

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE ERIZOS
MÁS ABUNDANTES DE LA COSTA SUDESTE DEL LITORAL
DE SÃO PAULO (BRASIL)**

**SPATIAL DISTRIBUTION OF THE MOST ABUNDANT
SEA URCHIN POPULATIONS ON THE SOUTHEAST COAST OF
SÃO PAULO (BRAZIL)**

Pablo Sánchez-Jérez¹

Augusto Cesar²

Fernando S. Cortez²

Camilo D.S. Pereira²

Sergio L.R. Silva²

¹ Unidad de Biología Marina

Depto. de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales

Universidad de Alicante

Ap.C. 99

03080 Alicante, España

E-mail: psanchez@carn.ua.es

² Depto. de Ecotoxicología

Universidade Santa Cecília

Rua Oswaldo Cruz No. 266

CEP 11045-907, Santos, S.P., Brasil, C.P. 734

Recibido en junio de 1999; aceptado en octubre de 2000

RESUMEN

Se investigó la variación espacial en la abundancia de *Echinometra lucunter*, *Lytechinus variegatus* y *Arbacia lixula* con respecto a cuatro escalas espaciales (10^5 , 10^4 , 10^3 y 10^2 m) y dos profundidades (0–3 y 3–8 m), a lo largo de 100 km del litoral de São Paulo (agosto a octubre de 1996). *Echinometra lucunter* fue la especie más abundante, prefiriendo los fondos más someros bajo el efecto del oleaje. Se identificó un gradiente en su abundancia, aumentando en dirección del suroeste al noreste. *Arbacia lixula* mostró el mismo gradiente, pero con una mayor abundancia en el sector más profundo. Ambas especies mostraron diferencias significativas a una escala espacial de centenares de metros y *E. lucunter* también a una escala de kilómetros. *Lytechinus variegatus* mostró un patrón en mosaico, siendo abundante en ciertos sitios. Las variaciones en la calidad del agua y en la heterogeneidad natural del hábitat podrían explicar de forma conjunta la distribución espacial de estas poblaciones.

Palabras clave: erizos, distribución espacial, Brasil, Océano Atlántico.

ABSTRACT

The spatial variability of *Echinometra lucunter*, *Lytechinus variegatus* and *Arbacia lixula* was studied in relation to four spatial scales (10^5 , 10^4 , 10^3 and 10^2 m) and two depths (0–3 and 3–8 m), along 100 km of the São Paulo coastline (August to October 1996). *Echinometra lucunter* was the most abundant species, with preference for shallow substrates subject to wave action. An abundance gradient was identified, increasing from southwest to northeast. *Arbacia lixula* showed the same pattern of spatial variation, but was more abundant in the deeper areas. Both species showed significant differences on a spatial scale of hundreds of meters, and *E. lucunter* also on a scale of kilometers. *Lytechinus variegatus* presented a patchy distribution, being more abundant at certain sites. Variations in the water quality and natural heterogeneity of the habitat may explain the spatial distribution of these populations.

Key words: sea urchins, spatial distribution, Brazil, Atlantic Ocean.

INTRODUCCIÓN

Herbívoros como los erizos de mar tienen una alta influencia en la configuración de las comunidades bentónicas y son considerados como agentes de perturbación en determinados ecosistemas costeros (Dean *et al.*, 1984; Dayton *et al.*, 1992; Benedetti-Cecchi y Cinelli, 1995). Generalmente, los erizos provocan cambios en la cobertura vegetal, modificando los recursos tróficos y la estructura del hábitat y afectando a otros grupos como los moluscos, peces y mamíferos (Duggins, 1989; Andrew y Constable, 1999). Por lo tanto, se pueden considerar a los erizos como una de las especies clave que definen la estructura de la comunidad con base en su distribución y abundancia (Paine, 1969).

Son varios los factores ambientales y biológicos que pueden influir en la distribución espacial y abundancia de las poblaciones de erizos, como por ejemplo, el asentamiento larvario, la disponibilidad de alimento, la competencia, la depredación, y la heterogeneidad y complejidad del hábitat (Cameron y Schroeter, 1980; Bernstein *et al.*, 1981; Schroeter *et al.*, 1996; Metaxas y Young, 1998). El patrón de distribución espacial puede ser evaluado por métodos de escala continua (autocorrelaciones;

INTRODUCTION

Herbivores such as sea urchins play a significant role in the configuration of benthic communities and, in certain coastal ecosystems, are considered perturbation agents (Dean *et al.*, 1984; Dayton *et al.*, 1992; Benedetti-Cecchi y Cinelli, 1995). In general, sea urchins propitiate changes in the vegetation cover, as they modify the trophic resources and habitat structure, affecting other groups such as mollusks, fish and mammals (Duggins, 1989; Andrew and Constable, 1999). Therefore, on the basis of their distribution and abundance, sea urchins can be considered one of the key species that define the structure of the community (Paine, 1969).

There are several environmental and biological factors that may influence the spatial distribution and abundance of sea urchin populations, such as: larval settlement, food availability, competition, predation, and the heterogeneity and complexity of the habitat (Cameron and Schroeter, 1980; Bernstein *et al.*, 1981; Schroeter *et al.*, 1996; Metaxas and Young, 1998). The spatial distribution pattern can be determined by continuous scale methods (autocorrelations; Thrush *et al.*, 1989) or by hierarchical scales (nested designs of analysis

Thrush *et al.*, 1989) o mediante escalas jerárquicas (diseños anidados de análisis de la varianza; Lindergarth *et al.*, 1995). Este último método estima la variabilidad espacial mediante muestreos aleatorios en diferentes escalas espaciales elegidas *a priori*. Con ello, se elimina el problema de la pseudoreplicación provocada por la falta de replicación espacial y por la falta de aleatoriedad en la elección de las unidades muestrales (Hurlbert, 1984). Hay que tener en cuenta que la distribución espacial de una población puede mostrar diferentes patrones según la escala espacial a la que se estudie (Kolasa y Rollo, 1991). Es necesario, por lo tanto, desarrollar estudios a múltiples escalas debido a que las diferentes escalas espaciales pueden influenciar en las características observadas en las variables estudiadas (Bell y Hicks, 1991; Levin, 1992; Morrisey *et al.*, 1992).

Debido a la importancia ecológica y económica de los erizos (Andrew y Constable, 1999) y a que existen escasos estudios sobre su abundancia y distribución en las costas brasileñas, se planteó investigar los cambios poblacionales de *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758), *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) y *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) a lo largo de 100 km de litoral del estado de São Paulo, mediante un muestreo jerarquizado en cuatro escalas espaciales (10^5 , 10^4 , 10^3 y 10^2 m). Por lo tanto, el objetivo principal fue determinar los patrones espaciales de abundancia de estas especies con respecto a la escala espacial. Por otra parte, se consideró la profundidad como otro factor importante que afecta a la distribución de las poblaciones de erizos.

MATERIAL Y MÉTODOS

La zona de estudio comprendió el litoral somero rocoso, desde la zona de rompientes

of variance; Lindergarth *et al.*, 1995). This last method estimates the spatial variability through random samplings at different spatial scales selected *a priori*, thus eliminating the problem of pseudoreplication generated by the lack of spatial replication and by the lack of randomness in the selection of the sampling units (Hurlbert, 1984). It is important to keep in mind that the spatial distribution of a population can present different patterns, depending on the spatial scale used in the research (Kolasa and Rollo, 1991). Therefore, it is necessary to develop studies using multiple scales because different spatial scales may influence the characteristics of the variables under study (Bell and Hicks, 1991; Levin, 1992; Morrisey *et al.*, 1992).

Due to the ecological and economical importance of sea urchins (Andrew and Constable, 1999) and to the lack of studies regarding their abundance and distribution on the Brazilian coast, this work was carried out to determine changes in the populations of *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758), *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) and *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758), along 100 km of the São Paulo coastline, by means of a hierarchical sampling with four spatial scales (10^5 , 10^4 , 10^3 and 10^2 m). The main objective was to determine the spatial abundance patterns of these species in relation to the spatial scale. Depth was also considered a significant factor affecting the distribution of sea urchin populations.

MATERIAL AND METHODS

The study area comprised the shallow, rocky coastline, from the breaker zone to 8 m depth, between Santos and Boiçucanga (fig. 1) on the coast of Estado São Paulo (Brazil). The depth range selected includes the rocky substrate that has greater abundance of these three species, ranging from continuous rock to

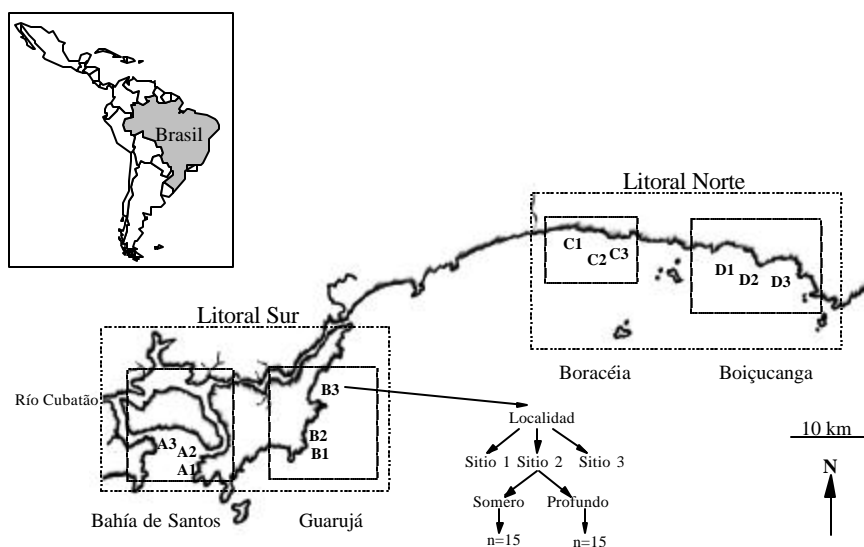


Figura 1. Mapa de la localización geográfica y diseño experimental del muestreo. Regiones: litoral sur y litoral norte. Áreas: (A) Bahía de Santos, (B) Guarujá, (C) Boracéia y (D) Boiçucanga. Localidades: (A1) Ilha das Palmas, (A2) Ilha Urubuqueçaba, (A3) Ilha Porchat, (B1) Praia do Édem, (B2) Praia Porchat, (B3) Ponta Iporanga, (C1) Praia de Boracéia, (C2) Juréia, (C3) Praia do Engenho, (D1) Praia das Conchas, (D2) Cambuzinho y (D3) Praia de Boiçucanga. En cada localidad se escogieron, al azar, tres sitios someros (0–3 m) y tres profundos (3–8 m), donde se estimó la abundancia de *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* y *Lytechinus variegatus* mediante 15 cuadrados independientes.

Figure 1. Geographic location of the study area and experimental sampling design. Regions: southern coastline and northern coastline. Areas: (A) Bahía de Santos, (B) Guarujá, (C) Boracéia and (D) Boiçucanga. Localities: (A1) Ilha das Palmas, (A2) Ilha Urubuqueçaba, (A3) Ilha Porchat, (B1) Praia do Édem, (B2) Praia Porchat, (B3) Ponta Iporanga, (C1) Praia de Boracéia, (C2) Juréia, (C3) Praia do Engenho, (D1) Praia das Conchas, (D2) Cambuzinho and (D3) Praia de Boiçucanga. At each locality, three shallow (0–3 m) and three deep (3–8 m) sites were randomly chosen, where the abundance of *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* and *Lytechinus variegatus* was estimated in 15 independent squares.

hasta 8 m de profundidad, entre las localidades de Santos y Boiçucanga (fig. 1) en el litoral del Estado São Paulo (Brasil). El rango de profundidad seleccionado abarca el sustrato rocoso con una mayor abundancia de estas tres especies, variando desde roca continua hasta bloques de roca, con claros de arena a mayor profundidad.

Se escogieron dos regiones separadas alrededor de 100 km (10^5 m): (i) el litoral sur y (ii) el litoral norte. Dentro de cada región se

blocks of rocks, with sandy clearings at greater depths.

Two regions, 100 km apart (10^5 m), were selected: (i) the southern coastline and (ii) the northern coastline. Within each region, two areas were chosen separated by tens of kilometers (10^4 m): Bahía de Santos and Guarujá on the southern coastline, and Boracéia and Boiçucanga on the northern coastline (fig.1). Within each area, three localities with rocky substrate were selected at

escogieron dos áreas separadas por decenas de kilómetros (10^4 m): Bahía de Santos y Guarujá en el litoral sur, y Boracéia y Boiçucanga en el norte (fig. 1). Dentro de cada área se escogieron al azar tres localidades con sustrato rocoso, separadas varios kilómetros (10^3 m; ver tabla 1 para nombres geográficos). En cada localidad, a cada una de las dos profundidades, se escogieron al azar tres sitios separados centenares de metros (10^2 m). Las dos profundidades seleccionadas fueron: un hábitat somero, de 0 a 3 m (el rango batiente del oleaje y oscilación de mareas); y un hábitat profundo, de 3 a 8 m (desde el límite inferior de la baja mar hasta el predominio de sedimentos blandos). En cada sitio se estimó la abundancia de cada una de las tres especies de erizos mediante recuentos en cuadrados de 1 m^2 distribuidos al azar ($n = 15, 10^1$ m), realizándose muestreos independientes para cada una de las especies. El estudio se realizó entre agosto y octubre de 1996.

Los datos se analizaron con las técnicas de análisis de la varianza (Underwood, 1997), mediante un diseño parcialmente anidado. Se consideró también un factor ortogonal, Profundidad (P; hábitat somero y profundo), incluido en las diferentes escalas espaciales: región (R), área (A), localidad (L), sitio (S) y réplica (Residual). El modelo lineal de fuentes de variación fue:

$$X_{ijklm} = \mu + R_i + A(R)_{j(i)} + L(A(R))_{k(j(i))} + S(L(A(R)))_{l(k(j(i)))} + P_m + P \times R_{mi} + P \times A(R)_{j(i)} + P \times L(A(R))_{k(j(i))} + P \times S(L(A(R)))_{l(k(j(i)))} + \text{Residual}_{n(ijklm)}$$

La homogeneidad de varianzas se contrastó mediante el test de Cochran, utilizando una transformación logarítmica de los datos en el análisis de la varianza.

random, several kilometers apart (10^3 m; see table 1 for geographic names). In each locality, three sites separated by hundreds of meters (10^2 m) were chosen at random, at two depths: a shallow habitat, from 0 to 3 m (breaker zone and tidal oscillation range); and a deep habitat, from 3 to 8 m (from the lower limit of the low tide to the soft sediments). At each site, the abundance of each of the three sea urchin species was estimated by counting them in randomly distributed squares of 1 m^2 ($n = 15, 10^1$ m), with independent samplings for each species. The study was done between August and October 1996.

Data were analyzed with the analysis of variance techniques (Underwood, 1997), using a partially nested design. An orthogonal factor, Depth (P; shallow and deep habitats), was also considered, included in the different spatial scales: region (R), area (A), locality (L), site (S) and replica (Residual). The linear model of the sources of variation was:

$$X_{ijklm} = \mu + R_i + A(R)_{j(i)} + L(A(R))_{k(j(i))} + S(L(A(R)))_{l(k(j(i)))} + P_m + P \times R_{mi} + P \times A(R)_{j(i)} + P \times L(A(R))_{k(j(i))} + P \times S(L(A(R)))_{l(k(j(i)))} + \text{Residual}_{n(ijklm)}$$

The homogeneity of variances was contrasted by means of the Cochran test, using a logarithmic transformation of data in the analysis of variance.

RESULTS

The most abundant species was *E. lucunter* (table 1). The abundance along the coastline progressively increased away from Bahía de Santos, from less than 1 to 21.9 ind/m^2 , in a southwest-northeast gradient (fig. 2). Differences among localities and, especially, among

RESULTADOS

La especie más abundante fue *E. lucunter* (tabla 1). La abundancia a lo largo de la costa experimentó un progresivo aumento conforme nos alejamos de la Bahía de Santos, pasando de menos de 1 a 21.9 ind/m², en un gradiente suroeste-noreste (fig. 2). Las diferencias entre las localidades y, especialmente, entre los sitios fueron estadísticamente significativas (tabla 2; fig. 3). Con respecto a la profundidad, la abundancia fue estadísticamente diferente a las dos profundidades, con un total de 8.81 ind/m² en la zona más somera, reduciéndose su abundancia hasta 2.79 ind/m² en la zona profunda (tablas 1, 2). Además, se encontraron cambios significativos en la magnitud del cambio en la abundancia con respecto a las dos profundidades según la localidad (tabla 2; fig. 4). Los sitios también mostraron una importante variación en la abundancia de *E. lucunter* con respecto a la profundidad (tabla 2).

La segunda especie más abundante fue *A. lixula*, pero la densidad no superó 1 ind/m², excepto en Praia de Boiçucanga, donde se encontraron abundancias de 3.66 ind/m² (tabla 1). Respecto a las variaciones espaciales, sólo se encontraron diferencias significativas entre los sitios (tabla 2). A pesar de la falta de significación se detectó, al igual que en *E. lucunter*, un gradiente de aumento de la abundancia de individuos desde el suroeste hacia el noreste (fig. 2), con una mayor abundancia en las localidades del litoral norte (fig. 3). También existieron diferencias significativas entre profundidades, siendo mayor en hábitats profundos (tabla 2; fig. 4). Estas diferencias entre profundidades dependieron de la localidad y sitio considerado (tabla 2), siendo más acusadas en Boiçucanga, donde las abundancias fueron mayores.

La especie de menor abundancia fue *L. variegatus*, con medias totales de 0.13 y

sites were statistically significant (table 2; fig.3). The abundance was statistically different at both depths, with a total of 8.81 ind/m² in the shallow zone, decreasing to 2.79 ind/m² in the deep zone (tables 1, 2). Moreover, significant changes were found in the magnitude of the shift in abundance with respect to depth, depending on the locality (table 2; fig. 4). The sites also presented a significant variation in the abundance of *E. lucunter* relative to depth (table 2).

The second most abundant species was *A. lixula*, but its density was never more than 1 ind/m², except in Praia de Boiçucanga, where densities of 3.66 ind/m² were found (table 1). With respect to spatial variations, significant differences were only found between sites (table 2). Despite the lack of significance and just as *E. lucunter*, an increase in abundance was recorded in a southwest-northeast gradient (fig. 2), with greater densities on the northern coastline (fig. 3). There were also significant differences between depths, with greater abundance in deep habitats (table 2; fig. 4). These differences between depths depended on the locality and site considered (table 2), and were more noticeable in Boiçucanga, where abundance was highest.

The least abundant species was *L. variegatus*, with total means of 0.13 and 0.17 ind/m² in the deep and shallow habitats, respectively. The highest abundance values were recorded at Bahía de Santos and Boiçucanga, due to the high density found at some sites of certain localities (table 1; fig. 3). The spatial variations in its distribution were only significant among sites (table 2). Like the other species, significant differences in depth were detected with respect to the sampling site (table 2), with an exclusive presence in the deepest zone.

Table 1. A bundancia media de las tres especies de erizos en cada una de las localidades (número de individuos/m² ± error estándar).
Table 1. Mean abundance of the three species of sea urchins at each locality (number of individuals/m² ± standard error).

	<i>Echinometra lucunter</i>			<i>Arbacia lixula</i>			<i>Lytechinus variegatus</i>		
	0–3 m	3–8 m	0–3 m	0–3 m	3–8 m	0–3 m	0–3 m	3–8 m	
(i) Litoral Sur									
A. Bahía de Santos	0.99 ± 0.67	0.76 ± 0.21	0	0.01 ± 0.01	0.50 ± 0.13	0.51 ± 0.12			
A1. Ilha das Palmas	2.97 ± 1.72	2.28 ± 0.57	0	0.04 ± 0.03	1.51 ± 0.36	1.53 ± 0.32			
A2. Ilha Urubuqueçaba	0	0	0	0	0	0			
A3. Ilha Porchat	0	0	0	0	0	0			
B. Guarujá	4.54 ± 0.57	1.44 ± 0.27	0.09 ± 0.36	0.07 ± 0.03	0	0.01 ± 0.01			
B1. Praia do Édem	6.2 ± 1.09	1.09 ± 0.40	0.2 ± 0.09	0.2 ± 0.09	0	0.04 ± 0.31			
B2. Praia do Pernambuco	5.17 ± 1.07	2.33 ± 0.66	0.09 ± 0.04	0.02 ± 0.02	0	0			
B3. Ponta Iporanga	2.26 ± 0.66	0.91 ± 0.28	0	0	0	0			
(ii) Litoral Norte									
C. Boracéia	7.82 ± 0.98	1.94 ± 0.37	0.44 ± 0.15	0.63 ± 0.14	0	0			
C1. Praia de Boracéia	15.6 ± 1.94	5.02 ± 0.94	0.35 ± 0.15	1.89 ± 0.37	0	0			
C2. Juréia	2.26 ± 0.57	0	0.82 ± 0.42	0	0	0			
C3. Praia do Engenho	5.6 ± 1.61	0.8 ± 0.26	0.15 ± 0.07	0	0	0			
D. Boiçucanga	21.9 ± 1.77	7.01 ± 0.94	0.72 ± 0.11	0	0	0.16 ± 0.04			
D1. Praia das Conchas	10.86 ± 1.45	1.48 ± 0.22	0.80 ± 0.18	0.38 ± 0.11	0	0			
D2. Camburizinho	16.62 ± 1.88	1.75 ± 0.48	0.73 ± 0.18	0.42 ± 0.17	0	0			
D3. Praia de Boiçucanga	38.4 ± 3.7	17.8 ± 1.93	0.62 ± 0.19	3.66 ± 0.77	0	0.48 ± 0.13			
Total	8.81 ± 0.64	2.79 ± 0.28	0.31 ± 0.05	0.55 ± 0.08	0.13 ± 0.03	0.17 ± 0.03			

Tabla 2. Resultados del análisis de la varianza de la abundancia de erizos con respecto a las distintas escalas espaciales y la profundidad. g.l. = grados de libertad, MC = medias cuadráticas y *P* = nivel de probabilidad.
Table 2. Results of the analysis of variance of the abundance of sea urchins relative to the different spatial scales and depth. g.l. = degrees of freedom. MC = square means and *P* = probability level.

Fuentes de variación	g.l.	<i>Echinometra lucunter</i>		<i>Arbacia lixula</i>		<i>Lytechinus variegatus</i>	
		MC	<i>P</i>	MC	<i>P</i>	MC	<i>P</i>
Región	1	209.48	ns	22.81	ns	1.81	ns
Área (región)	2	86.79	ns	3.09	ns	2.85	ns
Localidad (área (región))	8	43.31	*	2.12	ns	3.00	ns
Sitio (localidad (área (región)))	24	5.29	***	0.99	***	1.31	***
Profundidad	1	164.93	***	0.53	*	0.24	**
Profundidad × región	1	23.44	*	0.61	***	0.08	ns
Profundidad × área (región)	2	5.69	ns	0.03	ns	0.15	ns
Profundidad × localidad (área (región))	8	4.99	*	2.55	***	0.15	ns
Profundidad × sitio (localidad (área (región)))	24	1.91	***	0.51	***	0.09	***
Residual	1008	0.57		0.13		0.03	

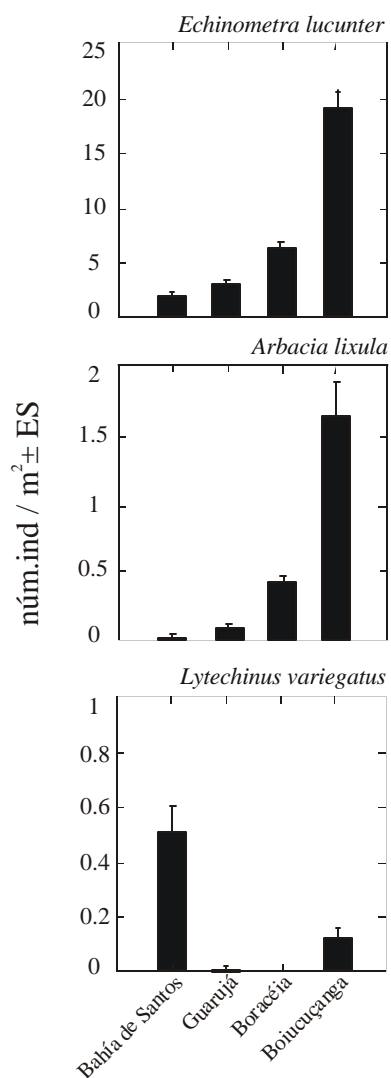


Figura 2. Abundancia media de *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* y *Lytechinus variegatus* (número de individuos/m² ± error estándar) en las áreas estudiadas (ver tabla 1).

Figure 2. Mean abundance of *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* and *Lytechinus variegatus* (number of individuals/m² ± standard error) in the study area (see table 1).

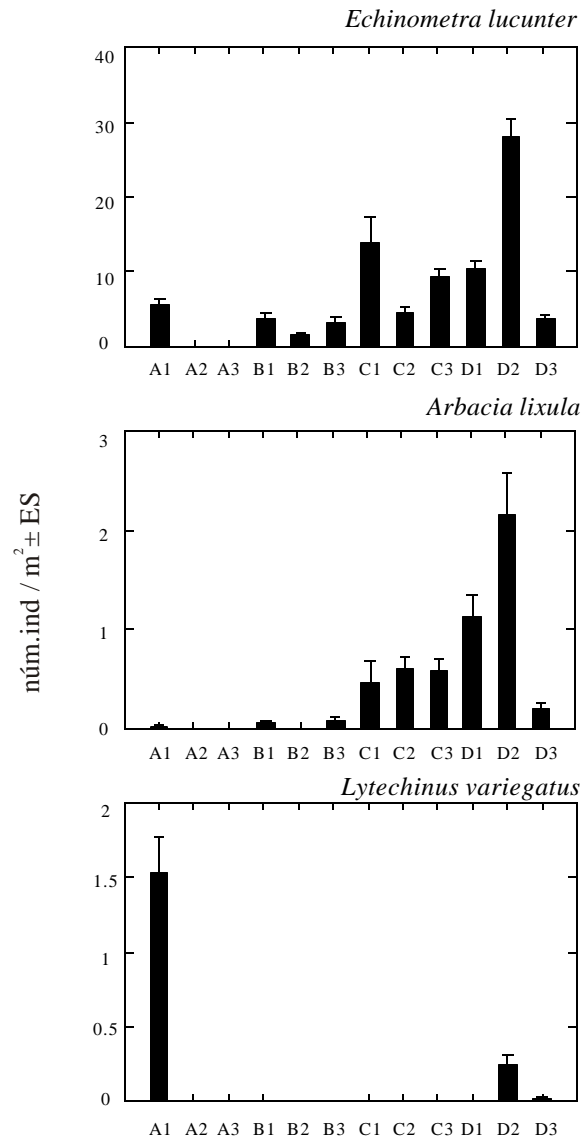


Figura 3. Abundancia media de *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* y *Lytechinus variegatus* (número de individuos/m² ± error estándar) respecto a las localidades consideradas en cada área (ver tabla 1).

Figure 3. Mean abundance of *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula* and *Lytechinus variegatus* (number of individuals/m² ± standard error) in relation to the localities considered in each area (see table 1).

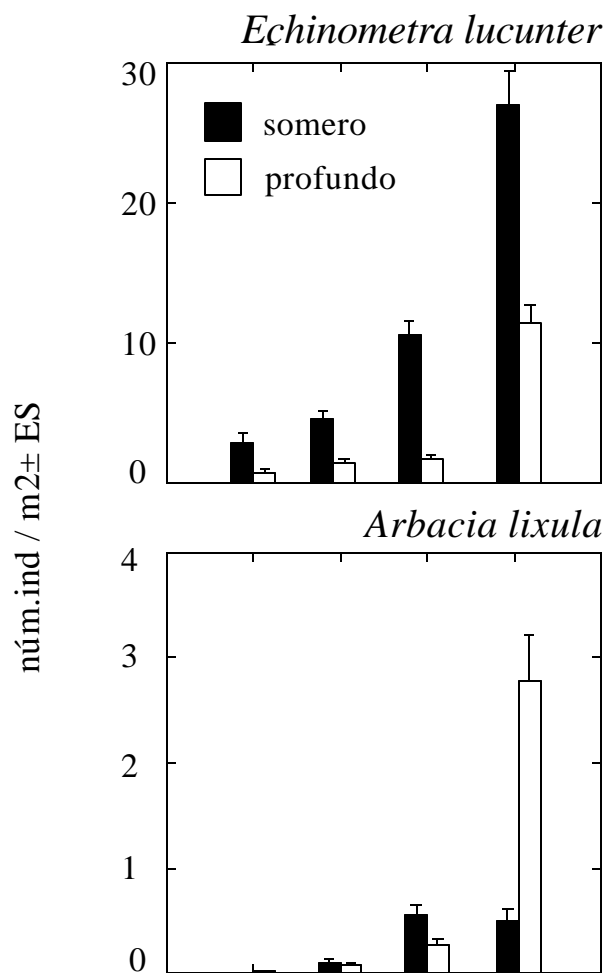


Figura 4. Abundancia de *Echinometra lucunter* y *Arbacia lixula* (número de individuos/m² ± error estándar) con respecto a las dos profundidades (somero: 0–3 m; profundo: 3–8 m) en las áreas consideradas (ver tabla 1).

Figure 4. Abundance of *Echinometra lucunter* and *Arbacia lixula* (number of individuals/m² ± standard error) in relation to the two depths (shallow: 0–3 m; deep: 3–8 m) in the study area (see table 1).

0.17 ind/m² en los hábitats profundo y somero, respectivamente. Las mayores abundancias se registraron en la Bahía de Santos y en Boiçucanga, debido a la alta densidad encontrada en ciertos sitios de determinadas localidades (tabla 1; fig. 3). Las variaciones espaciales en su distribución sólo fueron significativas entre los sitios (tabla 2). Igual que en las otras especies, se detectaron diferencias significativas en la profundidad con respecto al sitio de muestreo (tabla 2), con una presencia exclusiva en la zona más profunda.

DISCUSIÓN

De las tres especies consideradas en el presente estudio, *E. lucunter* fue la más importante en el hábitat rocoso del litoral de São Paulo, con abundancias mucho mayores que *A. lixula* y *L. variegatus*. Estas dos especies tuvieron una respuesta similar con respecto a la escala espacial considerada, dependiendo en todo caso de la profundidad. *Echinometra lucunter* debe considerarse como la especie con una mayor influencia en los primeros metros de la costa rocosa, siendo su presencia constante a lo largo de todo el litoral de São Paulo. Por otra parte, *A. lixula* tuvo mayor importancia numérica en las zonas más profundas. Un caso particular es la distribución de *L. variegatus*, especie con una distribución espacial muy limitada a zonas donde coexistía hábitat rocoso y arenoso (Giordano, 1986).

Regionalmente, parece ser que la influencia del estuario de Santos afecta a la abundancia de estas especies en una escala de decenas de kilómetros, ya que la abundancia de *E. lucunter* y *A. lixula* aumentó progresivamente conforme nos alejamos de la Bahía de Santos, con diferencias significativas entre regiones (10⁵ m). Cambios en la salinidad y la contaminación pueden afectar a la supervivencia larvaria y de adultos de los erizos (Christie *et al.*, 1995; Nacci *et al.*, 1986). El estuario del Río Cubatão

DISCUSSION

Of the three species considered in this study, *E. lucunter* was the most important in the rocky habitat of the São Paulo coastline, with much greater abundance values than those of *A. lixula* and *L. variegatus*. These two species had a similar response with respect to the spatial scale considered, depending on the depth. *Echinometra lucunter* was the most important species in the first few meters of the rocky coast, and was found the length of the São Paulo coastline. On the other hand, *A. lixula* had greater numerical importance in the deep zones. A particular case is the distribution of *L. variegatus*, a species with a very limited spatial distribution, restricted to zones where rocky and sandy habitats coexist (Giordano, 1986).

Regionally, the influence of the Santos estuary seems to affect the abundance of these species on a scale of tens of kilometers, since the abundance of *E. lucunter* and *A. lixula* progressively increased the further one gets from Bahía de Santos, with significant differences between regions (10⁵ m). Changes in salinity and pollution may affect the survival of larvae and adult sea urchins (Christie *et al.*, 1995; Nacci *et al.*, 1986). The Cubatão River estuary accumulates urban and industrial waste from several localities and industrial areas, and has become one of the most polluted places of the world. Sediments from the channel of the port of Santos are highly polluted with heavy metals and hydrocarbons (Abessa *et al.*, 1998), and are frequently dredged propitiating their resuspension and increasing water turbidity. Moreover, urban wastes are discharged to the south of Bahía de Santos. These factors may have lead to the considerable decrease in the abundance of sea urchins at the localities in the inner part of the bay (Ilha Urubuqueçaba and Porchat).

On the other hand, on the scale of kilometers (localities), *E. lucunter* and *A. lixula*

acumula los residuos urbanos e industriales de varias localidades y polos industriales, llegando a ser uno de los puntos más contaminados del planeta. Los sedimentos del canal del puerto de Santos están muy contaminados con metales pesados e hidrocarburos (Abessa *et al.*, 1998) y frecuentemente son dragados provocando su resuspensión e incrementando la turbidez del agua. Además, existen vertidos de tipo urbano al sur de la Bahía de Santos. Estos factores han podido provocar que la abundancia de erizos se haya reducido drásticamente en las localidades del interior de la bahía (Ilha Urubuqueçaba y Porchat).

Por otra parte, a la escala de kilómetros (localidades), *E. lucunter* y *A. lixula* manifestaron diferencias significativas en la abundancia. Las características del hábitat, con respecto a la exposición al oleaje, su rugosidad, fragmentación y coexistencia de varios tipos de hábitat (sustrato rocoso y arenoso) pueden estar influyendo en la abundancia de erizos a menor escala (Wiens *et al.*, 1993; Archambault y Bourget, 1996). La influencia de las características del hábitat ha sido comprobado para otras especies de erizo, cuya abundancia variaba dependiendo de la disponibilidad de refugio (Andrew, 1993).

Sin embargo, las características del hábitat pueden explicar también las importantes variaciones encontradas a una escala menor (Benedetti-Cecchi y Cinelli, 1995). A la escala de centenares de metros (sitios) se manifestaron las mayores diferencias significativas, lo que demuestra la gran heterogeneidad espacial de las poblaciones de erizos en áreas relativamente pequeñas. Hay que remarcar que sería necesario un seguimiento temporal para poder demostrar la persistencia de estos patrones a lo largo del tiempo, aunque otros trabajos han demostrado que estas diferencias en la densidad de erizos en distancias relativamente cortas (kilómetros) pueden persistir durante varios años (Christie *et al.*, 1995).

presented significant differences in abundance. The characteristics of the habitat, in regard to wave exposure, rugosity, fragmentation and coexistence of various types of habitat (rocky and sandy substrates) may be influencing the sea urchin abundance on a shorter scale (Wiens *et al.*, 1993; Archambault and Bourget, 1996). The influence of the habitat's characteristics has been proved for other sea urchin species, whose abundance changed depending on the availability of shelter (Andrew, 1993).

Nevertheless, the characteristics of the habitat may also explain the significant variations found on a shorter scale (Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1995). The greatest significant differences were recorded on the scale of hundreds of meters (sites), indicating the great spatial heterogeneity of the sea urchin populations in relatively small areas. However, further studies are necessary to be able to demonstrate the persistence of these patterns in time, although other works have shown that these differences in sea urchin densities, over relatively short distances (kilometers), may persist for several years (Christie *et al.*, 1995).

Spatial variability is a fundamental characteristic of animal populations and their habitat, and the analysis of changes on different spatial scales provides additional information (Turner *et al.*, 1989; Morrisey *et al.*, 1992; Irlandi *et al.*, 1995; Lindergarth *et al.*, 1995). In conclusion, the changes in the abundance of sea urchins between regions and areas (10^5 and 10^4 m) of the São Paulo coastline may be explained by the influence of the estuary, as a result of the outflow of freshwater and pollution, whereas the changes among localities and sites (10^3 and 10^2 m) must be influenced mainly by the habitat's characteristics. Experimental proof is necessary to corroborate this hypothesis. The most abundant species were spatially segregated by depth, so it is also important to consider this factor when interpreting spatial patterns of sea urchin populations. On the other

La variabilidad espacial es una característica fundamental de las poblaciones de animales y de su hábitat, y el análisis de los cambios a diferentes escalas espaciales proporciona información complementaria (Turner *et al.*, 1989; Morrissey *et al.*, 1992; Irlandi *et al.*, 1995; Lindergerth *et al.*, 1995). Como conclusión se puede decir que los cambios en la abundancia de erizos en el litoral de São Paulo entre regiones y áreas (10^5 y 10^4 m) pueden explicarse por la influencia estuárica con el aporte de agua dulce y contaminación, mientras que los cambios entre localidades y sitios (10^3 y 10^2 m) deben estar influenciados principalmente por las características del hábitat. Para corroborar esta hipótesis es necesario una comprobación experimental. Las especies más importantes estuvieron segregadas espacialmente en profundidad, por lo que también es importante considerar este factor para interpretar los patrones espaciales en las poblaciones de erizos. Por otra parte, la importante variación de la abundancia entre sitios separados centenares de metros puede encubrir otros patrones de distribución, por lo que se puede recomendar que el esfuerzo en la replicación a esta escala sea el máximo.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido realizado gracias a dos becas INTERCAMPUS (1996–1997) concedidas por el Gobierno Español (Ministerio de Asuntos Exteriores) a PSJ para su estancia en el Laboratorio de Ecotoxicología (Brasil). PSJ desea agradecer a Aldo Ramos Santos y al equipo rectoral de UNISANTA las facilidades prestadas para realizar su estancia en dicho laboratorio. Los autores agradecen a Carmen Barberá Cebrian y a varios revisores anónimos las sugerencias y correcciones que han incrementado la calidad del trabajo.

hand, the significant variation in abundance between sites, hundreds of meters apart, may conceal other distribution patterns; thus, maximum effort in replication on this scale is recommended.

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author acknowledges the receipt of two INTERCAMPUS scholarships (1996–1997) from the Spanish Government (Ministry of Foreign Affairs) during his stay at the Ecotoxicology Laboratory (Brazil), and thanks Aldo Ramos Santos and staff of UNISANTA for the facilities provided. The authors thank Carmen Barberá Cebrian and several anonymous reviewers for their comments and suggestions that helped to improve the quality of this work.

English translation by Manuel Gardea.

REFERENCIAS

- Abessa, D.M.S, Sousa, E.C.P.M., Rachid, B.R.F. and Mastroi, R.R. (1998). Use of the burrowing amphipod *Tiburonella viscana* as a tool in marine sediments contamination assessment. Rep. Lab. Ecotoxicol., Univ. de São Paulo, Brasil.
- Andrew, N.L. (1993). Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*, 74: 292–302.
- Andrew, N.L. and Constable, A. (1999). Sea urchins. In: N.L. Andrew (ed.), *Under Southern Seas. The Ecology of Australia's Rocky Reefs*. UNSW Press, Sydney, pp. 126–136.
- Archambault, P. and Bourget, E. (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 136: 111–121.
- Benedetti-Cecchi, L. and 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.

- Bell, S.S. and Hicks, G.R.F. (1991). Marine landscapes and faunal recruitment: A field test with seagrasses and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 61–68.
- Bernstein, B.B., Williams, B.E., and Mann, K.H. (1981). The role of behavioural responses to predators in modifying urchins' (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol.*, 63: 37–49.
- Cameron, R.A. and Schroeter, S.C. (1980). Sea urchin recruitment: Effects of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2: 243–247.
- Christie, H., Leinaas, H.P. and Skadsheim, A. (1995). Local patterns in mortality of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, at the Norwegian coast. In: H.R. Skjoldal, C. Hopkins, K.E. Erikstad and H.P. Leinaas (eds.), *Ecology of Fjords and Coastal Waters*. Elsevier Science, pp. 573–584.
- Dayton, P.K., Tegner, M.J., Parnell, P.E. and Edwards, P.B. (1992). Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecol. Monogr.*, 62(3): 421–445.
- Dean, T.A., Schroeter, S.C. and Dixon J.D. (1984). Effect of grazing of two species of sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus amanesus*) on recruitment and survival of two species of kelp (*Macrocystis pyrifera* and *Pterigophora californica*). *Mar. Biol.*, 70: 301–313.
- Duggins, D.O. (1989). Kelp beds and sea otters: An experimental approach. *Ecology*, 61: 447–453.
- Giordano, F. (1986). Ouriços do sub-litoral rochosos da região de São Sebastião SP: Uma abordagem ecológica. UNICAMP, Campinas, SP, 130 pp.
- Hurlbert, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, 54(2): 187–211.
- Irlandi, E.A., Ambrose, W.G. and Orlando, B.A. (1995). Landscape ecology and the marine environment: How spatial configuration of seagrass habitat influences growth and survival of the bay scallop. *Oikos*, 72: 307–313.
- Kolasa, J. and Rollo, C.D. (1991). Introduction: The heterogeneity of heterogeneity. A glossary. In: J. Kolasa and S.T.A. Pickett (eds.), *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, pp.1–23.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6): 1943–1967.
- Lindergarth, M., André, C. and Jonsson, P.R. (1995). Analysis of the spatial variability in abundance and edge structure of two infaunal bivalves, *Cerastoderma edule* and *C. lamarki*, using hierarchical sampling programs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116: 85–97.
- Metaxas, A. and Young, C.M. (1998). Response of echinoid larvae to food patches of different algal densities. *Mar. Biol.*, 130: 433–445.
- Morrisey, D.J., Underwood, A.J. and Howitt, L. (1992). Scales of spatial patchiness in the distribution of marine soft sediment faunas. In C.N. Battershill (ed.), *Proc. Second International Temperate Reef Symp.* Wellington, NIWA Marine, pp. 107–113.
- Nacci, D., Jackim, E. and Walsh, R. (1986). Comparative evaluation of three rapid marine toxicity tests: Sea urchin early embryo growth test, sea urchin sperm cell toxicity test and microtox. *Environ. Toxicol. Chem.*, 5: 521–525.
- Paine, R.T. (1969). A note of trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, 103(929): 91–93.
- Schroeter, S.C., Dixon, J.D., Ebert, T.A. and Rankin, J.V. (1996). Effects of kelp forests *Macrocystis pyrifera* on the larval distribution and settlement of the red and purple sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133: 125–134.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E. and Pridmore, R.D. (1989). Patterns in the spatial arrangement of polychaetes and bivalves in intertidal sandflats. *Mar. Biol.*, 102: 529–535.
- Turner, M.G., O'Neill, R.V., Gardner, R.H. and Milne, B.M. (1989). Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecol.*, 3(3/4): 153–162.
- Underwood, A.J. (1997). *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation using Analysis of Variance*. Cambridge Univ. Press, 504 pp.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. and Ims, R.A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66: 369–380.