

Impact of substrate and the presence of adults on recruitment of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Baja California

Importancia del sustrato y la presencia de adultos en el reclutamiento del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California

JS Palleiro-Nayar^{1,2*}, O Sosa-Nishizaki², G Montaña-Moctezuma³

¹ Instituto Nacional de Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera en Ensenada, AP 187, El Sauzal de Rodríguez, CP 22760, Baja California, México.

² Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, AP 360, Ensenada, CP 22860, Baja California, México.

³ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, AP 453, Ensenada, CP 22800, Baja California, México.

* Corresponding author. E-mail: juliopalleiro@yahoo.com.mx

ABSTRACT. Several authors have studied the protection that adult red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) offer their juveniles and have found that post-settlement mortality due to the absence of adults can diminish recruitment to adult populations. It is also well documented that adult sea urchin densities are low in overexploited populations, reducing the protection adults can offer juveniles. When adults are absent, habitat structure plays a key role in the protection of juveniles against predation. In this study we analyze the spatial variation in *S. franciscanus* recruitment and assess the impact of substrate availability (percentage of crevices) and adult sea urchin density on recruitment along the west coast of Baja California. Recruit and adult red sea urchin densities were estimated at 10 sites by scuba diving. Habitat structure was assessed by the analysis of digital video images. Temporal variation in red sea urchin recruitment as well as its relation to substrate availability and adult density were analyzed at two sites during three consecutive years. There were significant differences in recruit density among sites and substrate structure was the main factor that explained these differences. Adult densities did not explain recruitment differences among sites; however, the temporal analysis results showed that both substrate structure and adult densities were important in explaining recruit densities at both sites. The absence of a clear spatial pattern suggests that other factors such as harvesting and larval retention may explain the differences observed in the density of recruits among sites.

Key words: recruitment, red sea urchin, substrate structure, harvest.

RESUMEN. La protección que aportan los erizos rojos (*Strongylocentrotus franciscanus*) adultos a sus reclutas ha sido estudiada por varios autores, quienes han encontrado que la mortalidad postasentamiento debido a la ausencia de adultos puede disminuir el aporte de reclutas a las poblaciones adultas. Asimismo, está bien documentado que en las poblaciones de erizo sobreexplotadas la densidad de adultos es baja y, por lo tanto, la protección que pueden brindar los adultos a los reclutas es mínima. Ante la ausencia de adultos, la estructura del hábitat es un factor importante en la protección a reclutas de la depredación. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación espacial en el reclutamiento de *S. franciscanus*, así como conocer su relación con la disponibilidad de sustrato de refugio (porcentaje de oquedades) y la abundancia de erizos adultos en la costa occidental de Baja California. Para conocer la variación espacial del reclutamiento, se estimó la densidad de reclutas y de adultos en 10 localidades mediante buceo autónomo. La complejidad del sustrato se estimó mediante el análisis de imágenes digitales. Para conocer la variación temporal en el reclutamiento de erizo rojo, así como su relación con la disponibilidad del sustrato y la densidad de adultos, se analizaron dos localidades durante tres años consecutivos. Los resultados muestran que existen diferencias significativas en la densidad de reclutas entre localidades, siendo el porcentaje de oquedades en el sustrato rocoso el factor que principalmente explica las diferencias observadas. La abundancia de erizos adultos no fue un factor determinante para explicar las diferencias encontradas entre localidades en el reclutamiento de erizo rojo; sin embargo, los resultados del análisis temporal sugieren que tanto la complejidad del sustrato como la presencia de adultos son factores importantes que explican la densidad de reclutas en las dos localidades estudiadas. La ausencia de un patrón espacial evidente sugiere que existen factores adicionales, como la pesca y la retención de larvas, que podrían explicar las diferencias encontradas en la densidad de reclutas entre localidades.

Palabras clave: reclutamiento, erizo rojo, sustrato de protección, pesquería.

INTRODUCTION

The red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* (A Agassiz 1863) is a fishery resource of economic and social importance on the west coast of Baja California (Mexico). Harvesting of the red sea urchin initiated in 1972 and it is currently considered overexploited (Jurado-Molina *et al.* 2009). Fishing has a direct effect on the reproductive potential of exploited stocks as it decreases the density of the most fecund adults of the population and, consequently, the availability of larvae, which will eventually negatively impact recruitment (Tegner and Dayton 1977, Sloan *et al.* 1987, Andrew *et al.* 2002).

Recruitment of most benthic invertebrates and particularly *S. franciscanus* is very variable and depends on several factors, such as reproductive success, larval availability and transport, selection of settlement substrate, and post-settlement mortality (Wing *et al.* 1995b, Morgan *et al.* 2000, Underwood 2000, Bostford 2001, Tegner 2001, Pineda *et al.* 2009). Off northern California, red sea urchin recruitment is greater during periods of upwelling relaxation (Wing *et al.* 1995a, Morgan *et al.* 2000). Off British Columbia, Washington, and Oregon, annual recruitment of *S. franciscanus* is low and very variable (Miller and Emler 1997) compared with the southern California populations that present relatively constant recruitment (Tegner and Dayton 1981, Ebert 1983, Ebert *et al.* 1994, Wing *et al.* 1995b, Morgan *et al.* 2000).

Post-settlement mortality determines recruitment to the adult stocks (Ebert 1983, Morgan *et al.* 2000) and plays an important role in both the spatial and temporal patterns observed for populations from different sites (Gaines and Bertness 1992, Miller and Emler 1997, Morgan *et al.* 2000, Hughes *et al.* 2002). Newly settled red sea urchins seek protection under the spine canopy of adult urchins. This association was first mentioned by Tegner and Dayton (1977) and has been analyzed in other species by several authors (Tegner and Dayton 1981, Breen *et al.* 1985, Sloan *et al.* 1987, Quinn *et al.* 1993, Nishizaki and Ackerman 2007). The percentage of occurrence of juvenile sea urchins sheltering under the spines of adult sea urchins can vary. Rogers-Bennett *et al.* (1995) observed that off Bodega Head, California, the juvenile-adult association for *S. franciscanus* was 28% at 5 m depth and only 2% at 11 m depth, indicating that recruitment is higher in shallow waters and related to the presence of adults. A similar pattern was observed for another species of sea urchin (*Paracentrotus lividus*), with greater settlement in shallow habitats (5 m) relative to deeper areas (10 m) (Hereu *et al.* 2004).

At several sites along the Pacific coast, the harvesting of adult sea urchins has been found to increase post-settlement mortality due to the reduced abundance of adults in the population (Andrew *et al.* 2002, Palleiro-Nayar 2009). In the absence of adults, juvenile sea urchins seek protection in cracks and crevices to avoid predation by different species

INTRODUCCIÓN

El erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* (A Agassiz 1863) es un recurso pesquero de gran importancia económica y social en la costa occidental de Baja California (México). La captura del erizo rojo inició en 1972 y actualmente este recurso se considera sobreexplotado (Jurado-Molina *et al.* 2009). La pesca tiene un efecto directo en el potencial reproductivo de las poblaciones explotadas al disminuir la densidad de los adultos más fecundos de la población y, en consecuencia, la disponibilidad de larvas que eventualmente repercutirá negativamente en el reclutamiento (Tegner y Dayton 1977, Sloan *et al.* 1987, Andrew *et al.* 2002).

El reclutamiento de la mayoría de los invertebrados bentónicos y particularmente del erizo rojo es muy variable y depende de varios factores como el éxito reproductivo, la disponibilidad y transporte de las larvas, la selección del sustrato para el asentamiento y la mortalidad postasentamiento (Wing *et al.* 1995b, Morgan *et al.* 2000, Underwood 2000, Bostford 2001, Tegner 2001, Pineda *et al.* 2009). En el norte de California, se ha observado un mayor reclutamiento del erizo rojo en los periodos de relajación de las surgencias (Wing *et al.* 1995a, Morgan *et al.* 2000). En Columbia Británica, Washington y Oregon el reclutamiento anual de *S. franciscanus* es bajo y muy variable (Miller y Emler 1997) comparado con las poblaciones del sur de California, que presentan un reclutamiento relativamente constante (Tegner y Dayton 1981, Ebert 1983, Ebert *et al.* 1994, Wing *et al.* 1995b, Morgan *et al.* 2000).

La mortalidad postasentamiento determina el aporte de reclutas a las poblaciones adultas (Ebert 1983, Morgan *et al.* 2000) y juega un papel importante en los patrones tanto espaciales como temporales observados en poblaciones de diferentes localidades (Gaines y Bertness 1992, Miller y Emler 1997, Morgan *et al.* 2000, Hughes *et al.* 2002). Los erizos rojos recién asentados buscan protección bajo el dosel de los erizos adultos. Esta asociación se mencionó por primera vez por Tegner y Dayton (1977) y se ha analizado en otras especies por varios autores (Tegner y Dayton 1981, Breen *et al.* 1985, Sloan *et al.* 1987, Quinn *et al.* 1993, Nishizaki y Ackerman 2007). El porcentaje de ocurrencia de protección bajo las espinas de los erizos rojos adultos puede variar. Rogers-Bennett *et al.* (1995) observaron que para *S. franciscanus* en Bodega Head, California, a una profundidad de 5 m, la asociación de protección de jóvenes-adultos fue de 28% y a 11 m de profundidad fue de tan solo 2%, sugiriendo que el reclutamiento es más alto en aguas someras y está asociado con la presencia de adultos. Para otra especie de erizo (*Paracentrotus lividus*) se observó un patrón similar, registrándose un mayor asentamiento en zonas someras (5 m) comparado con zonas más profundas (10 m) (Hereu *et al.* 2004).

En varias localidades de la costa del Pacífico se ha documentado que la extracción de erizos adultos por la pesca aumenta la mortalidad postasentamiento al reducir la

like the red spiny lobster *Panulirus interruptus*, the sunflower starfish *Pycnopodia helianthoides*, the California sheephead *Semicossyphus pulcher*, and the crabs *Cancer* spp. and *Loxorhynchus grandis* (Tegner and Dayton 1981, Scheibling and Hamm 1991).

Substrate structure as refuge for marine invertebrate species has been poorly studied. Scheibling and Raymond (1990) and Scheibling and Hamm (1991) indicate that the presence of crevices decreases the predation rate and promotes the presence of a greater number of green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) recruits. Similar results have been reported for other sea urchin species from Australia (Andrew 1993) and the Canary Islands (Hernández *et al.* 2008). The importance of substrate as refuge for the populations of *S. franciscanus* off the coast of North America has not been assessed; hence, this study aimed to analyze the spatiotemporal variations in red sea urchin recruitment, mainly in terms of the percentage of crevices in the rocky substrate and the abundance of adult sea urchins on the west coast of Baja California (Mexico).

MATERIAL AND METHODS

Ten sampling sites were selected along 350 km of the west coast of Baja California, from the Coronado Islands to Punta San Carlos (fig. 1). The sites were selected based on

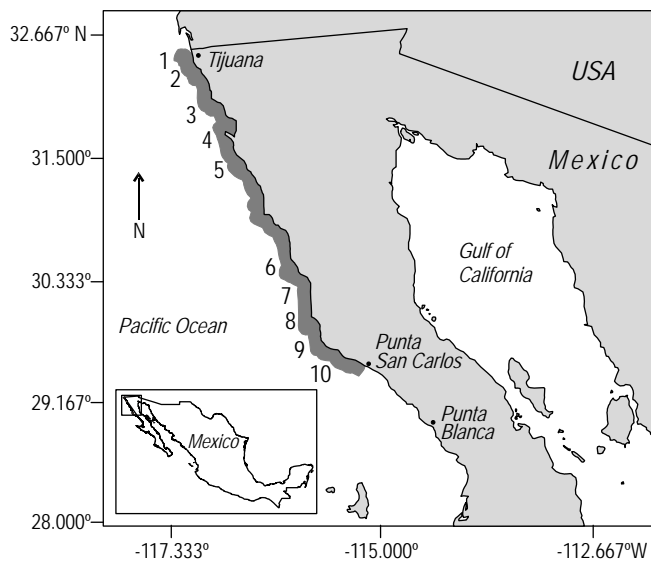


Figure 1. Sampling sites (numbers) and main area of operation of the red sea urchin fishery (shaded area) in Baja California (Mexico).

Figura 1. Localidades de muestreo (números) y área principal de operación (área sombreada) de la pesquería de erizo rojo en Baja California (México).

- (1) Coronado Sur Island, (2) Poptotla, (3) Todos Santos Island, (4) Punta Banda, (5) Santo Tomás, (6) San Martín Island, (7) Punta San Quintín, (8) Punta Baja, (9) San Jerónimo Island, (10) Arrecife Sacramento.

abundancia de adultos de la población (Andrew *et al.* 2002, Palleiro-Nayar 2009). En ausencia de adultos, los erizos jóvenes buscan protección en hendiduras y oquedades para evitar la depredación por diferentes especies como la langosta roja *Panulirus interruptus*, el pez vieja *Semicossyphus pulcher*, la estrella de mar *Pycnopodia helianthoides* y los cangrejos *Cancer* spp. y *Loxorhynchus grandis* (Tegner y Dayton 1981, Scheibling y Hamm 1991).

La complejidad del sustrato como refugio de especies de invertebrados marinos ha sido poco estudiado. Scheibling y Raymond (1990) y Scheibling y Hamm (1991) señalan que la presencia de oquedades disminuye la tasa de depredación y promueve la presencia de un mayor número de reclutas del erizo verde *Strongylocentrotus droebachiensis*. Se han reportado resultados similares para otras especies de erizos en Australia (Andrew 1993) y las Islas Canarias (Hernández *et al.* 2008). En la costa de Norte América no se ha evaluado la importancia del sustrato como refugio en las poblaciones de *S. franciscanus*, por lo que el objetivo de este trabajo fue analizar las variaciones espaciotemporales en el reclutamiento de esta especie, principalmente en función del porcentaje de oquedades en el sustrato rocoso y la abundancia de erizos adultos en la costa occidental de Baja California (México).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron 10 localidades de muestreo a lo largo de 350 km de la costa occidental de Baja California, desde las Islas Coronado hasta Punta San Carlos (fig. 1). Para seleccionar las localidades se consideró el historial de sus capturas, su situación geográfica (costa/islas) y características particulares, que incluyen la presencia de macroalgas y depredadores (Palleiro-Nayar 2009). En cada localidad se ubicaron aleatoriamente 10 transectos de 10 × 2 m (20 m²). Para seleccionarlos al azar, se enumeraron todas las estaciones de muestreo disponibles de campañas anteriores (Palleiro-Nayar 2004) y se generaron 10 números aleatorios para ubicar los 10 transectos en cada localidad. La densidad y la estructura de tallas de la población se estimaron mediante buceo autónomo y en cada transecto se contaron y midieron todos los organismos *in situ*, utilizando un vernier con precisión de ±0.1 mm. Los datos se separaron en dos grupos ontogénicos: (1) reclutas, definidos como los erizos de talla ≥5 mm (los más pequeños que se pueden medir bajo el agua) y ≤40 mm de diámetro del caparazón (Tegner y Dayton 1977), y (2) adultos, los erizos ≥60 mm de diámetro de caparazón, que corresponde a la talla a la cual el 50% de los organismos presentan la madurez sexual (Palleiro-Nayar 2004). Se consideró para los reclutas una talla máxima de 40 mm debido a que es la máxima talla observada bajo las espinas de los erizos adultos en Baja California (Palleiro-Nayar 2009). En los muestreos se buscó exhaustivamente la presencia de reclutas de erizo rojo bajo las rocas, en hendiduras y en oquedades, evitando remover las rocas para no destruir o alterar el

their catch history, their geographical location (coast/island), and particular characteristics including the presence of macroalgae and predators (Palleiro-Nayar 2009). Ten transects of 10×2 m (20 m^2) were randomly established at each site. For this, all the sampling stations available from previous surveys were numbered (Palleiro-Nayar 2004) and 10 numbers were randomly generated to determine the 10 transects at each site. Population density and size structure estimates were obtained by scuba diving and counting and measuring all organisms in each transect *in situ*, using a vernier caliper of ± 0.1 -mm precision. Data were separated into two ontogenetic groups: (1) recruits, ≥ 5 mm (the smallest that can be measured underwater) to ≤ 40 mm carapace diameter (Tegner and Dayton 1977), and (2) adults, ≥ 60 mm carapace diameter, corresponding to the size at which 50% of the organisms show sexual maturity (Palleiro-Nayar 2004). A maximum size of 40 mm was considered for recruits since it is the maximum size recorded for individuals sheltering under adult sea urchin spines in Baja California (Palleiro-Nayar 2009). During the surveys, a thorough search was made for the presence of red sea urchin recruits under rocks and in cracks and crevices, taking care not to destroy or alter the habitat. The surveys were conducted between August and December 2005, at depths ranging from 5 to 15 m. The shallowest site was San Martín Island (5 m depth), while South Coronado Island, San Quintín, and Punta Baja had a depth of 10 m, and the other six sites a depth of 15 m.

To characterize the type of substrate, the transects were filmed using an underwater digital video camera (Sony TRV380). The bandwidth of the film was 0.5 m and the transect was traversed four times to cover the width of 2 m. The percentage of substrate suitable for refuge was determined by analyzing the digital images of each transect using ImageJ version 1.4 software. The digital images were analyzed frame by frame considering an area of 0.25 m^2 . Refuge substrate was determined as the percentage of area occupied by crevices relative to the total area of each transect. The same images were used to count the number of algae (*Macrocystis pyrifera*) and predators (*Loxorhynchus grandis* and *Pycnopodia helianthoides*). This information was used to categorically characterize food availability and the presence of predators at each site.

Comparison of two sites

To evaluate the temporal variation of *S. franciscanus* recruits, as well as the impact of substrate structure and the presence of adults on recruit abundance, we selected two sites (Todos Santos Island and Punta Banda) located 7 km apart that have similar oceanographic characteristics in regard to upwelling intensity (Durazo and Baumgartner 2002), bottom temperatures between 11 and 16 °C, and the presence of red sea urchin predators (Palleiro-Nayar 2009). Both sites differ in the availability of refuge substrate for sea urchin recruits and in the abundance of adults. Todos Santos

hábitat. Los muestreos se realizaron de agosto a diciembre de 2005, a profundidades que variaron entre 5 y 15 m. El sitio más somero fue la Isla San Martín (5 m), mientras que la Isla Coronado Sur, San Quintín y Punta Baja presentaron una profundidad de 10 m y las seis localidades restantes una profundidad de 15 m.

Para caracterizar el tipo de sustrato, los transectos se filmaron con una cámara de video digital submarina (Sony TRV380). El ancho de banda de la filmación fue de 0.5 m y se recorrió el transecto cuatro veces para cubrir los 2 m de ancho. Se determinó el porcentaje de sustrato adecuado para refugio a través del análisis de las imágenes digitales de cada transecto utilizando el programa ImageJ versión 1.4. Las imágenes digitales fueron analizadas cuadro por cuadro considerando un área de 0.25 m^2 . El sustrato de refugio se determinó como el porcentaje de área que ocupan las oquedades respecto del área total de cada transecto. Utilizando las mismas imágenes, se contabilizó el número de algas (*Macrocystis pyrifera*) y el número de depredadores (*Loxorhynchus grandis* y *Pycnopodia helianthoides*). Esta información fue utilizada para caracterizar de manera categórica la disponibilidad de alimento y la presencia de depredadores en cada zona de estudio.

Comparación de dos localidades

Para evaluar la variación temporal de los reclutas de *S. franciscanus*, así como la importancia de la complejidad del sustrato y la presencia de erizos adultos en la abundancia de reclutas, se seleccionaron dos localidades (Isla Todos Santos y Punta Banda) separadas a 7 km de distancia, con características oceanográficas similares en cuanto a la intensidad de las surgencias (Durazo y Baumgartner 2002), temperaturas de fondo entre 11 y 16 °C, y la presencia de depredadores de erizo rojo (Palleiro-Nayar 2009). Ambas localidades difieren en la disponibilidad de sustrato de refugio para reclutas de erizo y en la abundancia de adultos. La Isla Todos Santos tiene un porcentaje alto de disponibilidad de sustrato de refugio (45%, con oquedades que permiten la protección de jóvenes) y una baja densidad de adultos; por el contrario, en Punta Banda se encuentran rocas planas sin oquedades, pero con una alta densidad de erizos adultos.

En estas dos localidades se ubicaron aleatoriamente 10 cuadrantes de 1 m^2 utilizando el mismo procedimiento de selección descrito anteriormente. Los muestreos se realizaron en el mes de mayo de 2005, 2006 y 2007, utilizando buceo autónomo. Todos los erizos encontrados en los cuadrantes se contaron y midieron *in situ* con un vernier, y la densidad de los reclutas y adultos se estimó utilizando el mismo criterio descrito anteriormente para el análisis espacial.

Efecto de la pesca

Para evaluar la variación entre la densidad de reclutas de erizo rojo y el efecto de la pesca, se utilizó un modelo de

Island has high refuge substrate availability (45%, with crevices affording protection to juveniles) and a low density of adults; conversely, Punta Banda has flat rocks without crevices and a high density of adults.

Ten 1-m² quadrates were randomly established at both these localities using the same selection procedure mentioned above. The surveys were conducted in May of 2005, 2006, and 2007 using scuba gear. All red sea urchins found in the quadrates were counted and measured with a vernier caliper *in situ*, and the density of recruits and adults was estimated using the same criterion previously described for the spatial analysis.

Effect of fishing

To assess the variation between the density of recruit red sea urchins and the effect of fishing, a simple linear regression model was used with two variables: recruit density at each site in 2005 as dependent variable, and catch per unit effort (CPUE, kilogram of live sea urchin per day of fishing) in 2002 and 2005 as independent variable. The CPUE data were taken from the fishing log books provided by the red sea urchin harvesters operating in the selected areas (Palleiro-Nayar 2009).

Statistical analysis

To evaluate the spatial variation of the density of recruit red sea urchins, a four-way analysis of variance (ANOVA) was applied, using percentage of crevices, adult density, depth, and site. Three levels were considered for the percentage of crevices (low, 0–15%; medium, 16–30%; high, >31%), for adult density (low, 0–10 ind 20 m⁻²; medium, 11–30 ind 20 m⁻²; high, >31 ind 20 m⁻²), and for depth (low, 5 m; medium, 10 m; high, 15 m). For the sites, eight levels were considered since juveniles were not observed at two of them (Punta San Quintín and Punta Baja). Tukey's multiple comparison test was used to identify differences among levels ($P < 0.05$).

To determine the temporal variation of red sea urchin recruitment at two sites, a two-way ANOVA was applied, with recruit density as response variable, and site (fixed factor) and year (random factor with three levels: 2005, 2006, and 2007) as predictive variables. To test for differences in adult density among sites, a two-way ANOVA was previously applied, considering site (fixed factor with two levels) and year (random factor with three levels).

To analyze the relationship between recruit density and percentage of crevices as refuge substrate, a simple linear regression model was applied using all the transect data from the 10 sites. The relationship between recruit and adult densities was also determined using a simple linear regression model. A multiple regression model was applied to determine the interaction of the two independent variables with recruit density.

regresión lineal simple con dos variables: la densidad de reclutas del año 2005 de cada localidad como variable dependiente y la captura por unidad de esfuerzo (CPUE, kilogramo de erizo vivo por día de trabajo) de 2002 a 2005 como variable independiente. Los datos de la CPUE se tomaron de las bitácoras de pesca proporcionadas por los propios productores de erizo rojo que operan en las áreas seleccionadas (Palleiro-Nayar 2009).

Análisis estadístico

Para evaluar la variación espacial de la densidad de los reclutas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de cuatro vías: porcentaje de oquedades, densidad de adultos, profundidad y localidad. Se utilizaron tres niveles para el porcentaje de oquedades (bajo, 0–15%; medio, 16–30%; alto, >31%), para la densidad de adultos (bajo, 0–10 ind 20 m⁻²; medio, 11–30 ind 20 m⁻²; alto, >31 ind 20 m⁻²) y para la profundidad (bajo, 5 m; medio, 10 m; alto, 15 m). Se consideraron ocho niveles para las localidades, ya que en dos localidades (Punta San Quintín y Punta Baja) no se observaron jóvenes. La prueba de comparaciones múltiples de Tukey ($P < 0.05$) se utilizó para identificar diferencias entre niveles.

La variación temporal del reclutamiento de erizo rojo en dos localidades se evaluó empleando un ANOVA de dos vías, con la densidad de reclutas como variable de respuesta y la localidad (factor fijo) y el año (factor aleatorio con tres niveles: 2005, 2006 y 2007) como variables predictivas. Para probar la diferencia en la densidad de adultos entre localidades, se realizó previamente otro ANOVA de dos vías, considerando la localidad (factor fijo con dos niveles) y el año (factor aleatorio con tres niveles).

Para analizar la relación entre la densidad de reclutas y el porcentaje de oquedades como sustrato de refugio, se aplicó un modelo de regresión lineal simple, con los datos de todos los transectos de las 10 localidades. También se determinó la relación entre la densidad de reclutas y la densidad de adultos de erizo rojo mediante un modelo de regresión lineal simple. Se usó un modelo de regresión múltiple para observar la interacción de las dos variables independientes con la densidad de reclutas.

Para evaluar la variación espacial de la densidad de reclutas en función de la disponibilidad de alimento (*M. pyrifera*) y la densidad de los depredadores (*L. grandis* y *P. helianthoides*), se realizó un ANOVA de dos vías. La densidad de *M. pyrifera* se consideró como un factor fijo con tres niveles (bajo, 0–1 ind 20 m⁻²; medio, 2–3 ind 20 m⁻²; alto, >4 ind 20 m⁻²) y la abundancia de depredadores se consideró como un factor fijo de tres niveles (nulo, 0 ind 20 m⁻²; medio, 1–2 ind 20 m⁻²; alto, >3 ind 20 m⁻²).

La normalidad y la homogeneidad de varianza se verificaron utilizando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene respectivamente, resultando dentro de los límites permisibles (Zar 1996). La densidad de reclutas se transformó a log₁₀ para obtener la normalidad y homogeneidad de varianza.

To assess the spatial variation of recruit density as a function of food availability (*M. pyrifera*) and predator density (*L. grandis* and *P. helianthoides*), a two-way ANOVA was used. The density of *M. pyrifera* was considered a fixed factor with three levels (low, 0–1 ind 20 m⁻²; medium, 2–3 ind 20 m⁻²; high, >4 ind 20 m⁻²) and the abundance of predators was considered a fixed factor with three levels (null, 0 ind 20 m⁻²; medium, 1–2 ind 20 m⁻²; high, >3 ind 20 m⁻²).

Normality and homogeneity of variance assumptions were verified using the Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively, and they were within the permissible limits (Zar 1996). Recruit density was log₁₀-transformed to obtain normality and homogeneity of variance.

All statistical analyses were performed with Statistica version 6.

RESULTS

Spatial variation of recruit density

Recruit red sea urchin densities ranged from 0 to 88.11 ind 20 m⁻² at the 10 sites analyzed (table 1, fig. 2), and were highest at Arrecife Sacramento (88.11 ind 20 m⁻²), South Coronado Island (43.71 ind 20 m⁻²), and San Jerónimo Island (40.51 ind 20 m⁻²). These sites also had the highest percentages of crevices, with values between 30% and 37% (table 1); note that recruits were not found at Punta San Quintín and Punta Baja despite having values of 25% and 15%, respectively.

Adult red sea urchin densities varied between 10.0 and 96.2 ind 20 m⁻². Adult densities were highest at San Jerónimo Island (96.2 ind 20 m⁻²), Santo Tomás (91.8 ind 20 m⁻²), and Arrecife Sacramento (72.7 ind 20 m⁻²), and lowest at

Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico Statistica versión 6.

RESULTADOS

Variación espacial de las densidades de reclutas

Las densidades de reclutas de erizo rojo variaron entre 0 y 88.11 ind 20 m⁻² dentro de las 10 localidades analizadas (tabla 1, fig. 2). Las localidades con mayores densidades de reclutas fueron Arrecife Sacramento (88.11 ind 20 m⁻²), Isla Coronado Sur (43.71 ind 20 m⁻²) e Isla San Jerónimo (40.51 ind 20 m⁻²). Estas localidades también presentaron los porcentajes de sustrato de refugio más altos, con valores entre 30% y 37% (tabla 1). Cabe destacar que en Punta San Quintín y Punta Baja no se encontraron reclutas, a pesar de tener un porcentaje de sustrato de refugio de 25% y 15%, respectivamente.

La densidad de adultos de erizo rojo varió entre 10.0 y 96.2 ind 20 m⁻², siendo Isla San Jerónimo (96.2 ind 20 m⁻²), Santo Tomás (91.8 ind 20 m⁻²) y Arrecife Sacramento (72.7 ind 20 m⁻²) las localidades donde se observó la mayor densidad. Las densidades más bajas de adultos se encontraron en Punta San Quintín y Punta Baja (10.0 y 15.1 ind 20 m⁻², respectivamente).

Al comparar las densidades de reclutas entre las localidades, se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $F = 10.36$, $P = 0.0000$; tabla 2). Arrecife Sacramento presentó diferencias significativas con respecto a Popotla, Isla Todos Santos, Punta Banda, Santo Tomás, Isla San Martín y Punta Baja (Tukey, $P = 0.0001$ a 0.012), y no se encontraron diferencias significativas con Isla Coronado Sur e Isla San Jerónimo.

Table 1. Results of the surveys conducted at 10 sites, and cumulative catch (1988–2005) and catch per unit effort (CPUE, 2002–2005) data.

Tabla 1. Resultados de los muestreos realizados en 10 localidades y datos de la captura acumulada (1988 a 2005) y la captura por unidad de esfuerzo (CPUE, 2002 a 2005).

Site	Adult density (ind 20 m ⁻²)	Recruit density (ind 20 m ⁻²)	Crevice (%)	Depth (m)	<i>Macrocystis pyrifera</i> (plants 20 m ⁻²)	Predators (ind 20 m ⁻²)	Cumulative catch (t)	Mean CPUE (kg d ⁻¹)
Coronado Sur Island	51.71 ± 22.9	43.71 ± 27.4	37	10	1	0	159	84.60
Popotla	35.61 ± 30.8	27.01 ± 30.1	15	15	2–3	1–2	389	89.10
Todos Santos Island	64.83 ± 43.3	8.02 ± 13.4	22.5	15	0–1	1–2	229	92.32
Punta Banda	21.75 ± 19.6	15.25 ± 10.4	13.75	15	1–2	1–2	508	96.10
Santo Tomás	91.82 ± 59.4	18.45 ± 12.3	27	15	4<	1–2	3282	96.69
San Martín Island	20.37 ± 13.6	16.62 ± 4.1	28.75	5	4<	3<	1268	93.36
Punta San Quintín	10.01 ± 5.1	0	25	10	2–3	1–2	125	76.47
Punta Baja	15.05 ± 5.9	0	15	10	0–1	1–2	625	84.25
San Jerónimo Island	96.17 ± 78.6	40.51 ± 30.9	34	15	4<	3<	1447	106.39
Arrecife Sacramento	72.67 ± 36.3	88.11 ± 59.5	30	15	4<	3<	3752	144.35

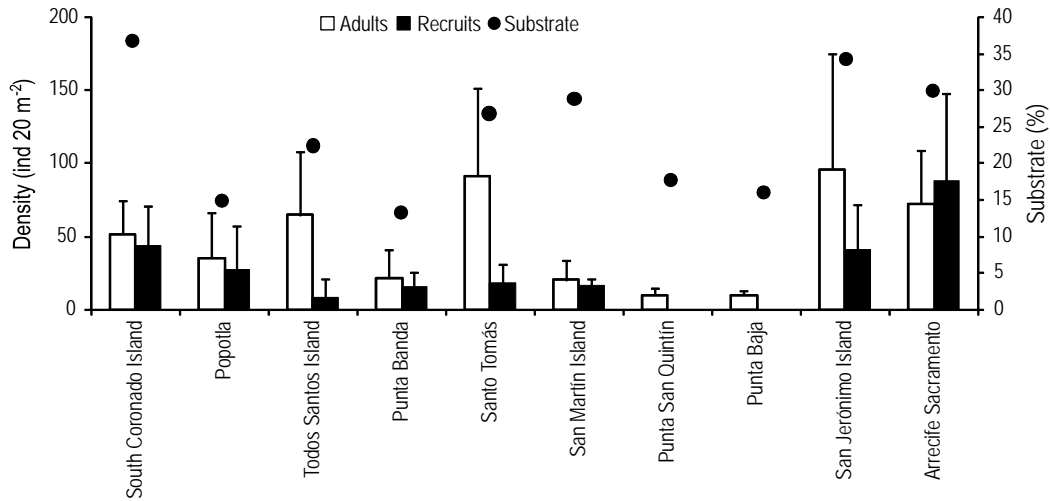


Figure 2. Density of adult and recruit red sea urchins per 20 m², as well as refuge substrate (percentage of crevices) per sampling site. The lines indicate the standard deviation.

Figura 2. Densidad de adultos de erizo rojo y reclutas por 20 m², así como sustrato de protección (porcentaje de oquedades) para cada localidad muestreada. Las líneas indican la desviación estándar.

Punta San Quintín and Punta Baja (10.0 and 15.1 ind 20 m⁻², respectively).

Significant differences were found between recruit densities and sites (ANOVA, $F = 10.36$, $P = 0.0000$; table 2). Arrecife Sacramento showed significant differences with Popotla, Todos Santos Island, Punta Banda, Santo Tomás, San Martín Island, and Punta Baja (Tukey, $P = 0.0001$ to 0.012), but no significant differences with South Coronado Island and San Jerónimo Island.

There were significant differences between recruit density and the percentage of crevices (ANOVA, $F = 8.12$, $P = 0.0001$), but there were no significant differences with adult density (ANOVA, $F = 0.49$, $P = 0.61$) and depth (ANOVA, $F = 0.013$, $P = 0.99$) (table 2).

Relationship of red sea urchin recruits with adult density and refuge substrate

A positive relationship was found between recruit density and adult density ($r^2 = 0.28$, $P = 0.030$), indicating that as the density of adults increases, the density of juveniles also tends to increase (fig. 3a); however, the value of the coefficient of determination was low. The relationship between recruit density and the percentage of crevices was also positive ($r^2 = 0.54$, $P = 0.0022$), but the coefficient was higher (fig. 3b).

Temporal analysis: Comparison between Todos Santos Island and Punta Banda

There were no significant differences between Todos Santos Island and Punta Banda (ANOVA, $F = 0.06$, $P = 0.81$), but recruit density differed among years (2005–2007; ANOVA, $F = 70.97$, $P = 0.0000$) (table 3a). Recruit densities

Se encontraron diferencias significativas entre la densidad de reclutas y el porcentaje de oquedades (ANOVA, $F = 8.12$, $P = 0.0001$); sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre la densidad de adultos (ANOVA, $F = 0.49$, $P = 0.61$) y la profundidad (ANOVA, $F = 0.013$, $P = 0.099$) (tabla 2).

Relación de reclutas de erizo rojo con la densidad de adultos y el sustrato de refugio

Se encontró una relación positiva entre la densidad de reclutas y la densidad de adultos ($r^2 = 0.28$, $P = 0.030$), indicando que conforme la densidad de adultos aumenta, la densidad de jóvenes tiende también a aumentar (fig. 3a); sin embargo, el valor del coeficiente de determinación fue bajo. La relación entre la densidad de reclutas y el porcentaje de oquedades también fue positiva ($r^2 = 0.54$, $P = 0.0022$), con un coeficiente más alto (fig. 3b).

Table 2. Results of the four-way analysis of variance (spatial analysis) using recruit red sea urchin density as response variable and four predictors.

Tabla 2. Resultado del análisis de varianza de cuatro vías (análisis espacial), utilizando la densidad de reclutas de erizo rojo como la variable de respuesta y cuatro predictores.

Predictor	SS	d.f.	MS	F	P
% of crevices	1.94	2	0.972	8.12	0.0001
Adult density	0.118	2	0.056	0.49	0.6119
Depth	0.008	2	0.004	0.01	0.9870
Site	7.45	6	1.241	10.36	0.0000
Error	6.22	52	0.119		

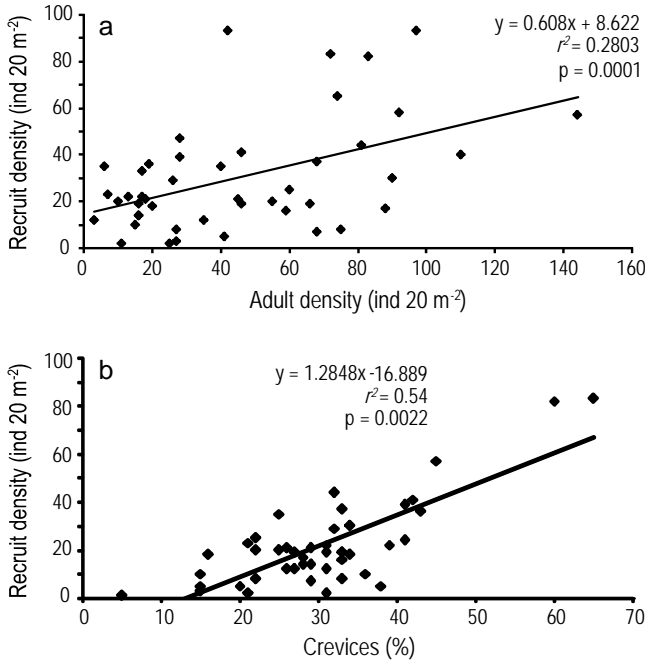


Figure 3. (a) Relationship between recruit and adult red sea urchin densities per 20 m² at the 10 sampling sites. (b) Relationship between mean recruit density per 20 m² and the percentage of crêvices (refuge substrate). Each point represents a transect.

Figura 3. (a) Relación entre la densidad de reclutas y la densidad de adultos de erizo rojo por 20 m² en las 10 localidades de muestreo. (b) Relación entre la densidad promedio de reclutas por 20 m² y el porcentaje de oquedades (sustrato de refugio). Cada punto representa un transecto.

were highest in 2006 and lowest in 2007 at both sites (fig. 4a).

Adult density differed among years and between sites, and was significantly higher at Punta Banda during the three years (ANOVA, $F = 14.95$, $P = 0.0000$; ANOVA, $F = 30.91$, $P = 0.0000$, respectively) (table 3b, fig. 4b).

Other variables

Analysis of the possible effects of food availability, predators, and upwelling showed no relation between these factors and the variation in recruit density among the 10 sites studied (*M. pyrifera*: ANOVA, $F = 0.96$, $P = 0.47$; predators: ANOVA, $F = 2.68$, $P = 0.21$; upwelling: ANOVA, $F = 1.56$, $P = 0.34$) (table 4).

Effect of fishing

The sites with highest cumulative catch after 20 years of fishing were Arrecife Sacramento and Santo Tomás (3752 and 3282 t live weight, respectively), and the sites with lowest cumulative catch were Punta San Quintín and South Coronado Island (125 and 159 t live weight, respectively) (table 1). A positive relation was observed between recruit

Table 3. Results of the two-way analysis of variance (temporal analysis) using the density of (a) recruit and (b) adult red sea urchins at Todos Santos Island and Punta Banda as response variable, and year (2005–2007) and both sites as predictors.

Tabla 3. Resultado de la prueba de análisis de varianza de dos vías (análisis temporal) de la densidad de (a) reclutas y (b) adultos de erizo rojo en Isla Todos Santos y Punta Banda como la variable de respuesta, utilizando año (2005–2007) y las dos localidades como predictores.

Predictor	SS	d.f.	MS	F	P
(a) Recruits					
Year	606.90	2	303.45	70.97	0.0000
Sites	0.267	1	0.27	0.0624	0.8037
Error	239.24	56	4.27		
(b) Adults					
Year	455.23	2	227.61	14.95	0.0000
Sites	470.40	1	470.27	30.91	0.0000
Error	852.10	56	15.21		

Análisis temporal: Comparación entre Isla Todos Santos y Punta Banda

No se encontraron diferencias significativas entre Isla Todos Santos y Punta Banda (ANOVA, $F = 0.06$, $P = 0.81$); sin embargo, la densidad de reclutas de erizo rojo fue diferente entre años (2005–2007; ANOVA, $F = 70.97$, $P = 0.0000$) (tabla 3a). Las densidades más altas de reclutas se observaron en 2006 y las más bajas en 2007, en ambas localidades (fig. 4a).

La densidad de adultos de erizo rojo fue diferente entre años y entre localidades, y fue significativamente mayor en Punta Banda durante los tres años (ANOVA, $F = 14.95$, $P = 0.0000$; ANOVA, $F = 30.91$, $P = 0.0000$, respectivamente) (tabla 3b, fig. 4b).

Otras variables

Al analizar el posible efecto de la disponibilidad de alimento, los depredadores y las surgencias, no se encontró relación entre estos factores y la variación en la densidad de reclutas entre las 10 localidades estudiadas (*M. pyrifera*: ANOVA, $F = 0.96$, $P = 0.47$; depredadores: ANOVA, $F = 2.68$, $P = 0.21$; surgencias: ANOVA, $F = 1.56$, $P = 0.34$) (tabla 4).

Efecto de la pesca

Las localidades en donde se ha reportado la mayor captura acumulada en 20 años de extracción son Arrecife Sacramento y Santo Tomás (3752 y 3282 t de peso vivo, respectivamente), y las de menor captura acumulada son

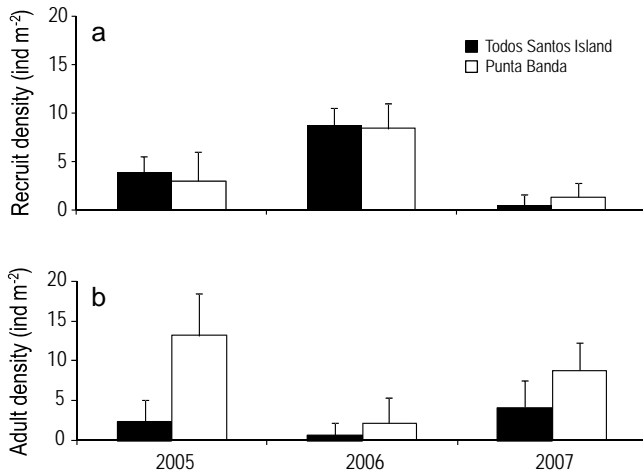


Figure 4. Density of (a) recruit and (b) adult red sea urchins per square meter at Todos Santos Island and Punta Banda in May 2005, 2006, and 2007. The lines indicate the standard deviation.

Figura 4. Densidad de (a) reclutas y (b) adultos de erizo rojo por metro cuadrado en Isla Todos Santos y Punta Banda en mayo de 2005, 2006 y 2007. Las líneas indican la desviación estándar.

red sea urchin density and CPUE (kilogram of live urchin per day of fishing) considering all the sites during 2002–2005 ($r^2 = 0.60$, $P = 0.045$) (fig. 5).

DISCUSSION

Our findings indicate that refuge substrate, specifically the percentage of crevices, is an important factor contributing to explain the variation in recruit density observed in the Baja California red sea urchin populations. Both spatial and temporal variation showed a positive relationship between recruit density and refuge substrate, suggesting that the former tends to increase as the percentage of the latter increases. This relation was particularly evident for South Coronado Island, San Jerónimo Island, and Arrecife Sacramento (fig. 2). The use of crevices as refuge from predators has been reported for the green sea urchin (*S. droebachiensis*) from the Atlantic Ocean (Scheibling and Raymond 1990, Scheibling and Hamm 1991). Those experimental studies showed that the presence of refuges increases the survival of green sea urchin juveniles and, consequently, favours recruitment. Our results for *S. franciscanus* concur with that reported by these authors; however, further experiments are needed to confirm our observations.

Though the presence of adults has been considered important for the protection of juvenile sea urchins (≤ 40 mm) off California (Tegner and Dayton 1977, 1981) and British Columbia (Sloan *et al.* 1987, Nishizaki and Ackerman 2007), our results show that, off Baja California, the abundance of adults was not a determining factor explaining the differences in red sea urchin recruitment found among sites. The lack of a clear relationship between adult density and recruit density

Table 4. Results of the analysis of variance using recruit red sea urchin density as response variable and three predictors.

Tabla 4. Resultado del análisis de varianza, utilizando la densidad de reclutas de erizo rojo como la variable de respuesta y tres predictores.

Predictor	SS	d.f.	MS	F	P
<i>M. pyrifera</i>	952.73	2	476.36	0.96	0.473
Predators	2640.72	2	1320.37	2.68	0.214
Upwelling	1535.35	2	767.67	1.56	0.343
Error	1477.22	3	492.41		

Punta San Quintín e Isla Coronado Sur (125 y 159 t de peso vivo, respectivamente) (tabla 1). Se observó una relación positiva entre la densidad de reclutas de erizo rojo y la CPUE (kilogramo de erizo vivo por día de trabajo) al considerar todas las localidades durante 2002 a 2005 ($r^2 = 0.60$, $P = 0.045$) (fig. 5).

DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo sugieren que el sustrato de refugio, específicamente el porcentaje de oquedades, es un factor importante que puede contribuir a explicar la variación de la densidad de reclutas observada en las poblaciones de erizo rojo en Baja California. Tanto la variación espacial como la temporal mostraron una relación positiva entre la densidad de reclutas y el sustrato de refugio, sugiriendo que a medida que aumenta el porcentaje de sustrato, la densidad de reclutas también tiende a aumentar. Esta relación fue evidente principalmente en Isla Coronado Sur, Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento (fig. 2). La presencia de oquedades como sustrato de refugio contra los depredadores se ha observado en las poblaciones de erizo verde

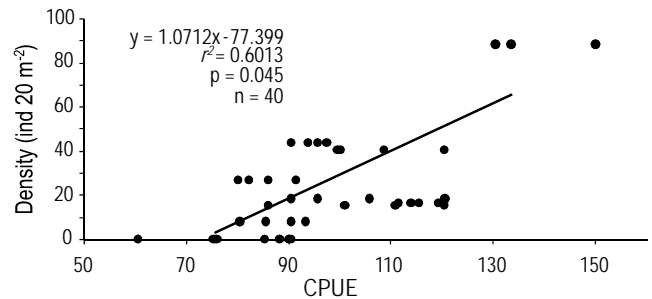


Figure 5. Relationship between recruit red sea urchin density per 20 m² and catch per unit effort (CPUE, kilogram of live sea urchin per day of fishing). Each point on the regression line corresponds to recruit density in four consecutive years (2002–2005).

Figura 5. Relación entre la densidad de reclutas de erizo rojo por 20 m² y la captura por unidad de esfuerzo (CPUE, kilogramo de erizo vivo por día de trabajo). Cada punto de la regresión corresponde a la densidad de reclutas en cuatro años consecutivos (de 2002 a 2005).

can be attributable to the high variation in this relationship among sites (fig. 2); for example, the only sites with high densities of both adults and recruits were San Jerónimo Island and Arrecife Sacramento. Despite the high adult densities at Santo Tomás and Todos Santos Island, recruit density was low at both these sites. Moreover, at some sites, like Santo Tomás, there was a high density of adults as well as a high percentage of crevices, but the density of recruits was low. The absence of a clear spatial pattern suggests the existence of other factors that could explain the differences found in recruit density among sites. Tegner and Dayton (1977) conducted a small-scale experiment to determine the effect of the red sea urchin fishery on recruitment, and concluded that fishing has an indirect effect associated with the reduction in densities of the adult organisms that offer the juveniles protection. The commercial harvesting of adult sea urchins off Baja California is evident at several locations (Salgado-Rogel and Palleiro-Nayar 2008), including Punta Banda, San Martín Island, Punta San Quintín, and Punta Baja, where low recruit densities were also recorded (fig. 2). Some sites, however, like San Jerónimo Island, Arrecife Sacramento, and Santo Tomás, had high cumulative catch estimates as well as low adult densities. The relationship of recruit density with cumulative catch and CPUE suggests that catch increases as recruit density increases. Apparently, the effects of fishing have not become manifest because a constant input of recruits maintains a high density of adults, despite the harvesting conducted at several sites, including San Jerónimo and Arrecife Sacramento. At these sites, high larval retention likely occurs due to the presence of small-scale eddies generated by several factors such as the direction and intensity of surface currents, the physiography of the coast, and the presence of San Jerónimo Island. Despite the lack of oceanographic studies showing the occurrence of eddies in this area, preliminary results of genetic studies on the red sea urchin indicate that recruits and adults from both San Jerónimo Island and Arrecife Sacramento share a common microsatellite (locus Sfr93), suggesting that the larvae released by adults remain in the same location. Conversely, analysis of the same locus revealed significant differences between recruits and adults from Todos Santos Island (Palleiro-Nayar 2009). Other factors like food availability and predation were also unimportant in explaining the variation in recruitment among sites.

Our findings suggest that refuge substrate can be an important factor in ensuring recruit survival in the Baja California red sea urchin populations. This factor has not been considered in management plans and conservation strategies for this species and it is therefore important to identify other areas with a high percentage of crevices, as well as areas of larval retention that have similar characteristics as those found off San Jerónimo Island and Arrecife Sacramento. This information will be useful in creating a network of marine reserves covering the distribution area of *S. franciscanus* off the Baja California Peninsula.

(*S. droebachiensis*) del Atlántico (Scheibling y Raymond 1990, Scheibling y Hamm 1991). Estos trabajos demuestran, por medio de la experimentación, que la presencia de refugios aumenta la supervivencia de jóvenes de erizo verde y en consecuencia favorecen el reclutamiento. Nuestros resultados para *S. franciscanus* concuerdan con lo encontrado por estos autores; sin embargo, es necesario realizar experimentos que confirmen nuestras observaciones.

A pesar de que la presencia de adultos ha sido considerada como importante en la protección de erizos jóvenes (≤ 40 mm) en California (Tegner y Dayton 1977, 1981) y Columbia Británica (Sloan *et al.* 1987, Nishizaki y Ackerman 2007), nuestros resultados muestran que en Baja California la abundancia de erizos adultos no fue un factor determinante para explicar las diferencias encontradas entre localidades en el reclutamiento del erizo rojo. La falta de una clara relación entre la densidad de adultos y la densidad de reclutas se puede deber a la alta variación de esta relación entre localidades (fig. 2); por ejemplo, las únicas localidades en las que se encontró una alta densidad de adultos y de reclutas fueron Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento. A pesar de que la densidad de adultos también fue alta en Santo Tomás e Isla Todos Santos, la densidad de reclutas en estas dos localidades fue baja. Aunado a lo anterior, existen localidades, como Santo Tomás, en donde se encontró una alta densidad de adultos y también un porcentaje alto de oquedades; sin embargo, la densidad de reclutas fue baja. La ausencia de un patrón espacial evidente sugiere que existen factores adicionales que podrían explicar las diferencias encontradas en la densidad de reclutas entre localidades. Tegner y Dayton (1977) realizaron un experimento a pequeña escala para conocer el efecto de la pesquería del erizo rojo sobre el reclutamiento, y concluyeron que el efecto de la pesca es indirecto al disminuir las densidades de organismos adultos que ofrecen protección a los jóvenes. En Baja California la extracción de erizos adultos debido a la pesca comercial es evidente en varias localidades (Salgado-Rogel y Palleiro-Nayar 2008), como se muestra en Punta Banda, Isla San Martín, Punta San Quintín y Punta Baja, localidades que también coinciden en la baja densidad de reclutas (fig. 2). Sin embargo, existen localidades como Isla San Jerónimo, Arrecife Sacramento y Santo Tomás que tienen una captura acumulada alta y también una densidad de adultos alta. La relación encontrada entre la densidad de reclutas y la captura acumulada y la CPUE sugiere que a medida que aumenta la densidad de reclutas, la captura tiende a aumentar. Al parecer, el efecto de la pesca no se ha manifestado debido a que existe un aporte constante de reclutas que mantiene una densidad alta de adultos, a pesar de la captura ejercida en varias localidades, como Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento. Es probable que en estos sitios se presente una alta retención de larvas debido a la presencia de giros de pequeña escala generados por varios factores como la dirección e intensidad de las corrientes superficiales, la fisiografía de la costa y la presencia de la Isla San Jerónimo. A pesar de que no existen

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by a joint fund from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT) and the Government of Baja California (project BC-01-2003-09).

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Andrew NL. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* 74: 292–302.
- Andrew NL, Agastuna Y, Ballesteros E, Bazhin A, Creaser EP, Barnes DK, Botsford LW, Bradbury A, Campbell A, Dixon JD, Einarsson S, Gerring P, Hebert K, Hunter M, Hurt SB, Johnson CR, Juinio-Menez MA, Kalvass P, Miller RJ, Moreno CA, Palleiro JS, Rivas D, Robinson SM, Schroeter SC, Stenek RC, Vadas RI, Woodby DA, Xiaoqu Z. 2002. Status and management of world sea urchin fisheries. *Oceanogr. Mar. Biol. An Annu. Rev.* 40: 343–425.
- Botsford LW. 2001. Physical influences on recruitment to California Current invertebrate population on multiple scales. *J. Mar. Sci.* 58: 1081–109.
- Breen PA, Carolsfeld W, Yamanaka KL. 1985. Social behavior of juvenile red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 92: 45–61.
- Durazo R, Baumgartner TR. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Prog. Oceanogr.* 54: 7–31.
- Ebert TA. 1983. Recruitment in echinoderms. In: Jangoux M, Lawrence JM (eds.), *Echinoderm Studies I*. AA Balkema, Rotterdam, pp. 169–203.
- Ebert TA, Schroeter S, Dixon J, Kalvass P. 1994. Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 111: 41–52.
- Gaines SD, Bertness MD. 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* 360: 579–580.
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E. 2004. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Mar. Biol.* 144: 1011–1018.
- Hernández JC, Clemente S, Brito A. 2008. The key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): A spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res.* 66: 259–270.
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Harriot VJ, Moltshaniwskyj NA, Pratchett, MS, Tanner JE, Willis BL. 2002. Detecting regional variation using meta-analysis and large-scale sampling: Latitudinal patterns in recruitment. *Ecology* 83: 436–451.
- Jurado-Molina J, Palleiro-Nayar JS, Gutiérrez NL. 2009. Developing a Bayesian framework for stock assessment and decision analysis of the red sea urchin fishery in Baja California, Mexico. *Cienc. Mar.* 35: 183–193.
- 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.
- Miller BA, Emlert RB. 1997. Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148: 83–94.
- estudios oceanográficos que demuestran la existencia de giros en esta zona, resultados preliminares de estudios genéticos de erizo rojo muestran que los reclutas y adultos tanto de Isla San Jerónimo como de Arrecife Sacramento comparten genéticamente la presencia de un microsatélite (locus Sfr93), sugiriendo que las larvas liberadas por los adultos permanecen en la misma localidad. Por el contrario, en Isla Todos Santos se encontraron diferencias significativas entre los reclutas y adultos analizando el mismo locus (Palleiro-Nayar 2009). Factores adicionales como la depredación y disponibilidad de alimento tampoco mostraron ser un factor importante para explicar la variación en el reclutamiento entre localidades.
- Los resultados de este trabajo sugieren que el sustrato de refugio puede ser un factor importante para asegurar la supervivencia de reclutas de las poblaciones de erizo rojo en Baja California. Este factor no ha sido considerado en las estrategias de manejo y conservación de las poblaciones de erizo rojo, por lo que sería relevante identificar zonas adicionales con un alto porcentaje de oquedades, así como localidades de retención de larvas con características similares a las encontradas en Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento. Esta información sería de utilidad para el diseño de una red de reservas marinas a lo largo del área de distribución de *S. franciscanus* en la Península de Baja California.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto de fondos mixtos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Gobierno de Baja California (proyecto BC-01-2003-09).

- 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.
- Palleiro-Nayar JS. 2004. Dinámica de la población de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus*, sujeta a extracción comercial en Baja California, México. M.Sc. thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, 82 pp.
- Palleiro-Nayar JS. 2009. Análisis poblacional del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en la costa occidental de la Península de Baja California. ¿Puede considerarse una Metapoblación? Ph.D. thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, 129 pp.
- Pineda J, Reyns NB, Starckak VR. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul. Ecol.* 51:17–32.
- Quinn JF, Wing SR, Botsford LW. 1993. Harvest refugia in marine invertebrate fisheries: Models and applications to the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. *Am. Zool.* 33: 537–550.
- Rogers-Bennett L, Bennett W, Fastenau C, Dewees CM. 1995. Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: Implications for harvest refugia. *Ecol. Appl.* 5: 1171–1180.

- Salgado-Rogel ML, Palleiro-Nayar JS. 2008. Disminución de la abundancia de erizo rojo y propuesta para su manejo en Baja California, México. INAPESCA. Cienc. Pesq. 16: 37–45.
- Scheibling M, Raymond R. 1990. Community dynamics on subtidal cobble bed following mortalities of sea urchins. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 127–145.
- Scheibling M, Hamm J. 1991. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. Mar. Biol. 110: 105–116.
- Sloan NA, Lauridsen CP, Harbo RM. 1987. Recruitment characteristics of the commercially harvested red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in southern British Columbia, Canada. Fish. Res. 5: 55–69.
- Tegner MJ. 2001. The ecology of *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. In: Lawrence JM (ed.), Edible Sea Urchins: Biology and Ecology, Elsevier, Amsterdam, pp. 307–332.
- Tegner MJ, Dayton KP. 1977. Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. Science 196: 324–326.
- Tegner MJ, Dayton KP. 1981. Population structure recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest near San Diego, California. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 255–268.
- Underwood AJ. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: What are we learning? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 250: 51–76.
- Wing SR, Botsford L, Largier J, Morgan L. 1995a. Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 128: 199–211.
- Wing SR, Largier JL, Bostford LW, Quinn JF. 1995b. Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. Limnol. Oceanogr. 40: 316–329.
- Zar JH. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp 662.

*Received February 2010;
accepted November 2010.*