosque de cachiyuyo *versus* otras donde hubiera una menor biomasa disponible de algas desprendidas.

La composición de la dieta de *P. magellanicus* en el nivel más profundo evaluado (~12 m de profundidad), donde dominan fondos arenosos, está caracterizada por sedimentos, diatomeas bentónicas, cianobacterias, coralináceas incrustantes y algas como esporas de *Pyropia*, *Antithamnion* y *Cladophora*. La presencia de sedimentos, cianobacterias y algunas macroalgas sugiere que la especie puede acceder al consumo de *biofilms*. Esto es particularmente interesante dado que la especie puede encontrarse hasta profundidades que están por debajo de la profundidad de compensación y donde las macroalgas fijas no se hallan disponibles. El consumo de *biofilms* y algas a la deriva podría explicar la presencia de *P. magellanicus* en tales niveles.

Estos resultados indican que el papel de *P. magellanicus* en la zona costera del Golfo San Jorge es complejo y variable a escalas espaciales menores y depende fundamentalmente de la profundidad. En el intermareal se comporta como un omnívoro generalista pero puede también: (1) actuar como un bioerosionador en bancos de mitílidos, principalmente de cholga, al consumir algas epizoicas y microeuendolíticas, (2) afectar la cobertura de *Corallina officinalis* a través de consumo directo o por el debilitamiento de las matas, (3) modificar el ensamble de macroalgas bentónicas en pozas de mareas y (4) manifestar un comportamiento depredador importante. En el bosque de *Macrocystis*, el componente de macroalgas en la dieta es el más diverso, existiendo así una tendencia a la herbivoría, en particular de algas laminariales. A profundidades mayores de 12 metros y fuera del bosque de cachiyuyo, *Pseudechinus* se alimenta de ítems que pueden provenir de otros niveles y se depositan sobre el sustrato, en razón de una moda menos agitada, o sea comportarse como un alimentador de *biofilms*.

CAPÍTULO IV

COMPORTAMIENTO COBERTOR DE *PSEUDECHINUS MAGELLANICUS*

INTRODUCCIÓN

El comportamiento que consiste en cubrirse partes del cuerpo con diferentes elementos es común en muchas especies de invertebrados marinos (Wicksten 1983). Berke (2007) estima que casi 25% de los metazoos adhieren o sujetan material foráneo en su superficie corporal. Este comportamiento tiene múltiples orígenes evolutivos en diversos contextos ecológicos y morfológicos e incluye a cnidarios, moluscos, poliquetos, artrópodos y equinodermos (Berke *et al.* 2006). En algunas especies este comportamiento cambia ontogénicamente, con una mayor cobertura durante la fase juvenil o persiste durante toda su vida (Dumont *et al.* 2007; Hultgren y Stachowicz 2009).

El comportamiento cobertor ha sido descrito principalmente en representantes de erizos de mar regulares pertenecientes a las familias Echinolampadidae, Urechinidae, Echinometridae, Glyptocidaridae, Strongylocentrotidae, Parechinidae, Toxopneustidae, Palaeotropidae, Echinidae y Temnopleuridae (Tabla 29). El mecanismo de cobertura en los erizos de mar consiste en el traslado de elementos varios del ambiente hacia la cara aboral utilizando principalmente los podios y espinas para levantar y sostener el material (Millott 1956). Los elementos utilizados en este comportamiento son variables y por lo general son restos de conchillas, algas u otros elementos, incluso de naturaleza exógena al ambiente marino. A pesar de ser un comportamiento común, su significado funcional es controversial y existen numerosas teorías que intentan explicar el fenómeno (Crook *et al.* 1999). Algunos autores sugieren que se trata de una acción refleja (Gamble 1965; Dambach y Hentschel 1970; Lawrence 1976), mientras que otros sostienen explicaciones de tipo funcional, en donde los elementos de cobertura pueden proteger zonas vulnerables de una alta intensidad lumínica, radiación UV, sedimentación, u otros factores físicos, y también evitaría el reconocimiento y protege contra depredadores (ej., Millott 1956; Dayton *et al.* 1970; Lees y Carter 1972; Richner y Milinski 2000; Adams 2001; Barnes y Crook 2001; Zhao *et al.*

2013c). Algunos autores también señalan un papel importante en la captura de algas a la deriva (Dix 1970b; Douglas 1976).

En el Mar Argentino, los hábitos de cobertura de *P. magellanicus* no han sido estudiados, aunque se han realizado observaciones en donde citan este comportamiento en el sur de Chile (Dayton *et al.* 1977; Castilla y Moreno 1982). Los objetivos del presente capítulo son: (1) caracterizar los elementos de cobertura que utiliza *Pseudechinus magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad y en diferentes sitios en el golfo San Jorge, Argentina; (2) examinar la variabilidad en la proporción de superficie cubierta en función de diversas variables explicativas como el tamaño corporal, la profundidad, o la proximidad a una playa de arena; (3) analizar la presencia de selección de ítems de cobertura en función del tamaño de éstos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreo

Los estudios referidos al comportamiento cobertor fueron realizados en tres localidades de Patagonia Central: (1) playa La Tranquera (LT) y (2) restinga Pasto Amarillo (PA), ubicadas en la costa de la Provincia de Santa Cruz y (3) restinga Km 3 ubicada en la Provincia del Chubut (Fig. 4). Los sitios estudiados corresponden a restingas expuestas al oleaje, pero disímiles en cuanto a la comunidad bentónica dominante, siendo los bancos de cholga *Aulacomya atra atra* más desarrollados en el horizonte infralitoral de los sitios de LT y PA y con menor desarrollo en la restinga de Km 3. Esta última tiene, en cambio, una mayor abundancia del mejillón *Mytilus edulis platensis*. El mejillín del sur *Perumytilus purpuratus* es la principal especie presente en los horizontes mesolitorales en los tres sitios estudiados.

Los muestreos para determinar la composición de los ítems de cobertura y la superficie cubierta de los erizos de mar se realizaron entre agosto y septiembre del año 2010.

Cobertura y superficie cubierta

La toma de muestras para el análisis de los ítems de cobertura y la superficie cubierta por dichos ítems consistió en la recolección de individuos en forma separada y aleatoria (n = 30-40 por nivel). A cada individuo se le tomó una fotografía junto a una escala métrica. Luego, los elementos de cobertura junto con el erizo fueron colocados en un recipiente separado para su posterior procesamiento en laboratorio. A su vez, se tomaron muestras de los ítems disponibles para cobertura en un radio de 1-2 cm alrededor de cada erizo.

La variabilidad espacial fue analizada en los tres sitios sólo en el horizonte infralitoral superior (HIS). Además, en marzo del año 2012 se analizó la influencia de un mayor aporte de arena en el HIS de la playa La Tranquera, al definir una zona con menor aporte de sedimento y otra hacia el sur, próxima a una playa de arena, con mayor aporte de sedimento fino.

La influencia de la profundidad sobre estas variables fue analizada solo en el sitio La Tranquera, donde se analizaron cuatro profundidades diferentes (HMI, HIS, 5-7 m y 10-12 m de profundidad). En el caso de las muestras tomadas en el submareal, los datos fueron tomados sólo del análisis de fotografías de 50-80 individuos por profundidad, debido a que el disturbio que se genera al levantar organismos del sustrato dificulta la observación y recolección de los mismos sin alterar la cobertura.

Análisis en laboratorio

Una vez en laboratorio, los individuos fueron medidos con calibre ($\pm 0,1$ mm). Los ítems de cobertura fueron separados de cada ejemplar, se los cuantificó y se determinó su tipo u origen. La superficie de cobertura fue estimada a través del uso de fotografías tomadas en campo utilizando el paquete de procesamiento de imágenes ImageJ (v.1.42q; Abràmoff *et al.* 2002). El porcentaje de cobertura de cada individuo fue calculado:

$Cobertura(\%) = \frac{SC}{ST} \cdot 100$, donde ST es la superficie total de la cara aboral del erizo (mm^2)

y SC es la superficie de los elementos de cobertura dispuestos en la cara aboral (mm^2). La

superficie cubierta fue luego categorizada en cinco niveles: (1) sin cobertura (0%), (2) leve (1-20%), (3) moderada (21-50%), (4) moderada alta (51-80%) y (5) alta (> 81%).

El área de los ítems disponibles para cobertura en la oferta y aquellos en la cobertura de los erizos fueron analizados mediante técnicas fotográficas. Para ello se tomaron fotografías de los ítems de cobertura y de los disponibles alrededor del erizo y se midió su superficie individual a través del paquete ImageJ (Abràmoff *et al.* 2002).

Análisis estadísticos

Para analizar la existencia de diferencias estadísticas en la composición de los ítems de cobertura entre las diferentes localidades en el HIS y en diferentes profundidades en el sitio La Tranquera, se utilizaron dos análisis de similitud de una entrada (ANOSIM; Clarke y Warwick 2001). El análisis se realizó sobre una matriz de similitud utilizando el índice cualitativo de Sørensen. Para evaluar diferencias *a posteriori* entre localidades/nivel, se realizaron pruebas de análisis de similitud de una entrada pareados. Para evitar el incremento del error tipo I en comparaciones múltiples, se utilizaron valores de probabilidad ajustados según Bonferroni (Clarke y Warwick 2001). Asimismo se realizaron sendos análisis no métricos de escalamiento multidimensional (nMDS) como método de ordenación exploratorio. Los ítems característicos de cada localidad/nivel y aquellos que contribuyen a las diferencia entre los mismos, fueron analizados mediante un análisis de similitud porcentual SIMPER (Clarke y Warwick 2001).

La influencia del tamaño corporal sobre la superficie cubierta fue analizada a través de una prueba de Jonckheere-Terpstra para el análisis de la relación entre dos variables ordinales (Agresti 2010). En la misma se categorizó el tamaño corporal en pequeño (diámetro < 15 mm) y grande (diámetro \geq 15 mm) mientras que la superficie cubierta fue categorizada en cinco niveles: (1) sin cobertura (0%), (2) leve (1-20%), (3) moderada (21-50%), (4) moderada alta (51-80%) y (5) alta (>81%) cobertura.

La relación entre la distribución de frecuencias de áreas de los elementos usados por el erizo (*pool* de animales de igual tamaño) versus los disponibles en el campo (mismo nivel que los erizos) se comparó a través de una prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras (Quinn y Keough 2002). Además, la superficie de los ítems individuales fue

categorizada en cinco categorías ordinales y sobre ellas se analizó la relación entre la superficie individual de los elementos disponibles y los encontrados sobre el erizo utilizando una prueba de independencia de χ^2 (Agresti 2010).

Los análisis estadísticos fueron realizados con los programas STATISTICA 7.0, PRIMER 6.0 y CytelStudio 9.0. Se utilizó un nivel de significación de 5% en todas las pruebas.

RESULTADOS

Comportamiento cobertor y elementos utilizados

El erizo *Pseudechinus magellanicus* exhibe un comportamiento cobertor mediante el cual captura diferentes elementos y los dispone en su cara aboral con la ayuda de los podios (Fig. 55). Los ítems de cobertura utilizados pueden ser tanto de origen inorgánico, biogénico inorgánico u orgánico, o una combinación de ellos. El listado de elementos de cobertura registrados en la costa central del golfo San Jorge se indica en la tabla 23, siendo los elementos de origen biogénico inorgánicos los más comunes.

Variación espacial en la composición de la cobertura

Se encontraron diferencias altamente significativas en la composición de las piezas de cobertura de *P. magellanicus* en el horizonte infralitoral superior de las tres localidades de Patagonia Central estudiadas (ANOSIM, $R = 0,105$, $p < 0,001$). La ordenación multivariada nMDS no alcanzó a separar en forma clara las muestras de las tres localidades, aunque se visualiza que las muestras de cobertura de la restinga Km 3 se encuentran más dispersas y distantes de aquellas correspondientes a Pasto Amarillo (PA) y La Tranquera (LT) (Fig. 56). Las comparaciones pareadas entre localidades (Tabla 24) indican que la composición de los elementos de cobertura es similar en los sitios PA y LT, ubicados en la Prov. de Santa Cruz, y que éstos difieren de aquellos provenientes de la restinga Km 3 (Prov. del Chubut).

Tabla 23. Elementos de cobertura utilizados por *P. magellanicus* en Patagonia Central.

Elementos orgánicos	Elementos biogénicos inorgánicos
Rhodophyta	Restos de valvas/conchillas
Coralináceas	<i>Perumytilus purpuratus</i>
Articuladas - <i>Corallina officinalis</i>	<i>Aulacomya atra atra</i>
Articuladas – <i>Bossiella orbigniana</i>	<i>Mytilus edulis platensis</i>
Incrustantes	<i>Crepidatella dilatata</i>
<i>Chondria macrocarpa</i>	<i>Plaxiphora aurata</i>
<i>Ceramium rubrum</i>	<i>Ameghinomya antiqua</i>
<i>Aphanocladia robusta</i>	<i>Pareuthria plumbea</i>
Delesseriaceae	<i>Austromegabalanus psittacus</i>
Phaeophyta	<i>Fissurella radiosa</i>
<i>Macrocystis pyrifera</i>	<i>Nacella magellanica</i>
<i>Undaria pinnatifida</i>	Tubo de poliqueto
<i>Dictyota dichotoma</i>	
<i>Adenocystis utricularis</i>	
Chlorophyta	Elementos inorgánicos
<i>Enteromorpha sp.</i>	Cantos rodados
Porifera INDET	Fragmentos de rocas tobáceas

Tabla 24. Análisis de similitud (ANOSIM) en la composición de la cobertura. Comparaciones *post hoc* entre localidades, basadas en 1000 permutaciones de Monte Carlo. Ajuste del nivel de significación según el método de Bonferroni ($p < 0,016$).

Comparaciones pareadas	R	p
Pasto Amarillo vs La Tranquera	0,038	0,14
Pasto Amarillo vs Km 3	0,149	0,001
La Tranquera vs Km 3	0,116	0,013



Figura 55. Comportamiento cobertor de *Pseudechinus magellanicus* indicando diferentes grados de cobertura.

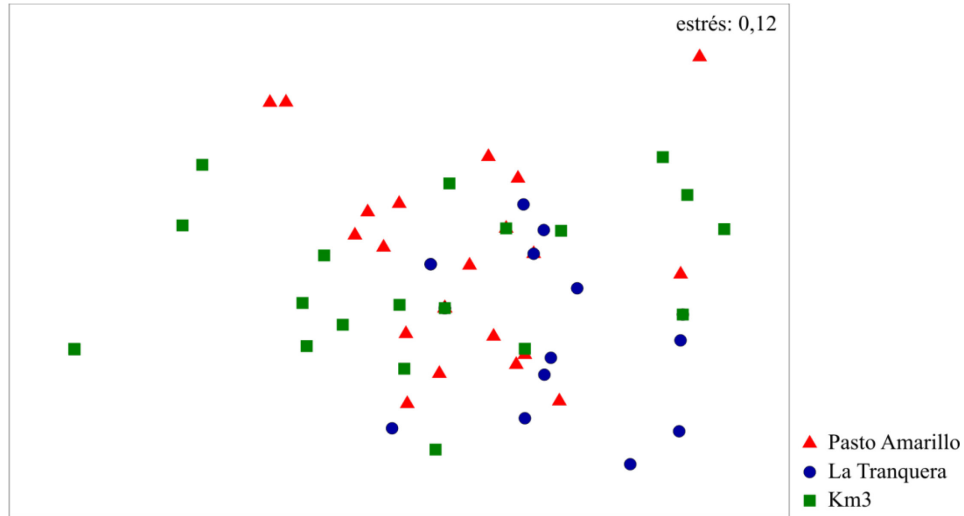


Figura 56. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre matriz de similitud de Sørensen (cualitativo) de ítems de cobertura en diferentes localidades de la costa de Patagonia Central.

Los elementos de cobertura que discriminan significativamente entre los sitios de PA/LT (Prov. de Santa Cruz) y la restinga Km 3 (Prov. del Chubut) se indican en la tabla 25. Los restos de valvas de *Aulacomya atra atra*, del cirripedio *Austromegabalanus psittacus* y fragmentos del alga coralinácea articulada *Corallina officinalis*, presentan mayores frecuencias de ocurrencia en las piezas de cobertura en las localidades de PA y LT, mientras que el erizo *P. magellanicus* utiliza con mayor frecuencia restos de *Mytilus edulis platensis*, *Crepipatella dilatata* y pequeños cantos rodados en la restinga de Km 3 (Tabla 25).

Tabla 25. Análisis de similitud porcentual (SIMPER) para evaluar elementos responsables de la disimilitud en la cobertura entre localidades estudiadas (disimilitud media = 74,63). LT: La Tranquera; PA: Pasto Amarillo; Km 3: Kilómetro 3.

Items cobertura	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	LT & PA	Km 3			
Valvas de <i>Aulacomya</i>	0,81	0,57	10,98	0,79	14,72
Valvas de <i>Mytilus</i>	0	0,38	8,62	0,66	26,26
Valvas de <i>Crepipatella</i>	0,26	0,29	8,38	0,72	37,49
Restos de <i>Corallina</i>	0,3	0,14	7,21	0,68	47,15
Valvas de <i>Austromegabalanus</i>	0,16	0,14	4,57	0,56	60,79
Canto rodado	0	0,24	4,15	0,52	66,35

Variación vertical en la composición de la cobertura

Se encontraron diferencias altamente significativas en la composición de los ítems de cobertura de *P. magellanicus* en un gradiente de profundidad en la localidad de La Tranquera (ANOSIM, $R = 0,34$; $p < 0,001$). La ordenación multivariada nMDS alcanzó a discriminar las muestras de todos los niveles estudiados, pero se observa una separación más clara entre las muestras correspondientes a los horizontes intermareales (HMI e HIS) de aquellas de niveles submareales (Fig. 57). Las comparaciones pareadas entre profundidades indican que la composición de los elementos de cobertura difiere entre todos los niveles estudiados (Tabla 26).

Los elementos de cobertura responsables de los cambios entre niveles sucesivos, se indican en la tabla 27. Se encontró que los elementos de cobertura que contribuyen significativamente a la diferencia entre horizontes intermareales son las valvas de las diferentes especies de mitílidos, siendo más frecuente el uso de valvas de *P. purpuratus* en el horizonte mesolitoral inferior y de *A. atra atra* en el horizonte infralitoral superior. Además, hay mayor frecuencia de ocurrencia de algas rojas coralináceas y no coralináceas en el horizonte infralitoral superior. A los 5-7 m de profundidad, se registra una disminución en el uso de valvas de *A. atra atra* y de otras especies de moluscos y una mayor frecuencia relativa de uso de fragmentos de algas rojas (coralináceas y no coralináceas) y de algas pardas (ej. *Dictyota dichotoma*) como elementos de cobertura. A los 10-12 metros de profundidad, se encontró un incremento en el uso de algas pardas (principalmente *Dictyota dichotoma*) y de restos de valvas (no mitílidos) y una disminución en el uso de algas rojas (Tabla 27).

Tabla 26. Análisis de similitud (ANOSIM) en la composición de la cobertura. Comparaciones *post hoc* entre profundidades, basadas en 1000 permutaciones de Monte Carlo. Ajuste del nivel de significación según el método de Bonferroni ($p < 0,008$). HMI: horizonte mesolitoral inferior; HIS: horizonte infralitoral superior.

Comparaciones pareadas	R	p
HMI vs HIS	0,242	<0,001
HMI vs 5-7 m	0,349	<0,001
HMI vs 10-12 m	0,595	<0,001
HIS vs 5-7 m	0,150	<0,001
HIS vs 10-12 m	0,496	<0,001
5-7 m vs 10-12 m	0,275	<0,001

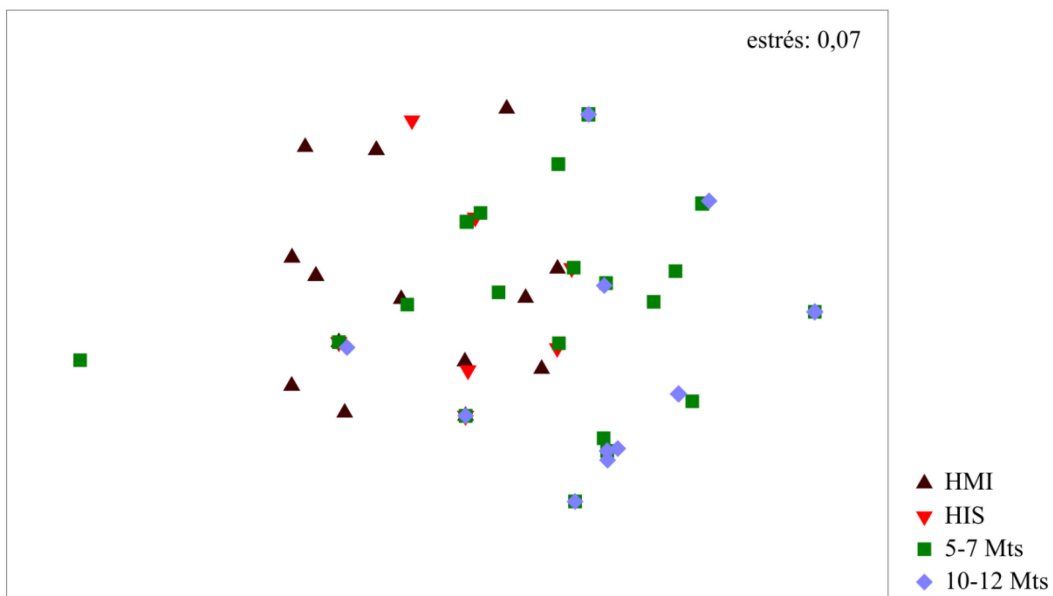


Figura 57. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre matriz de similitud de Sørensen (cualitativo) de ítems de cobertura en un gradiente de profundidad.

Análisis de la superficie cubierta

Influencia del tamaño corporal sobre la superficie cubierta

El porcentaje de superficie cubierta es independiente del tamaño del erizo de mar (prueba de Jonckheere-Terpstra, $p = 0,14$). Sin embargo, existe una tendencia (no

significativa) a que los erizos grandes tengan coberturas moderadas-altas (50-80%) y que los animales de pequeño tamaño tengan coberturas entre bajas y moderadas (20-50%) (Fig. 58). No se observaron cambios en la proporción de animales sin cobertura o con alta cobertura entre los dos rangos de tallas analizados (Fig. 58).

Tabla 27. Análisis de similitud porcentual (SIMPER) para evaluar especies responsables de la disimilitud en la composición de los ítems de cobertura entre profundidades sucesivas en la restinga La Tranquera. HMI: horizonte mesolitoral inferior; HIS: horizonte infralitoral superior.

a) HMI vs HIS (disimilitud media = 63,69)

Items cobertura	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	HMI	HIS			
Valva de <i>Perumytilus</i>	0,67	0	16,53	1,29	25,83
Otras valvas	0,24	0,61	13,22	1,08	46,49
Rodophytas coralíneas artic.	0,29	0,44	11,16	0,9	63,93
Valva de <i>Aulacomya</i>	0,62	0,78	10,93	0,82	81,01
Rodophytas no coralíneas	0,1	0,22	5,76	0,6	90,01

b) HIS vs 5-7M (disimilitud media = 69,28)

Especies	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	HIS	5-7M			
Valva de <i>Aulacomya</i>	0,78	0,3	17,98	1,12	25,96
Rodophytas no coralíneas	0,22	0,64	16,5	1,05	49,78
Otras valvas	0,61	0,34	14,55	1,01	70,78
Rodophytas coralíneas artic.	0,44	0,16	11,63	0,86	87,57
Phaeophytas	0	0,23	5,8	0,52	95,95

c) 5-7M vs 10-12M (disimilitud media = 77,02)

Especies	Frecuencia relativa		Dis	Dis/DE	Acum.%
	5-7M	10-12M			
Phaeophytas	0,23	0,7	21,37	1,14	27,75
Rodophytas no coralíneas	0,64	0,09	20,84	1,14	54,8
Otras valvas	0,34	0,45	16	0,91	75,58
Valva de <i>Aulacomya</i>	0,3	0,06	10,16	0,65	88,77
Rodophytas coralíneas artic.	0,16	0	4,53	0,43	94,65

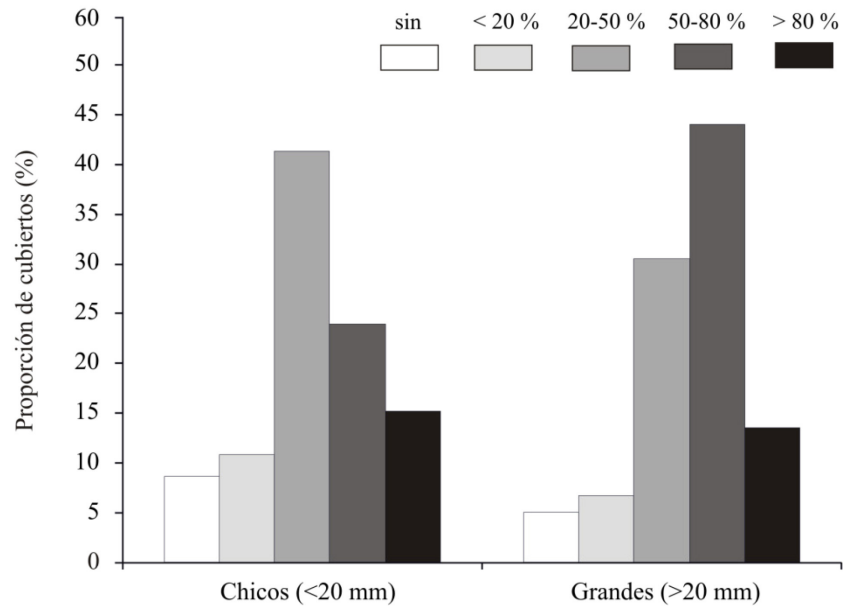


Figura 58. Proporción de erizos con diferentes grados de superficie cubierta en dos clases de tamaño corporal. n = 40 y 50 para chicos y grandes, respectivamente.

Influencia de la profundidad sobre la superficie cubierta

El porcentaje de superficie cubierta depende de la profundidad (prueba de Jonckheere-Terpstra, $p < 0,001$). La proporción de erizos sin cobertura se incrementa con la profundidad, siendo máxima a 10-12 metros de profundidad y es mínima en el HMI. Por otra parte, se observa una relación inversa al analizar los erizos con alta cobertura; la proporción de erizos con alta cobertura es máxima en el horizonte mesolitoral inferior y mínima en el nivel más profundo de 10-12 metros (Fig. 59). En general, los niveles intermareales (HMI-HIS) poseen una mayor proporción de erizos con superficies cubiertas mayores a 50% (Fig. 59). Es importante destacar que los niveles de 10-12 metros corresponden a fondos con un mayor aporte de material fino proveniente de niveles superiores.

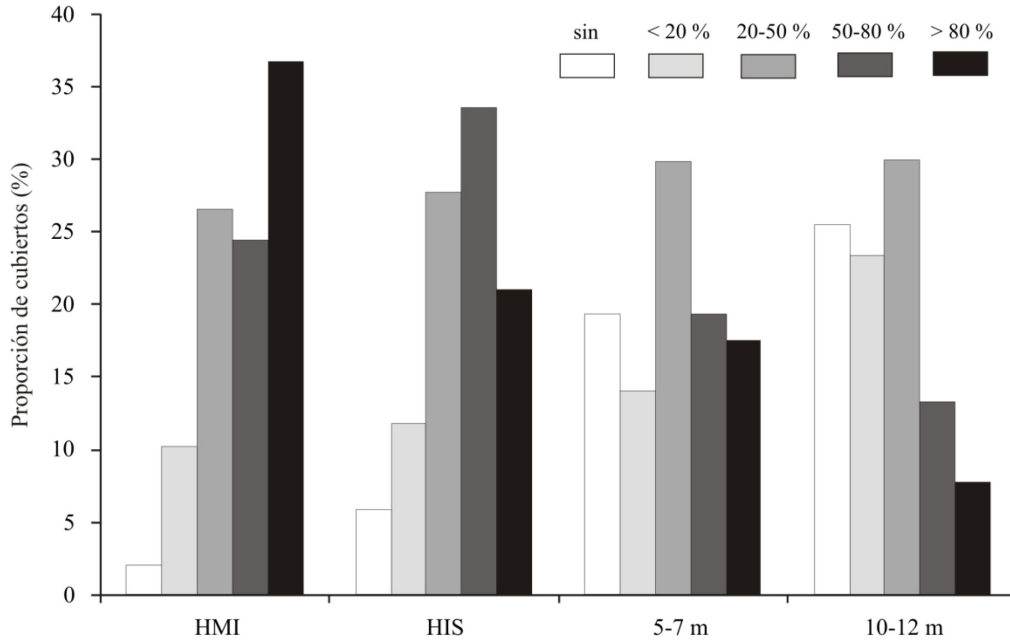


Figura 59. Proporción de erizos con diferentes grados de superficie cubierta en un gradiente de profundidad en restinga La Tranquera. HMI: horizonte mesolitoral inferior (n = 49); HIS: horizonte infralitoral superior (n = 119); 5-7 m profundidad (n = 57); 10-12 m de profundidad (n = 90).

Influencia del aporte de arena en la superficie cubierta en HIS

La relación entre la superficie cubierta y la influencia de la arena en el horizonte infralitoral superior (HIS) se ilustra en la figura 60. Se encontró que la superficie cubierta de *P. magellanicus* no depende de la presencia de un mayor aporte de sedimento (arena) en el HIS (prueba de χ^2 , $p = 0,40$).

Selección de elementos de cobertura según su área

La distribución de frecuencias de áreas de los elementos usados como cobertura por el erizo *versus* los elementos disponibles en el campo (oferta) indican una fuerte asimetría positiva en ambas distribuciones (Fig. 61). Además, la forma de las distribuciones de frecuencia entre los ítems de cobertura y la oferta disponible son significativamente diferentes (prueba de K-S, $p < 0,001$; Fig. 61) siendo los elementos utilizados por los erizos, de mayor área que aquellos disponibles en el campo.

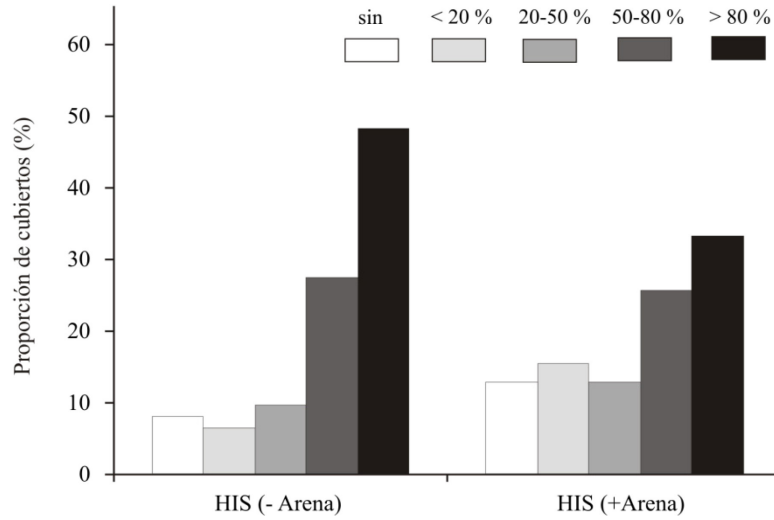


Figura 60. Proporción de erizos con diferentes grados de superficie cubierta en dos ambientes del horizonte infralitoral superior (HIS), uno con mayor aporte de sedimento fino (+Arena, n = 29) y otro con menor aporte (-Arena, n = 46).

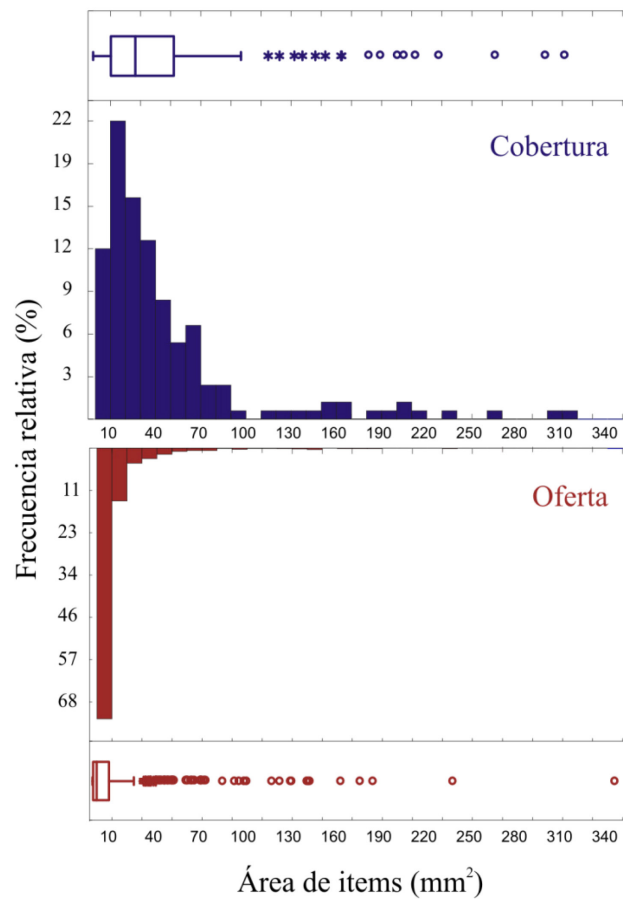


Figura 61. Relación entre las áreas de los elementos disponibles en el ambiente (oferta) y los que utiliza *P. magellanicus* como cobertura. Distribución de frecuencias y gráficos *box-plot*.

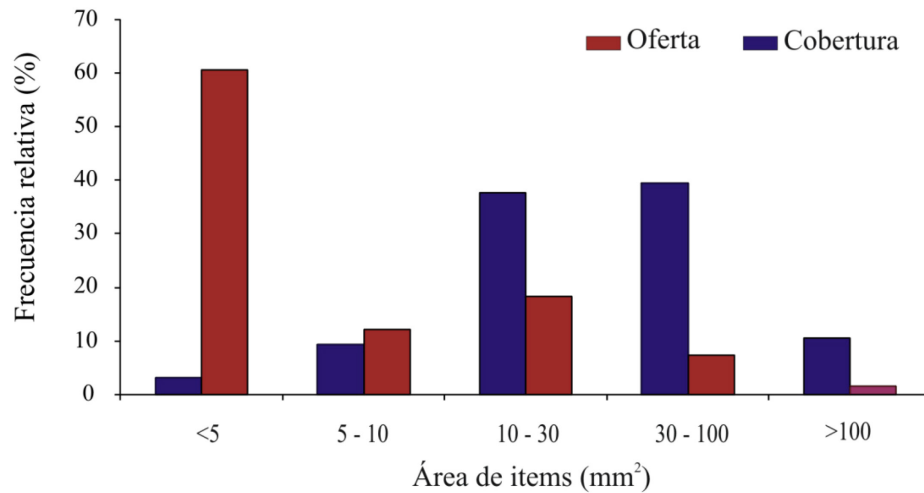


Figura 62. Frecuencia relativa de ítems disponibles y utilizados en cobertura según categorías de áreas (mm²).

El área de los ítems utilizados varía entre los elementos de la oferta y los que utiliza el erizo como cobertura (prueba de χ^2 ; $p < 0,001$); los ítems de área chicos (< 5 mm²) son significativamente más comunes en la oferta pero utilizados con menor frecuencia relativa por el erizo, en cambio, los elementos de mayor área (> 10 mm²) cuentan con mayor frecuencia relativa sobre los erizos que en la oferta de elementos disponibles a su alrededor (Fig. 62).

DISCUSIÓN

Existen numerosos estudios que describen el comportamiento cobertor en especies de erizos de mar, siendo Mortensen (1927, 1943) uno de los pioneros en describir el comportamiento en especies costeras. Esta conducta conlleva el ocultamiento total o parcial del erizo al disponer sobre su cara aboral diversos elementos. Este hábito se ha comprobado en especies de aguas tropicales, subtropicales, templadas y polares (Millott 1956; Dayton *et al.* 1970; Dumont *et al.* 2007; Borszcz *et al.* 2014). A pesar que su registro es más frecuente en aguas someras, se han encontrado recientemente erizos con elementos de cobertura en aguas profundas (~ 3000 m) (Levin *et al.* 2001; Pawson y Pawson 2013). La tabla 28

examina las diferentes especies de erizos de mar en donde fue encontrado este comportamiento, siendo más común en especies del orden Camarodonta. Dicho fenómeno no ha sido estudiado en erizos del Atlántico Sudoccidental y este trabajo representa el primer estudio en la región patagónica.

Se han propuesto diferentes explicaciones al comportamiento cobertor. Lawrence (1976) indica dos grandes tipos de explicaciones, uno de índole funcional y otro que afirma que se trata de una acción refleja (no funcional). Esta última afirma que los estímulos lumínicos, mecánicos y/o químicos inducen una mayor actividad en la locomoción, lo cual se traduce en una mayor actividad en podios y espinas. Según Lawrence (1976) las explicaciones funcionales son válidas pero no pueden ser las explicaciones causales del fenómeno. La extensión de la superficie cubierta puede variar entre diferentes especies de erizos de mar, tamaño corporal y condiciones ambientales como radiación solar, temperatura, agitación del agua, partículas en suspensión, y disponibilidad de elementos de cobertura (Millott 1956; Dix 1970b; Lees y Carter 1972; James 2000; Richner y Milinski 2000; Crook y Barnes 2001; Crook 2003; Kehas *et al.* 2005). Por ello, entre las explicaciones funcionales del comportamiento cobertor encontramos que éste puede ser usado como protección contra diversos factores ambientales (deseccación, altas temperaturas, intensidad lumínica, radiación UV, sedimento en suspensión, oleaje), como medio de ocultamiento o camuflaje contra depredadores, o como medio de captura de elementos alimenticios. En la tabla 29 se resumen las principales explicaciones referidas al comportamiento cobertor en erizos de mar.

Los materiales utilizados por estos animales son variables, e incluyen materiales de origen abiótico y biogénicos, incluso pueden utilizar elementos provenientes de otros ambientes como el terrestre (Millott 1956; Douglas 1976; Richner y Milinsky 2000). La cantidad y el tipo de material puede depender de varios factores y, en algunas especies, se encontraron fenómenos de periodicidad diurna tanto en experiencias de laboratorio como de campo (Millott 1956; Sharp y Gray 1962). El uso de los podios en la sujeción de los elementos de cobertura en *P. magellanicus*, resulta similar a los descritos en otras especies de erizos de mar (Millott 1956; Dix 1970b). En las poblaciones examinadas en Patagonia Argentina, *P. magellanicus* presenta flexibilidad en la composición de los ítems de cobertura y se han encontrado dos tipos de elementos de cobertura predominantes: (1) algas

desprendidas y (2) elementos inorgánicos de origen biogénico disponibles en el sustrato. Estos no solo varían entre diferentes localidades, sino también entre profundidades, indicando que la cobertura está fuertemente influenciada por la disponibilidad de elementos en cada sitio y la profundidad. En líneas generales, se observa que son prevalentes los elementos biogénicos (ej. conchillas) en el intermareal inferior que en ambientes submareales donde predominan los elementos vivos (ej. fragmentos de algas). En pozas de marea, *P. magellanicus* suele estar casi enterrado entre conchillas y otros materiales sueltos (Gil, obs. pers.). Es interesante notar que en algunas zonas del submareal los erizos cubiertos se asemejan a parches (o islas) de algas al disponerse el erizo sobre fondos desprovistos de algas. Castilla y Moreno (1982) indican para poblaciones de *P. magellanicus* en el Estrecho de Magallanes (Chile) la presencia de elementos de cobertura dominados por macroalgas, mientras que Dayton *et al.* (1977) observaron para la misma especie una mayor cobertura de valvas y otros elementos biogénicos inorgánicos en el golfo de Penas (Chile). Douglas (1976) encontró variabilidad en la composición de los elementos de cobertura en *Strongylocentrotus purpuratus*, mientras que Crook *et al.* (1999) sugieren que el tipo de material de cobertura cambia con el hábitat en *Paracentrotus lividus*. La disponibilidad de materiales alrededor de *P. magellanicus* sería un factor determinante en los ítems utilizados en la cobertura tanto entre los sitios analizados como entre las profundidades analizadas.

Según Dambach y Hentschek (1970), la selección inicial de los objetos de cobertura en *Paracentrotus lividus* depende de los reflejos de los podios, donde su tamaño, forma y peso son importantes. Según estos autores, si un elemento es seleccionado o no, dependerá de su superficie y estructura, el movimiento de agua y la actividad del erizo de mar, mientras que la transparencia y color del objeto no serían importantes. Los estudios sobre selección de partículas en función del área indican que *P. magellanicus* seleccionaría los ítems más grandes de aquellos disponibles en el ambiente. Sigg *et al.* (2007) y Claereboudt y Claereboudt (2013) encontraron resultados similares en *Lytechinus variegatus* y *Toxopneustes pileolus*, respectivamente. Sigg *et al.* (2007) señalan que los tamaños medianos y grandes en las piezas utilizadas ofrecen mejor protección contra los rayos UV, ya que hay menos posibilidad de aberturas entre ítems grandes.

Tabla 28. Especies de erizos de mar con comportamiento cobertor

Especie	Distribución	Orden	Familia	Referencia
<i>Conolampas sigsbei</i>	Mar Caribe*	Echinolampadoidea	Echinolampadidae	Pawson y Pawson 2013
<i>Cystochinus loveni</i>	Golfo de Alaska **	Holasteroidea	Urechinidae	Levin <i>et al.</i> 2001
<i>Evechinus chloroticus</i>	Nueva Zelanda	Camarodonta	Echinometridae	Dix 1970b
<i>Glyptocidaritis cremularis</i>	Mar de China Este	Stomopneustoida	Glyptocidaridae	Zhao <i>et al.</i> 2014
<i>Hemicentrotus pulcherrimus</i>	Mar de Japón	Camarodonta	Strongylocentrotidae	Yanagisawa 1972
<i>Loxechinus albus</i>	Sur Argentina/Chile	Camarodonta	Parechinidae	Castilla y Moreno 1982
<i>Lytechinus enereus</i>	Mar Caribe***	Camarodonta	Toxopneustidae	Pawson y Pawson 2013
<i>Lytechinus pictus</i>	Océano Pacífico	Camarodonta	Toxopneustidae	Lees y Carter 1972
<i>Lytechinus variegatus</i>	Océano Atlántico Occidental	Camarodonta	Toxopneustidae	Millott 1956; Moore <i>et al.</i> 1963; Sigg <i>et al.</i> 2007; Amato <i>et al.</i> 2008
<i>Palaeobrissus hilgardii</i>	Mar Caribe****	Spatangoida	Palaeotropidae	Pawson y Pawson 2013
<i>Paracentrotus lividus</i>	O. Atlántico NE	Camarodonta	Parechinidae	Dambach y Hentschel 1970; Crook <i>et al.</i> 1999; Barnes y Crook 2001; Verling <i>et al.</i> 2002, 2004; Crook 2003
<i>Psammechinus miliaris</i>	O. Atlántico NE	Camarodonta	Parechinidae	Milligan 1915; Lindahl y Runnström 1929; Orton 1929; Mortensen 1943
<i>Pseudochinus magellanicus</i>	Sur Argentina/Chile	Camarodonta	Temnopleuridae	Dayton <i>et al.</i> 1977; Castilla y Moreno 1982; Este estudio
<i>Sterechinus neumayeri</i>	Océano Antártico	Camarodonta	Echinidae	Dayton <i>et al.</i> 1970b
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	O. Atlántico NO	Camarodonta	Strongylocentrotidae	Adams 2001; Dumont <i>et al.</i> 2007
<i>Strongylocentrotus intermedius</i>	Mar de Japón	Camarodonta	Strongylocentrotidae	Agatsuma 2001; Zhao <i>et al.</i> 2013a,b,c
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	O. Pacífico NE	Camarodonta	Strongylocentrotidae	Douglas 1976; Verling <i>et al.</i> 2004; Jackson y Jhonsen 2011
<i>Temnopleurus toreumaticus</i>	Mar Rojo	Camarodonta	Temnopleuridae	Yoshida 1966
<i>Toxopneustes pileolus</i>	Mar Arábigo	Camarodonta	Toxopneustidae	Chen y Soong 2010; Claereboudt y Claereboudt 2013
<i>Toxopneustes roseus</i>	Golfo de California	Camarodonta	Toxopneustidae	James 2000
<i>Tripneustes gratilla</i>	Océano Índico	Camarodonta	Toxopneustidae	Lison de Loma <i>et al.</i> 2002
<i>Tripneustes ventricosus</i>	Mar Caribe	Camarodonta	Toxopneustidae	Lewis 1958; Moore <i>et al.</i> 1963; Kehas <i>et al.</i> 2005; Amato <i>et al.</i> 2008

* 270-500 m, ** 3088 m, *** 240-450 m, **** 600-700 m

Tabla 29. Explicaciones referidas al comportamiento cobertor en equinoideos

Explicación	Referencias
No Funcional	
Acción refleja	Gamble 1966; Dambach y Hentschel 1970; Lawrence 1976
Funcional	
Contra la desecación o temperaturas extremas	Orton 1929
Alta intensidad lumínica	von Uexküll 1899; Dubois 1914; Nutting 1919; Lindahl y Runnström 1929; Mortensen 1927, 1943; Millott 1956; Sharp y Gray 1962; Crook <i>et al.</i> 1999
Camuflaje	MacBride 1909; Milligan 1915; Mortensen 1927; Boone 1928; Ebling <i>et al.</i> 1960; Agatsuma 2001; Claereboudt y Claereboudt 2013
Disuasor depredadores al defecar	Milligan 1915
Escudo contra depredadores	Milligan 1915; Dayton <i>et al.</i> 1970; Dayton <i>et al.</i> 1977; Amsler <i>et al.</i> 1999
Rayos UV	Sharp y Gray 1962; Lees y Carter 1972; Adams 2001; Verling <i>et al.</i> 2002; Dumont <i>et al.</i> 2007; Sigg <i>et al.</i> 2007; Claereboudt y Claereboudt 2013
Sedimento en suspensión	Richner y Milinsky 2000; Claereboudt y Claereboudt 2013
Alimentación	Ebert 1968; Dix 1970b; Douglas 1976; Castilla y Moreno 1982; Claereboudt y Claereboudt 2013
Mayor estabilidad y reducción quiebre espinas	Lees y Carter 1972; James 2000; Dumont <i>et al.</i> 2007
Lastre	Levin <i>et al.</i> 2001
Camuflaje químico	Levin <i>et al.</i> 2001

La ausencia de relación entre la superficie cubierta y el tamaño corporal en *P. magellanicus* indica igual grado de cobertura entre juveniles y adultos. Resultados similares fueron encontrados para *Tripneustes pileous* (Claereboudt y Claereboudt 2013). Sin embargo, los individuos más pequeños de *S. droebachiensis* (Dumont *et al.* 2007) y *P. lividus* (Crook *et al.* 1999) están más cubiertos que aquellos de mayor tamaño corporal. Otro aspecto a considerar es la variación batimétrica en la superficie cubierta. Al respecto, *P. magellanicus* cuenta con una mayor proporción de animales altamente cubiertos en los horizontes intermareales que en los niveles submareales. Esta diferencia en la superficie cubierta entre niveles del intermareal y submareal ha sido encontrada en otras especies costeras de erizos de mar como *Evechinus chloroticus* (Dix 1970b). Estos resultados indican que las poblaciones de erizos intermareales, si no están ocultos, están fuertemente expuestas a intensidades lumínicas altas que los erizos submareales. En este estudio se

encontró, además, que en el intermareal *P. magellanicus* suele encontrarse en hábitats crípticos ocultos en oquedades que aquellos del nivel submareal. Estas observaciones podrían indicar que este comportamiento es una estrategia efectiva al reducir el área expuesta a la radiación UV potencialmente nociva. Tedetti y Sempére (2006) indican que la radiación UV se atenúa con la profundidad reduciéndose en aproximadamente 50% en el primer metro de la columna de agua y, en particular para aguas costeras del Mar Argentino, la radiación UV no penetra más de 3 metros en profundidad durante el verano (Helbling *et al.* 2001). Si bien la superficie cubierta es menor en el submareal, la frecuencia de animales con cobertura, independientemente de la superficie cubierta, es elevada. Además, la relación entre la luz y la exposición al oleaje están fuertemente asociados al nivel intermareal y tampoco es posible separar la influencia de la radiación solar de la protección contra depredadores en observaciones de campo. Según Kehas *et al.* (2005) la intensidad lumínica puede controlar el comportamiento cobertor en *Tripneustes ventricosus* tanto porque afecta su aptitud biológica, o porque actúa como un desencadenante que indica el riesgo de desplazamiento por acción del oleaje o de depredación.

Los elementos de cobertura también pueden incrementar la estabilidad o reducir el quiebre de las espinas en erizos de mar (Lees y Carter 1972; James 2000; Dumont *et al.* 2007). Lees y Carter (1972) proponen para *Lytechinus anamesus* que la cobertura le otorga mayor estabilidad contra la acción del oleaje o de corrientes de marea. Esta especie se cubre fuertemente en situaciones con alta exposición al oleaje y poca intensidad lumínica, llegando incluso a enterrarse entre el material suelto. En ausencia de elementos de cobertura, estos animales se observan inestables, sujetos a los efectos de las corrientes de marea. A medida que se cubre más hacia los laterales del cuerpo, la estabilidad se incrementa. Dix (1970b) también registra mayor cobertura en aguas turbulentas, pero al retener algas lo relacionó a la alimentación. Dumont *et al.* (2007) sostienen para *Strongylocentrotus droebachiensis* que se trata de una adaptación para protegerse contra los daños físicos de la acción del oleaje y, en menor grado, como defensa contra la radiación solar. Los descubrimientos recientes de especies de erizos con comportamiento cobertor en fondos abisales (Levin *et al.* 2001, Pawson y Pawson 2013) señalan que existen otras explicaciones al comportamiento más importantes que la luz, y realzan la hipótesis no funcional (reflejo) o su uso como estabilizador o alimento.

En nuestro estudio los animales con mayor superficie cubierta están en la zona con mayor exposición al oleaje, aunque la cobertura persiste (en menor grado) en el submareal donde la agitación del agua es menor. En el intermareal del golfo San Jorge, *P. magellanicus* se encuentra, con frecuencia, anclado firmemente al sustrato utilizando los podios y las espinas en pequeñas oquedades, pudiendo incrementar así la resistencia al desprendimiento producto del oleaje (Gil, obs. pers.). La presencia de oquedades o depresiones con diámetros similares a los del erizo en la misma sugieren que éstos pudieron originarse por raspado del mismo. Douglas (1976) refiere un proceso similar en *Strongylocentrotus purpuratus* donde esta especie produce pequeñas depresiones que incrementan el área de fijación y le otorgan mayor estabilidad. Futuros estudios podrían evaluar la relación entre la estabilidad, cobertura y adherencia del erizo, y su relación con la producción de depresiones en el sustrato, las cuales incrementarían la superficie de adhesión en condiciones de exposición al oleaje.

Richner y Milinsky (2000) sostienen, a través de experimentos controlados, que los elementos de cobertura podrían tener, en forma complementaria, un efecto protector contra el acúmulo de sedimento fino en la pared corporal que podría obstruir el sistema apical en donde están las placas genitales, los gonoporos y la placa del madreporito. Este comportamiento sería más eficiente y demandaría un menor costo energético al reducir la actividad de los pedicelarios en la actividad de limpieza. Milligan (1915) resalta que una alta proporción de *P. miliaris* presentaba cubierto el sistema apical. La comparación de la superficie cubierta en *P. magellanicus* entre un sitio próximo a playa de arena y otro más lejano, no arrojó diferencias y no se pudo sustentar esta hipótesis con observaciones de campo.

Otros estudios demuestran una ventaja evolutiva de este comportamiento para evitar la depredación en diferentes especies de erizos de mar (Milligan 1915; Ebling *et al.* 1960). Dentro de esta categoría es posible incluir dos métodos diferentes, uno basado en el ocultamiento (camuflaje) de depredadores visuales (luz dependiente) y otro en el uso de la cobertura como escudo (luz independiente). No obstante, estas hipótesis no fueron analizadas en este estudio. Milligan (1915) señala que los elementos podrían colaborar en confundir a los depredadores al momento de defecar y además podría ser usado como escudo contra la digestión extraoral de asteroideos. Dayton *et al.* (1970) describen el

comportamiento cobertor en *Sterechinus neumayeri* en sitios de la Antártida con ausencia de macroalgas. En base a observaciones de campo describen que aquellos erizos que se cubren con colonias de hidrozoos, eran menos susceptibles a la depredación de la anémona *Isotealia antarctica*. Los erizos fueron presa fácil de los tentáculos de esta anémona cuando pasan cerca sin cobertura. Según Dayton *et al.* (1970), los elementos de cobertura facilitarían el escape, utilizando los elementos de cobertura como un escudo desechable. Amsler *et al.* (1999) indican que, en presencia de las algas *Phyllophora antarctica* e *Iridaea cordata* (ambas con altos niveles de defensa química contra la herbivoría), las mismas son utilizadas por *S. neumayeri* para cubrirse con ellas e iniciar una asociación mutualista: el alga se beneficia por estar en una zona fótica donde contribuye al *pool* genético; y la vez beneficia al erizo ya que provee material suelto para cubrirse contra la anémona depredadora. Existe además evidencia de una mayor cobertura y menor mortalidad en el erizo *Strongylocentrotus intermedius* por depredación del cangrejo *Pugettia quadridens* (Agatsuma 2001). En el caso de *Pseudechinus magellanicus*, la protección contra depredación puede constituir una explicación potencial al comportamiento cobertor de la especie, a pesar de no haber un depredador destacado o especializado en erizos de mar, como sí ocurre en otros ecosistemas. Dayton *et al.* (1977) sugieren un papel como escudo desechable para poblaciones de *P. magellanicus* en el sur de Chile contra la estrella depredadora *Meyenaster gelatinosus*. En la región del golfo San Jorge, los potenciales depredadores de *P. magellanicus* incluyen la centolla *L. santolla*, la estrella de mar *Cosmasterias lurida*, anémonas, el pulpo *Enteroctopus megalocyathus*, algunos peces y potencialmente algunas aves. Se han observado estrellas *C. lurida* consumiendo *P. magellanicus*, pero el impacto de la misma sobre la población no fue estudiado si bien no parece ser muy frecuente (Tolosano, obs. pers.).

Por último, existen explicaciones que se refieren a un comportamiento relacionado con procesos de captura de algas a la deriva con fines alimenticios (Ebert 1968; Dix 1970b; Douglas 1976). Dix (1970b) señala que la cobertura no está relacionada a la luz pero sí a la captura de alimento a través de una reacción de los podios a estímulos táctiles. Las espinas responderían a una mayor actividad de fijación de casi cualquier objeto e incentivarían la adhesión de otros podios al elemento. Este autor sostiene que en situaciones de alto oleaje, los erizos se observan con un grupo de podios más extendidos y el proceso se iniciaría ante

una respuesta táctil. Según Douglas (1976), *Strongylocentrotus purpuratus* captura todo lo que tiene disponible, tanto alimento como elementos no alimenticios, y menciona que la principal causa del comportamiento es la captura de alimento. Douglas (1976) establece que el material no alimenticio tiene un reemplazo a los tres días por otro material disponible y de esa manera se asegura que estos ítems no queden fijos y aumenta la posibilidad que algas y otros elementos comestibles sean capturados. Castilla y Moreno (1982) relacionan el comportamiento de *Loxechinus albus* y *P. magellanicus* como método de captura de algas luego de observar macroalgas (*M. pyrifera*) tanto en contenidos estomacales como en elementos de cobertura. La presencia de altas frecuencias de *Dictyota dichotoma* y especies de algas rojas en la cobertura y en la dieta de *P. magellanicus* en ambientes con bosques de cachiyuyo (Capítulo III), sugieren también un rol importante como método de captura de elementos alimenticios. En este sentido, Penchaszadeh *et al.* (2004) verificaron la captación de piezas de algas por los podios y su traslado hacia la boca sustentando esta hipótesis. Al respecto, el uso de materiales a la deriva como método de captación de alimento es común en varias especies de erizos de mar (Mattison *et al.* 1976; Ebeling *et al.* 1985).

En resumen, estas observaciones indican que el comportamiento cobertor en *P. magellanicus* no es una respuesta a un único factor, sino es un fenotipo ventajoso con múltiples funciones que podrían haberse seleccionado en forma simultánea. En particular, la disminución en la superficie cubierta de *P. magellanicus*, en profundidad podría estar relacionada a: (1) fuerte influencia de radiación UV en los niveles intermareales, (2) mayor estabilidad contra efectos hidrodinámicos de la acción del oleaje, (3) posibilidad de captura de fragmentos de algas y otros elementos alimenticios. Además, el mantenimiento del comportamiento cobertor en el submareal da sustento a las hipótesis referidas a: (1) estabilidad y lastre contra corrientes de marea, (2) captura de alimento y (3) protección contra depredadores. La presencia de mayor sedimento en el ambiente no tendría un efecto sobre el hábito cobertor de *P. magellanicus*. Pese a esto, futuros estudios podrían evaluar no solo la superficie cubierta, sino la protección proporcionada sólo al sistema apical. Además, se podría examinar el comportamiento de cobertura en relación con diferentes presiones de depredación, intensidad lumínica y disponibilidad de materiales en el ambiente.

CAPÍTULO V

DISTRIBUCIÓN, ABUNDANCIA Y AGREGACIÓN DE *PSEUDECHINUS MAGELLANICUS* EN AMBIENTES COSTEROS

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los patrones de abundancia y distribución espacial en poblaciones de invertebrados marinos es esencial para poder comprender la organización de las comunidades, así como los procesos ecológicos más relevantes que las afectan (Underwood y Chapman 1996; Krebs 1999; Underwood 2000). Los gradientes ambientales pronunciados pueden ocasionar variabilidad en la distribución y abundancia de las poblaciones debido a las diferentes tolerancias fisiológicas que poseen los individuos (Gaines y Lubchenco 1982), tanto dentro de estas poblaciones como entre ellas. Este tipo de segregación ocurre generalmente en escalas espaciales grandes (Gaines y Lubchenco 1982); a escalas espaciales menores, los factores físicos, que afectan la heterogeneidad ambiental, juegan un papel importante al regular la intensidad de las interacciones biológicas (Lubchenco 1983; Benedetti-Cechi y Cinelli 1995).

El erizo de mar *Pseudechinus magellanicus* presenta una amplia distribución y es la especie de equinoideo más abundante en el Mar Argentino (Bernasconi 1966; Brögger *et al.* 2013; ver Introducción). Los estudios de distribución y factores que la regulan, realizados sobre la especie, se centran en los golfos San Matías y San José (Zaixso y Lizarralde 2000) y en el golfo San Jorge, generalmente asociados a estudios del *by-catch* en pesquerías de langostino (Roux *et al.* 1995; Roux 2000a, b; Roux y Piñero 2001). También es común su registro en el canal Beagle (Orler 1992) y en fondos de pesca de la Plataforma Continental y zona del Talud (Schejter 2005; Botto *et al.* 2006; Escolar 2010), aunque en estos últimos no hay estudios específicos sobre su distribución y factores que la regulan. En el estrecho de Magallanes es una de las especies dominantes dentro del ensamble de invertebrados que ocupa el grampón del cachiyuyo *Macrocystis pyrifera* (Ríos *et al.* 2003; Mutschke y Ríos 2006; Ríos *et al.* 2007). En fondos del golfo San Jorge, Fernández (2006) señala altas abundancias de esta especie con densidades máximas de 41,8 ind.m⁻². A pesar de su amplia

distribución y de ser la especie de equinoideo más relevante del Mar Argentino, no existen antecedentes que evalúen su distribución costera actual y su presencia en aguas someras, incluyendo el intermareal, a lo largo de la costa.

Los ambientes intermareales y submareales rocosos someros, son ambientes altamente susceptibles a ser impactados por el cambio climático y/o la acción antrópica (Barry *et al.* 1995). Por ello, el conocimiento de la distribución de sus especies dominantes es crucial y puede ser utilizado como un sistema de alerta (Barry *et al.* 1995; Sagarin *et al.* 1999; Harley *et al.* 2006; Helmuth *et al.* 2006). Las respuestas de las poblaciones de invertebrados marinos al cambio climático son variadas, desde cambios graduales en su distribución, hasta cambios en su abundancia y alteración de fenómenos migratorios (Barry *et al.* 1995). Al respecto, este capítulo brinda información actualizada sobre la distribución costera de *P. magellanicus* en el Mar Argentino y examina diversos factores ambientales que podrían afectar su patrón.

Las fluctuaciones temporales y espaciales en la abundancia de erizos de mar son comunes (Pearse y Hines 1987; Turon *et al.* 1995; McClanahan 1998; Sala *et al.* 1998; Lawrence 2013; Levitan *et al.* 2014). Los cambios en la abundancia de especies dominantes pueden alterar, a través de interacciones competitivas complejas, la estructura de la comunidad asociada dada la alta presión de herbivoría y/o bioerosión que exhiben algunas especies (Lawrence 1975; Himmelman *et al.* 1983; Alcoverro y Mariani 2002; Steneck 2013; Levitan *et al.* 2014); al respecto, como resultado de esta Tesis se encontró evidencia, a través de experiencias de remoción de *P. magellanicus*, de cambios en la comunidad de macroalgas en ambientes de aguas someras de Patagonia Central (Capítulo III). A pesar de su importante papel ecológico, se desconoce la contribución de los factores bióticos (ej. depredación, reclutamiento) y abióticos a procesos que podrían alterar aspectos demográficos de esta especie (ej. densidad, estructura de talla, disposición espacial).

La complejidad estructural o física del hábitat es considerada por distintos autores un factor importante que influencia la distribución y abundancia de especies y, además, puede tener consecuencias en niveles de organización superiores, por ejemplo, al proveer refugio contra depredadores o influenciar la disponibilidad de recursos y la tasa de alimentación (Safriel y Ben-Eliahu 1991; Attrill *et al.* 2000; Hereu *et al.* 2005). El efecto específico de la complejidad estructural o complejidad del hábitat en erizos de mar ha sido

estudiado por algunos autores (McClanahan y Shafir 1990; Benedetti-Cecchi y Cinelli 1995; Hereu *et al.* 2005; Entrambasaguas 2008; Cordeiro *et al.* 2014). En líneas generales, se han encontrado asociaciones positivas entre la complejidad estructural y las densidades de erizos de mar (McClanahan y Shafir 1990; Andrew 1993; Cordeiro *et al.* 2014) y algunos experimentos de campo han comprobado que la complejidad estructural de hábitat favorece la supervivencia de juveniles (Hereu *et al.* 2005). La presencia de oquedades disminuye la tasa de depredación y promueve el reclutamiento del erizo verde *Strongylocentrotus purpuratus* (Scheibling y Raymond 1990; Scheibling y Hamm 1991). Resultados similares han sido encontrados en *Strongylocentrotus franciscanus* (Palleiro-Nayar *et al.* 2011), *Centrostephanus rogersii* (Andrew 1993) y *Diadema antillarum* (Hernández *et al.* 2008). En la zona central del golfo San Jorge, *P. magellanicus* se distribuye tanto en el submareal como en la región intermareal, circunstancia que propicia el estudio de su distribución vertical. El intermareal y submareal somero ofrecen un ambiente con alta complejidad estructural (Raffaelli y Hawkins 1996), en el cual es posible estudiar los efectos del ambiente a escalas espaciales pequeñas (microambientes). En ellos, la disponibilidad y diversidad de micro-hábitats y la riqueza micro-climática derivada de la interacción entre la topografía (ej. pozas de marea, canales) y el grado de complejidad estructural de diferentes grupos de macroalgas (ej. coralináceas articuladas; laminariales), contribuyen a la heterogeneidad ambiental y podrían afectar la distribución de *P. magellanicus*.

Los ecosistemas bentónicos costeros se consideran entonces como un mosaico de categorías ambientales producido por la variación temporal y espacial de diversos factores físicos y biológicos (Barry y Dayton 1991; Archambault y Bourget 1996; Fraschetti *et al.* 2005). La influencia de la heterogeneidad ambiental a lo largo de un gradiente de profundidad sobre la densidad de adultos, juveniles y reclutas de *P. magellanicus* no fue analizada en el golfo San Jorge. El reclutamiento en invertebrados marinos bentónicos varía en el espacio y en el tiempo, y depende de diversos factores como el éxito reproductivo, la disponibilidad y transporte de las larvas, la selección del sustrato para el asentamiento y la mortalidad temprana luego del asentamiento (Caffey 1985; Morgan *et al.* 2000; Botsford 2001; Pineda *et al.* 2009). El asentamiento larval en erizos de mar puede ocurrir en ambientes con alta complejidad estructural como lo son las algas coralináceas articuladas o

las algas rojas foliosas (Hinegardner 1969; Rowley 1989). Esto conlleva, en algunas especies, a una selección activa del sustrato por parte de la larva. Como alternativa, los reclutas podrían asentarse en forma indiscriminada tanto en el intermareal como en el submareal y luego los procesos de mortalidad temprana (post-asentamiento) y migración, podrían afectar la distribución definitiva en el campo. En especies del género *Strongylocentrotus* inmediatamente luego del asentamiento larval, los juveniles buscan y migran a microambientes con menores tasas de mortalidad (Cameron y Schroeter 1980). No obstante, otros autores sugieren que la migración a gran escala no es posible y que la mortalidad luego del asentamiento determina la distribución y el aporte de reclutas a las poblaciones (Rowley 1989; Morgan *et al.* 2000).

La disposición espacial de una especie es otra característica fundamental de una población (Pielou 1977; Krebs 1999). Según Pielou (1977), la disposición de tipo agregada es el patrón más común y puede deberse a características de la especie, la relación entre sus individuos y variaciones ambientales (Krebs 1999). Los erizos de mar suelen presentar una disposición agregada y los factores que influyen en la agregación son varios, desde agregaciones reproductivas (Levitan *et al.* 1992), por alimentación (Vadas *et al.* 1986), por influencia de factores ambientales (Beddingfield y McClintock 2000), como mecanismo de defensa contra depredadores (Bernstein *et al.* 1983), o como protección de juveniles (Breen *et al.* 1985; Nishizaki y Ackerman 2007). La disposición espacial de *P. magellanicus* no ha sido estudiada en relación con un gradiente de profundidad. Se espera que los patrones de agregación se vean modificados por la complejidad del hábitat y/o disponibilidad de alimento y refugios entre ambientes intermareales y submareales.

Los objetivos de este capítulo son: (1) explorar la distribución costera de *Pseudechinus magellanicus* en la costa del Mar Argentino y relacionar su presencia en el intermareal con una serie de factores ambientales; (2) examinar parámetros de abundancia (ej. distribución de tallas y densidad) en relación a gradientes ambientales; (3) determinar en un gradiente de profundidad los patrones de disposición espacial entre diferentes clases de talla.

MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas de estudio

*Distribución costera de *Pseudechinus magellanicus* en el Mar Argentino*

La presencia en plataformas rocosas intermareales (plataformas de abrasión, restingas) de *P. magellanicus* fue estudiada a lo largo de 36 sitios en la costa de Argentina y Chile durante los años 2007 y 2010. Los sitios seleccionados se encuentran enumerados en la figura 63 y la tabla 31. En cada sitio se registró durante las mareas más bajas del mes, la presencia o ausencia de la especie discriminando, donde fue posible, en: horizonte mesolitoral inferior (HMI) y horizonte infralitoral superior (HIS) según los métodos descritos en el Capítulo III. Los relevamientos fueron llevados a cabo empleando iguales tiempos de prospección por nivel (~ 2-3 horas) y una revisión minuciosa de grietas, pozas intermareales, rocas, canales y espacios bajo la canopia de macroalgas. La presencia de *P. magellanicus* se categorizó en: (1) ausente, (2) muy raro, cuando sólo se logró encontrar un único ejemplar, (3) escaso, cuando se encontró más de un ejemplar pero en baja frecuencia (aprox. 0,5-1 ejemplares por m²), (4) frecuente (aprox. 2-4 ejemplares por m²) y (5) muy frecuente (más de 5 ejemplares por m²). Algunos datos utilizados fueron obtenidos en el marco de diferentes proyectos de investigación (GEF/BIRF. PNUD ARG 02/018 Subproyecto BB69 y BB70), o a partir de comunicaciones personales de otros investigadores (Tabla 31).

Distribución vertical y factores ambientales costeros en el golfo San Jorge

Los muestreos para evaluar la distribución de *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad costero y además explorar la relación entre la abundancia de diferentes clases de tamaño y una serie de factores ambientales potencialmente importantes, fueron realizados en la localidad de La Tranquera en el golfo San Jorge, Argentina (Fig. 4). Se realizaron muestreos durante septiembre y octubre del año 2010 en el intermareal y submareal somero de esta localidad. En la zona de muestreo se definieron siete niveles *a*

priori por debajo del nivel de medio de mareas (3 m) dado que durante relevamientos previos no se encontraron erizos por encima de dicho nivel. En el intermareal se determinaron dos niveles: horizonte mesolitoral inferior (HMI, entre 2 m y 1 m por sobre el plano de reducción local) y horizonte infralitoral superior (HIS, ubicado por debajo de 1 m por sobre el plano de reducción local y hasta unos 3 m por debajo de dicho plano). En el caso del submareal, se definieron cinco niveles de profundidad (3, 5, 9, 12 y 15 metros con respecto a la bajamar media).

En cada nivel intermareal, se tomaron entre 10-15 unidades muestrales aleatorias. La unidad de muestreo consistió en una cuadrícula de área de 225 cm² (Fig. 64). En cada muestra se registraron las siguientes variables ambientales: (1) presencia de encharcados o pozas de marea y su profundidad en cm; (2) espesor del sedimento, categorizada en cuatro niveles: 0, sin sedimento; 1: escaso (< 1 mm de profundidad); 2: moderado (1-3 mm); 3: alto (3-5 mm); y 4: muy alto (> 5 mm). Luego se tomó la muestra con cuidado utilizando una espátula y se la fijó en formol salino a 5%.

Las profundidades correspondientes a 3 y 5 metros presentaron las mayores densidades del alga *Macrocystis pyrifera*, mientras que el hábitat correspondiente a las profundidades de 9 y 12 metros consistió en un ambiente con presencia de canales y rocas dispersas de grandes dimensiones. En este nivel las plantas de *M. pyrifera* se encontraban aisladas y dispersas. Estas profundidades presentaron una influencia variable y heterogénea en cuanto al sedimento fino, existiendo zonas de deposición que alternaban con sustrato rocoso limpio. El estado del bosque de cachiyuyo durante el muestreo fue de tipo senescente, con escaso número de ejemplares y poco desarrollo del dosel. La profundidad correspondiente a 15 metros consistió exclusivamente en fondos de sedimento fino. La unidad muestral del submareal consistió en una cuadrícula de 2.500 cm² de área y se tomaron, mediante buceo autónomo, cuatro unidades muestrales por profundidad (Fig. 64). Todas las muestras, tanto intermareales como submareales, fueron fotografiadas a efectos de complementar información relacionada con el cálculo de la complejidad estructural (ej. presencia de grietas, rocas sueltas, entre otras; Tabla 30). Se definió el grado de inundación en cada muestra en cinco categorías ordinales, donde: 0, sin inundación; 1: poca (1-3 cm de profundidad en pozas de marea); 2: moderada (3-15 cm); 3: alta (15-50 cm); y 4: permanente (niveles submareales).

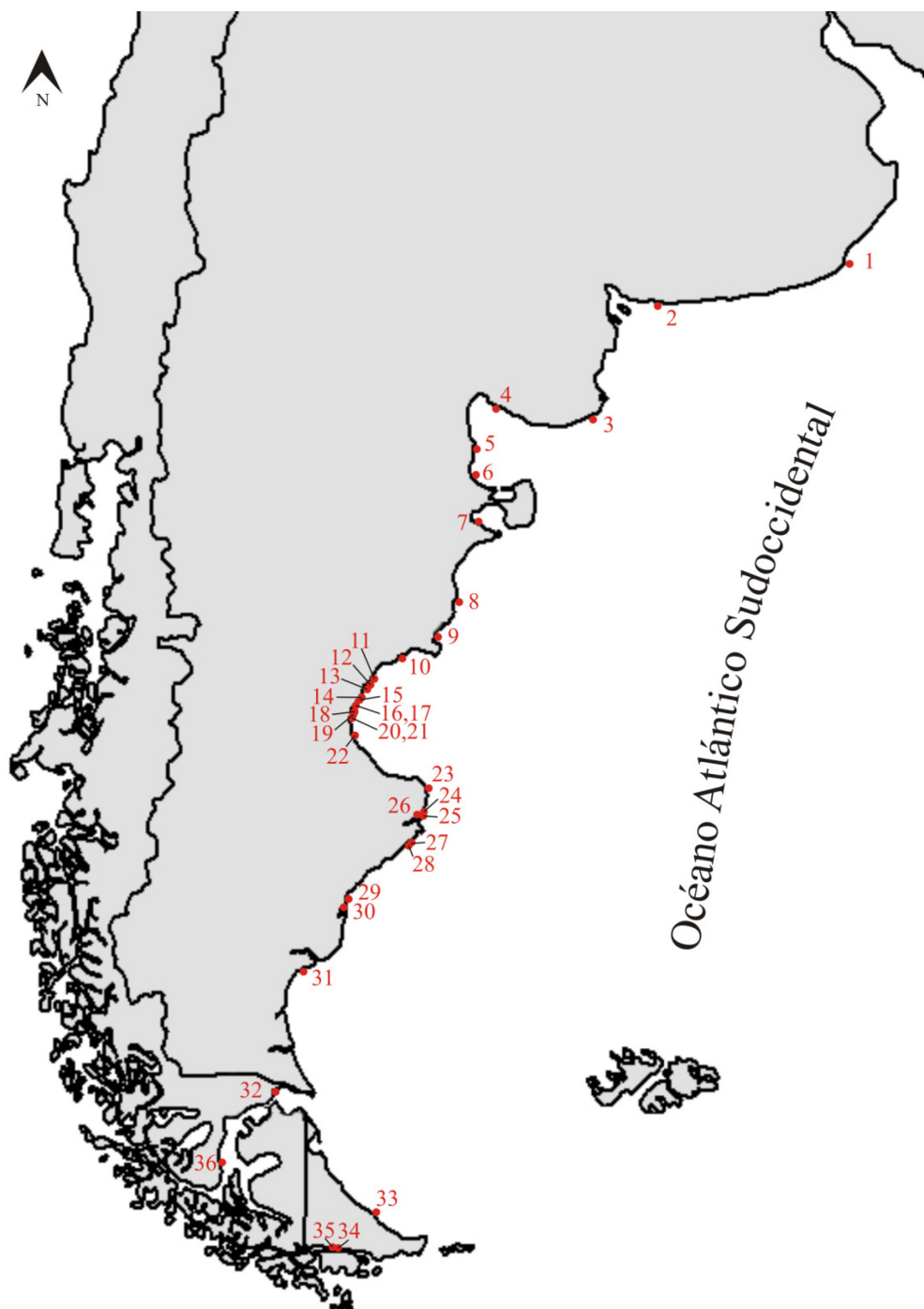


Figura 63. Sitios evaluados para el estudio de la distribución costera intermareal de *P. magellanicus*.

El nombre de los sitios indicados en la figura se indica en la Tabla 31.

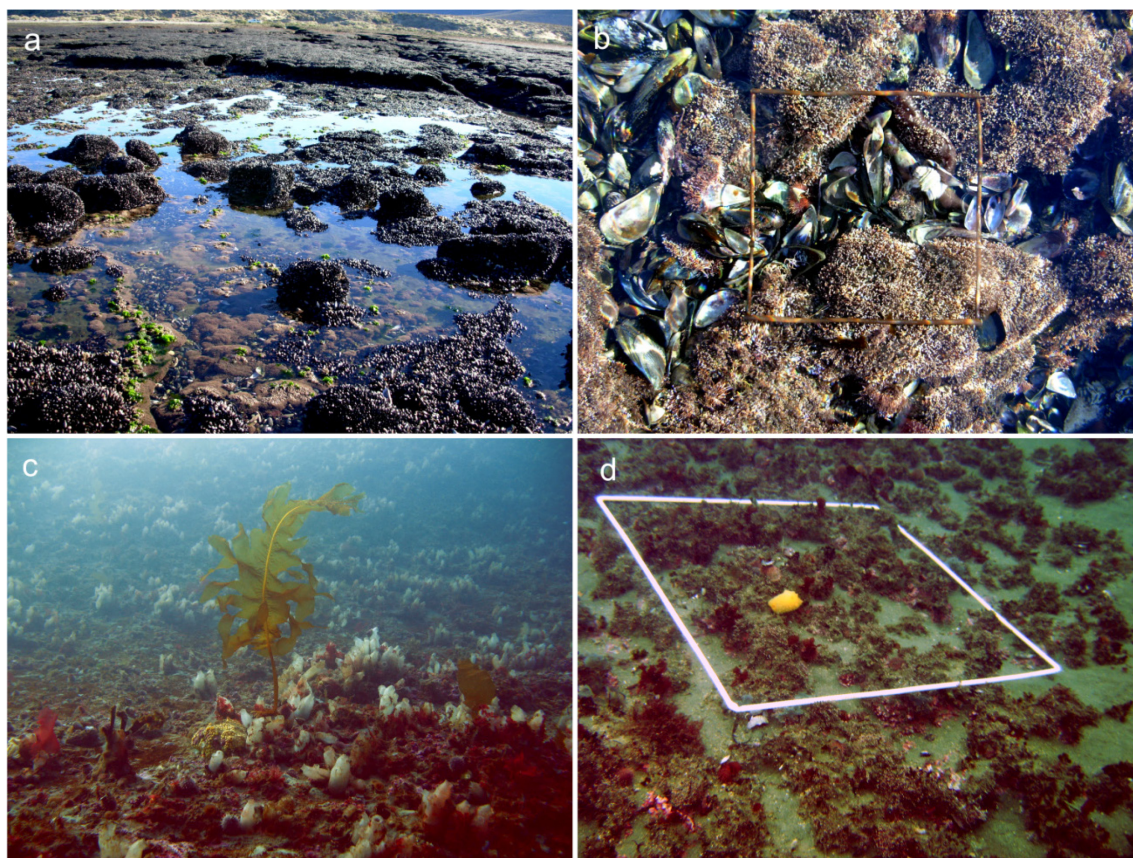


Figura 64. Ambientes relevados del sitio La Tranquera, golfo San Jorge:
a-b, horizonte intermareal; c-d, submareal rocoso.

Análisis en laboratorio

Abundancia y factores ambientales costeros en el golfo San Jorge

Las muestras fijadas en formol salino a 5% fueron llevadas al laboratorio, donde se contabilizó el número de erizos de mar y se registró el diámetro corporal con un calibre digital ($\pm 0,1$ mm). Se prestó especial atención a la búsqueda de reclutas y juveniles de *P. magellanicus* al inspeccionar la muestra bajo una lupa binocular. A continuación, la muestra fue separada en los siguientes componentes: (1) algas coralináceas erectas (ej. *Corallina spp.*), (2) cáscaras o restos de valvas pequeñas (longitud < 15 mm), (3) cáscaras o restos de valvas grandes (longitud > 15 mm), (4) mitílidos pequeños (ej. *P. purpuratus* y juveniles de otras especies), (5) mitílidos grandes (ej. *Aulacomya atra atra*), (6) rocas pequeñas (< 5 cm²), (7) rocas grandes (> 5 cm²) y (8) grampones de laminariales (ej. *M.*

pyrifera). Una vez separados los diferentes componentes, se registró el volumen de cada uno de ellos por desplazamiento de agua utilizando una probeta graduada. Se consignó el grado relativo de macroalgas presentes en la muestra a través de una escala ordinal de cinco categorías donde: 0: ausencia, 1: escaso, 2: escaso-moderado, 3: moderado y 4: alto. Los datos de volumen por componente fueron utilizados para definir las contribuciones de las diferentes categorías de complejidad estructural (Tabla 30).

Cálculo de la complejidad estructural

La complejidad estructural se cuantificó a través del cálculo de un índice adimensional, teniendo en cuenta diferentes variables que afectan la complejidad física del ambiente. Las variables utilizadas fueron la abundancia relativa de: (1) algas coralináceas articuladas (ej. *Corallina spp.*) u otras algas formadoras de hábitat, como algas laminariales (ej. *Macrocystis pyrifera*); (2) mitílidos en sus dos categorías de tamaño (ej. *Perumytilus purpuratus* y *Aulacomya atra atra*, respectivamente); (3) de elementos inorgánicos de origen biogénico en sus dos categorías de tamaño (ej. restos de valvas); y (4) presencia de rocas sueltas y de grietas u oquedades. A cada variable se le asignó una contribución numérica discreta en función de la importancia en la heterogeneidad ambiental. Los valores se sumaron para cada muestra obteniendo así un valor para cada unidad muestral. La contribución de cada variable se encuentra indicada en la tabla 30.

Análisis estadísticos

*Distribución costera de *P. magellanicus* en el Mar Argentino*

Para cada sitio evaluado se obtuvo la siguiente información oceanográfica para un área costera adyacente a cada sitio (~30 km²) y durante los años 2007-2009, utilizando la base de datos Giovanni (NASA): (1) temperatura media anual del agua de mar superficial (Satélite MODIS-Aqua, resolución 4 km; unidad: °C); (2) índice de materia orgánica disuelta cromática media anual (CDOM; Satélite MODIS-Aqua, resolución 4 km; unidad:

sin unidades); y (3) coeficiente de atenuación difusa a 490 nm medio anual (k_{490} ; Satélite MODIS-Aqua, resolución 4 km; unidad: 1/m).

Tabla 30. Valores arbitrarios de contribución de diferentes morfotipos utilizados para el cálculo de la complejidad estructural (CE) para cada unidad muestral.

Morfotipos evaluados	Categoría	Valor CE
<i>Corallina spp.</i>	Escaso	+2
	Moderado	+4
	Abundante	+6
Mitílicos (LT < 20 mm)	Escaso	+0
	Moderado	+1
	Abundante	+2
Mitílicos (LT \geq 20 mm)	Escaso	+2
	Moderado	+4
	Abundante	+6
Presencia de rocas sueltas	chicas	+2
	grandes	+4
Restos de valvas pequeñas	Escaso	+0
	Moderado	+1
	Abundante	+2
Restos valvas grandes	Escaso	+2
	Moderado	+3
	Abundante	+4
Grampón de laminariales	Escaso	+4
	Moderado	+6
	Abundante	+8
Papas de mar	Escaso	+2
	Moderado	+4
	Abundante	+6
Presencia de oquedades/grietas	Escaso	+2
	Moderado	+4
	Abundante	+6

Los valores elevados de CDOM indican mayor cantidad de materia orgánica en suspensión, mientras que el coeficiente k_{490} es un indicador de la claridad o transparencia del agua de mar y representa la tasa en la cual la luz con longitud de onda de 490 nm (espectro del azul-verde) es atenuada por la profundidad (Acker y Leptoukh 2007).

Los datos ambientales de cada sitio se organizaron en una matriz de sitios por factores ambientales. Se realizaron gráficos exploratorios entre la latitud y las diferentes

variables ambientales utilizadas como predictores de la presencia de *P. magellanicus*. El análisis de la relación entre los factores oceanográficos y topográficos y la presencia de la especie en el intermareal (HMI y HIS) consistió en dos enfoques diferentes y complementarios, un modelo predictivo utilizando regresión logística múltiple y un modelo predictivo de clasificación (CART).

En el primer enfoque, se modelizó la presencia del erizo en los horizontes mesolitoral inferior e infralitoral superior, utilizando una regresión logística múltiple con selección de variables, donde la variable respuesta (binaria) fue la presencia/ausencia de *P. magellanicus* y las covariables (explicativas) fueron: temperatura media del agua de mar, materia orgánica disuelta cromática media (CDOM), transparencia del agua (k490), grado de exposición al oleaje y la pendiente de la restinga rocosa en grados. Se asignó el grado de exposición al oleaje a cada sitio según una escala ordinal de cinco categorías; por su parte, la pendiente de la restinga fue incluida según una escala ordinal de tres categorías. Las variables retenidas en el análisis de regresión fueron escogidas según una selección *stepwise forward*, en donde las variables entraron al modelo a un valor de $p < 0,05$ y salieron del modelo a un valor de $p > 0,10$. Se verificó en forma previa la ausencia de colinealidad entre las variables ambientales utilizadas aceptando un valor máximo de 10,0 en los factores de inflación de la varianza (VIF) (Quinn y Keough 2002).

Un segundo enfoque consistió en clasificar a los sitios con presencia y ausencia de *P. magellanicus* a través de árboles de regresión y clasificación (CART) (Breiman *et al.* 1984). La regresión CART es un método no-paramétrico de partición binaria donde el “árbol” es construido dividiendo sucesivamente los datos. El resultado de este análisis es la producción de un árbol de decisión cuyas ramas representan conjuntos de decisiones y cada decisión genera reglas sucesivas de partición formando así grupos homogéneos respecto a la variable que se desea discriminar (Breiman *et al.* 1984). Para elegir la mejor variable se utiliza una medida de pureza (*purity*) en la valoración de los dos nodos hijos posibles. Se utilizó como criterio de partición y medida de impureza el índice de Gini, el cual es el más utilizado y tiende a separar la categoría más grande en un grupo aparte al asegurarse que la pureza en los nodos hijos sea máxima (De'ath y Fabricius 2000). No se realizaron operaciones de “poda” (*pruning*) debido a la presencia de pocas variables explicativas y baja complejidad del árbol inicial. Una vez obtenido el árbol de clasificación, se obtuvieron

indicadores de importancia para cada variable explicativa. Las ventajas del uso de estas herramientas de clasificación como complemento a regresiones logísticas o modelos lineales han sido descriptas por De'ath y Fabricius (2000).

Abundancia y factores ambientales costeros en el golfo San Jorge

Con los datos de tamaño corporal (diámetro) de los erizos muestreados, se realizaron histogramas de frecuencia categorizados en los siguientes niveles: (1) horizonte mesolitoral inferior (HMI), (2) horizonte infralitoral superior (HIS), (3) submareal asociado a bosque de *M. pyrifera* (3-5 metros de profundidad) y (4) submareal zona post-bosque de *M. pyrifera* (9-12 metros de profundidad). El nivel de 15 m de profundidad no fue utilizado porque en éste no se encontraron erizos. Se comparó la forma de la distribución de tallas entre niveles sucesivos mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras, ajustando el nivel de significación según Bonferroni (Quinn y Keough 2002).

Para analizar la distribución de diferentes clases de talla se procedió a realizar tres clases de tallas en función de los diámetros de *P. magellanicus*: (1) reclutas y juveniles ($D \leq 11$ mm), (2) adultos I, con clases de tallas pequeñas ($11 \text{ mm} < D \leq 16$ mm) y (3) adultos II, con clases de tallas grandes ($D > 16$ mm). El límite superior del intervalo de talla de reclutas y juveniles fijado en 11 mm corresponde aproximadamente a la talla de madurez sexual según Orler (1992). No obstante, es necesario aclarar que dentro de esta categoría de tamaño las tallas muestreadas sólo fluctuaron entre 2 y 8 mm. Los análisis contemplaron la distribución en los cuatro niveles arriba indicados. Las densidades fueron expresadas en ind.m^{-2} , excepto en los análisis multivariados y Modelos Aditivos Generalizados en lo que se homogenizaron los valores de densidad a una área de 2.500 cm^2 .

Se realizó un análisis canónico de correspondencias (CCA) con el objeto de relacionar las densidades de las diferentes categorías de talla de *P. magellanicus* (reclutas y juveniles, adultos I, adultos II) con una serie de variables ambientales explicativas (Legendre y Legendre 1998; ter Braak y Smilauer 2002). A fines de estandarizar y poder trabajar en forma simultánea en los CCA y Modelos Aditivos Generalizados los valores de profundidad entre muestras provenientes del intermareal (alturas) y del submareal (profundidad desde bajamar), se calculó la profundidad de cada muestra tomando como

línea base el nivel medio de mareas para la zona de estudio (profundidad 0 m). Las variables explicativas utilizadas para el CCA fueron: (1) profundidad desde nivel de marea medio (continua), (2) disponibilidad relativa de algas (ordinal), (3) espesor del sedimento (ordinal), (4) grado de inundación (ordinal) y (5) complejidad estructural (ordinal). Siguiendo la recomendación de ter Braak (1995) y dado que las variables ordinales utilizadas tienen un número de categorías adecuado (tres o más), en los diagramas de ordenación éstas se graficaron como si fueran variables continuas. La proyección de los puntos correspondientes a clases de tallas de *P. magellanicus* sobre las vectores de las variables ambientales explicativas en el diagrama de CCA representan, en forma aproximada, la ubicación de las medias ponderadas de cada clase de talla sobre la variable en consideración (ter Braak y Šmilauer 2002). Además, se consideraron otras reglas de interpretación de los diagramas siguiendo a ter Braak y Šmilauer (2002). Se verificó la ausencia de colinealidad entre variables explicativas utilizando como criterio un valor máximo del factor de inflación de la varianza (VIF) de 10,0 para cada variable explicativa (Quinn y Keough 2002). Se comprobó la significación del primer eje canónico a través de pruebas de permutaciones no restringidas de Monte Carlo (9999 permutaciones) (Legendre y Legendre 1998; Legendre *et al.* 2011). Los análisis CCA fueron realizados con el programa CANOCO v. 4.5 (ter Braak y Šmilauer 2002).

Dado que la media ponderada de las abundancias de cada clase de talla puede responder tanto a modelos lineales como unimodales, en forma complementaria, la respuesta de la densidad de las tres clases de tallas a lo largo de las variables ambientales fue luego modelizada utilizando Modelos Aditivos Generalizados (MAG; Hastie y Tibshirani 1990). El objetivo de este análisis consistió en estudiar la respuesta de las abundancias de cada clase de talla a las diferentes variables ambientales y analizar si entre ambos conjuntos existen relaciones unimodales (con máximos de abundancia u óptimos) o bien relaciones de tipo monótonico. Se controló la complejidad del modelo MAG a través de una selección *stepwise* usando el criterio de información de Akaike. Las regresiones MAG fueron realizadas utilizando el software CANOCO 4.5 (ter Braak y Šmilauer 2002). Las regresiones MAG han sido extensamente utilizadas en estudios de relaciones especie-ambiente y se eligió este enfoque debido a que no asume ninguna forma general (unimodal o lineal) previa a la estimación (Austin y Meyers 1996). La desviación, señalada en los

modelos MAG, es un estadístico que mide la calidad del ajuste en éstos; constituye una generalización llevada a los casos donde el ajuste de modelos se hace por máxima verosimilitud (ej. Akaike) y es semejante a la suma de los cuadrados de los residuales utilizada en los métodos ordinarios de cuadrados mínimos.

Agregación espacial

Utilizando los datos de conteos de *P. magellanicus* por unidad muestral, se calculó la agregación espacial de las tres categorías de talla del erizo en los cuatro ambientes diferenciados principalmente por la profundidad. Los índices de agregación utilizados fueron: el índice estandarizado de Morisita (I_p), el índice de Green (I_g) y el índice de agregación de Lloyd (x^*) (Krebs 1999). Se calcularon estos tres índices con el objeto de examinar si las diferentes categorías de tamaños de *P. magellanicus* presentan una distribución agregada, uniforme-regular o al azar. Los índices siguientes fueron calculados con el paquete estadístico PASSaGE v2.0 (Rosenberg y Anderson 2011):

Índice de agregación media de Lloyd: este índice fue propuesto por Lloyd para indicar posibles efectos de interferencia mutua o competencia entre individuos. Teóricamente, es el número medio de otros individuos por individuo en la misma unidad muestral: $x^* = \bar{x} + s^2 / \bar{x} - 1$ (Lloyd 1967), donde \bar{x} es la media de abundancia y s^2 la varianza muestral. Es altamente dependiente del grado de agregación y de la densidad poblacional. Para remover los efectos de cambios en la densidad, Lloyd (1967) introduce el índice de *Patchiness*, que se expresa como el cociente del índice de agregación media y la media $x^* = \frac{\bar{x} + s^2 / \bar{x} - 1}{\bar{x}}$. Este índice depende del tamaño de la muestra y si es =1: aleatorio, <1 regular, > 1 agregada (Lloyd 1967) y es el utilizado en el presente capítulo.

Coefficiente de Green: es un índice de dispersión modificando el índice de dispersión de la razón varianza vs media: $I_G = \frac{(s^2 / \bar{x}) - 1}{\sum (x) - 1}$. Los valores negativos indican una dispersión uniforme y valores positivos una disposición agregada. Myers (1978) indica que el índice de Green es uno de los mejores disponibles debido a que en pruebas de

simulación es prácticamente independiente de la densidad poblacional y del tamaño de la muestra. Asimismo puede ser utilizado para medir el grado de agregación (Ludwig y Reynolds 1988).

Índice de Morisita Estandarizado: el índice de Morisita Estandarizado (I_p) mejora el índice de Morisita original al disponer sus valores en una escala relativa que varía entre -1,0 y 1,0. Los patrones de disposición aleatorios están asociados a valores de cero, mientras que la disposición agregada lo está a valores positivos y uniforme a valores negativos (Krebs 1999).

Estos tres índices se seleccionaron con el objeto de tener un consenso sobre la disposición espacial de *P. magellanicus*, debido a que el uso de un único índice puede producir estimaciones sesgadas (Myers 1978). Al respecto, numerosos autores recomiendan el uso de varias técnicas distintas para evaluar la disposición espacial (Mollet *et al.* 1984; Davis 1994).

RESULTADOS

Distribución costera en el Mar Argentino

La presencia de *P. magellanicus* en el intermareal (horizontes mesolitoral inferior e infralitoral superior) en el Mar Argentino y sur de Chile, se verifica en costas rocosas, al sur de cabo Dos Bahías en la provincia del Chubut, con mayores frecuencias en la zona central de golfo San Jorge, en el estrecho de Magallanes y canal Beagle (Tabla 31).

Factores que afectan la distribución costera en el Mar Argentino

En la figura 65 se indica la relación existente entre la presencia-ausencia de *P. magellanicus* en el HMI y HIS con la latitud, la temperatura media de agua de mar, el índice de materia orgánica disuelta cromática media (CDOM) y la transparencia del agua (coeficiente k_{490}). Por su parte, la distribución espacial en el Mar Argentino de estos predictores oceanográficos se ilustra en las figuras 66, 67 y 68.

El erizo *P. magellanicus* fue encontrado en plataformas intermareales, entre las latitudes 45 °S y 55 °S a temperaturas medias anuales de entre 6,6 °C y 12,2 °C (Figs. 65 a, 66). No se encontraron individuos costeros en sitios con temperaturas medias anuales superiores a 12,2 °C que corresponden con latitudes inferiores a los 45 °S. Considerando el rango latitudinal esbozado, se observa en él una distribución costera fragmentada con ausencia intermareal de *P. magellanicus* entre las latitudes 47,2 °S (cabo Blanco) y 54 °S (cabo San Pablo).

La figura 65 b indica que los sitios con valores de CDOM superiores a 6 no cuentan con *P. magellanicus* en el intermareal y que al incrementar la latitud a partir de los 45 °S, los sitios con presencia del erizo se caracterizan por tener bajos valores de CDOM (2,80 – 6,00), mientras que los sitios con ausencia del erizo presentan valores superiores (6,10 – 8,60) (Figs. 65 b, 67).

Al considerar el coeficiente de atenuación difusa k490, que está asociado a la transparencia en la columna del agua, se observa que los sitios vinculados a la presencia del erizo a partir de los 45 °S, poseen valores más altos (0,15 – 0,71 1/m) que aquellos donde no se ha registrado su presencia (0,13 – 0,30 1/m) (Fig. 65 c). El sitio correspondiente al golfo Nuevo (punta Este), presenta altos valores de k490 (Figs. 65 c, 68), pero una temperatura media anual cercana a los 14,7 °C (Fig. 65 a).

Enfoque a través de un modelo de regresión logística múltiple

Las variables explicativas no fueron colineales (valores de VIF < 1,8) y, en consecuencia, todas fueron utilizadas en el modelo logístico preliminar (*full model*). Cuando con estos datos se llevó a cabo una selección de variables significativas, un análisis *stepwise forward* encontró que solo el grado de exposición al oleaje y el coeficiente de atenuación difusa medio (k490) son variables explicativas significativas (Tabla 32). El porcentaje de casos correctamente clasificados por el modelo reducido fue de 86,11%. El

modelo reducido final fue el siguiente: $P = e^{\frac{(-9,07+18,87K+1,14O)}{1+e^{(-9,07+18,87K+1,14O)}}$, donde *P* es la variable binaria que indica la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* en el HMI y HIS de plataformas de abrasión, *K*: coeficiente k490 y *O*: el grado de exposición al oleaje.

Tabla 31. Registros de *P. magellanicus* en el horizonte mesolitoral inferior (HMI) e infralitoral superior (HIS) en el Mar Argentino y Sur de Chile.

Sitios	Abrev	Prov.	Latitud, Longitud	HMI	HIS	Ref
1- Mar del Plata	MdP	Bs. As.	38°02'21"S 57°30'31"O	-	-	A
2- Pehuencó	Peh	Bs. As.	39°00'11"S 61°36'56"O	-	-	A
3- Balneario El Cóndor	Cond	R. Negro	41°03'33"S 62°49'23"O	-	-	B
4- San Antonio Este	SAE	R. Negro	40°50'33"S 64°40'01"O	-	-	B
5- Playas Doradas	Dor	R. Negro	41°34'48"S 64°59'23"O	-	-	B
6- Puerto Lobos	Lob	Chubut	42°00'02"S 65°04'01"O	-	-	B, C
7- Punta Este (GN)	GN	Chubut	42°47'07"S 64°57'05"O	-	-	A, C
8- Santa Elena	StE	Chubut	44°09'32"S 65°15'18"O	-	-	A, C
9- Playa Elola	Elo	Chubut	44°50'26"S 65°43'05"O	-	+	A, C
10- Bahía Bustamante	Bust	Chubut	45°08'35"S 66°29'32"O	-	-	A, C
11- Quinta Rossi	QR	Chubut	45°40'41"S 67°20'51"O	-	+	A
12- Punta Novales	PN	Chubut	45°43'28"S 67°20'06"O	-	++	A
13- Caleta Córdova Norte	CCN	Chubut	45°43'28"S 67°21'59"O	-	+	A, C
14- Restinga Km 5	Km5	Chubut	45°49'09"S 67°25'42"O	-	+	A
15- Restinga Km 3	Km3	Chubut	45°50'09"S 67°27'30"O	-	++	A
16- Rada Tilly PN	RTn	Chubut	45°54'46"S 67°31'23"O	-	•	A
17- Rada Tilly PM	RTs	Chubut	45°57'22"S 67°31'42"O	-	++	A
18- Punta Maqueda	PM	Sta. Cruz	46°01'28"S 67°35'18"O	+	+++	A, C
19- La Tranquera	LT	Sta. Cruz	46°02'29"S 67°35'50"O	++	+++	A, C
20- Pasto Amarillo	PA	Sta. Cruz	46°03'49"S 67°36'41"O	++	+++	A
21- La Lobería	LL	Sta. Cruz	46°06'23"S 67°37'16"O	-	++	A
22- P. Agüero, Cal. Olivia	CO	Sta. Cruz	46°29'32"S 67°28'32"O	-	++	A
23- Cabo Blanco	Blco	Sta. Cruz	47°12'32"S 65°44'31"O	-	-	A, C
24- Península Foca	PF	Sta. Cruz	47°44'37"S 65°50'18"O	-	-	A
25- Punta Cavendish	PC	Sta. Cruz	47°44'59"S 65°51'10"O	-	-	A
26- P. Cascajo, R. Deseado	RD	Sta. Cruz	47°45'29"S 65°53'50"O	-	-	A, C
27- Punta Buque	Buq	Sta. Cruz	48°06'08"S 65°54'49"O	-	-	A, C
28- Punta Buque Sur	Buq	Sta. Cruz	48°06'59"S 65°55'49"O	-	-	A, C
29- La Mina, San Julián	Min	Sta. Cruz	49°09'20"S 67°37'44"O	-	-	A, C
30- B. Justicia, San Julián	SJ	Sta. Cruz	49°17'32"S 67°42'02"O	-	-	A, C
31- Monte León	MtL	Sta. Cruz	50°20'23"S 68°52'36"O	-	•	A, C
32- Buque Quemado	Mag	Chile	52°23'11"S 69°28'56"O	-	•	A, C
33- Cabo San Pablo	SnP	T. Fuego	54°15'41"S 66°44'00"O	-	-	A, C
34- Playa Larga, Ushuaia	PL	T. Fuego	54°48'25"S 68°13'02"O	-	-	A, C
35- B. Ensenada, Ushuaia	BE	T. Fuego	54°50'50"S 68°28'57"O	-	++	A, C
36- Fuerte Bulnes	Bul	Chile	53°37'36"S 70°55'08"O	+	++	A, C

A: obs. pers.; B: Brögger y Rubilar, com. pers.; C: Zaixso, com. pers.

- ausente; • raro, + baja frecuencia, ++ moderada frecuencia; +++: alta frecuencia

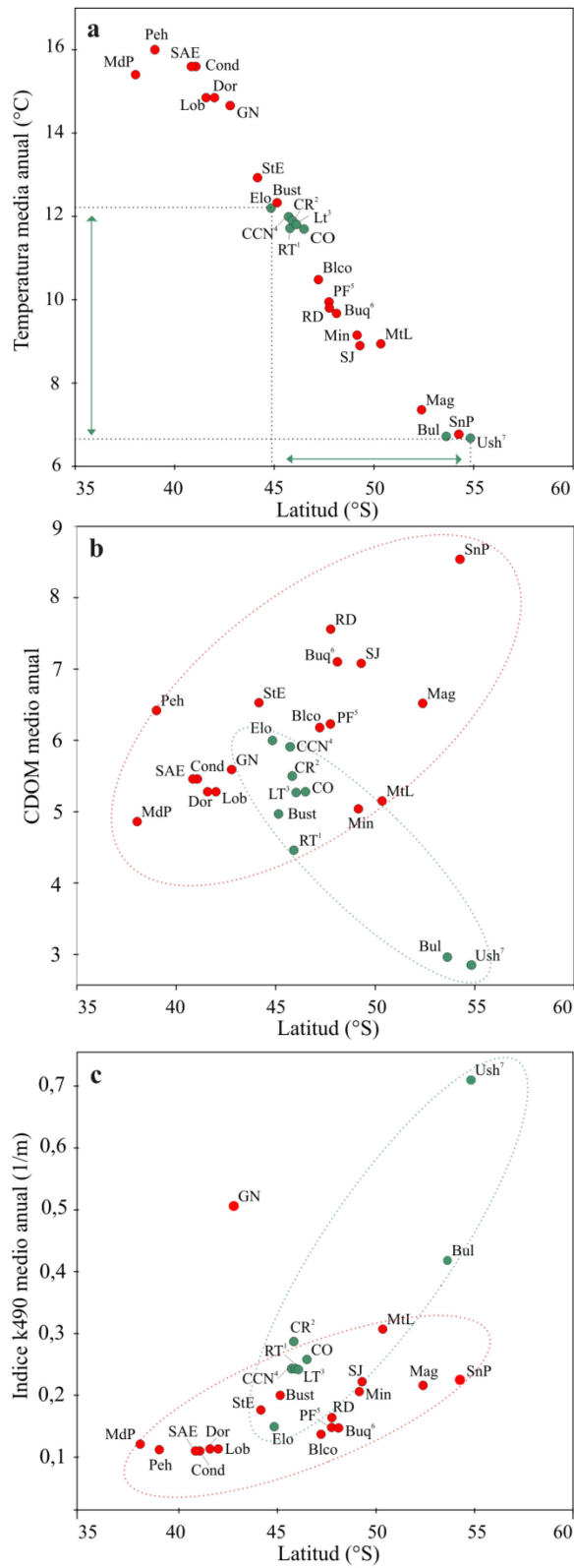


Figura 65. Relaciones entre latitud y a: temperatura superficial, b: CDOM, c: k490. En rojo se indican sitios con ausencia del erizo, mientras que en verde aquellos con presencia. Las elipses indican tendencias latitudinales. Abreviaturas en Tabla 31.

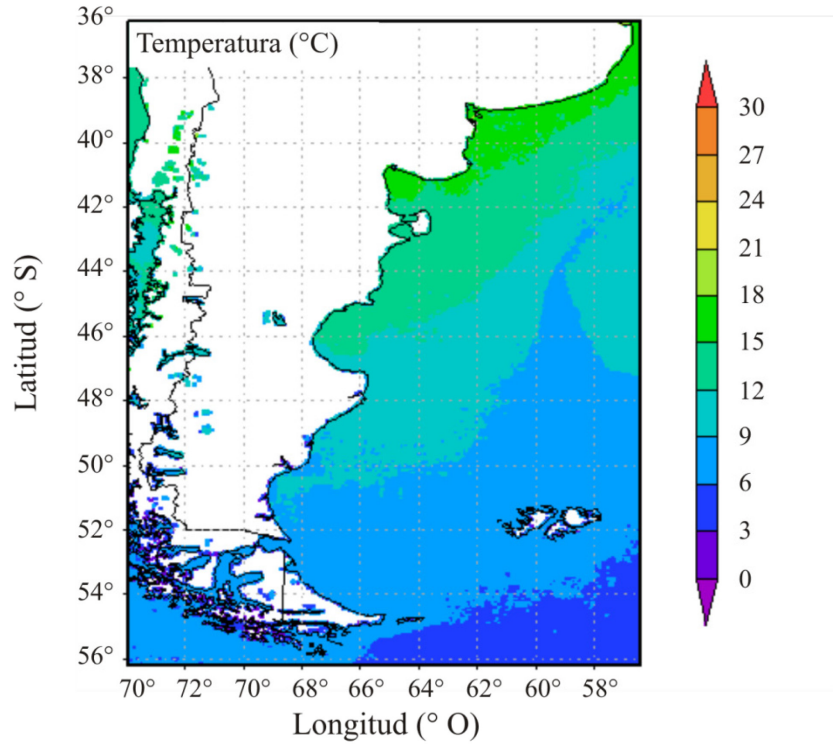


Figura 66. Distribución para el período enero 2007 - diciembre 2009 de valores promedios de temperatura superficial del agua de mar (°C).

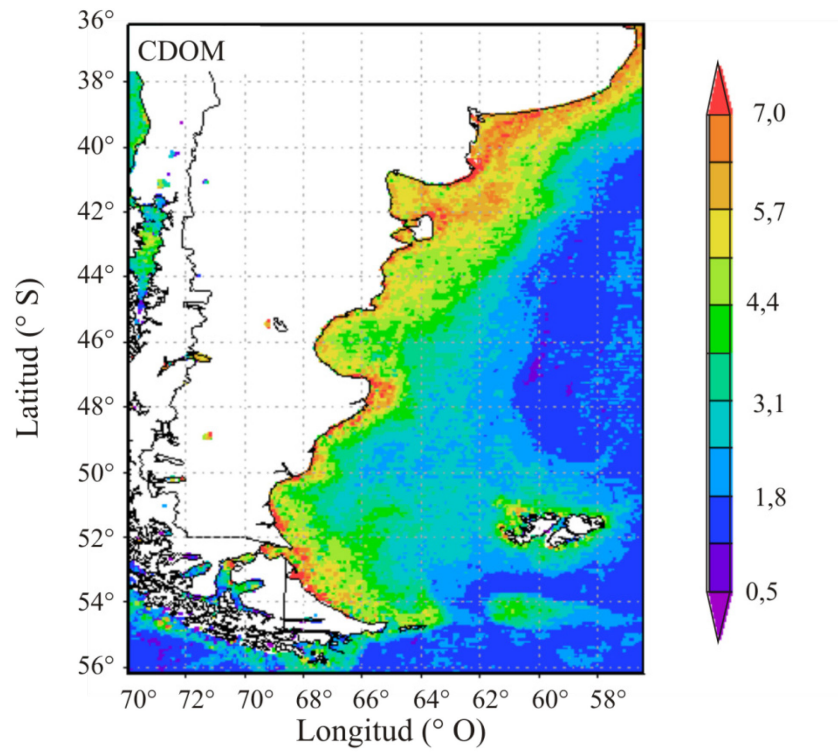


Figura 67. Distribución para el período enero 2007 - diciembre 2009 de valores promedios de índice de materia orgánica disuelta cromática media anual (CDOM).

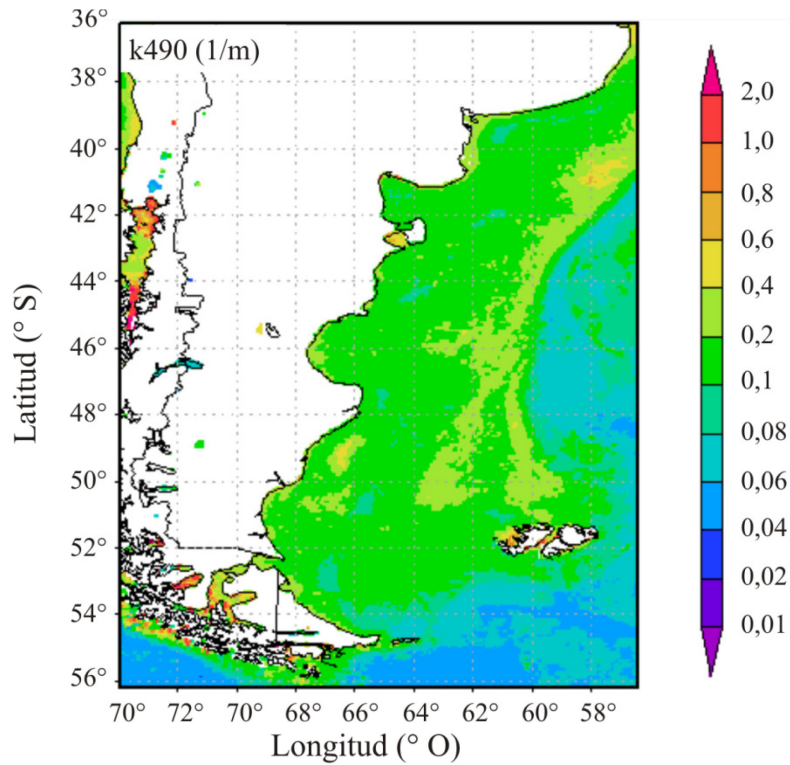


Figura 68. Distribución para el período enero 2007 - diciembre 2009 de valores promedio del coeficiente de atenuación difusa a 490 nm medio anual (k490).

Tanto la exposición al oleaje como la transparencia del agua de mar (k490) contribuyen en forma positiva a incrementar la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* en el intermareal (Fig. 69), siendo la transparencia del agua la variable explicativa más importante. Además, se observa que en sitios con alta exposición al oleaje la probabilidad de encontrar al erizo *P. magellanicus* en plataformas intermareales se incrementa rápidamente solo en sitios con altos valores de k490, mientras que dicho incremento es más lento en sitios con bajos valores de transparencia asociados (Fig. 69).

Tabla 32. Resultados de la regresión logística múltiple con selección de variables *forward* sobre la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* en el intermareal. Exp (b): *odd ratio (OR)* o razón de momios.

Variable	b	SE (b)	Wald χ^2	g.l.	p	Exp (b)	IC +95% Exp (b)	IC -95% Exp (b)
Constante	-9,06	3,15	8,26	1	0,004	0,00	-	-
Exp Oleaje	1,14	0,46	6,00	1	0,014	3,13	1,257	7,816
k490 medio	18,86	6,48	8,47	1	0,004	1559	475,398	5110

Ajuste Modelo	χ^2							
Modelo reducido	21,76			2	< 0,001			

% casos correctamente clasificados por modelo reducido: 86,11%

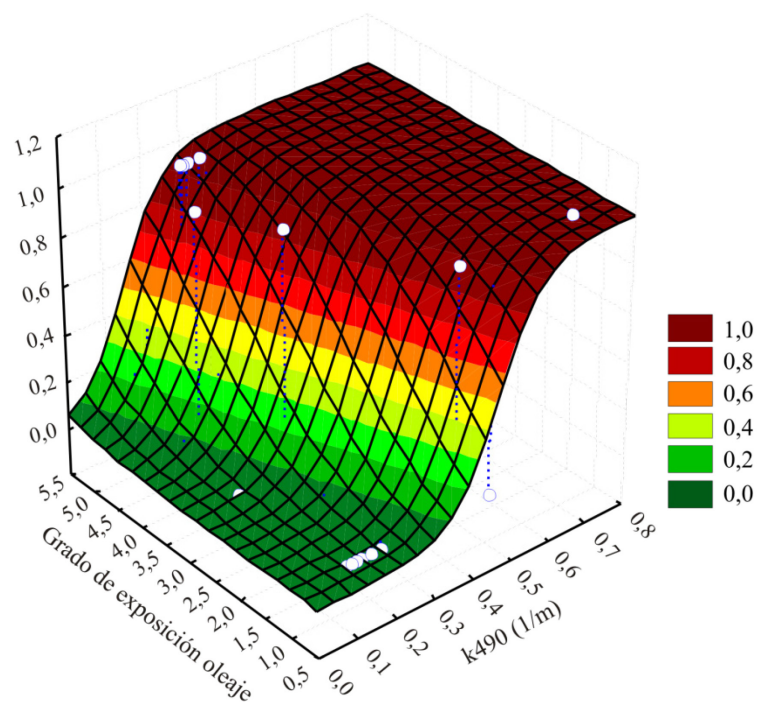


Figura 69. Modelo de regresión logística múltiple resultante de la selección de variables.

Enfoque a través de árboles de regresión y clasificación (CART)

El resultado del análisis no paramétrico a través de árboles de regresión y clasificación (CART) es un gráfico con estructura similar a un “árbol” compuesta por divisiones, nodos internos y nodos terminales (“hojas”). El análisis no paramétrico a través

de árboles de regresión y clasificación (CART) arrojó como resultado un árbol de regresión donde sólo se identificaron el coeficiente de atenuación difusa medio (k490) y el índice de materia orgánica disuelta cromática media (CDOM) como variables importantes en la clasificación de los sitios con *P. magellanicus*. El árbol de regresión resultante cuenta con dos divisiones y tres nódulos terminales (Fig. 70).

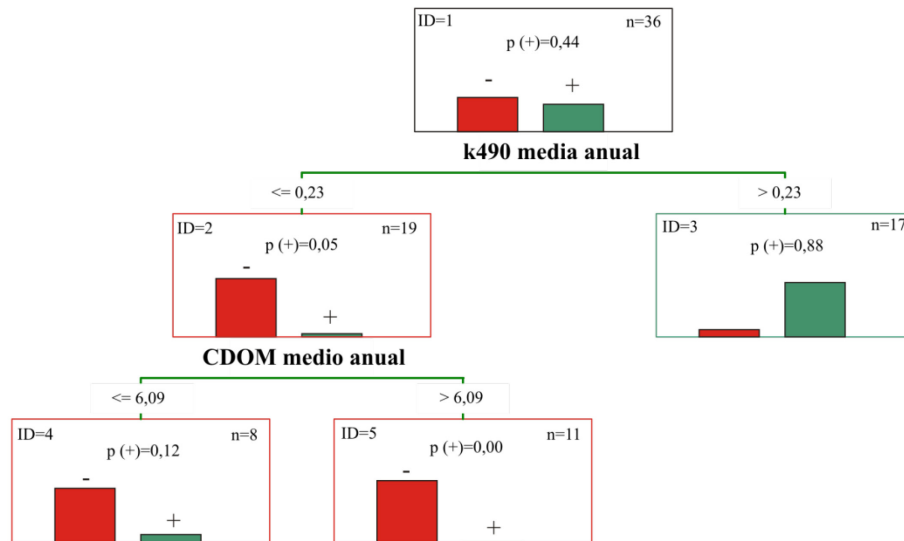


Figura 70. Árbol de regresión y clasificación (CART); +: presencia de *P. magellanicus*, -: ausencia de la especie en plataformas intermareales del Mar Argentino.

El ranking de importancia de las variables explicativas señaló una mayor importancia al coeficiente de atenuación media (k490) y a la materia orgánica disuelta cromática media (CDOM), mientras que la temperatura, la exposición al oleaje y la pendiente son menos importantes (Fig. 71). La variable más importante corresponde al coeficiente de atenuación (k490), la cual clasificó en la primera división 88% de los sitios con presencia del erizo en valores de transparencia superiores a 0,23/m. La segunda rama corresponde a la influencia del CDOM en aquellos sitios con bajos valores de transparencia del agua ($k490 < 0,23/m$), en donde a niveles menores o iguales a 6,09 se observa 12% restante de los sitios con erizos en el intermareal rocoso. Por su parte, los sitios con ausencia de *P. magellanicus* están estrechamente vinculados a valores bajos de transparencia del agua y altos valores de CDOM.

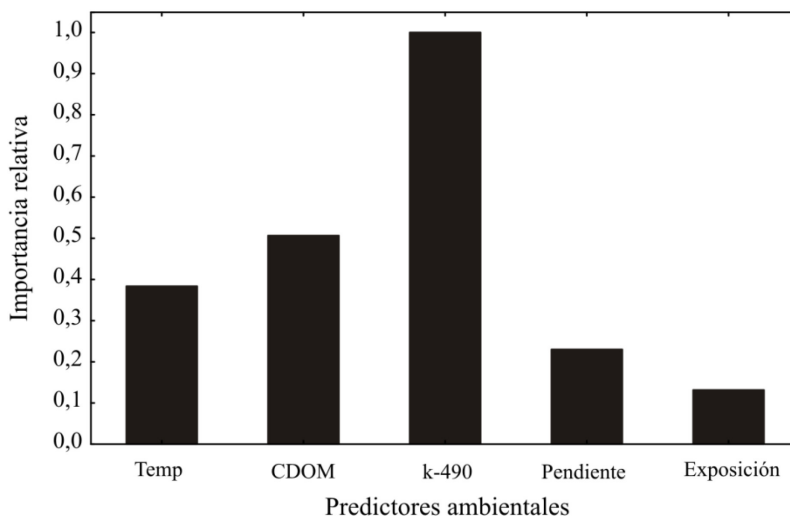


Figura 71. Ranking de importancia de variables predictoras asociadas al análisis CART.

Distribución vertical, abundancia y agregación de *P. magellanicus* en el golfo San Jorge

Variación vertical en las distribuciones de talla y densidad

Las distribuciones de tallas de *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad indican un aumento de la frecuencia de las clases de talla grandes desde los 0 metros hasta los 9-12 m de profundidad (Fig. 72). No se encontraron erizos en el nivel de profundidad correspondiente a 15 metros. La prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras entre niveles sucesivos indica que hay diferencias progresivas en la distribución de tallas hacia el submareal ($p < 0,005$), pero que los niveles submareales no difieren entre sí ($p = 0,10$) (Fig. 72). Se observa la presencia de reclutas y juveniles a partir del HIS y en ambos niveles submareales (Fig. 72). Por su parte, la distribución de tallas en el HMI presentó una distribución menos variable, con ausencia de clases de tallas menores a 14 mm de diámetro (Fig. 72). En promedio, las tallas más pequeñas se encuentran en el horizonte infralitoral superior.

Las densidades medias totales y de diferentes clases de tallas de *P. magellanicus*, se indican en la figura 73. El análisis con el conjunto de individuos recolectados, señala que las máximas abundancias se encuentran en el horizonte infralitoral superior (HIS)

alcanzando valores medios superiores a 100 ind.m⁻² (Fig. 73). El análisis por clase de talla revela que tanto los reclutas y juveniles como las clases de talla pequeñas (adultos I) alcanzan densidades medias de 7,7 ind.m⁻² y 56,2 ind.m⁻², respectivamente, en el HIS. Las clases de talla grandes (adultos II) presentan incrementos en su densidad media hacia los niveles más profundos, con densidades cercanas a 50 ind.m⁻² (Fig. 73).

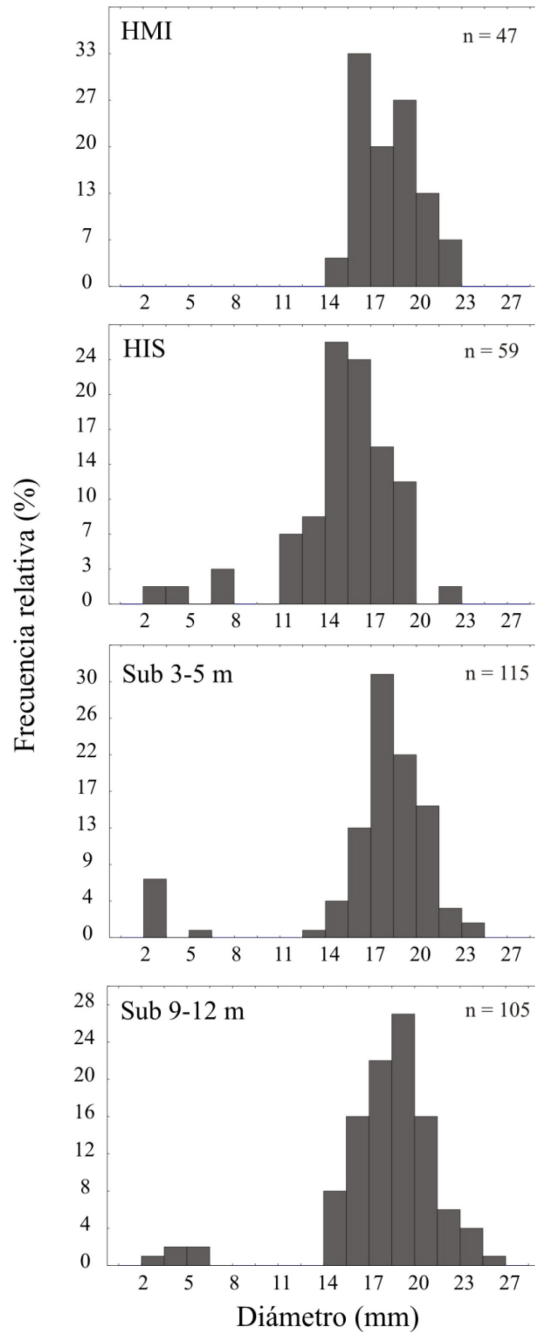


Figura 72. Distribuciones de tallas de *P. magellanicus* en un gradiente de profundidad en la zona central del golfo San Jorge.

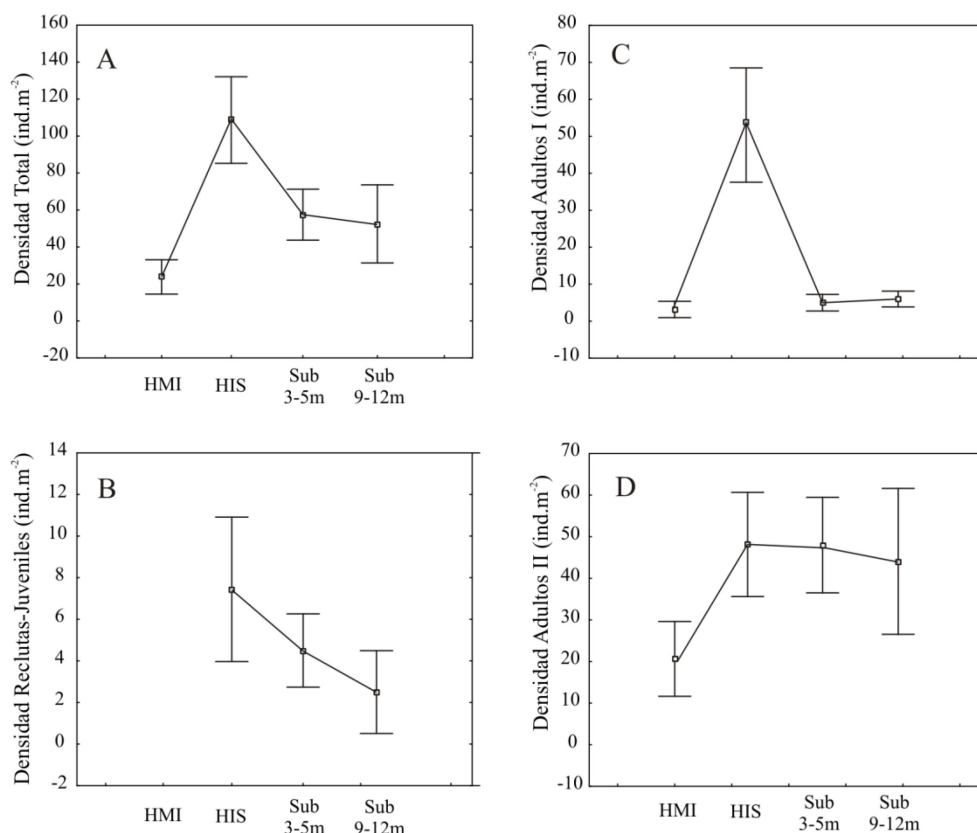


Figura 73. Densidades medias (\pm ES) de diferentes clases de talla de *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad ($n = 10-28$ u.m. por nivel).

Las abundancias de los juveniles y reclutas, y de la clase de talla pequeña (adultos I) se encuentran altamente correlacionadas ($r = 0,78$; $p < 0,001$), mientras que la abundancia de erizos de mayor tamaño (adultos II) no está correlacionada con las otras clases de tamaño ($p > 0,37$ en ambos casos).

Análisis canónico de correspondencias

Los resultados del análisis canónico de correspondencias (CCA) se muestran en un diagrama de ordenación de las clases de talla de *P. magellanicus* y las variables explicativas ambientales (Fig. 74). El modelo CCA explicó 75,1% de la variación total de las variables ambientales (Tabla 33).

El eje I, que explica 30,5 % de la inercia total, se encuentra correlacionado en forma positiva principalmente con la inundación ($r = 0,61$) y el espesor de sedimento ($r = 0,53$) y negativamente con la complejidad estructural ($r = -0,36$). Por su parte, el eje II se correlaciona principalmente y en forma negativa con la disponibilidad de algas ($r = -0,42$) y la profundidad ($r = -0,17$).

La profundidad se encontró correlacionada en forma positiva con el grado de inundación de agua, el espesor de sedimento y la disponibilidad de algas, y en forma negativa con la complejidad estructural (Fig. 74; Tabla 34). Los valores de inflación de la varianza (VIF), desvío estándar (DE) y medias ponderadas de cada variable explicativa del CCA se indican en la tabla 35.

Tabla 33. Resultados del análisis canónico de correspondencias (CCA). Significación del primer eje canónico: $p < 0,001$.

Ejes CCA	I	II	III	IV	Inercia Total
Valores propios	0,305	0,026	0,329	0,091	0,751
Correlaciones clases de talla-ambiente	0,695	0,467	0	0	
Porcentaje acumulado de la varianza de datos de clases de talla	40,6	44,1	87,9	100	
de relación clases de talla-ambiente	92,1	100	0	0	
Suma de valores propios					0,751
Suma de valores propios canónicos					0,331

Tabla 34. Correlaciones cruzadas entre variables explicativas en el CCA. Ret Agua: inundación de agua; Disp Alga: disponibilidad de algas; Esp Sed: espesor de sedimento; CE: complejidad estructural.

	Profundidad	Ret Agua	Esp Sed.	Disp Alga	CE
Profundidad	1,00	0,56	0,62	0,50	-0,26
Inundación	0,56	1,00	0,85	0,44	-0,22
Esp Sed	0,62	0,85	1,00	0,39	-0,22
Disp Alga	0,50	0,44	0,39	1,00	-0,12
CE	-0,26	-0,22	-0,22	-0,12	1,00

Tabla 35. Media ponderada, desvío estándar (DE) y valores de inflación de la varianza (VIF) de las variables explicativas en el análisis CCA.

Variable explicativa	Media	DE	VIF
Profundidad	3,693	3,1685	1,9123
Inundación	2,2836	1,2158	3,795
Espesor de sedimento	0,9097	0,7368	4,1121
Disponibilidad de algas	1,8086	0,658	1,414
Complejidad estructural	12,0839	2,9129	1,0835

Como se puede apreciar en el diagrama del CCA (Fig. 74), la distribución de las diferentes clases de talla de *P. magellanicus* es distinta. Los promedios pesados de las abundancias de reclutas y juveniles se asocian a ambientes costeros con alta complejidad estructural, e inundación y sedimentos cercanos a la media, alta disponibilidad de macroalgas y a profundidades mayores que la media (3,7 m respecto de la marea media), o sea a niveles correspondientes del HIS y submareales.

Los promedios pesados de las abundancias de los adultos I estuvieron asociados, al igual que los reclutas y juveniles, con ambientes de alta complejidad estructural, escaso sedimento y baja inundación pero, a diferencia de éstos, se asociaron a una baja disponibilidad de algas y profundidades menores que la media (HMI y HIS) (Fig. 74).

Por su parte, los promedios pesados de las abundancias de los erizos de mayor tamaño (adultos II) se asocian a profundidades altas (correspondiente a los niveles submareales), con mayor carga de sedimento, inundación permanente, alta disponibilidad de alga y ambientes de baja complejidad estructural (Fig. 74).

Modelos aditivos generalizados (MAG)

Los modelos aditivos generalizados (MAG) que analizan la relación entre la densidad y distintas variables ambientales, sólo mostraron respuestas significativas para las variables complejidad estructural, profundidad, espesor de sedimento, inundación de agua y disponibilidad de algas (Fig. 75; Tabla 36).

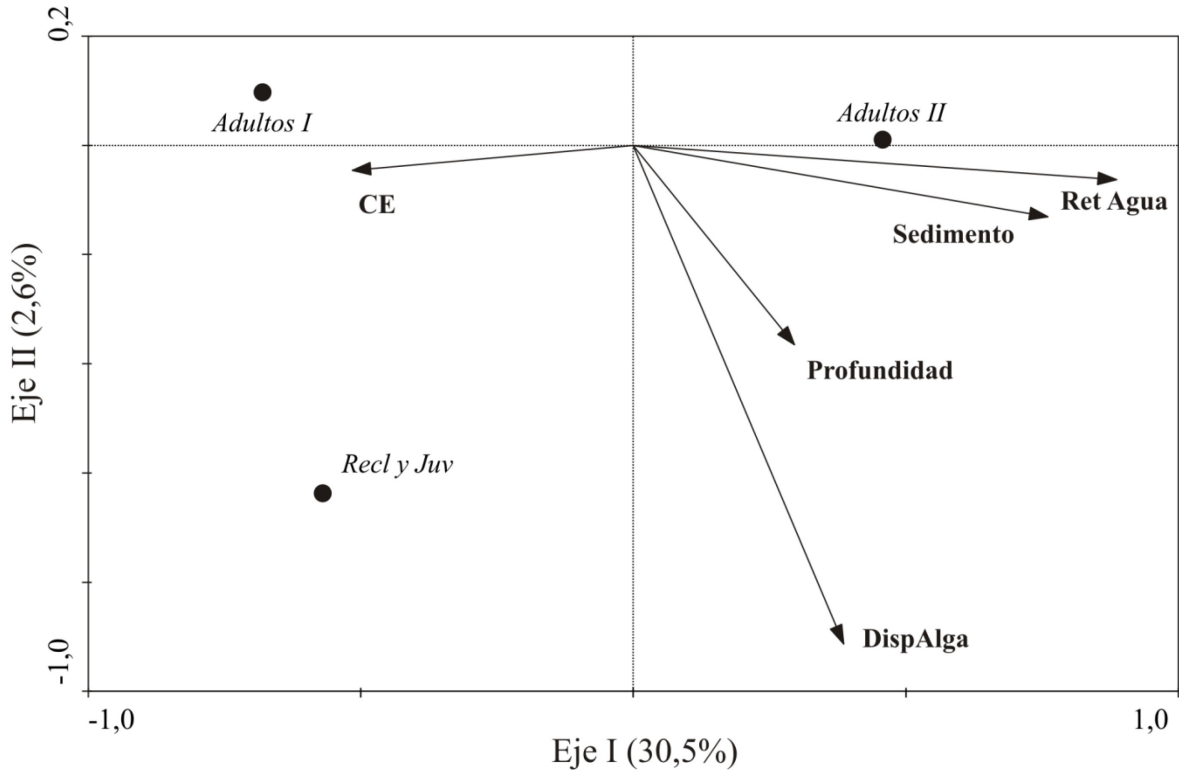


Figura 74. Diagrama de ordenación CCA (*biplot*). Los círculos representan diferentes categorías de tamaño de *P. magellanicus*. Las flechas indican variables explicativas: CE: complejidad estructural; DispAlga: disponibilidad relativa de algas; Ret Agua: inundación de agua.

En el caso de la profundidad, las curvas MAG (Fig. 75) indicaron una relación de tipo unimodal significativa sólo para las categorías de adultos (ambas clases de talla). Las clases de talla grandes (adultos II) exhiben un óptimo a 9 metros de profundidad con respecto al nivel de marea medio y es coincidente con la zona de máximo desarrollo del bosque de *M. pyrifera*. Por su parte, las categorías de adultos de talla pequeña (adultos I) presentan un óptimo a 4 metros desde la marea media (zona del HIS). La curva MAG de la distribución costera de erizos reclutas y juveniles no fue significativa con respecto a un modelo de distribución nulo, a pesar de existir un máximo a aproximadamente 6 metros de profundidad (zona de inicio de bosque de *M. pyrifera*) (Fig. 75).

Con respecto a la complejidad estructural, la abundancia de reclutas-juveniles y adultos I se incrementa en forma exponencial con la complejidad estructural. En cambio, en

los erizos de mayor clase de tallas (adultos II) la relación tiende a ser asintótica, con un incremento marcado en su densidad a valores más bajos de complejidad para luego permanecer alta y constante (Fig. 75).

La respuesta hacia incrementos en la cantidad relativa de sedimento es variable en las diferentes clases de tallas analizadas. Los reclutas-juveniles y adultos I presentaron máximos en ausencia de sedimento en el sustrato y una disminución progresiva con mayores cargas de sedimento. Por su parte, los erizos grandes tuvieron una respuesta unimodal con abundancias máximas en ambientes con leve cantidad de sedimento y bajas en zonas con alta cantidad de sedimento (Fig. 75).

La disponibilidad de macroalgas resultó solo significativa frente a un modelo nulo en los animales de clase de talla grandes (Tabla 36), en donde se encontró un modelo no lineal, asintótico, con abundancias máximas en zonas con alto aporte de macroalgas. Los reclutas, por su parte, tienen un patrón similar pero menos marcado en cuanto a cambios en la densidad y los pequeños ajustan a un modelo unimodal, con máximos en zonas con moderado aporte de macroalgas (Fig. 75). Sin embargo, la curva de respuesta para los reclutas y pequeños no difiere significativamente de un modelo nulo (Tabla 36).

El grado de inundación resultó solo significativo frente a un modelo nulo en reclutas, juveniles y adultos I (Tabla 36), en donde se encontró un modelo no lineal, con abundancias máximas en zonas con baja inundación y una disminución hacia mayores valores de inundación (Fig. 75). Por su parte, las clases de tallas mas grandes (adultos II) muestran un modelo unimodal, aunque no difiere significativamente de un modelo nulo (Tabla 36).

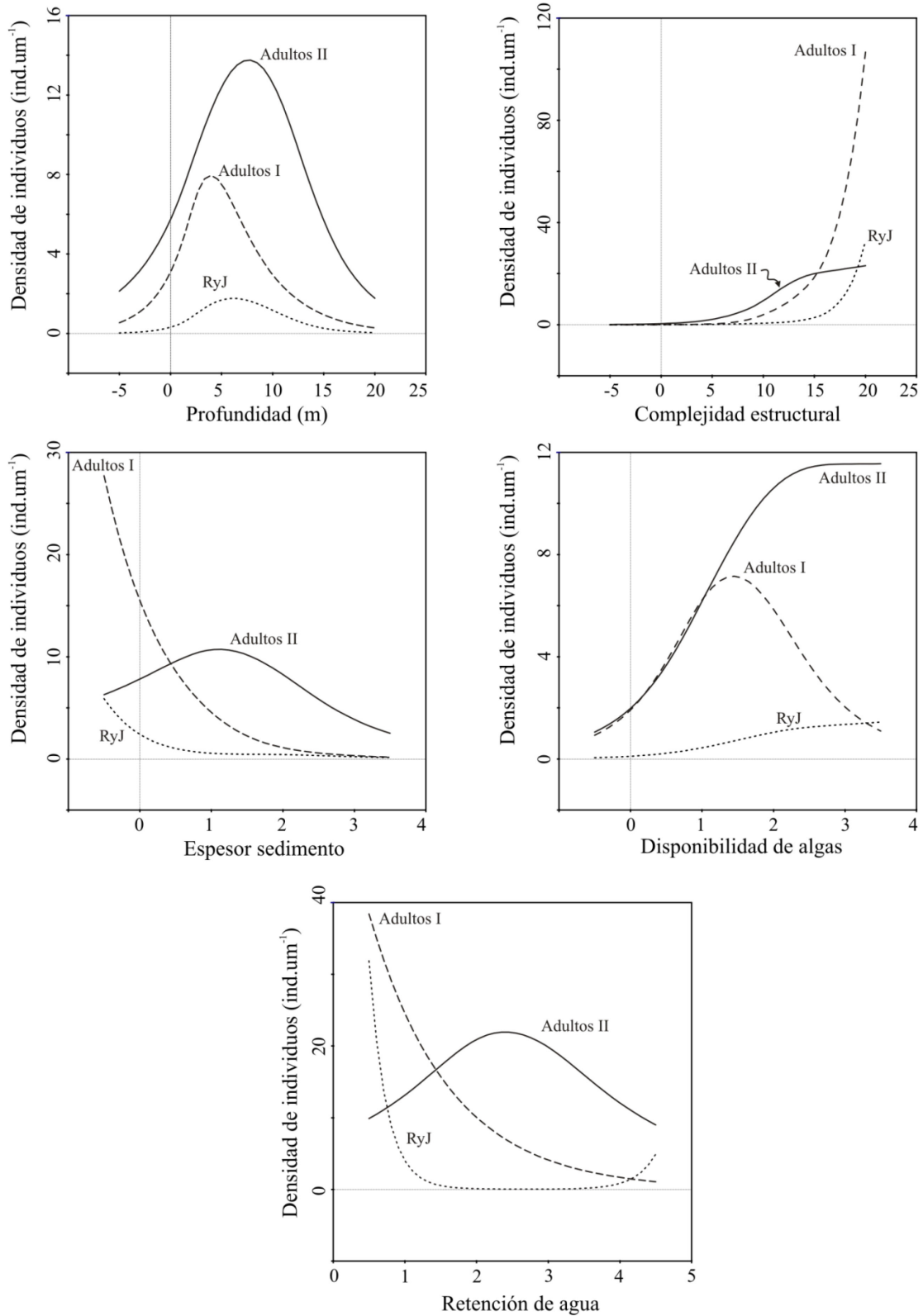


Figura 75. Curvas MAG de respuesta de diferentes clases de talla de *P. magellanicus* a diferentes variables explicativas utilizando modelos aditivos generalizados (MAG). RyJ: Reclutas y juveniles.

Tabla 36. Modelos Aditivos Generalizados (MAG) que relacionan la abundancia de diferentes clases de tamaño de *P. magellanicus* y una serie de predictores ambientales. Desv: Ajuste del modelo o desviación, representa la diferencia entre el modelo estimado y el saturado.

Predictor ambiental	Recl y Juv (< 11 mm)				Adultos I (11-16 mm)				Adultos II (> 16 mm)			
	Desv	F	p	AIC	Desv	F	p	AIC	Desv	F	p	AIC
Profundidad (m)	258,8	1,84	0,17	318,2	1198,2	3,11	<0,05	1382,4	1126,07	3,03	<0,05	1238,2
Complejidad Estructural	209,7	6,71	<0,005	247,9	841,1	16,50	<0,001	940,6	858,62	13,84	<0,001	941,1
Sedimento	248,4	3,26	<0,05	291,5	1034,1	8,96	<0,001	1153,8	1121,29	3,45	<0,05	1223,3
Disponibilidad de algas	276,2	0,8	0,45	347,4	1279,8	1,45	0,24	1499,5	1119,51	3,23	<0,05	1231,7
Retención de agua	150,1	9,05	<0,001	176,5	577,55	25,21	<0,001	638,57	472,07	2,24	0,12	543,7

g.l. modelo nulo: 72

Agregación espacial

El análisis de la agregación espacial de *P. magellanicus* en un gradiente de profundidad costera, revela que la disposición agregada es el patrón más frecuente según los tres índices de agregación utilizados (Fig. 76, Tabla 37). Sin embargo, existen diferencias entre índices, en cuanto al grado de agregación de las distintas clases de talla.

La clase de talla correspondiente a reclutas y juveniles se encuentra fuertemente agregada en el horizonte infralitoral superior (HIS), levemente agregada a 9-12 m de profundidad y con disposiciones tendiendo a la aleatoriedad (Índice de Green) e incluso con disposición uniforme (Índice Estandarizado de Morisita) en el submareal a 3-5 m de profundidad (Fig. 76, Tabla 37). La clase de talla correspondiente a tamaños pequeños presenta una fuerte agregación en ambos horizontes intermareales y disposiciones uniformes o tendientes a aleatorias en los horizontes submareales (Fig. 76, Tabla 37). Por último, las clases de talla correspondientes a animales grandes, se encuentran agregados en todos los niveles estudiados (Fig. 76, Tabla 37).

Tabla 37. Interpretación de los índices de agregación de *P. magellanicus* analizados en las tres categorías de talla analizadas.

Clases de Talla	Niveles			
	HMI	HIS	Sub 3-5 m	Sub 9-12 m
Todas las tallas				
I. Morisita Est.	Agr.	Agr.	Agr.	Agr.
I. Green	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Alta
I. Lloyd	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Leve - Azar	Agr. Alta
Reclutas y Juveniles				
I. Morisita Est.	--	Agr.	Unif.	Agr.
I. Green	--	Agr. Leve	Agr. Leve - Azar	Agr. Leve
I. Lloyd	--	Agr. Alta	Agr. Leve	Agr. Leve
Adultos I				
I. Morisita Est.	Agr.	Agr.	Unif.	Unif.
I. Green	Agr. Leve	Agr. Alta	Agr. Leve - Azar	Agr. Leve - Azar
I. Lloyd	Agr. Alta	Agr. Alta	Agr. Leve - Azar	Agr. Leve - Azar
Adultos II				
I. Morisita Est.	Agr.	Agr.	Agr.	Agr.
I. Green	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Alta
I. Lloyd	Agr. Leve	Agr. Leve	Agr. Leve - Azar	Agr. Leve

Agr./ Agr. Alta	Agr. Leve	Agr. Level - Azar	Uniforme
-----------------	-----------	-------------------	----------

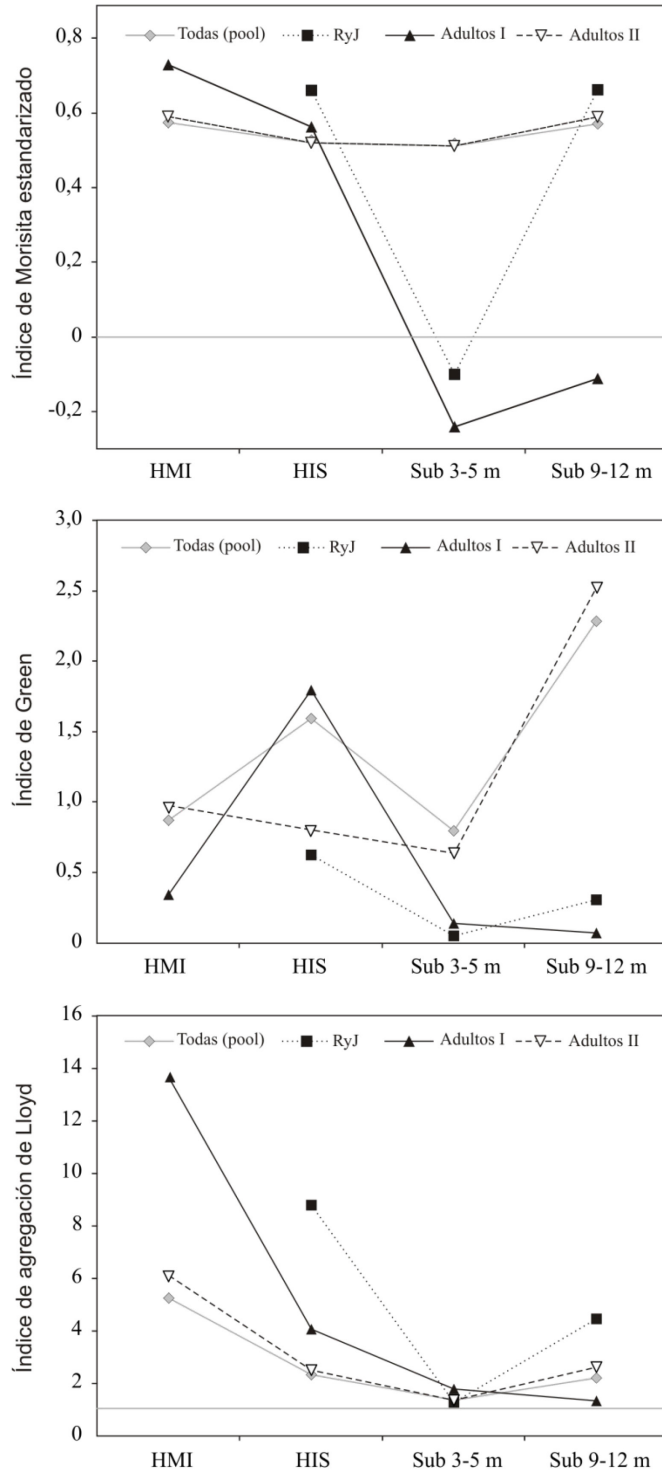


Figura 76. Valores de los índices de agregación de Morisita Estandarizado, Green y Lloyd para diferentes clases de talla de *P. magellanicus* en cuatro niveles costeros. HMI: horizonte mesolitoral inferior; HIS: horizonte infralitoral superior; Sub: Submareal. RyJ: reclutas y juveniles. La línea gris indica dispersión aleatoria, por encima de ésta se considera disposición agregada y por debajo, disposición uniforme.

DISCUSIÓN

La distribución costera de *P. magellanicus* en el Mar Argentino es discontinua, con presencia de la especie en plataformas de los horizontes mesolitoral inferior e infralitoral superior rocoso al sur de cabo Dos Bahías (Prov. del Chubut), hasta el sur de Caleta Olivia (Prov. Santa Cruz) (golfo San Jorge) y en el estrecho de Magallanes y canal Beagle. Existen diversos factores no excluyentes que podrían influenciar la distribución costera discontinua en el Mar Argentino, como son las variables oceanográficas (temperatura, cantidad de materia orgánica disuelta, transparencia de la columna de agua próxima, corrientes), topográficas (ej. pendiente de la restinga; grado de exposición al oleaje), biológicas (ej. altas densidades de poblaciones submareales, disponibilidad de larvas), e interacciones entre ellas.

La temperatura tiene un papel importante al determinar las condiciones de supervivencia de muchas especies de invertebrados marinos, entre ellas los erizos de mar (Sala *et al.* 2012). Algunos estudios han demostrado que la temperatura afecta las tasas fisiológicas y bioquímicas a nivel individual, y puede además afectar la habilidad para sobrevivir, crecer y reproducirse afectando propiedades poblacionales (Thomas *et al.* 2000; Kordas *et al.* 2011). Algunas especies exhiben diferentes respuestas que incluyen la selección térmica del hábitat para evitar temperaturas letales y las temperaturas seleccionadas suelen reflejar la historia térmica reciente o un estado de aclimatación térmica (Díaz *et al.* 2011). La ausencia de individuos en plataformas intermareales al norte de Cabo Dos Bahías (~44,5°S; Prov. del Chubut), puede relacionarse a un mayor estrés ambiental en el intermareal y a un efecto letal de las altas temperaturas durante el verano. Al respecto, Díaz *et al.* (2011) han demostrado que los erizos de mar *Strongylocentrotus purpuratus* y *S. franciscanus* pueden presentar un comportamiento termo-regulado cuando se disponen en un gradiente térmico. En la misma línea, Sewell y Young (1999) señalan que la distribución de *Echinometra lucunter* puede estar limitada por la tolerancia térmica del adulto.

Aun así, la temperatura por sí sola no explica la llamativa ausencia de *P. magellanicus* en las plataformas intermareales entre las latitudes 47 °S (cabo Blanco, Santa Cruz) y 54 °S (cabo San Pablo, Tierra del Fuego). La circulación oceánica de la región

indica que las aguas costeras se originan como consecuencia de la mezcla de agua subantártica procedente de la Corriente del cabo de Hornos, con agua que ingresa al Atlántico por el estrecho de Magallanes, diluida por aportes continentales de agua dulce (Piola y Rivas 1997). La corriente costera fluye a lo largo de la costa de la Provincia de Santa Cruz y es afectada por los vientos dominantes del oeste, los cuales producen una pluma de agua verticalmente homogénea por acción de las corrientes de marea y el viento (Acha *et al.* 2004). A la altura del cabo Tres Puntas, el flujo se bifurca en dos ramas principales; una ingresa al golfo San Jorge por su extremo sudeste y propicia la formación de un importante frente termohalino (Akselman 1996; Fernández *et al.* 2008), y otra se aleja de la costa en dirección N-NE, afectando la boca del mencionado golfo (Fernández *et al.* 2005; Fernández 2006). En este marco oceanográfico, el análisis de regresión logística y CART indicaron que el grado de transparencia del agua (k490) en mayor medida y la cantidad de materia orgánica cromática disuelta (CDOM), en menor grado, podrían contribuir a su ausencia en el intermareal de *P. magellanicus* entre esas latitudes. Las plataformas intermareales ubicadas al sur de cabo Blanco y hasta Tierra del Fuego sobre el océano Atlántico, caracterizadas por la ausencia de la especie, presentaron bajos valores de k490 y altos valores de CDOM. Por su parte, los sitios con presencia de *P. magellanicus* poseen bajos valores de CDOM y altos de k490. Al respecto, Phillips y Shima (2006) señalan que la turbidez del agua puede afectar la supervivencia de la larva equinopluteus de *Evechinus chloroticus* y, por ende, podría afectar el asentamiento de la larva y la distribución de la especie.

La distribución latitudinal discontinua en el intermareal podría también ser el resultado de alteraciones en la disponibilidad de larvas de *P. magellanicus* y reclutamiento en las poblaciones submareales contiguas. Al respecto, se han encontrado *gaps* latitudinales en otras especies de invertebrados marinos que fueron señaladas como un fallo o una baja en la tasa de reclutamiento (Ebert y Russell 1988; Roughgarden *et al.* 1988; Menge *et al.* 2004). El reclutamiento puede, a su vez, verse afectado por factores hidrodinámicos y accidentes topográficos debido a que las larvas presentan capacidad de locomoción limitada y dependen en gran medida del movimiento de las masas de aguas, las cuales varían latitudinal y localmente.

Una probable explicación de la presencia de *P. magellanicus* en plataformas intermareales del centro y sur del golfo San Jorge, son las condiciones oceanográficas y biológicas que propiciarían una alta abundancia y asentamiento de esta especie. Según Fernández (2006), la fauna de golfo San Jorge está sectorizada y *P. magellanicus* es la especie dominante, con presencia de ella incluso en los fondos lodosos del centro del golfo. Fernández (2006) señala que antes del año 1998, *P. magellanicus* no se encontraba en el centro del golfo y que, a partir de esa fecha, fue expandiendo su rango de distribución a la totalidad del golfo siendo una especie dominante. Según Roux y Bertuche (1998) esto se debe a un fenómeno de defaunación y recolonización, en donde alteraciones o disturbios físicos o químicos, conducen a una reducción de diversidad y desarrollo de “poblaciones monoespecíficas” con incremento en su biomasa. Según Fernández (2006), el golfo San Jorge se encontraría en la actualidad en una etapa de recolonización y *P. magellanicus* sería la especie indicadora de este cambio.

Las características topográficas de los sitios relevados (ej. pendiente, exposición al oleaje) pueden también influenciar la presencia de la especie en las plataformas intermareales. Pese a esto, la presencia de *P. magellanicus* en franjas costeras con una amplia diversidad de accidentes topográficos observados en el golfo San Jorge, indicarían que sus efectos son menores. La regresión logística estableció que en los sitios con mayor exposición al oleaje la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* se incrementa rápidamente solo en sitios con mayor transparencia del agua de mar, mientras que dicho incremento es más lento en sitios con menores valores de transparencia (k490) asociados. El modelo logístico predictivo toma en cuenta los sitios ubicados en el canal Beagle y Fuerte Bulnes, donde la exposición al oleaje es más baja que en los sitios muestreados del golfo San Jorge y excluye aquellos sitios con alta exposición al oleaje pero baja transparencia del agua de mar.

La complejidad de los factores que interactúan en la distribución de las especies es alta (Rivadeneira y Fernández 2005) y las comparaciones latitudinales en la abundancia de invertebrados marinos con baja movilidad necesita realizarse con cuidado, ya que existen factores microambientales locales que operan fuertemente, e incluso pueden existir interacciones entre la abundancia, el tiempo de vida y el tamaño corporal (Lewis 1986). Por ello, son necesarios nuevos relevamientos y/o experimentos para intentar explicar la

distribución discontinua encontrada. Futuros estudios podrían analizar la asociación entre la abundancia en plataformas intermareales y ambientes submareales, y analizar mecanismos de asentamiento larval en diferentes condiciones ambientales. Asimismo es interesante explorar el papel de las corrientes costeras en la retención y traslado de larvas hacia los ambientes costeros.

En la costa central del golfo San Jorge, las densidades de *P. magellanicus* presentan una respuesta unimodal con bajas densidades tanto en los niveles superiores del intermareal como a profundidades del orden de los 15 metros. Cordeiro *et al.* (2014) señalan en arrecifes rocosos de Brasil, que las abundancias de las especies de equinoideos disminuyen con la profundidad debido a cambios como la exposición a la luz, exposición al oleaje y la alta sedimentación. Nuestros resultados indican que *P. magellanicus* se distribuye desde el horizonte mesolitoral inferior hasta fondos rocosos de 12 m y que la densidad disminuye con la profundidad. No se encontraron erizos a profundidades de 15 metros donde el acúmulo de sedimento es superior; sin embargo, existen registros de la especie a mayor profundidad en fondos con sedimento fino (Fernández 2006). Este tipo de distribución bimodal respecto de la profundidad es posible que esté relacionado con la granulometría del sedimento. Al respecto, Zaixso (1993) señala que las vieiras *Aequipecten tehuelchus* y *Zygochlamys patagonica*, se distribuyen verticalmente en forma diferencial en los golfos San José y San Matías; prefiriendo los sustratos de granulometría gruesa ubicados por lo general en aguas someras y utilizando los fondos de granulometría fina sólo en aguas profundas o en sitios protegidos, probablemente debido a la escasa resistencia de juveniles y adultos a los sedimentos en suspensión. En golfos expuestos a las olas como el San Jorge, *P. magellanicus* se ubicaría en sustratos rocosos o de granulometría gruesa en aguas someras y sólo escogería sustratos finos en aguas profundas donde no hay efecto de resuspensión de sedimentos. En el golfo San José, *P. magellanicus* parece estar relacionada principalmente con sitios dominados por sustratos gruesos y con corrientes de superficie fuertes o alta hidrodinámica (Zaixso y Lizarralde 2000).

El horizonte mesolitoral inferior es el límite superior en su distribución vertical en la región estudiada y los individuos fueron encontrados en canalizos o pozas de marea de dimensiones variables, con densidades medias cercanas a los 22 ind.m⁻². En el horizonte infralitoral superior se los encontró en bancos de cholga *Aulacomya atra atra* y en

pequeños encharcados, a menudo cubiertos por diferentes elementos que utilizan como cobertura (Capítulo IV). Las densidades máximas (533 ind.m^{-2}) se registraron en este nivel y se encontró un promedio de 109 ind.m^{-2} . El límite superior en la distribución vertical en especies que habitan el intermareal está restringido principalmente por la desecación (viento), insolación y temperaturas extremas, dado que incluso las pozas de marea de niveles superiores pueden experimentar más calentamiento o enfriamiento que aquellas de niveles inferiores. Este gradiente ambiental (gradiente de estrés intermareal) afecta los patrones de asentamiento de numerosas especies (Raffaelli y Hawkins 1996). En las plataformas rocosas de la costa central del golfo San Jorge, *P. magellanicus* es una especie típica que habita principalmente los niveles inferiores de la restinga y es abundante en el submareal rocoso somero.

El análisis CCA y las curvas MAG indican que la abundancia promedio pesada de los individuos de mayor tamaño corporal se asocia a profundidades mayores, correspondientes a los niveles submareales; que los adultos I, se asocian a profundidades menores que la media (HMI y HIS) y que las abundancias promedio de los animales más pequeños se asocian a la HIS y submareal. Por lo general los reclutas y juveniles se hallan en refugios o en ambientes crípticos como los proporcionados por algas coralináceas, mientras que los más grandes suelen estar más expuestos y en ambientes de menor complejidad estructural debido, quizás, a una menor disponibilidad de refugios óptimos, sobre todo en el submareal. La ausencia de juveniles y el predominio de tallas pequeñas en el límite superior de su distribución superior (HMI) podrían indicar poco éxito del asentamiento larval, un reclutamiento irregular y/o mortalidad diferencial debido a un mayor estrés ambiental. Por su parte, la dominancia de adultos de clases de talla grandes en los niveles submareales profundos, está asociada a una alta disponibilidad de alimento y sugiere una migración de parte de la población hacia aguas más profundas. Además, el desarrollo de bosques de *M. pyrifera* genera recursos tróficos para la especie en ese nivel (Capítulo III) y esto podría resultar en mejores condiciones alimenticias y mayor crecimiento somático en estos ambientes.

El número de reclutas y juveniles de una población puede estar afectado por las interrelaciones entre tres procesos: (1) selección de sustrato, (2) disponibilidad de larvas y (3) mortalidad temprana juvenil (Cameron y Schroeter 1980). La variabilidad en el

reclutamiento es común en erizos de mar (Tegner y Dayton 1981; Cameron y Schroeter 1980; Breen *et al.* 1985; Andrew y Underwood 1989; Morgan *et al.* 2000). Si bien este capítulo no tuvo como objeto el análisis de la variación espacial y temporal del reclutamiento, se obtuvieron datos útiles para analizar la variación vertical durante el invierno. Considerando que los desoves ocurren en primavera y verano (Capítulo I) y un tiempo estimado de 1-2 meses de vida larvaria (Kino y Kani 2009), los mayores asentamientos deberían producirse durante el comienzo de verano y principios de otoño. Los datos aquí analizados, corresponden a la distribución vertical aproximadamente seis meses luego del periodo de mayor potencial de asentamiento, por lo que la actual distribución de reclutas y juveniles podría estar afectada por eventos post-metamórficos, como mortalidades y fenómenos de migración. Al respecto, en especies del género *Strongylocentrotus* inmediatamente después del asentamiento larval, los juveniles buscan y migran a microambientes con menores tasas de mortalidad (Cameron y Schroeter 1980). No obstante, otros autores sugieren que la migración a gran escala no es posible y que la mortalidad luego del asentamiento determina la distribución y el aporte de reclutas a las poblaciones (Rowley 1989; Morgan *et al.* 2000). En algunas especies se han encontrado altas correlaciones entre la densidad de juveniles y los adultos (Ouréns *et al.* 2014) e incluso se han descripto asociaciones de protección entre los juveniles y los adultos de estas especies (Breen *et al.* 1985; Nishizaki y Ackerman 2007; Ouréns *et al.* 2014). Los modelos MAG señalan que las densidades máximas de los reclutas y juveniles no se hallaron asociadas a las de los erizos adultos, lo que no apoya la hipótesis de posibles mecanismos de protección a los reclutas y juveniles por parte de los adultos de *P. magellanicus*. La existencia de reclutas y juveniles de *P. magellanicus* en los niveles más bajos del intermareal y en zonas submareales someras rocosas está asociada a altos valores de complejidad estructural y a condiciones que podrían facilitar el asentamiento de la larva. En contraste, la ausencia de reclutas y juveniles de *P. magellanicus* en niveles superiores del intermareal (HMI), podrían indicar altas tasas de mortalidad de reclutas, producto de altos niveles de estrés ambiental. El monitoreo en el tiempo del plancton y del asentamiento larval, así como de las características hidrográficas circundantes, podrían mejorar nuestro conocimiento de los patrones de dispersión y asentamiento de *P. magellanicus*.

Otros mecanismos que no fueron analizados, pero podrían alterar las densidades de erizos de mar, son los eventos de mortalidad por depredación. En otros ecosistemas costeros, las poblaciones de erizos de mar se encuentran reguladas por depredadores especializados como la nutria marina (Estes y Palmisano 1974; Estes y Duggins 1995), langostas y cangrejos (Mann 1977; Tegner y Levin 1983; Fagerli *et al.* 2014), peces (Cowen 1983; Sala y Zabala 1996) y estrellas de mar (Duggins 1983) entre los más importantes. En los ecosistemas costeros patagónicos y del sur de Chile, no se evidencia un depredador tope que actúe sobre erizos de mar adultos (Barrales y Lobban 1975; Castilla 1985; Vásquez y Buschmann 1997). En el golfo San Jorge se ha registrado la depredación por parte de centollas *Lithodes santolla* (Balzi 2005; Vinuesa *et al.* 2013), el langostino *Pleoticus muelleri* (Roux *et al.* 2009) y de estrellas de mar *Cosmasterias lurida* (Tolosano, com. pers.). Otra potencial causa de mortalidad es la depredación de reclutas en ensamblajes de coralináceas articuladas durante los primeros estadios de asentamiento por parte de poliquetos o cangrejos que habitan este ambiente.

La complejidad estructural es considerada un factor importante que influencia la distribución y abundancia de especies, al proveer de refugio contra depredadores o influenciar la disponibilidad de recursos y la tasa de alimentación (Dean y Connell 1987; Safriel y Ben-Eliahu 1991; Attrill *et al.* 2000; Hereu *et al.* 2005). Hunter y Sayer (2009), señalan una relación positiva entre la complejidad del hábitat y la abundancia de especies de invertebrados marinos de aguas templadas. Los hábitats con mayor complejidad encontrados en este estudio (ej. fondos con conchilla suelta en pozas de marea, algas coralináceas articuladas, grampones de *M. pyrifera*) proporcionan una mayor cantidad de estructuras físicas (grietas, oquedades y elementos que sobresalen del fondo). Éstos incrementarían el número de refugios, la superficie potencialmente disponible para el asentamiento larval y en general aumentarían los nichos disponibles y, en consecuencia, la diversidad y la disponibilidad de alimento (Attrill *et al.* 2000; Downes *et al.* 2000). El efecto de la complejidad estructural en erizos de mar ha sido estudiado por algunos autores (McClanahan y Shafir 1990; Benedetti-Cecchi y Cinelli 1995; Hereu *et al.* 2005; Entrambasaguas 2008; Cordeiro *et al.* 2014). En líneas generales, se han encontrado asociaciones positivas entre la complejidad estructural y las densidades de erizos de mar (McClanahan y Shafir 1990; Andrew 1993; Cordeiro *et al.* 2014). El análisis de las curvas

MAG, indican un efecto notorio y positivo de la complejidad estructural sobre las densidades de las clases de talla más pequeñas y sobre los reclutas y juveniles de *P. magellanicus*. Las clases de talla más grandes se hallaron asociadas a una complejidad estructural menor. Observaciones circunstanciales indican que en el sector más bajo del infralitoral superior, los erizos de tallas intermedias se encuentran fuertemente anclados dentro de oquedades con ayuda de sus espinas. Hereu *et al.* (2005) sostienen que la complejidad estructural del hábitat favorece la supervivencia de juveniles de *Paracentrotus lividus* a corto plazo (Hereu *et al.* 2005). En otras especies, la presencia de oquedades disminuye la tasa de depredación y promueve el reclutamiento del erizo verde *Strongylocentrotus purpuratus* (Scheibling y Raymond 1990; Scheibling y Hamm 1991). Resultados similares han sido encontrados en *Strongylocentrotus franciscanus* (Palleiro-Nayar *et al.* 2011), *Centrostephanus rodgersii* de Australia (Andrew 1993) y *Diadema antillarum* en las Islas Canarias (Hernández *et al.* 2008). El incremento de la complejidad del hábitat probablemente influye en *P. magellanicus* a través de distintos mecanismos: (1) disminuye la mortalidad causada por la depredación y (2) reduce la severidad del estrés físico, principalmente la acción del oleaje, o la intensidad lumínica.

El efecto de la sedimentación sobre la distribución vertical de *P. magellanicus*, sugiere que las clases de tallas más afectadas en la costa son los reclutas y juveniles, y los adultos de tallas menores. Por su parte, los efectos sobre individuos de mayor talla serían menores. Los efectos de la sedimentación en sustratos rocosos son complejos, pero pueden producir mortalidades por enterramiento y anoxia, daños físicos por abrasión, entre otros (Airoldi 2003). Zaixso y Lizarralde (2000) sugieren que la abundancia de *P. magellanicus* del golfo San José y sur del golfo San Matías, disminuye con el aumento de la fracción de arenas muy finas. En el mismo sentido, Phillips y Shima (2006) indican que la presencia de sedimento puede alterar el asentamiento larval de *Evechinus chloroticus*.

Los resultados relacionados con la dispersión de *P. magellanicus*, corroboran las observaciones de Krebs (1999), que indica que el patrón de agregación contagiosa es el más común en poblaciones naturales. En el presente trabajo se observa que esta disposición es la más frecuente, tanto para el *pool* de animales como para cada categoría de talla. No obstante, se registran variaciones verticales en la disposición espacial para las categorías de tallas correspondientes a los reclutas y juveniles, y a los adultos de menor tamaño corporal.

La agregación espacial es fuerte en los niveles intermareales del HMI e HIS. En cambio, a profundidades de 3-5 m, donde predomina el bosque de cachiyuyo, las clases de talla correspondientes a reclutas y adultos pequeños tienen una dispersión menos agregada, tendiendo a aleatoria. A profundidades mayores (zona post-bosque de cachiyuyo), la agregación vuelve a ser la regla. Estas observaciones sugieren que en los niveles intermareales, la disposición contagiosa es común dada la fuerte fragmentación de los ambientes en los horizontes estudiados (ej. pozas de marea, encharcados, mantos de mitílidos). La heterogeneidad o complejidad tanto física como biológica, influencia el comportamiento de los herbívoros en diversos sistemas ecológicos y puede ocasionar agregaciones (Andrew 1993). Además, la variabilidad de los factores ambientales dentro de las pozas de marea, tales como la exposición al aire y la acción del oleaje, favorecería la disposición agregada de la especie. Por su parte, la menor agregación observada a profundidades de 3-5 m podría indicar tanto un ambiente menos fragmentado y homogéneo como uno donde los factores ambientales fueran menos estresantes. Futuros estudios deberían considerar el efecto del estado del bosque sobre aspectos demográficos de *P. magellanicus*. El nivel correspondiente a 9-12 m presenta una mayor influencia de sedimento y se observa más fragmentado que el anterior, al ser una zona de transición con canalizos y rocas sueltas. En esta zona la disposición espacial es agregada en concordancia con lo expuesto antes. Además, en este nivel se han observado agregaciones de *P. magellanicus* sobre las frondes sueltas de *M. pyrifera* acumuladas en el fondo (Tolosano, com. pers.). Al respecto, nuestros resultados indican una relación positiva entre la disponibilidad de algas y la densidad de adultos de *P. magellanicus*, lo cual podría contribuir a la formación de agregaciones alimenticias en este nivel. Los fenómenos de agregación de erizos de mar han sido estudiados en algunas especies (Vadas *et al.* 1986; Lauzon-Guay y Scheibling 2007). Al respecto, Rodríguez y Fariña (2001) indican un fenómeno de agregación por alimento similar en *Tetrapygyus niger*. Próximos estudios podrían contemplar cambios temporales en los patrones de agregación de *P. magellanicus* en relación con la disponibilidad de alimento y la densidad poblacional.

CONCLUSIONES

A continuación se exponen las principales conclusiones de las investigaciones realizadas sobre el ciclo reproductivo, crecimiento, ecología trófica, comportamiento cobertor y aspectos de su distribución, abundancia y agregación de *Pseudechinus magellanicus* en el golfo San Jorge:

- ✓ *Pseudechinus magellanicus* es una especie dioica y la proporción de sexos tiene una relación 1:1 y no varía con el tamaño corporal ni con la época del año.
- ✓ La ovogénesis y espermatogénesis presentan un ciclo anual con un patrón de desove fuertemente estacional. Los machos maduran más rápidamente que las hembras y presentan una mayor prevalencia temporal de los estadios de madurez gonadal. Los pesos gonadales de *P. magellanicus* son equivalentes en los dos sexos y el ciclo gonadal es sincrónico entre sexos y en diferentes años.
- ✓ Se identifica una evacuación de gametas de naturaleza masiva principalmente en septiembre, en los dos años estudiados y se ha encontrado evidencia de frezas menores durante el verano, asincrónicas entre sexos. El estadio de reabsorción es corto (octubre). El incremento subsiguiente en los pesos gonadales se debe principalmente al incremento del tamaño y cantidad de gametas, a diferencia de lo que ocurre en otras especies de equinoideos donde este incremento se debe principalmente a la proliferación de células fagocíticas nutritivas.
- ✓ La especie produce varias cohortes de ovocitos cada año, concentradas principalmente, a fines de primavera e inicios de verano. Los ovocitos se desarrollan en forma sincrónica y una vez maduros se acumulan en forma progresiva en el lumen del acino. Los ovocitos primarios (previtelogénicos) predominan en los meses posteriores al desove.
- ✓ La temperatura y la cantidad de horas luz explican 70% de la variación de los pesos gonadales, encontrándose una relación positiva para la temperatura y negativa para

el fotoperíodo. El desove coincide con el incremento en la cantidad de horas luz y el primer incremento de temperatura de agua de mar, y ocurre un mes antes o durante el máximo de concentración primaveral en el agua de mar de la clorofila *a*.

- ✓ La marcación química con calceína fue una técnica óptima, obteniéndose una tasa de recaptura de 10,2 %.
- ✓ La tasa de crecimiento (mm.año^{-1}) de *P. magellanicus* en función del diámetro de caparazón inicial indicó, en líneas generales, escaso crecimiento individual, con mayores crecimientos en animales de menor tamaño ($\sim 1,3 \text{ mm.año}^{-1}$) y menores en los más grandes ($\sim 0,4 \text{ mm.año}^{-1}$).
- ✓ Los diámetros máximos asintóticos establecidos por el modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy y de Richards fueron 29,9 y 26 mm, respectivamente. Por su parte, la constante de crecimiento (k), presentó valores bajos en ambos modelos (0,046 y 0,062, respectivamente). La tasa máxima de crecimiento instantánea según Brody-Bertalanffy es de $1,36 \text{ mm.año}^{-1}$, mientras que el modelo de Richards predice un máximo de $2,69 \text{ mm.año}^{-1}$; ambos modelos establecen el máximo de crecimiento en los animales recién reclutados.
- ✓ Los datos de crecimiento por incremento se ajustaron mejor al modelo de crecimiento de Brody-Bertalanffy que al modelo de Richards. Se registra alta variabilidad en el crecimiento dentro de la misma población estudiada, diferencias que pueden responder tanto a causas genéticas como a efectos micro-ambientales que son propios de las pozas de marea donde se llevó a cabo el estudio.
- ✓ La especie combina un crecimiento lento junto a diámetros máximos bajos y posee el índice de crecimiento ($\theta = 1,61$) y el diámetro máximo más bajo registrados hasta el momento en erizos de mar. La estructura de edades estimadas indica edades mínimas de 7 y 10 años ($\sim 10\text{-}12 \text{ mm}$) y máximas de 36 y 37 años ($\sim 23\text{-}24 \text{ mm}$). Las edades mejor representadas están entre los 15 y los 21 años según el modelo de Brody-Bertalanffy y entre 11 y 18 años según el modelo de Richards.

- ✓ En la costa central de golfo San Jorge, *Pseudechinus magellanicus* es una especie generalista y omnívora, alimentándose de una gran diversidad de algas e invertebrados. Las presas comprenden 67 ítems pertenecientes a algas/protistas, cinco ítems a cianobacterias y 32 ítems animales.
- ✓ Los contenidos estomacales e intestinales de *P. magellanicus* reflejan el tipo de alimento disponible en el ambiente. La dieta es variable a escalas espaciales menores y depende fundamentalmente de la profundidad. Los erizos que habitan la zona intermareal tienen en sus contenidos raspaduras de mitílidos, algas coralíneas articuladas, restos de algas filamentosas y foliosas, y crustáceos típicos y abundantes de ese nivel. Los erizos provenientes del bosque de *Macrocystis pyrifera* presentan una dieta más diversa que los anteriores y el componente algal (no coralíneo) es predominante.
- ✓ La presencia de altas frecuencias de raspado de mitílidos, restos animales y algas coralíneas articuladas en los horizontes intermareales inferiores sugieren un papel como agente bioerosionador en poblamientos de mitílidos y también como regulador de macroalgas. La existencia en estos niveles de cianobacterias y algas filamentosas junto a material de raspado de valvas de mitílidos, denota el consumo de algas epilíticas, diatomeas bentónicas y *biofilms* asociados a sustratos duros y algas microeudolíticas que viven perforando valvas de mitílidos.
- ✓ En el bosque de *Macrocystis pyrifera*, la composición de la dieta de *P. magellanicus* señala una mayor tendencia a la herbivoría y al consumo activo del cachiyuyo y también de algas desprendidas.
- ✓ La composición de la dieta de *P. magellanicus* en fondos arenosos (12 m), está caracterizada por sedimentos, diatomeas bentónicas, cianobacterias, coralíneas incrustantes y algas como esporas de *Pyropia* (= *Porphyra*), *Antithamnion* y *Cladophora*. La presencia de sedimentos, cianobacterias y algunas macroalgas sugiere que la especie puede acceder al consumo de *biofilms*.

- ✓ Los análisis permutacionales multivariados indican que la composición de las comunidades de macroalgas resulta alterada al reducirse la presión de herbivoría (quitando erizos del ambiente). En particular, se incrementa la biomasa de *Corallina officinalis* y un grupo de especies filamentosas, foliosas y foliosas corticadas, sugiriendo un papel clave de *P. magellanicus* en la estructuración de ensambles de macroalgas. Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la diversidad ni en la equitabilidad. *Pseudechinus magellanicus* tendría una preferencia negativa hacia especies típicas de estadios sucesionales tardíos como *Dictyota dichotoma*, *Adenocystis utricularis*, *Codium fragile* y *Chondria macrocarpa*.
- ✓ El erizo *Pseudechinus magellanicus* exhibe un comportamiento cobertor mediante el cual captura diferentes elementos y los dispone en su cara aboral con la ayuda de los podios. Se encontraron un total de 27 elementos de cobertura utilizados, que pueden ser tanto de origen inorgánico (ej. fragmentos de rocas), biogénico inorgánico (ej. valvas o fragmentos de éstas) u orgánico (ej. macroalgas), o una combinación de ellos, siendo los elementos de origen biogénico inorgánicos los más comunes.
- ✓ Las poblaciones examinadas en Patagonia central presentan flexibilidad en la composición de los ítems de cobertura. Éstos no solo varían entre diferentes localidades, sino también entre profundidades, indicando que la cobertura está fuertemente influenciada por la disponibilidad de elementos en cada sitio y la profundidad. Los elementos biogénicos inorgánicos son prevalentes en el intermareal inferior mientras que en ambientes submareales predominan los elementos vivos.
- ✓ Los estudios sobre selección de partículas en función de su tamaño indican que *P. magellanicus* seleccionaría los ítems más grandes de aquellos disponibles en el ambiente. La ausencia de relación entre la superficie cubierta y el tamaño corporal en *P. magellanicus* indica igual grado de cobertura entre juveniles y adultos.

- ✓ *Pseudechinus magellanicus* cuenta con una mayor proporción de individuos con cobertura alta en los horizontes intermareales que en los niveles submareales. Además, los individuos con mayor superficie cubierta están en zonas de mayor exposición al oleaje y la cobertura persiste (en menor grado) en el submareal, donde la agitación del agua es menor. No se encontró un cambio significativo en el comportamiento cobertor, ni en el grado de cobertura entre sitios con aporte de sedimento disimiles.
- ✓ El comportamiento cobertor en *P. magellanicus* no es una respuesta a un único factor, sino es un fenotipo ventajoso con múltiples funciones que podrían haberse seleccionado en forma simultánea.
- ✓ La presencia de *P. magellanicus* en el intermareal se verificó en costas rocosas entre las latitudes 45 °S y 55 °S, al sur de cabo Dos Bahías en la provincia del Chubut y con mayores frecuencias en la zona central de golfo San Jorge, en el estrecho de Magallanes y canal Beagle. Se observa una distribución costera fragmentada con ausencia intermareal de *P. magellanicus* entre las latitudes 47,2 °S (cabo Blanco) y 54 °S (cabo San Pablo).
- ✓ Una mayor transparencia del agua y menor cantidad de materia orgánica cromática disuelta, podrían explicar su presencia en plataformas intermareales. Además se estableció que en los sitios con mayor exposición al oleaje la probabilidad de encontrar *P. magellanicus* se incrementa rápidamente solo en sitios con mayor transparencia del agua de mar, mientras que dicho incremento es más lento en sitios con menores valores de transparencia asociados.
- ✓ En la costa central del golfo San Jorge, las densidades de *P. magellanicus* a lo largo de un gradiente de profundidad presentan una respuesta unimodal con bajas densidades tanto en los niveles superiores del intermareal como a profundidades mayores a 12 metros. No se encontraron erizos en el nivel de profundidad correspondiente a 15 metros.

- ✓ La abundancia de los individuos de mayor tamaño corporal se asocia a las profundidades mayores, correspondientes a los niveles submareales; los de tallas intermedias, se asocian a profundidades menores correspondientes a los niveles HMI y HIS, mientras que las abundancias de los animales más pequeños se asocian al HIS y el submareal. La dominancia de adultos de clases de talla grandes en los niveles submareales profundos, está asociada a una alta disponibilidad de alimento.

- ✓ Se encontró una asociación positiva entre la complejidad estructural y las densidades de *P. magellanicus*. La relación fue más pronunciada sobre las densidades de las clases de talla más chicas y sobre los reclutas y juveniles de la especie. Las clases de talla más grandes se hallaron asociadas a una complejidad estructural menor.

- ✓ El efecto de la sedimentación sobre la distribución vertical de *P. magellanicus*, sugiere que las clases de tallas más afectadas en la costa son los reclutas y juveniles, y los adultos de talla menores.

- ✓ El análisis de la agregación espacial de *P. magellanicus* en un gradiente de profundidad costera, muestra que la disposición agregada es el patrón más frecuente según varios índices de agregación utilizados. La agregación espacial es fuerte en los niveles intermareales del HMI e HIS. En cambio, a profundidades de 3-5 m, donde predomina el bosque de cachiyuyo, las clases de talla correspondientes a reclutas y adultos pequeños tienen una dispersión menos agregada, que tiende a aleatoria. A profundidades mayores (zona ubicada por debajo del nivel del bosque de cachiyuyo), la agregación vuelve a ser la regla.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abràmoff MD, Magalhães PJ, Ram SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11: 36–43.
- Acha EM, Mianzán HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *J Mar Syst* 44: 83–105.
- Acker JG, Leptoukh G. 2007. Online Analysis Enhances Use of NASA Earth Science Data. *Eos Trans Am Soc Geophysical Union* 88: 14–17.
- Adami ML, Gordillo S. 1999. Structure and dynamics of the biota associated with *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Sci Mar* 63: 183–191.
- Adams NL. 2001. UV radiation evokes negative phototaxis and covering behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Ecol Prog Ser* 213: 87–95.
- Agassiz A. 1873. The Echini collected in the Hassler expedition. *Bull Mus Comp Zool Harvard* 3: 187–190.
- Agassiz A. 1881. Report on the echinoidea report of the challenger expedition. *Zoology* 9: 1–321.
- Agassiz A. 1904. Reports on an exploration off the west coast of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer “Albatross”, during 1891, Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S. Commanding. XXXII. The Panamic deep sea echini. *Mem Mus Comp Zool Harvard Coll* 31: 1–246.
- Agatsuma Y. 2001. Effect of the covering behavior of the juvenile sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* on predation by the spider crab *Pugettia quadridens*. *Fish Sci* 67: 1181–1183.
- Ageitos de Castellanos Z, Cazzaniga N, Lopretto EC. 1996. Los Invertebrados. Tomo III: segunda parte. Los celomados. Buenos Aires: Estudios Sigma.
- Agresti A. 2010. Analysis of ordinal categorical data. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Airoidi L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanogr Mar Biol* 41: 161–236.

- Akaike H. 1983. Information measures and model selection. *Int Stat Inst* 44: 277–291.
- Akselman R. 1996. Estudios ecológicos en el Golfo San Jorge y adyacencias (Atlántico sudoccidental). Distribución, abundancia y variación estacional del fitoplancton en relación a factores físico-químicos y a la dinámica hidrográfica. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Alcoverro T, Mariani S. 2002. Effects of sea urchin grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Kenyan lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 226: 255–263.
- Allain JY. 1978. Âge et croissance de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et de *Psammechinus miliaris* (Gmelin) des côtes nord de Bretagne (Echinoidea) (Growth and age of *Paracentrotus lividus* and *Psammechinus miliaris* on the north coast of Bretagne). *Cah Biol Mar*: 19: 11–21.
- Amato KR, Emel SL, Lindgren CA, Sullan KM, Wright PR, Gilbert JJ. 2008. Covering behavior of two co-occurring Jamaican sea urchins: differences in the amount of covering and selection of covering material. *Bull Marine Sci* 82: 255–261.
- Amsler CD, McClintock JB, Baker BJ. 1999. An Antarctic feeding triangle: defensive interactions between macroalgae, sea urchins, and sea anemones. *Mar Ecol Prog Ser* 183: 105–114.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26: 32–46.
- Anderson MJ. 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, Nueva Zelanda.
- Anderson RJ, Velimirov B. 1982. An experimental investigation of the palatability of kelp bed algae to the sea urchin *Parechinus angulosus* Leske. *Mar Ecol* 3: 357–373.
- Andrew NL. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* 74: 292–302.
- Andrew NL, Choat JH. 1982. The influence of predation and conspecific adults on the abundance of juvenile *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Oecologia* 54: 80–87.

- Andrew NL, Underwood AJ. 1989. Patterns of abundance of the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* (Agassiz) on the central coast of New South Wales, Australia. *J Exp Mar Biol Ecol* 131: 61–80.
- Appeltans W, Ahyong ST, Anderson G, Angel MV, Artois T, Bailly N, *et al.* 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biol* 22: 2189–2202.
- Archambault P, Bourget E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar Ecol Prog Ser* 136: 111–121.
- Attrill MJ, Strong JA, Rowden AA. 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by sea grass structural complexity? *Ecography* 23: 114–121
- Austin MP, Meyers JA. 1996. Current approaches to modelling the environmental niche of eucalypts: implication for management of forest biodiversity. *Forest Ecol Manag* 85: 95–106.
- Balch T, Scheibling RE. 2000. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Mar Ecol Progr Ser* 205: 139–154.
- Balzi P. 2005. Ecología y biología de la reproducción de la centolla *Lithodes santolla* del golfo San Jorge. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina.
- Barnes D, Crook A. 2001. Quantifying behavioural determinants of the coastal European sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Mar Biol* 138: 1205–1212.
- Barrales HL, Lobban CS. 1975. The comparative ecology of *Macrocystis pyrifera*, with emphasis on the forests of Chubut, Argentina. *J Ecol* 63: 657–677.
- Barry JP, Baxter CH, Sagarin RD, Gilman SE. 1995. Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science* 267: 672–675.
- Barry JP, Dayton PK. 1991. Physical heterogeneity and the organization of marine communities. En: Kolasa J, Pickett STA (eds). *Ecological heterogeneity*. Nueva York: Springer-Verlag. p. 270–320.
- Bay-Schmith E, Pearse JS. 1987. Effect of fixed daylengths on the photoperiodic regulation of gametogenesis in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Int J Inver Rep Dev* 11: 287–294.

- Beach DH, Hanscomb NJ, Ormond RFG. 1975. Spawning pheromone in crown-of-thorns starfish. *Nature* 254: 135–136.
- Beddingfield SD, McClintock JB. 1998. Differential survivorship, reproduction, growth and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck) fed natural diets. *J Exp Mar Biol Ecol* 226: 195–215.
- Beddingfield SD, McClintock JB. 2000. Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. *Mar Ecol* 21: 17–40.
- Bell FJ. 1881. Account of the Echinodermata collected during the survey of HMS “Alert” in the Straits of Magellan and on the coast of Patagonia. *Proc Zool Soc Lond* 1881: 87–101.
- Benayahu Y, Loya Y. 1977. Seasonal occurrence of benthic-algae communities and grazing regulation by sea urchins at the coral reefs of Eilat, Red Sea. En: Taylor DL (ed). *Proc 3rd Int Coral Reef Symp*. Miami, Florida. p. 383–389.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F. 1995. Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser* 126: 203–212.
- Bennett J, Giese AC. 1955. The annual reproductive and nutritional cycles in two western sea urchins. *Biol Bull* 109: 206–237.
- Berke SK. 2007. The fitness consequences of invertebrate decorating behaviors. Tesis Doctoral, University of South Carolina, Columbia, Estados Unidos.
- Berke SK, Miller M, Woodin SA. 2006. Modelling the energy-mortality trade-offs of invertebrate decorating behavior. *Evol Ecol Res* 8: 1409–1425.
- Bernasconi I. 1924. Equinoideos de las costas Argentinas. *Physis* 7: 1–254.
- Bernasconi I. 1925. Resultados de la Primera Expedición a Tierra del Fuego (1921), enviada por la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Buenos Aires. *Equinodermos I. Equinoideos. An Soc Cien Arg* 99: 1–247.
- Bernasconi I. 1941. Sobre la distribución geográfica de *Mellita sexiesperforata* (Leske). *Physis* 19: 105–108.

- Bernasconi I. 1947. Distribución geográfica de los equinoideos argentinos. *An Soc Arg Est Geog* 6: 97–114.
- Bernasconi I. 1953. Monografía de los equinoideos argentinos. *An Mus Hist Nat Montevideo Seg Ser* 6: 1–58.
- Bernasconi I. 1964. Distribución geográfica de los Equinoideos y Asteroideos de la extremidad austral de Sudamérica. *Bol Inst Biol Mar* 7: 43–50.
- Bernasconi I. 1966. Los equinoideos y asteroideos colectados por el buque oceanográfico R/V “Vema”, frente a las costas argentinas, uruguayas y sur de Chile. *Rev Mus Argentino de Cien Nat Bernardino Rivadavia. Zool* 9: 147–175.
- Bernasconi I. 1970. Sobre la validez específica de *Austrocidaris lorioli* (Mortensen, 1903) (Echinodermata, Echinoidea). *Physis* 30: 251–254.
- Bernstein BB, Schroeter SC, Mann KH. 1983. Sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) aggregating behavior investigated by a subtidal multifactorial experiment. *Can J Fish Aquat Sci* 40: 1975–1986.
- Blicher ME, Rysgaard S, Sejr MK. 2007. Growth and production of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord and growth along a climatic gradient (64 to 77 degree N). *Mar Ecol Progr Ser* 341: 89–102.
- Bluhm BA, Piepenburg D, von Juterzenka K. 1998. Distribution, standing stock, growth, mortality and production of *Strongylocentrotus pallidus* (Echinodermata: Echinoidea) in the northern Barents Sea. *Polar Biol* 20: 325–334.
- Booolootian RA. 1966. Reproductive physiology. Booolootian RA (ed). *Physiology of Echinodermata* (RA). Nueva York: John Wiley & Sons. p. 561–614.
- Boone L. 1928. Echinodermata from tropical East American seas. *Bull Bingham oceanogr* 1: 1–22.
- Boraso A. 2013. Elementos para el estudio de las macroalgas de Argentina. Comodoro Rivadavia, Argentina: EUDEPA.
- Borszcz T, Balazy P, Kukliński P. 2014. Covering behaviour of echinoids in an Arctic fjord. *Mar Biodiv* 44: 159–160.
- Botsford LW. 2001. Physical influences on recruitment to California Current invertebrate population on multiple scales. *J Mar Sci* 58: 1081–109.

- Botto F, Bremec C, Marecos A, Schejter L, Lasta M, Iribarne O. 2006. Identifying predators of the SW Atlantic Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* using stable isotopes. *Fish Res* 81: 45–50.
- Breen PA, Carolsfeld W, Yamanaka KL. 1985. Social behaviour of juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz). *J Exp Mar Biol Ecol* 92: 45–61.
- Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CG. 1984. *Classification and Regression Trees*. California: Wadsworth International Group.
- Bremec C, Roux A. 1997. Resultados del análisis de una campaña de investigación pesquera, sobre comunidades bentónicas asociadas a bancos de mejillón (*Mytilus edulis platensis* D'Orb.) en costas de Buenos Aires, Argentina. *Rev Invest Des Pesq* 11: 153–166.
- Brewin PE, Lamare MD, Keogh JA, Mladenov PV. 2000. Reproductive variability over a four year period in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from differing habitats in New Zealand. *Mar Biol* 137: 543–557.
- Brey T. 1991. Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea Shelf and slope, Antarctica. *Antarctic Sci* 3: 251–256.
- Brey T. 1999. Growth performance and mortality in aquatic macrobenthic invertebrates. *Adv Mar Biol* 35: 153–223.
- Brey T, Pearse JS, Basch L, McClintock J, Slattery M. 1995. Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. *Mar Biol* 124: 279–292.
- Briscoe CS, Sebens KP. 1988. Omnivory in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) (Echinodermata: Echinoidea): predation on subtidal mussels. *J Exp Mar Biol Ecol* 115: 1–24.
- Brögger MI, Gil DG, Rubilar T, Martinez MI, Diaz de Vivar ME, Escolar M, Epherra L, Pérez AF, Tablado A. 2013. Echinoderms from Argentina: Biodiversity, Distribution and Current State of Knowledge. En: Alvarado J, Solís-Marín FA (eds). *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Berlin: Springer. p. 359–402.

- Brögger MI, Ivanov VA. 2010. *Syndesmis patagonica* n. sp. (Rhabdocoela: Umagillidae) from the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinodermata: Echinoidea) in Patagonia Argentina. *Zootaxa* 2442: 60–68.
- Brögger MI, Martinez MI, Penchaszadeh PE. 2010. Reproduction of the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinoidea: Arbaciidae) from Golfo Nuevo, Argentina. *J Mar Biol Ass UK* 90: 1405–1409.
- Bulleri F, Benedetti-Cecchi L, Cinelli F. 1999. Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lam. in the Northwest Mediterranean. *J Exp Mar Biol Ecol* 241: 81–95.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Nueva York: Springer.
- Bustamante RH, Branch GM, Aekhout S. 1995. Maintenance of an exceptional grazer biomass on South African intertidal shores: trophic subsidy by subtidal kelps. *Ecology* 76: 2314–2329.
- Byrne M. 1990. Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Mar Biol* 104: 275–289.
- Byrne M. 1998. Echinodermata. En: Knoble E, Neill J (eds). *Encyclopedia of reproduction*. Nueva York: Academic Press. p. 940–954.
- Byrne M, Andrew NL, Worthington DG, Brett PA. 1998. Reproduction of diadematoïd sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. *Mar Biol* 132: 305–318.
- Caffey HM. 1985. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. *Ecol Monogr* 55: 313–332.
- Cameron RA, Schroeter SC. 1980. Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar Ecol Prog Ser* 2: 243–247.
- Carpenter RC. 1985. Sea urchin mass-mortality: effects on reef algal abundance, species composition, and metabolism and other coral reef herbivores. En: Gabrie C, Salvat B (eds). *Proceedings of the fifth international coral reef congress Vol 4*. Tahiti. p. 53–59).

- Carpenter RC. 1988. Mass mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proc Nat Acad Sci USA* 85: 511–514.
- Carrquiriborde L, Borzone C, Lizarralde Z, Pombo A, Manrique R, Ichazo M. 1983. Aspectos biocenológicos del golfo Nuevo (Chubut, Argentina). Centro Nacional Patagónico. Informe Interno, Puerto Madryn.
- Castilla JC. 1985. Food webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. En: Siegfried WR (ed). *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Berlin: Springer. p. 407–414.
- Castilla JC, Moreno CA. 1982. Sea urchins and *Macrocystis pyrifera*: Experimental test of their ecological relations in southern Chile. En: Lawrence JM (ed). *Echinoderms: Proceedings of the International Echinoderm Conference, Tampa Bay*. Rotterdam: AA Balkema. p. 257–263.
- Chapman ARO. 1981. Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margaret's Bay, eastern Canada. *Mar Biol* 62: 307–311.
- Chapman ARO, Johnson CR. 1990. Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the Northwest Atlantic. *Hydrobiol* 192: 77–121.
- Chatlynne LG. 1969. A histochemical study of oogenesis in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Biol Bull* 136: 167–184.
- Chen A, Soong K. 2010. "Uncovering" behavior at spawning of the trumpet sea urchin *Toxopneustes pileolus*. *Zool Stud* 49: 9–9.
- Claereboudt EJ, Claereboudt MR. 2013. Quantifying sea urchins covering behavior by image analysis. *Cah Biol Mar* 54: 587–592.
- Clarke A. 1991. What is cold adaptation and how should we measure it? *Am Zool* 31: 81–92.
- Clarke KR. 1990. Comparisons of dominance curves. *J Exp Mar Biol Ecol* 138: 143–157.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18: 117–143.
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E, Plymouth, Inglaterra.

- Cocanour B, Allen K. 1967. The breeding cycles of a sand dollar and a sea urchin. *Comp Biochem Physiol* 20: 327–331.
- Cochran RC, Engelmann F. 1975. Environmental regulation of the annual reproductive season *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Biol Bull* 148: 393–401.
- Comoglio LI, Amin OA. 1999. Feeding habits of the false southern king crab *Paralomis granulosa* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Sci Mar* 63: 361–366.
- Connell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am Nat* 111: 1119–1144.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1309.
- Contreras S, Castilla JC. 1987. Feeding behavior and morphological adaptations in two sympatric sea urchin species in central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 38: 217–224.
- Cordeiro CAMM, Harborne AR, Ferreira CEL. 2014. Patterns of distribution and composition of sea urchin assemblages on Brazilian subtropical rocky reefs. *Mar Biol* 161: 2221–2232.
- Cowen RK. 1983. The effects of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: an experimental analysis. *Oecologia* 58: 249–255.
- Crook AC. 2003. Individual variation in the covering behaviour of the shallow water sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Mar Ecol* 24: 275–287.
- Crook AC, Barnes DK. 2001. Seasonal variation in the covering behaviour of the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck). *Mar Ecol* 22: 231–239.
- Crook AC, Verling E, Barnes DK. 1999. Comparative study of the covering reaction of the purple sea urchin, *Paracentrotus lividus*, under laboratory and field conditions *J Mar Biol Ass UK* 79: 1117–1121.
- Dafni J, Erez J. 1982. Differential growth in *Tripneustes gratilla* (Echinoidea). En: Lawrence JM (ed). *Echinoderms: Proc 4th Int Echinoderm Conference*. Rotterdam: AA Balkema. p. 71–75.
- Dambach M, Hentschel G. 1970. Die Bedeckungsreaktion von Seeigeln. Neue Versuche und Deutungen. *Mar Biol* 6: 135–141.

- Davidson TM, Grupe BM. 2014. Habitat modification in tidepools by bioeroding sea urchins and implications for fine-scale community structure. *Marine Ecology*. doi: 10.1111/maec.12134
- Davis PM. 1994. Statistical for describing populations. En Pedigo LP, Guntin GD (eds). *Handbook of sampling methods for arthropods in agriculture*. Boca Raton: CRC Press. p. 33–54.
- Day RW. 1977. Two contrasting effects of predation on species richness in coral reef habitats. *Mar Biol* 44: 1–5.
- Day RW, Quinn GP. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol Monogr* 59: 433–463.
- Dayton PK, Currie V, Gerrodette T, Keller BD, Rosenthal R, Ven Tresca D. 1984. Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecol Monogr* 4: 253–289.
- Dayton PK, GA Robilliard, RT Paine. 1970. Benthic faunal zonation as a result of anchor ice at McMurdo Sound, Antarctica. En: Holdgate M (ed). *Antarctic Ecology*. London: Academic Press. p. 244–257
- Dayton PK, Rosenthal RJ, Mahen LC, Antezana T. 1977. Population structure and foraging biology of the predaceous Chilean asteroid *Meyenaster gelatinosus* and the escape biology of its prey. *Mar Biol* 39: 361–370.
- de Jong-Westman M, March BE, Carefoot TH. 1995. The effect of different nutrient formulations in artificial diets on gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Can J Zool* 73: 1495–1502.
- de Ridder C, Lawrence JM. 1982. Food and feeding mechanisms: Echinoidea. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds). *Echinoderm nutrition*. Rotterdam: AA Balkema. p. 499–519.
- Dean RL, Connell JH. 1987. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109: 249–273.
- De'ath G, Fabricius KE. 2000. Classification and Regression Trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178–3192.

- Díaz F, Salas A, Re AD, González M, Reyes I. 2011. Thermal preference and tolerance of *Megastrea (Lithopoma) undosa* (Wood 1828). *J Therm Biol* 36: 34–37.
- Dinnel PA, Stober QJ. 1987. Application of the sea urchin sperm bioassay to sewage treatment efficiency and toxicity in marine waters. *Mar Environ Res* 21: 121–133.
- Dix TG. 1970a. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. 3. Reproduction. *NZ J Mar Freshwat Res* 4: 385–405.
- Dix TG. 1970b. Covering response of the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.). *Pac Sci* 24: 187–194.
- Dixon J, Schroeter SC, Kastendiek J. 1981. Effects of the encrusting bryozoan, *Membranipora membranacea*, on the loss of blades and fronds by the giant kelp, *Macrocystis pyrifera* (Laminariales). *J Phycol* 17: 341–345.
- Douglas CA. 1976. Availability of drift materials and the covering response of the sea urchin *Strongylocentrotus* (Stimpson). *Pac Sci* 30: 83–89.
- Downes BJ, Lake PS, Schreiber ESG, Glaister A. 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123: 569–581.
- Dubois R. 1914. Action de la lumière sur les échinodermes. *CR Congr Int Zool* 9: 148–151.
- Duggins DO. 1983. Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. *Ecology* 64: 1610–1619.
- Dumont CP, Drolet D, Deschênes I, Himmelman JH. 2007. Multiple factors explain the covering behaviour in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Anim Behav* 73: 979–986.
- Durham JW. 1966. Evolution among the Echinoidea. *Biol Rev* 41: 368–391.
- Ebeling AW, Laur DR, Rowley RJ. 1985. Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Mar Biol* 84: 287–294.
- Ebert TA. 1968. Growth rates of the sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) related to food availability and spine abrasion. *Ecology* 49: 1075–1091.
- Ebert TA. 1980a. Estimating parameters in a flexible growth equation, the Richards Function. *Can J Fish Aquat Sci* 37: 687–692.
- Ebert TA. 1980b. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bull Mar Sci* 30: 467–474.

- Ebert T.A. 1982. Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecol Monogr* 52: 353–394.
- Ebert TA. 1988. Calibration of natural growth lines in ossicles of two sea urchins. *Strongylocentrotus purpuratus* and *Echinometra mathaei*. using tetracycline. En: Burke *et al.* (eds). *Echinoderm biology*. Rotterdam: AA Balkema. p. 435–444.
- Ebert TA. 2013. Growth and survival of post-settlement sea urchins. En: Lawrence JM (ed). *Sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press. p. 79–102.
- Ebert TA, Dixon JD, Schroeter SC, Kalvass PE, Richmond NT, Bradbury WA, Woodby DA. 1999. Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient. *Mar Ecol Progr Ser* 190: 189–209.
- Ebert TA, Hernández JC, Russell MP. 2011. Problems of the gonad index and what can be done: Analysis of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mar Biol* 158: 47–58.
- Ebert TA, Russell MP. 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: A correlation with headlands. *Limnol Oceanogr* 33: 286–294.
- Ebert TA, Russell MP. 1993. Growth and mortality of subtidal red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) at San Nicolas Island, California, USA: Problems with models. *Mar Biol* 117: 79–89.
- Ebert TA, Russell MP. 1994. Allometry and model II non-linear regression. *J Theor Biol* 168: 367–372.
- Ebert TA, Russell MP, Gamba G, Bodnar A. 2008. Growth, survival, and longevity estimates for the rock-boring sea urchin *Echinometra lucunter lucunter* (Echinodermata, Echinoidea) in Bermuda. *Bull Mar Sci* 82: 381–403.
- Ebert TA, Southon JR. 2003. Red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) can live over 100 years: confirmation with A-bomb 14carbon. *Fish Bull* 101: 915–922.
- Ebling FJ, Sleigh MA, Sloane JF, Kitching JA. 1960. The ecology of Lough Hyne. VII. Distribution of some common plants and animals of the littoral and shallow sublittoral regions. *J Ecol* 48: 29–53.
- Ellers O, Johnson AS. 2009. Polyfluorochrome marking slows growth only during the marking month in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Invert Biol* 128: 126–144.

- Ellers O, Johnson AS, Moberg PE. 1998. Structural strengthening of urchin skeletons by collagenous sutural ligaments. *Biol Bull* 195: 136–144.
- Endo H, Nakabayashi N, Agatsuma Y, Taniguchi K. 2007. Food of the sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *Hemicentrotus pulcherrimus* associated with vertical distributions in furoid beds and crustose coralline flats in northern Honshu, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 352: 125–135.
- Entrambasaguas L. 2008. Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia, Murcia, España.
- Epherra L, Gil DG, Rubilar T, Pérez-Gallo S, Reartes MB, Tolosano JA. 2015. Temporal and spatial differences in the reproductive biology of the sea urchin *Arbacia dufresnii*. *Mar Freshw Res* 66: 329–342.
- Escolar M. 2010. Variaciones espacio-temporales en la comunidad de invertebrados bentónicos asociada al frente de talud. Equinodermos como caso de estudio. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Estes JA, Duggins DO. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecol Monogr* 65: 75–100.
- Estes JA, Palmisano JF. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* 185: 1058–1060.
- Fagerli CW, Norderhaug KM, Christie H, Pedersen MF, Fredriksen S. 2014. Predators of the destructive sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* on the Norwegian coast. *Mar Ecol Prog Ser* 502: 207–218.
- Falleni A, Lucchesi P, Ghezzani C, Brögger MI. 2014. Ultrastructural and cytochemical aspects of the germarium and the vitellarium in *Syndesmis patagonica* (Platyhelminthes, Rhabdocoela, Umagillidae). *J Morphol* 275: 703–719.
- Farrell TM. 1991. Models and mechanisms of succession: An example from a rocky intertidal community. *Ecol Monogr* 61: 95–113
- Fénaux L. 1968. Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* (Echinides) à Villefranche-Sur-Mer. *Vie Milieu* 19: 1–52.

- Fernández M. 2006. Características físico-químicas de los sedimentos del Golfo San Jorge y su relación con los organismos bentónicos del sector. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- Fernández M, Carreto J, Mora J, Roux A. 2005. Physico-chemical characterization of the benthic ambient of Golfo San Jorge, Argentina. *J Mar Biol Assoc UK* 85: 1317–1328.
- Fernández M, Cucchi Colleoni D, Roux A, Marcos Á, Fernández E. 2007. Caracterización físico-química del sistema bentónico en el sector sur del Golfo San Jorge, Argentina. *Rev Biol Mar Oceanogr* 42: 177–192.
- Fernández M, Mora J, Roux A, Cucchi Colleoni D, Gasparoni J. 2008. A new contribution on spatial and seasonal variability of environmental conditions of the Golfo San Jorge, Argentina. *J Mar Biol Assoc UK* 88: 227–236.
- Foreman RE. 1977. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Helgol Mar Res* 30: 468–484.
- Fraschetti S, Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L. 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Mar Ecol Prog Ser* 296: 13–29.
- Fuji A. 1960. Studies on the biology of a sea urchin. I. Superficial and histological gonadal changes in the gametogenic process of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 11: 1–14.
- Gage JD. 1991. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. *Mar Biol* 110: 217–228.
- Gage JD. 1992. Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging. *Mar Biol* 114: 607–616.
- Gage JD, Tyler PA. 1985. Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus affinis*. *Mar Biol* 90: 41–53.
- Gage JD, Tyler PA, Nichols D. 1986. Reproduction and growth of *Echinus acutus* var. *norvegicus* Düben & Koren and *Echinus elegans* Düben & Koren on the continental slope off Scotland. *J Exp Mar Biol Ecol* 101: 61–83.

- Gagnon P, Himmelman JH, Johnson LE. 2004. Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. *Mar Biol* 144: 1191–1203.
- Gaines SD, Lubchenco J. 1982. A unified approach to marine plant-herbivore interaction. I. Biogeography. *A Rev Ecol Syst* 13: 111–138.
- Gamble JC. 1965. Some observations on the behaviour of two regular echinoids. En: Lythgoe JN, Woods JD (eds). *Symposium of the Underwater Association of Malta*. p. 47–50.
- Garrido CL, Barber BJ. 2001. Effects of temperature and food ration on gonad growth and oogenesis of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Biol* 138: 447–456.
- Gaudette J, Whale RA, Himmelman JH. 2006. Spawning events in small and large populations of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* as recorded using fertilization assays. *Limnol Oceanogr* 51: 1485–1496.
- Gebauer P, Moreno CA. 1995. Experimental validation of the growth rings of *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile (Echinodermata: Echinoidea). *Fish Res* 21: 423–435.
- Giese AC, Kanatani H. 1987. Maturation and spawning. En: Giese AC, Pearse JS, Pearse VM (eds). *Reproduction of Marine Invertebrates Vol IX*. California: Blackwell Scientific (Boxwood Press). p. 251–329.
- Gil DG, Zaixso HE, Tolosano JA. 2009. Brooding of the sub-Antarctic heart urchin, *Abatus cavernosus* (Spatangoida: Schizasteridae), in southern Patagonia. *Mar Biol* 156: 1647–1657.
- Glembocki NG, Williams GN, Góngora ME, Gagliardini DA, Orensanz JM. 2015. Synoptic oceanography of San Jorge Gulf (Argentina): A template for Patagonian red shrimp (*Pleoticus muelleri*) spatial dynamics. *J Sea Res* 95: 22–35.
- Góngora ME, González-Zevallos D, Pettovello A, Mendía L. 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge Patagonia, Argentina. *Lat Am J Aquat Res* 40: 1–11.

- Gonor JJ. 1973a. Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenic cycles. *J Exp Mar Biol Ecol* 12: 45–64.
- Gonor JJ. 1973b. Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). II. Seasonal changes in oocyte growth and in abundance of gametogenic stages. *J Exp Mar Biol Ecol* 12: 65–78.
- Graham MH, Vásquez JA, Buschmann AH. 2007. Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: From ecotypes to ecosystems. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 45: 39–88.
- Grant A, Tyler PA. 1983. The analysis of invertebrate reproduction. II. The analysis of oocyte size/frequency data, and comparison of different types of data. *Int J Invertebr Reprod* 6: 271–283.
- Grosjean P, Spirlet C, Jangoux M. 1996. Experimental study of growth in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck. 1816) (Echinodermata). *J Exp Mar Biol Ecol* 201: 173–184
- Guidetti P, Dulcié J. 2007. Relationship among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. *Mar Environ Res* 63: 168–184.
- Guillou M, Lawrence JL, Lumingas CM. 2000. The effect of feeding or starvation on resource allocation to body components during the reproductive cycle of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* (Lamarck). *J Exp Mar Biol Ecol* 245: 183–196.
- Guillou M, Michel C. 1993. Reproduction and growth of *Sphaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea) in Southern Brittany. *J Mar Biol Ass UK* 73: 179–192.
- Guisado CB. 1995. Estrategias de desarrollo larval y ciclo de vida en dos especies de equinodermos regulares del sur de Chile. Tesis de Grado. Universidad Austral de Chile, Chile.
- Haag WR. 2009. Extreme longevity in freshwater mussels revisited: sources of bias in age estimates derived from mark–recapture experiments. *Freshw Biol* 54: 1474–1486.
- Haag N, Russell MP, Hernández JC, Dollahon N. 2013. Assessing fluorochrome-staining efficacy in the green sea urchin. *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller. 1776). *Cah Biol Mar* 54: 625–631.

- Hagen NT, Mann KH. 1994. Experimental analysis of factors influencing the aggregating behaviour of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *J Exp Mar Biol Ecol* 176: 107–126.
- Hall DJ, Cooper WE, Werner EE. 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol Oceanogr* 15: 839–928.
- Hall MA, Boraso AL. 1981. Ciclo de los bosques de *Macrocystis pyrifera* en Bahía Camarones, prov. del Chubut, Argentina. *Ecosur* 6: 165–184.
- Harley CD, Randall Hughes A, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJ, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol Lett* 9: 228–241.
- Harrington LH, Walker CW, Lesser MP. 2007. Stereological analysis of nutritive phagocytes and gametogenic cells during the annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Invertebr Biol* 126: 202–209.
- Harrold C, Pearse JS. 1987. The ecological role of echinoderms in kelp forests. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds). *Echinoderm studies Vol. 2*. Rotterdam: AA Balkema. p. 137–233.
- Harrold C, Reed DC. 1985. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology* 66: 1160–1169.
- Hastie TJ, Tibshirani R. 1990. *Generalized Additive Models*. Londres: Chapman & Hall.
- Helbling EW, Buma AGJ, de Boer MK, Villafañe VE. 2001. In situ impact of solar ultraviolet radiation on photosynthesis and DNA in temperate marine phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 11: 43–49.
- Helmuth B, Mieszkowska N, Moore P, Hawkins SJ. 2006. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 37: 373–404.
- Hereu B. 2006. Depletion of palatable algae by sea urchins and fishes in a Mediterranean subtidal community. *Mar Ecol Progr Ser* 313: 95–103.
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E. 2005. The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Mar Biol* 146: 293–299.

- Hernández JC, Clemente S, Sangil C, Brito A. 2008. The key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatiotemporal approach. *Mar Environ Res* 66: 259–270.
- Hernández DA, Lombardo RJ, Ferrari L, Tortorelli MC. 1990. Toxicity of ethyl-parathion and carbaryl on early development of sea urchin. *B Environ Contam Tox* 45: 734–741.
- Hidalgo FJ, Firstater FN, Lomovasky BJ, Iribarne OO. 2013. Grazing effects of the sea urchin *Tetrapygus niger* and the snail *Tegula atra* on a rocky shore of central Peru. *J Mar Biol Assoc UK* 93: 2059–2066.
- Hill NA, Blount C, Poore AG, Worthington D, Steinberg PD. 2003. Grazing effects of the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in two contrasting rocky reef habitats: effects of urchin density and its implications for the fishery. *Mar Fresh Res* 54: 691–700.
- Hillebrand H. 2003. Opposing effects of grazing and nutrients on diversity. *Oikos* 100: 592–600.
- Himmelman JH. 1975. Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates. *J Exp Mar Biol Ecol* 20: 199–214.
- Himmelman JH. 1978. Reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Can J Zool* 56: 1828–1836.
- Himmelman JH. 1999. Spawning, marine invertebrates. En: Knobil E, Neill JD (eds). *Encyclopedia of reproduction*. Nueva York: Academic Press. p. 524–533.
- Himmelman JH, Cardinal A, Bourget E. 1983. Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence estuary, eastern Canada. *Oecologia* 59: 27–39.
- Hinegardner RT. 1969. Growth and development of the laboratory cultured sea urchin. *Biol Bull* 137: 465–475.
- Hjörleifsson E, Kaasa Ö, Gunnarsson K. 1995. Grazing of kelp by green sea urchin in Eyjafjörður, North Iceland. En: Skjoldal HR, Hopkins C, Erikstad KE, Leinaas HP (eds). *Ecology of fjords and coastal waters*. Amsterdam: Elsevier Science BV. p. 593–597.

- Holland N. 1967. Gametogenesis during the annual reproductive cycle in a cidaroid sea urchin (*Stylocidaris affinis*). Biol Bull 133: 578–590.
- Holland ND, Giese AC. 1965. An autoradiographic investigation of the gonads of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). Biol Bull 128: 241–258.
- Hughes AD, Kelly MS, Barnes DK, Catarino AI, Black KD. 2006. The dual functions of sea urchin gonads are reflected in the temporal variations of their biochemistry. Mar Biol 148: 789–798.
- Hughes TP, Reed DC, Boyle MJ. 1987. Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. J Exp Mar Biol Ecol 113: 39–59.
- Hultgren KM, Stachowicz JJ. 2009. Evolution of decoration in majoid crabs: A comparative phylogenetic analysis of the role of body size and alternative defensive strategies. Am Nat 173: 566–578.
- Hunter WR, Sayer MDJ. 2009. The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. ICES J Mar Sci 66: 691–698.
- Hyman LH. 1955. The Invertebrates. Volumen IV: Echinodermata. Nueva York: McGraw-Hill.
- Isla FI, Iantanos N, Estrada E. 2002. Playas reflectivas y disipativas macromareales del Golfo San Jorge, Chubut. Rev Asoc Arg Sed 9: 155–164.
- Jackson E, Johnsen S. 2011. Orientation to objects in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* depends on apparent and not actual object size. Biol Bull 220: 86–88.
- James DW. 2000. Diet, movement, and covering behavior of the sea urchin *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in the Gulf of California, Mexico. Mar Biol 137: 913–923.
- Johnson AS, Salyers JM, Alcorn NJ, Ellers O, Allen JD. 2013. Externally visible fluorochrome marks and allometries of growing sea urchins. Invert Biol 132: 251–269.
- Jordana E, Guillou M, Lumingas LJJ. 1997. Age and growth of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* in southern Brittany. J Mar Biol Assoc UK 77: 1199–1212.
- Kaehler S, McQuaid CD. 1999. Use of the fluorochrome calcein as an in situ growth marker in the brown mussel *Perna perna*. Mar Biol 133: 455–460.

- Keesing JK. 2007. Ecology of *Heliocidaris erythrogramma*. En: Lawrence JM (ed) Sea Urchins: Biology and Ecology. Londres: Academic Press. p. 339–351.
- Kehas AJ, Theoharides KA, Gilbert JJ. 2005. Effect of sunlight intensity and albinism on the covering response of the Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*. Mar Biol 146: 1111–1117.
- Kelly MS, Hughes AD, Cook EJ. 2007. Ecology of *Psammechinus miliaris*. En: Lawrence JM (ed). Edible sea urchins: Biology and ecology. Londres: Academic Press. p. 287–296.
- Kennedy B, Pearse JS. 1975. Lunar synchronization of the monthly reproductive rhythm in the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. J Exp Mar Biol Ecol 17: 323–331.
- Kenner MC. 1992. Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: Recruitment, mortality, growth, and diet. Mar Biol 112: 107–118.
- King CK, Hoegh-Guldberg O, Byrne M. 1994. Reproductive cycle of *Centrostephanus rodgersii* (Echinoidea), with recommendations for the establishment of a sea urchin fishery in New South Wales. Mar Biol 120: 95–106.
- Kino S. 2010. Reproduction and early life history of sea urchins, *Arbacia dufresnei* and *Pseudechinus magellanicus*, in Chiloe Island and Reloncavi sound, Chile. Aquaculture Sci. 58: 65–73.
- Kino S, Kani K. 2009. Settlement ecology of the sea urchin *Loxechinus albus* using suspended collectors in Chiloe Island, Chile. Aquacult Sci 57: 489–499.
- Kirby S, Lamare MD, Barker MF. 2006. Growth and morphometrics in the New Zealand sea urchin *Pseudechinus huttoni* (Echinoidea: Temnopleuridae). NZ J Mar Freshw Res 40: 413–428.
- Klinger TS, McCarthy BM, Lawrence JM. 1983. The effects of food quantity and quality upon somatic and gonadal growth of *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea). Am Zool 23: 264
- Kobayashi S, Taki J. 1969. Calcification in sea urchins. Calcified Tissue Res 4: 210–223.

- Kordas RL, Harley CDG, O'Connor MI. 2011. Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *J Exp Mar Biol Mar Ecol* 400: 218–26.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. California: Benjamin/Cummings.
- Kroh A. 2013. *Pseudechinus* Mortensen, 1903. En: Kroh A, Mooi R (eds). *World Echinoidea Database*.
- Kroh A, Mooi R. 2011. *World Echinoidea Database*. Disponible online en <http://www.marinespecies.org/echinoidea>. Acceso: Diciembre 2014.
- Kroh A, Smith AB. 2010. The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. *J Syst Palaeontology* 8: 147–212.
- Kühnemann O. 1972. Bosquejo fitogeográfico de la vegetación marina del litoral argentino. *Physis* 31: 117–142.
- Lamare MD, Brewin PE, Barker MF, Wing SR. 2002. Reproduction of the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinodermata: Echinoidea) in a New Zealand fiord. *NZ J Mar Fresh Res* 36: 719–732.
- Lamare MD, Mladenov PV. 2000. Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *J Exp Mar Biol Ecol* 243: 17–43.
- Larrain AP. 1975. Los equinoideos regulares fósiles y recientes de Chile. *Gayana Zool* 35: 1–189.
- Larson BR, Vadas RL, Keser M. 1980. Feeding and nutritional ecology of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Maine, USA. *Mar Biol* 59: 49–62.
- Lau DC, Dumont CP, Lui G, Qiu JW. 2011. Effectiveness of a small marine reserve in southern China in protecting the harvested sea urchin *Anthocidaris crassispina*: A mark-and-recapture study. *Biol Conserv* 144: 2674–2683.
- Lauzon-Guay JS, Scheibling RE. 2007. Behaviour of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* grazing fronts: food-mediated aggregation and density-dependent facilitation. *Mar Ecol Prog Ser* 329: 191–204.
- Lauzon-Guay JS, Scheibling RE, Barbeau MA. 2006. Movement patterns in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *J Mar Biol Assoc UK* 86: 167–174.
- Lawrence JM. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 13: 213–286.

- Lawrence JM. 1976. Covering response in sea urchins. *Nature* 262: 490–491.
- Lawrence JM. 1987. *A functional biology of echinoderms*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Lawrence JM. 2007. Edible sea urchins: Use and life-history strategies. En: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press. p. 1–6.
- Lawrence JM. 2013. *Sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press.
- Lawrence JM, Fenaux L, Jangoux M. 1977. Qualitative nutritional requirements of echinoderm larvae. En: *Comparative and Qualitative Requirements section D*. Cleveland: CRC Press. p. 401–407.
- Lawrence JM, Lane JM. 1982. The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds). *Echinoderm nutrition*. Rotterdam: AA Balkema. p. 331–371.
- Leahy PS, Hough-Evans BR, Britten RJ, Davidson EH. 1981. Synchrony of oogenesis in laboratory-maintained and wild populations of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* *J Exp Zool* 215: 7–22.
- Lees DC, Carter GA. 1972. The covering response to surge, sunlight, and ultraviolet light in *Lytechinus anamesus* (Echinoidea). *Ecology* 53: 1127–1133.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science BV.
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJ. 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Method Ecol Evol* 2: 269–277.
- Levin LA, Gooday AJ, James DW. 2001. Dressing up for the deep: agglutinated protists adorn an irregular urchin. *J Mar Biol Assoc UK* 81: 881–882.
- Levitan DR. 1989. Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* 70: 1414–1424.
- Levitan DR. 1995. The ecology of fertilization in freespawning invertebrates. En: McEdward L (ed). *Ecology of marine invertebrate larvae*. California: CRC Press. p. 123–156.
- Levitan DR, Edmunds PJ, Levitan KE. 2014. What makes a species common? No evidence of density-dependent recruitment or mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* after the 1983–1984 mass mortality. *Oecologia* 175: 117–128.

- Levitan DR, Fukami H, Jara J, Kline D, McGovern TA, McGhee KM, Swanson CA, Knowlton N. 2004. Mechanisms of reproductive isolation among sympatric broadcast-spawning corals of the *Montastraea annularis* complex. *Evolution* 58: 308–323.
- Levitan DR, Sewell MA, Chia F-S. 1992. How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology* 73: 248–254.
- Lewis JB. 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies. *Can J Zool* 36: 607–621.
- Lewis JR. 1986. Latitudinal trends in reproduction, recruitment and population characteristics of some rocky littoral molluscs and cirripedes. *Hydrobiol* 142: 1–13.
- Lindahl E, Runnström J. 1929. Variation und Ökologie von *Psammechinus miliaris* (Gmelin). *Acta Zool* 10: 401–484.
- Lison de Loma T, Conand C, Harmelin-Vivien M, Ballesteros E. 2002. Food selectivity of *Tripneustes gratilla* (L.) (Echinodermata: Echinoidea) in oligotrophic and nutrient-enriched coral reefs at La Reunion (Indian Ocean). *Bull Mar Sci* 70: 927–938.
- Littler MM, Littler DS. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am Nat* 116: 25–44.
- Lloyd M. 1967. Mean crowding. *J Anim Ecol* 36: 1–30.
- López S, Turon X, Montero E, Palacin C, Duarte CM, Tarjuelo I. 1998. Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Mar Ecol Prog Ser* 172: 239–251.
- Lotterhos KE, Levitan DR. 2010. Gamete release and spawning behavior in broadcast spawning marine invertebrates. En: Leonard JL, Cordoba-Aguilar A (eds). *The evolution of sexual characters in animals*. Londres: Oxford University Press. p. 99–120.
- Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am Nat* 112: 23–39.
- Lubchenco J. 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* 64: 1116–1123.

- Lubchenco J, Gaines SD. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual review of ecology and systematic* 12: 405–437.
- Ludwig JA, Reynolds JF. 1988. *Statistical Ecology: A primer on methods and computing*. Nueva York: John Wiley and Sons.
- Lumingas LJJ, Guillou M 1994. Growth zones and back-calculation for the sea urchin, *Sphaerechinus granularis* from the Bay of Brest, France. *J Mar Biol Ass UK* 74: 671–686.
- MacBride EW. 1909. *Echinodermata in the Comb. Nat Hist* 1. Londres: MacMillan Ed.
- Magnum CP, Cox CD. 1971. Analysis of the feeding response in the onuphid polychaete *Diopatra cuprea*. *Biol Bull* 145: 215–229.
- Malanga G, Pérez AF, Calvo J, Puntarulo S. 2009. The effect of seasonality on oxidative metabolism in the sea urchin *Loxechinus albus*. *Mar Biol* 156: 763–770.
- Mann KH. 1977. Destruction of kelp-beds by sea-urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation? *Helgolander Meeresun* 30: 455–467.
- Marzinelli EM, Bigatti G, Giménez J, Penchaszadeh PE. 2006. Reproduction of the sea urchin *Pseudechinus magellanicus* (Echinoidea: Temnopleuridae) from Golfo Nuevo, Argentina. *Bull Mar Sci* 79: 127–136.
- Marzinelli EM, Penchaszadeh PE, Bigatti G. 2008. Egg strain in the sea urchin *Pseudechinus magellanicus*. *Rev Biol Trop* 56: 335–339.
- Matsuoka N, Inamori M. 1996. Phylogenetic relationship of echinoids of the family Temnopleuridae inferred from allozyme variation. *Genes Gen Syst* 71: 203–209.
- Mattison JE, Trent JD, Shanks AL, Akin TB, Pearse JS. 1976. Movement and feeding activity of red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) adjacent to a kelp forest. *Mar Biol* 39: 25–30.
- McClanahan TR. 1998. Predation and the distribution and abundance of tropical sea urchin populations. *J Exp Mar Biol Ecol* 221: 231–255.
- McClanahan TR, Kamukuru AT, Muthiga NA, Yebio MG, Obura D. 1996. Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. *Conserv Biol* 10: 136–154.
- McClanahan TR, Shafir SH. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia* 83: 362–370.

- McClary D, Barker M. 1998. Reproductive isolation? Interannual variability in the timing of reproduction in sympatric sea urchins, genus *Pseudechinus*. *Invertebr Biol* 117: 75–93.
- McClintock JB, Watts SA. 1990. The effects of photoperiod on gametogenesis in the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *J Exp Mar Biol Ecol* 139: 175–184.
- McEdward LR, Miner BG. 2001. Larval and life-cycle patterns in echinoderms. *Can J Zool* 79: 1125–1170.
- McEdward LR, Miner BG. 2007. Echinoid larval ecology. En: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press. p. 71–94.
- McKnight DG. 1969. Infaunal benthic communities of the New Zealand continental shelf. *NZ J Mar Freshw Res* 3: 409–444.
- McShane PE, Anderson OF. 1997. Resource allocation and growth rates in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Mar Biol* 128: 657–663.
- Meidel SK, Scheibling RE. 1998. Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada. *Mar Biol* 131: 461–478.
- Meidel SK, Scheibling RE. 1999. Effects of food type and ration on reproductive maturation and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Biol* 134: 155–166.
- Menge BA, Blanchette C, Raimondi P, Freidenburg T, Gaines S, Lubchenco J, Lohse D, Hudson G, Foley M, Pamplin J. 2004. Species interaction strength: Testing model predictions along an upwelling gradient. *Ecol Monogr* 74: 663–684.
- Mercier A, Hamel JF. 2009. Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms. *Advances in Marine Biology* 55. Londres: Academic Press.
- Miller RJ. 1985. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Mar Biol* 84: 275–286.
- Miller RL. 1989. Evidence for the presence of sexual pheromones in free-spawning starfish. *J Exp Mar Biol Ecol* 130: 201–221.

- Milligan HN. 1915. Observations on the foreign objects carried by the purple sea urchin. *Zoologist* 19: 441–453.
- Millott N. 1956. The covering reaction of sea urchins. 1. A preliminary account of covering in the tropical echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck), and its relation to light. *J Exp Biol* 33: 508–523.
- Millott N. 1966. Light production. En: Boolootian RA (ed). *Physiology of Echinodermata*. Nueva York: John Wiley & Son. p. 487–501.
- Minchin D. 1992. Multiple species, mass spawning events in an Irish sea lough: the effect of temperatures on spawning and recruitment of invertebrates. *Int J Inver Rep Dev* 22: 1–3.
- Minor MA, Scheibling RE. 1997. Effects of food ration and feeding regime on growth and reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Biol* 129: 159–167.
- Molinet C, Balboa CA, Moreno CA, Diaz M, Gebauer P, Niklitschek EJ, Barahona N. 2013. Variability in the growth patterns of *Loxechinus albus* along a bathymetric gradient associated with a fishing ground. *Bull Mar Sci* 89: 699–716.
- Molinet C, Herrera C, Gebauer P, Landaeta MF, Moreno CA. 2010. Estados tempranos de Echinoidea en canal Lagreze, Islas Guaitecas, sur de Chile. *Rev Biol Mar Oceanogr* 45: 19–33.
- Mollet J, Trumble JT, Sevacherian V. 1984. Comparison of dispersion indices for *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) (Acari: Tetranychidae) population in cotton. *Environ Entomol* 13: 1511–1514.
- Moore HB, Jutare T, Bauer JC, Jones JA. 1963. The biology of *Lytechinus variegatus*. *Bull Mar Sci* 13: 23–53.
- Morgan LE, Wing SR, Botsford LW, Lundquist CJ, Diehl JM. 2000. Spatial variability in red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) recruitment in northern California. *Fish Oceanogr* 9: 83–90.
- Mortensen T. 1910. The Echinoidea of the Swedish South Polar Expedition. *Wiss Ergebn Schwed Südpolar Exp* 6: 1–114.
- Mortensen T. 1927. *Handbook of the echinoderms of the British Isles*. Oxford University Press.

- Mortensen T. 1936. Echinoidea and Ophiuroidea. *Discovery Rep* 12: 109–348.
- Mortensen TH. 1943. A monograph of the Echinoidea. III. 2. Camarodonta I. C. A. Reitzel, Copenhagen.
- Munk JE. 1992. Reproduction and growth of green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) near Kodiak, Alaska. *J Shellish Res* 11: 245–254.
- Munro JL, Pauly D. 1983. A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte* 1: 5–6.
- Mutschke E, Ríos C. 2006. Spatial distribution and relative abundance of echinoderms from the strait of Magellan, Chile. *Cienc Tecnol Mar* 29: 91–102.
- Myers JH. 1978. Selecting a measure of dispersion. *Environ Entomol* 7: 619–621.
- Nestler EC, Harris LG. 1994. The importance of omnivory in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) in the gulf of Maine. En: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (eds). *Echinoderms through time*. Rotterdam: AA Balkema. p. 813–818.
- Newcombe EM, Cárdenas CA, Geange SW. 2012. Green sea urchins structure invertebrate and macroalgal communities in the Magellan Strait, southern Chile. *Aquat Biol* 15: 135–144.
- Nichols D, Sime AAT, Bishop GM. 1985. Growth in populations of the sea-urchin *Echinus esculentus* L (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel and Firth of Clyde. *J Exp Mar Biol Ecol* 86: 219–228.
- Nishizaki MT, Ackerman JD. 2007. Juvenile–adult associations in sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*): protection from predation and hydrodynamics in *S. franciscanus*. *Mar Biol* 151: 135–145.
- North WJ, Pearse JS. 1970. Sea urchin population explosion in southern California coastal waters. *Science* 167: 209.
- Nutting CC. 1919. Barbados-Antigua Expedition. *Univ Iowa Studies in Nat Hist* 8: 274 pp.
- O'Connor NE, Donohue I, Crowe TP, Emmerson MC. 2011. Importance of consumers on exposed and sheltered rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 443: 65–67.
- O'Leary JK, Potts D, Schoenrock KM, McClahanan TR. 2013. Fish and sea urchin grazing opens settlement space equally but urchins reduce survival of coral recruits. *Mar Ecol Prog Ser* 493: 165–177.

- Olivier J, Babcock R. 1992. Aspects of fertilization ecology of broadcast spawning corals: sperm dilution effects and in situ measures of fertilization. *Biol Bull* 183: 409–417.
- Orler PM. 1992. Biología reproductiva comparada de *Pseudechinus magellanicus* y *Loxechinus albus*, equinoideos del Canal Beagle. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Ortega L, Tuya F, Haroun RJ. 2009. El erizo de mar *Diadema antillarum* Phillipi, 1845 influye sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles en fondos rocosos del Archipiélago Canario. *Rev Biol Mar Oceanogr* 44: 489–495.
- Orton JH. 1929. On the occurrence of *Echinus esculentus* on the foreshore in the British Isles. *J Mar Biol Assoc UK* 16: 289–296.
- Ouréns R, Flores L, Fernández L, Freire J. 2013. Habitat and density-dependent growth of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain). *J Sea Res* 76: 50–60.
- Ouréns R, Freire J, Vilar JA, Fernández L. 2014. Influence of habitat and population density on recruitment and spatial dynamics of the sea urchin *Paracentrotus lividus*: implications for harvest refugia. *ICES J Mar Sci*. doi:10.1093/icesjms/fst201
- Packard GC, Boardman TJ. 1999. The use of percentages and size specific indices to normalize physiological data for variation in body size: wasted time, wasted effort? *Comp Biochem Physiol A* 122: 37–44.
- Paine RT, Vadas RL. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnol Oceanogr* 14: 710–719.
- Paine RT. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52: 1096–1106.
- Palleiro-Nayar JS, Sosa-Nishizaki O, Montaña-Moctezuma G. 2011. Importancia del sustrato y la presencia de adultos en el reclutamiento del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California. *Cienc Mar* 37: 59–70.
- Parra M, Rubilar T, Latorre M, Epherra L, Gil DG, Díaz de Vivar ME. 2015. Nutrient allocation in the gonads of the sea urchin *Arbacia dufresnii* in different stages of gonadal development. *Invert Reprod Dev* 59: 26–36.

- Pastorino G, Zelaya DG. 2001. A new species of the eulimid genus *Pelseneeria* Koehler and Vaney, 1908 (Mollusca: Gastropoda) from Staten Island, Argentina. *The Veliger* 44: 310–314.
- Pawson DL. 1966. The Echinoidea collected by the Royal Society of London Expedition to southern Chile, 1958-1959. *Pacific Sci* 20: 206–211.
- Pawson DL, Pawson DJ. 2013. Bathyal sea urchins of the Bahamas, with notes on covering behavior in deep sea echinoids (Echinodermata: Echinoidea). *Deep Sea Res Part II: Topical Studies in Oceanography* 92: 207–213.
- Pearse JS. 1969. Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II. The echinoid *Echinometra mathaei* (de Blainville). *Bull Mar Sci* 19: 580–613.
- Pearse JS. 1990. Lunar reproductive rhythms in marine invertebrates: Maximizing fertilization? En: Hosin M, Yamashita O (eds). *Advances in invertebrate reproduction* 5. Amsterdam: Elsevier. p. 311–316.
- Pearse JS, Cameron RA. 1991. Echinodermata: Echinoidea. En: Giese AC, Pearse JS, Pearse VB (eds). *Reproduction of marine invertebrates. Vol VI. Echinoderms and lophophorates*. California: The Boxwood Press, Pacific Grove. p. 514–662.
- Pearse JS, Hines AH. 1987. Long-term population dynamics of sea-urchin in a control California kelp forest: rare recruitment and rapid decline. *Mar Ecol Prog Ser* 39: 275–283.
- Pearse JS, McClintock JB, Bosch I. 1991. Reproduction of antarctic benthic marine invertebrates: Tempos, modes, and timing. *Am Zool* 31: 65–80.
- Pearse JS, Pearse VB. 1975. Growth zones in the echinoid skeleton. *Am Zool* 15: 731–751.
- Pearse JS, Pearse VB, Davis KK. 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *J Exp Zool* 237: 107–118.
- Pecorino D, Lamare MD, Barker MF. 2012. Growth, morphometrics and size structure of the Diadematidae sea urchin *Centrostephanus rogersii* in northern New Zealand. *Mar Freshw Res* 63: 624–634.
- Pederson HG, Johnson CR. 2008. Growth and age structure of sea urchins (*Heliocidaris erythrogramma*) in complex barrens and native macroalgal beds in eastern Tasmania. *ICES J Mar Sci* 65: 1–11.

- Penchaszadeh PE. 1979. Estructura de la comunidad y procesos que la determinan en bancos circalitorales de mejillón *Mytilus platensis* UNESCO. Sem Bentos Atlántico Suroccidental, Montevideo.
- Penchaszadeh PE, Bigatti G, Miloslavich P. 2004. Feeding of *Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857) (Echinoidea: Temnopleuridae) in the SW Atlantic coast (Argentina). *Ophelia* 58: 91–99.
- Penchaszadeh PE, Lawrence JM. 1999. *Arbacia dufresnei* (Echinodermata: Echinoidea): A carnivore in Argentinian waters. En: Candia-Carnevali MD, Bonasoro F (eds). *Echinoderm Research*. Rotterdam: AA Balkema. p. 525–530.
- Pennington JT. 1985. The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biol Bull* 169: 417–430.
- Pérez AF. 2009. Reproducción, energética y metabolismo oxidativo del erizo comestible *Loxechinus albus* en el Canal Beagle, extremo sur de su distribución. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina
- Pérez AF, Boy C, Morriconi E, Calvo J. 2010. Reproductive cycle and reproductive output of the sea urchin *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) from Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Polar Biol* 33: 271–280.
- Pérez AF, Morriconi E, Boy C, Calvo J. 2008. Seasonal changes in energy allocation to somatic and reproductive body components of the common cold temperature sea urchin *Loxechinus albus* in a Sub-Antarctic environment. *Polar Biol* 31: 443–449.
- Peru E, Romans P, Alcalá F, Le Bris N. 2013. A new approach for assessing cold-water coral growth in situ using fluorescent calcein staining. *Aquat Living Resour* 26: 187–196.
- Phillips NE, Shima JS. 2006. Differential effects of suspended sediments on larval survival and settlement of New Zealand urchins *Evechinus chloroticus* and abalone *Haliotis iris*. *Mar Ecol Prog Ser* 314: 149–158.
- Pielou EC. 1977. *Mathematical ecology*. Londres: Wiley.
- Pierrat B, Saucède T, Festeau A, David B. 2012. Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys* 204: 47–52.

- Pineda J, Reyns NB, Starckak VR. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol* 51: 17–32.
- Piola AR, Rivas AL. 1997. Corrientes en la plataforma continental. En: Boschi I (ed). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros 1*. Mar del Plata: INIDEP. p. 119–132.
- Quinn GGP, Keough MJ. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Raffaelli D, Hawkins S. 1996. *Intertidal ecology*. Londres: Chapman & Hall.
- Ramirez-Llodra E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 87–170.
- Raymond BG, Scheibling RE. 1987. Recruitment and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller) following mass mortality off Nova Scotia. Canada. *J Exp Mar Biol Ecol* 108: 31–54.
- Reuter KE, Levitan DR. 2010. Influence of sperm and phytoplankton on spawning in the echinoid *Lytechinus variegatus*. *Biol Bull* 219: 198–206.
- Richards FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot* 10: 290–300.
- Richner H, Milinski M. 2000. On the functional significance of masking behaviour in sea urchins: an experiment with *Paracentrotus lividus*. *Mar Ecol Prog Ser* 205: 307–308.
- Ríos C, Arntz WE, Gerdes D, Mutschke E, Montiel A. 2007. Spatial and temporal variability of the benthic assemblages associated to the holdfasts of the kelp *Macrocystis pyrifera* in the Straits of Magellan, Chile. *Polar Biol* 31: 89–100.
- Ríos C, Mutschke E, Cariceo Y. 2003. Estructura poblacional de *Pseudechinus magellanicus* (Philippi 1857) (Echinoidea: Temnopleuridae) en grampones de la macroalga sublitoral *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh en el Estrecho de Magallanes, Chile. *Anales Instit Patag* 31: 75–86.
- Rivadeneira MM, Fernández M. 2005. Shifts in southern endpoints of distribution in rocky intertidal species along the south-eastern Pacific coast. *J Biogeogr* 32: 203–209.
- Rodríguez SR, Fariña JM. 2001. Effect of drift kelp on the spatial distribution pattern of the sea urchin *Tetrapyrgus niger*: a geostatistical approach. *J Mar Biol Ass UK* 81: 179–180.

- Rogers-Bennett LD, Rogers DW, Bennett WA, Ebert TA. 2003. Modeling red sea urchin growth using six growth functions. *Fish Bull* 101: 614–626.
- Rosenberg MS, Anderson CD. 2011. PASSaGE: pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version 2. *Method Ecol Evol* 2: 229–232.
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460–1466.
- Roux A. 2000a. Evaluación del impacto pesquero a través del análisis de la fauna bentónica acompañante en la pesquería de langostino (*Pleoticus muelleri*) del Golfo San Jorge y litoral de Chubut, Argentina. *Frente Marítimo* 18: 143–149.
- Roux A. 2000b. Captura incidental de invertebrados bentónicos en la pesquería de langostino patagónico del Golfo San Jorge. Año 1999. Informe Técnico Interno INIDEP N° 52/99. 13 pp.
- Roux A, Bastida R, Bremec C. (1993). Comunidades bentónicas de la plataforma continental argentina. Campañas transección BIP Oca Balda 1987/88/89. *Bolm Inst Oceanogr* 41: 81–94.
- Roux A, Bertuche D. 1998. Breve reseña de las evidencias de contaminación con petróleo detectadas en el Golfo San Jorge y de posibles efectos sobre el recurso langostino. Julio 1998. Informe Técnico INIDEP N° 97/98. 8 pp.
- Roux A, Fernández M, Bremec C. 1995. Preliminary survey of the benthic communities of patagonian shrimp fishing grounds in San Jorge Gulf (Argentina). *Cienc Mar* 21: 295–310.
- Roux A, Piñero R. 2001. Cambios en la estructura de la comunidad bentónica del Golfo San Jorge y áreas asociadas a los fondos de pesca del langostino patagónico. Informe técnico interno INIDEP N°107/01. 10 pp.
- Roux A, Piñero R, Moriondo P, Fernández M. 2009. Diet of the red shrimp *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) in Patagonian fishing grounds, Argentine. *Rev Biol Mar Oceanogr* 44: 775–781.
- Rowley RJ. 1989. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes?. *Mar Biol* 100: 485–494.

- Rowley RJ, Mackinnon DL. 1995. Use of the fluorescent marker calcein in biomineralisation studies of brachiopods and other marine organisms. Bull Instit Oceano Mónaco. p 111–120.
- Russ GR. 1980. Effects of predation by fishes, competition, and structural complexity of the substratum on the establishment of a marine epifaunal community. J Exp Mar Biol Ecol 42: 55–69.
- Russell MP. 1987. Life history traits and resource allocation in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). J Exp Mar Biol Ecol 108: 199–216.
- Russell MP. 1998. Resource allocation plasticity in sea urchins: rapid, diet induced phenotypic changes in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). J Exp Mar Biol Ecol 220: 1–14.
- Russell MP. 2001. Spatial and temporal variation in growth of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* in the Gulf of Maine, USA. En: Barker *et al.* (eds) Echinoderms 2000: Proceedings of tenth international echinoderm conference. Rotterdam: AA Balkema. p. 533–538.
- Russell MP, Ebert TA, Petraitis PS. 1998. Field estimates of growth and mortality of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. Ophelia 48: 137–153.
- Russell MP, Meredith RW. 2000. Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis*. Invert Biol 119: 410–420.
- Russell MP, Urbaniak LM. 2004. Does calcein affect estimates of growth rates in sea urchins? En: Heinzeller T, Nebelsick J (eds). Echinoderms: München. Londres: Taylor & Francis. p. 53–57.
- Safriel UN, Ben-Eliahu MN. 1991. The influence of habitat structure and environmental stability on the species diversity of polychaetes in vermetid reefs. En: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds). Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Nueva York: Chapman & Hall. P. 349–369.
- Sagarin RD, Barry JP, Gilman SE, Baxter CH. 1999. Climate related changes in an intertidal community over short and long time scales. Ecol Monogr 69: 465–90.

- Sala E, Ballesteros E, Dendrinis P, Di Franco A, Ferretti F, Foley D, *et al.* 2012. The structure of Mediterranean rocky reef ecosystems across environmental and human gradients, and conservation implications. *PloS one*, 7(2), e32742.
- Sala E, Ribes M, Hereu B, Zabala M, Alva V, Coma R, Garrabou J. 1998. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Mar Ecol Prog Ser* 168: 135–145.
- Sala E, Zabala M. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 140: 71–81.
- Sammarco PW. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J Exp Mar Biol Ecol* 65: 83–105.
- Sammarco PW, Williams AH. 1982. Damselfish territoriality: influence on *Diadema* distribution and implications for coral community structure. *Mar Ecol Prog Ser* 8: 53–59.
- Santelices B, Ojeda FP. 1984. Effects of canopy removal on the understory algal community structure of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* from southern South America. *Mar Ecol Progr Ser* 14: 165–173.
- Scheibling M, Hamm J. 1991. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. *Mar Biol* 110: 105–116.
- Scheibling RE, Hatcher BG. 2007. The ecology of *Strongylocentrotus droebachiensis*. En: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: Biology and Ecology*. Londres: Academic Press. p. 353-392
- Scheibling RE, Hennigar AW, Balch T. 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. *Can J Fish Aquat Sci* 56: 2300–2314.
- Scheibling M, Raymond R. 1990. Community dynamics on subtidal cobble bed following mortalities of sea urchins. *Mar Ecol Prog Ser* 63: 127–145.

- Schejter L. 2005. Asociación bentónicas en bancos de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) en el Mar Argentino. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- Schuhbauer A, Brickle P, Arkhipkin A. 2010. Growth and reproduction of *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) at the southerly peripheries of their species range, Falkland Islands (South Atlantic). *Mar Biol* 157: 1837–1847.
- Sellem A, Langar H, Pesando D. 2000. Age et croissance de l'oursin *Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816 (Echinodermata- Echinoidea) dans le golfe de Tunis (Méditerranée) (Growth and age of sea urchin *Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816 (Echinodermata-Echinoidea) from the gulf of Tunis (Mediterranean). *Ocean Acta* 23: 607–613.
- Selvakumaraswamy P, Bryne M. 2000. Reproduction, spawning, and development of 5 ophiuroids from Australia and New Zealand. *Invertebr Biol* 119: 394–402.
- Sewell MA, Young CM. 1999. Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*. *J Exp Mar Biol Ecol* 236: 291–305.
- Sharp DT, Gray IE. 1962. Studies on factors affecting the local distribution of two sea urchins, *Arbacia punctulata* and *Lytechinus variegatus*. *Ecology* 43: 309–313.
- Sigg JE, Lloyd-Knight KM, Boal JG. 2007. UV radiation influences covering behaviour in the urchin *Lytechinus variegatus*. *J Mar Biol Assoc UK* 87: 1257–1261.
- Siikavuopio SI, Christiansen JS, Dale T. 2006. Effects of temperature and season on gonad growth and feed intake in the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Aquaculture* 255: 389–394.
- Smith BD, Botsford LW, Wing SR. 1998. Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1236–1247.
- Smith JR, Strehlow DR. 1983. Algal-induced spawning in the marine mussel *Mytilus californianus*. *Int J Invertebr Reprod* 6: 129–133.
- Sneath HA, Sokal RR. 1973. Numerical taxonomy. San Francisco: WH Freeman and Co.
- Sonnenholzner JI, Montaña-Moctezuma G, Searcy-Bernal R, Salas-Garza A. 2011. Effect of macrophyte diet and initial size on the survival and somatic growth of sub-adult

- Strongylocentrotus purpuratus*: a laboratory experimental approach. J Appl Phycol 23: 505–513.
- Souto V, Escolar M, Genzano G, Bremec C. 2014. Species richness and distribution patterns of echinoderms in the southwestern Atlantic Ocean (34–56° S). Sci Mar 78: 269–280.
- Starr M, Himmelman JH, Therriault J-C. 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. Science 247: 1071–1074.
- Starr M, Himmelman JH, Therriault J-C. 1992. Isolation and properties of a substance from the diatom *Phaeodactylum tricornutum* which induces spawning in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar Ecol Prog Ser 79: 275–287.
- Starr M, Himmelman JH, Therriault J-C. 1993. Environmental control of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, spawning in the St. Lawrence estuary. Can J Fish Aquat Sci 50: 894–901.
- Steneck RS. 2013. Sea urchins as drivers of shallow benthic marine community structure. En: Lawrence JM (ed). Sea urchins: Biology and ecology. Londres: Academic Press. p. 195–212.
- Studer T. 1880. Gazelle-Echinoidea. Monatsber Akad Berlin 861–885.
- Sumi CB, Scheibling RE. 2005. Role of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* in regulating the invasive alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in Nova Scotia. Mar Ecol Prog Ser 292: 203–212.
- Sumich JL, McCauley JE. 1973. Growth of a sea urchin, *Allocentrotus fragilis*, off the Oregon Coast. Pac Sci 27: 156–167.
- Swan EF. 1958. Growth and variation in the sea urchins of York, Maine. J Mar Res 17: 505–522.
- Swan EF. 1961. Some observations on the growth rate of sea urchins in the genus *Strongylocentrotus*. Biol Bull 120: 420–427.
- Taki J. 1972. A tetracycline labelling observation of growth zones in the test plate of *Strongylocentrotus intermedius*. Bull Jpn Soc Fish Oceanogr 38: 117–121.
- Tedetti M, Sempère R. 2006. Penetration of ultraviolet radiation in the marine environment. A review. Photochem Photobiol 82: 389–397.

- Tegner MJ, Dayton PK. 1981. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Mar Ecol Prog Ser* 5: 255–268.
- Tegner MJ, Levin LA. 1983. Spiny lobsters and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction. *J Exp Mar Biol Ecol* 73: 125–150.
- ter Braak CJF. 1995. Ordination. En: Jongman RHG, ter Braak CJF, Van Tongeren OFR (eds). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 91–173.
- ter Braak CJF, Šmilauer P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Nueva York: Microcomputer Power.
- Teso SV, Bigatti G, Casas G, Piriz ML, Penchaszadeh PE. 2009. Do native grazers from Patagonia, Argentina consume the invasive kelp *Undaria pinnatifida*? *Rev Mus Argentino Cien Nat* 11: 7–14.
- Thomas CW, Crear BJ, Hart PR. 2000. The effect of temperature on survival, growth, feeding and metabolic activity of the southern rock lobster *Jasus edwardsii*. *Aquaculture* 185: 73–84.
- Thomas FI, Edwards KA, Bolton TF, Sewell MA, Zande JM. 1999. Mechanical resistance to shear stress: the role of echinoderm egg extracellular layers. *Biol Bull* 197: 7–10.
- Tomšić S, Conides A, Dupčić A, Radić I, Glamuzina B. 2010. Growth, size class frequency and reproduction of purple sea urchin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) in Bistrina Bay (Adriatic Sea, Croatia). *Acta Adriatica* 51: 67–77.
- Toro-Farmer G, Cantera K, Jaime R, Londoño-Cruz E, Orozco C, Neira R. 2004. Patrones de distribución y tasas de bioerosión del erizo *Centrostephanus coronatus* (Diadematoidea: Diadematidae), en el arrecife de Playa Blanca, Pacífico colombiano. *Rev Biol Trop* 52: 67–76.
- Turon X, Giribert G, López S, Palacín C. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 193–204.
- Tutschulte TC, Connell JH. 1988. Feeding behavior and algal food of three species of abalone (*Haliotis*) in southern California. *Mar Ecol Prog Ser* 49: 57–64.

- Tuya F, Ortega-Borges L, Del Rosario-Pinilla AB, Haroun RJ. 2006. Spatiotemporal variability in a key herbivore, the long-spined black sea urchin (*Diadema antillarum*, Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands. *J Mar Biol Ass UK* 86: 791–797.
- Underwood AJ. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *J Exp Mar Biol Ecol* 250: 51–76.
- Underwood AJ, Chapman MG. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107: 212–224.
- Unger B, Lott C. 1994. In-situ studies on the aggregation behaviour of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea). En: David B, Guille A, Feral JP, Roux M (eds). *Echinoderms through time*. Rotterdam: AA Balkema. p. 913–919.
- Uthicke S, Schaffelke B, Byrne M. 2009. A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecol Monogr* 79: 3–24.
- Vadas RL, Beal B. 1999. Temporal and spatial variability in the relationships between adult size, maturity and fecundity in green sea urchins: The potential use of a roe-yield standard as a conservation tool. Reporte final. Maine Department of Marine Resources.
- Vadas RL, Elnor RW, Garwood PE, Babb IG. 1986. Experimental evaluation of aggregation behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Biol* 90: 433–448.
- Vadas RL, Smith BD, Beal B, Dowling T. 2002. Sympatric growth morphs and size bimodality in the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Ecol Monogr* 72: 113–132.
- Vařtilingon D, Rasolofonirina R, Jangoux M. 2005. Reproductive cycle of edible echinoderms from the Southwestern Indian Ocean I. *Tripneustes gratilla* L. (Echinoidea, Echinodermatata). *Western Indian Ocean J Mar Sci* 4: 47–60.
- Van Tussenbroek BI. 1989. Morphological variations of *Macrocystis pyrifera* in the Falkland Islands in relation to environment and season. *Mar Biol* 102: 545–556.

- Vance RR, Schmitt RJ. 1979. The effect of the predator-avoidance behavior of the sea urchin, *Centrostephanus coronatus*, on the breadth of its diet. *Oecologia* 44: 21–25.
- Vanderklift MA, Kendrick GA, Smit AJ. 2006. Differences in trophic position among sympatric sea urchin species. *Estuar Coast Shelf S* 66: 291–297.
- Vásquez JA. 2007. Ecology of *Loxechinus albus*. En Lawrence JM (ed). *Sea urchins: Biology and ecology*. Londres: Academic Press. p. 227–241.
- Vásquez JA, Buschmann AH. 1997. Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: a review. *Rev Chil Hist Nat* 70: 41–52.
- Vásquez JA, Castilla JC, Santelices B. 1984. Distributional patterns and diets of four species of sea urchins in giant kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile. *Mar Ecol Progr Ser* 19: 55–63.
- Verling E, Crook A, Barnes D. 2002. Covering behaviour in *Paracentrotus lividus*: is light important?. *Mar Biol* 140: 391–396.
- Verling E, Crook AC, Barnes DK. 2004. The dynamics of covering behaviour in dominant echinoid populations from American and European west coasts. *Mar Ecol* 25: 191–206.
- Vinuesa JH. 1977. Aportes al conocimiento de los crustáceos decápodos de Tierra del Fuego, con algunas observaciones zoogeográficas. *Physis A* 36: 9–1.
- Vinuesa JH, Varisco MA, Balzi P. 2013. Feeding strategy of early juvenile stages of the southern king crab *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. *Rev Biol Mar Oceanogr* 48: 353–363.
- Von Uexküll J. 1899. Die Physiologie des Seeigelstachels. *Zeitschrift für Biologie* 39: 73–112.
- Walford LA. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol Bull* 90: 141–147.
- Walker CW, Harrington LM, Lesser MP, Fagerberg WR. 2005. Nutritive phagocyte incubation chambers provide a structural and nutritive microenvironment for germ cells of *Strongylocentrotus droebachiensis*, the green sea urchin. *Biol Bull* 209: 31–48.

- Walker CW, Lesser MP. 1998. Manipulation of food and photoperiod promotes out-of-season gametogenesis in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Biol* 134: 127–137.
- Walker CW, McGinn NA, Harrington LM, Lesser MP. 1998. New perspectives on sea urchin gametogenesis and their relevance to aquaculture. *J Shellfish Res* 17: 1507–1514.
- Wharton WG, Mann KH. 1981. Relationship between destructive grazing by the sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, and the abundance of American lobster, *Homarus americanus*, on the Atlantic coast of Nova Scotia. *Can J Fish Aquat Sci* 38: 1339–1349.
- Wicksten MK. 1983. Camouflage in marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 21: 177–193.
- Wilkinson DM. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos* 84: 145–147.
- Wilkinson L. 1989. SYSTAT. The System for Statistics. Systat, Evanston, Estados Unidos.
- Williamson JE, Steinberg PD. 2002. Reproductive cycle of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* (Temnopleuridae: Echinodermata). *Mar Biol* 140: 519–532.
- Wilson CA, Beckman DW, Dean JM. 1987. Calcein as a fluorescent marker of otoliths of larval and juvenile fish. *Trans Am Fish Soc* 116: 668–670.
- Wilson WH, Stricker SA, Shinn GL. 1994. Reproduction and development of marine invertebrates. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Wright JT, Dworjanyn SA, Rogers CN, Steinberg PD, Williamson JE, Poore AG. 2005. Density-dependent sea urchin grazing: differential removal of species, changes in community composition and alternative community states. *Mar Ecol Prog Ser* 298: 143–156.
- Yanagisawa Y. 1972. Preliminary observations on the so-called heaping behaviour in a sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus* (A. Agassiz). *Publ Seto Mar Biol Lab* 19: 431–435.
- Yatsuya K, Nakahara H. 2004. Density, growth and reproduction of the sea urchin *Anthocidaris crassispina* (A. Agassiz) in two different adjacent habitats, the Sargassum area and Corallina area. *Fisheries Sci* 70: 233–240.

- Yoshida M. 1966. Photosensitivity. En: Boolootian RA (ed). Physiology of Echinodermata. Nueva York: JohnWiley & Sons. p. 435–463.
- Zaixso HE. 1993. Distribución de *Chlamys tehuelcha* y *Chlamys patagonica* (Bivalvia, Pectinidae) en el Golfo San José (Chubut, Argentina) en función de la profundidad y del sustrato. *Physis A* 51: 1–11.
- Zaixso HE 2004. Bancos de cholga *Aulacomya atra atra* (Molina) (Bivalvia: Mytilidae) del golfo San José (Chubut, Argentina): Diversidad y relaciones con facies afines. *Rev Biol Mar Oceanogr* 39: 61–78.
- Zaixso HE, Boraso de Zaixso AL, Pastor de Ward CT, Lizarralde ZI, Dadón J, Galván DE. 2015. El bentos costero patagónico. En: Zaixso HE, Boraso A (eds). La zona costera patagónica Argentina. Vol II. Comodoro Rivadavia: Editorial Universitaria Patagónica. p. 43–152.
- Zaixso HE, Gil DG. 2011. Bioerosión en *Aulacomya atra* (Mytilidae) por *Pseudechinus magellanicus* y su relación con organismos epi y euendolíticos. 1er Congreso Latinoamericano de Equinodermos, Puerto Madryn (Argentina). Libro de resúmenes p. 68.
- Zaixso HE, Lizarralde ZI. 2000. Distribución de equinodermos en el golfo San José y sur del golfo San Matías (Chubut, Argentina). *Rev Biol Mar Oceanogr* 35: 127–145.
- Zaixso HE, Lizarralde ZI, Pastor C, Gómez-Simes E, Romanello E y Pagnoni G. 1998. Distribución espacial del macrozoobentos submareal del golfo San José (Chubut, Argentina). *Rev Biol Mar Oceanogr* 33: 43–72.
- Zaixso HE, Pastor CT. 1977. Observaciones sobre la ecología de los mitílidos de la ría Deseado. I. Distribución y análisis biocenótico. *Ecosur* 4: 1–46.
- Zelaya DG, Ituarte C. 2002. The identity of *Waldo parasiticus* (Dall, 1876) and description of *Waldo trapezialis* new species (Bivalvia: Galeommatoidea). *The Nautilus* 116: 109–117.
- Zelaya DG, Ituarte C. 2013. Two new species of *Waldo* Nicol, 1966 from sub-Antarctic waters (Bivalvia: Galeommatoidea). *Mar Biol Res* 9: 776–784.
- Zhao C, Feng W, Tian X, Zhou H, Chang Y. 2013a. Diel patterns of covering behavior by male and female *Strongylocentrotus intermedius*. *Mar Freshw Behav Physiol* 46: 337–343.

- Zhao C, Feng W, Tian X, Zhou H, Sun P, Chang Y. 2013b. One generation of inbreeding does not affect covering behavior of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. Mar Freshw Behav Physiol 46: 345–350.
- Zhao C, Ji N, Zhang B, Sun P, Feng W, Wei J, Chang Y. 2014. Effects of covering behavior and exposure to a predatory crab *Charybdis japonica* on survival and HSP70 expression of juvenile sea urchins *Strongylocentrotus intermedius*. PLoS ONE 9: e97840.
- Zhao C, Liu P, Zhou H, Tian X, Chang Y. 2013c. Diel observation on the distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* under different food availability and shelter conditions in the laboratory. Mar Freshw Behav Physiol 45: 357–364.