

Urchin Searchin': Red sea urchins and drift kelp found at 284 m depth in the mesophotic zone

En búsqueda de erizos: Erizos de mar rojos y detritos de algas hallados a 284 m de profundidad en la zona mesofótica

Alexander T Lowe^{1*}, Aaron WE Galloway²

¹ Tennenbaum Marine Observatories Network, MarineGEO, Smithsonian Institution, 647 Contees Wharf Road, Edgewater, Maryland, United States 21037.

² Oregon Institute of Marine Biology, University of Oregon, Charleston, Oregon, United States 97420

* Corresponding author. Email: lowea@si.edu

ABSTRACT. Red sea urchins (*Mesocentrotus franciscanus*) are kelp-associated ecosystem engineers found in rocky habitats throughout the North Pacific from Baja California, Mexico, to Japan. Red sea urchins depend on kelp detritus, herein 'drift', for nutrition; in open coast locations (e.g., California) sea urchin abundance declines precipitously with depth outside the kelp forest owing to a lack of drift and habitat. In the Salish Sea, a region of the Northeast Pacific characterized by steep, glacier-carved rocky reefs, red sea urchins have been reported to 125 m depth. Considering the natural history of this species, we predicted red sea urchins could be found deeper than 125 m in areas with hard substrate and abundant drift. We paired submersible and scuba transects to search for deep red sea urchins and quantified availability of drift to sea urchins from the mesophotic (290 m) to macrophyte zones (<20 m). In addition, we quantified the rate of drift capture by sea urchins at the upper boundary of the mesophotic zone to assess patterns of food availability. A red sea urchin was observed at 284 m, more than doubling this species' known depth range. Red sea urchins and drift were observed in all depth zones surveyed and 24% of sea urchins had captured drift. Drift capture across depth varied between sites and contrasts observations from other deep regions, such as Dume Submarine Canyon, on the Southern California coast. Red sea urchins captured abundant drift (15.4 g drift per urchin per day) at the edge of the mesophotic zone, implying that red sea urchins could facilitate a considerable nutritional subsidy to local benthos. These observations open new avenues for research as the sheltered, rugose coastline in the Salish Sea is representative of >90% of rocky shorelines in the Northeast Pacific from Baja California to Alaska, suggesting a major portion of the red sea urchin's habitat, and natural history, remains to be explored.

Keywords: *Mesocentrotus franciscanus*, spatial subsidy, marine food web, kelp forest, ecosystem engineer.

RESUMEN. Los erizos de mar rojos (*Mesocentrotus franciscanus*) son ingenieros de ecosistemas asociados a algas que se encuentran en hábitats rocosos en todo el Pacífico Norte, desde Baja California, México, hasta Japón. Los erizos rojos dependen de los detritos de algas marinas, en adelante 'detritos a la deriva', para la nutrición; en lugares de la costa abierta (e.g., California), la abundancia de erizos disminuye abruptamente con la profundidad fuera del bosque de algas marinas debido a la falta de detritos a la deriva y hábitat. En el mar de Salish, una región del Pacífico nororiental caracterizada por arrecifes rocosos empinados y tallados en glaciares, los erizos rojos han sido reportados a una profundidad de 125 m. Con base en la historia natural de esta especie, predijimos que los erizos rojos podrían encontrarse a más de 125 m de profundidad en áreas con sustrato duro y detritos a la deriva abundante. Emparejamos transectos sumergibles y de buceo para buscar erizos rojos de aguas profundas y cuantificar la disponibilidad de detritos a la deriva para los erizos desde la zona mesofótica (290 m) hasta la macrófita (<20 m). Además, cuantificamos la tasa de captura de los detritos a la deriva por los erizos en el límite superior de la zona mesofótica para evaluar los patrones de disponibilidad de alimento. Se observó un erizo rojo a 284 m, lo cual duplica por más del doble el intervalo de profundidad conocido para esta especie. Se observaron erizos rojos y detritos a la deriva en todas las zonas de profundidad estudiadas y el 24% de los erizos había capturado detritos a la deriva. La captura de los detritos a la deriva con la profundidad varió entre los sitios y contrasta con las observaciones de otras regiones profundas, como Dume Submarine Canyon, en la costa sur de California. Los erizos rojos capturaron detritos a la deriva en abundancia (15.4 g de detritos a la deriva por erizo por día) en el borde de la zona mesofótica, lo que implica que los erizos rojos podrían facilitar un subsidio nutricional considerable al bentos local. Estas observaciones abren nuevas vías para la investigación, ya que la costa rugosa protegida en el mar de Salish es representativa del >90% de las costas rocosas en el Pacífico nororiental, desde Baja California hasta Alaska, lo que sugiere que una gran parte del hábitat y la historia natural del erizo rojo aún queda por ser explorada.

Palabras clave: *Mesocentrotus franciscanus*, subsidio espacial, red alimentaria marina, bosque de algas, ingeniero de ecosistema.

INTRODUCTION

Sea urchins are important ecosystem engineers throughout the world's oceans due to their effects on community structure and food webs as grazers and habitat providers (Harrold

INTRODUCCIÓN

Los erizos de mar son importantes ingenieros de ecosistemas en los océanos del mundo debido a sus efectos en la estructura de la comunidad y las redes alimentarias como

and Reed 1985, Hartney and Grorud 2002, Nishizaki and Ackerman 2007, Ling et al. 2015, Lowe et al. 2015). Many sea urchin species are macrophyte-dependent, living within the depths that support seaweed and seagrass growth, known as the macrophyte zone. However, the export of macrophyte biomass can support sea urchins hundreds of kilometers from the location of macrophyte production and alter their effects on local benthic ecosystems (Vanderklift and Kendrick 2005). Red sea urchins (*Mesocentrotus franciscanus*) are found throughout the rocky reefs of the Northeast Pacific Ocean and are generally associated with the macrophyte zone (Tegner 2001, Rogers-Bennett and Okamoto 2020). Red sea urchins directly consume kelp and, like other sea urchin species, act as shredders that process algae biomass into smaller particles through messy feeding and fecal pellet production (Mamelona and Pelletier 2005). Unlike other species of sea urchins, *M. franciscanus* rarely aggregate on accumulations of detrital kelp, herein 'drift', but instead remain sedentary and catch drift transported by water motion or gravity (Britton-Simmons et al. 2009). The sedentary drift catching behavior and messy feeding may facilitate trophic transfer of kelp carbon to benthic food webs (Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019) and alter transport of carbon to the deep sea (Wernberg and Filbee-Dexter 2018), particularly below the euphotic zone, where algal biomass is limited.

Much of our understanding of red sea urchin natural history has come from studies in shallow, open coastal habitats dominated by *Macrocystis pyrifera* in California or mixed kelp assemblages in Alaska, where they feed on available drift or destructively graze standing algae when drift is limiting (Duggins 1981, Harrold and Reed 1985, Kato and Schroeter 1985, Rogers-Bennett et al. 1995). In these habitats red sea urchin abundance decreases precipitously below the macrophyte zone (Rogers-Bennett et al. 1995). However, vast areas of the rocky reef habitat preferred by red sea urchins exist outside of these well-studied regions. Indeed, more than 90% of the ~84,000 km of intertidal rocky shorelines from Oregon to Alaska lies within the protected coast of the Salish Sea, British Columbia, and Alaska (Starko et al. 2019). Analogous estimates of the rocky shore length from Baja California (Mexico) and California (USA) are not available, but including the ~3,000 km of total shoreline along the Pacific coast of Baja California and California does little to change this percentage. These inland, protected waters differ from open coastal habitats in that tidal currents, rather than ocean swell, generate most water motion. For example, the tidal range in the Salish Sea often exceeds 3 m, generating tidal currents $>2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (Moffeld and Larsen 1984). The glacially carved fjords of the Northeast (NE) Pacific are often deep, meaning sea urchin habitat could extend to depths below the photic zone (Syvitski et al. 1987, Britton-Simmons et al. 2012). Furthermore, the steep, fjord-like features common to the Salish Sea, British Columbia, and Alaska allow rapid transportation of drift to outer-shelf upper-slope depths, potentially facilitating a depth range expansion of

pastadores y proveedores de hábitat (Harrold y Reed 1985, Hartney y Grorud 2002, Nishizaki y Ackerman 2007, Ling et al. 2015, Lowe et al. 2015). Muchas especies de erizos de mar dependen de las macrofitas y viven en las profundidades que sustentan el crecimiento de macroalgas y pastos marinos, en lo que se conoce como la zona de macrofitas. Sin embargo, la exportación de la biomasa de macrofitas puede sustentar a erizos de mar que se encuentran a cientos de kilómetros del sitio de producción de macrofitas y alterar sus efectos sobre los ecosistemas bentónicos locales (Vanderklift y Kendrick 2005). Los erizos de mar rojos (*Mesocentrotus franciscanus*) se encuentran a lo largo de los arrecifes rocosos del océano Pacífico Nororiental y generalmente se asocian a la zona de macrofitas (Tegner 2001, Rogers-Bennett y Okamoto 2020). Estos erizos consumen algas marinas (Laminariales) directamente y, al igual que otras especies de erizos de mar, actúan como trituradoras que procesan la biomasa de algas generando partículas más pequeñas a través de una alimentación desordenada y la producción de pelotillas fecales (Mamelona y Pelletier 2005). A diferencia de otras especies de erizos de mar, *M. franciscanus* rara vez se aglomera en acumulaciones de detritos de algas marinas, en adelante 'detritos a la deriva', de modo que permanece sedentaria y captura los detritos a la deriva transportados por el movimiento del agua o la gravedad (Britton-Simmons et al. 2009). El comportamiento sedentario de captura de detritos a la deriva y la alimentación desordenada pueden facilitar la transferencia trófica de carbono de algas marinas a las redes alimentarias bentónicas (Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019) y alterar el transporte de carbono al océano profundo (Wernberg y Filbee-Dexter 2018), particularmente por debajo de la zona eufótica, donde la biomasa de algas es limitada.

Gran parte de nuestro conocimiento de la historia natural del erizo de mar rojo proviene de estudios en hábitats costeros abiertos y poco profundos dominados por *Macrocystis pyrifera* en California o conjuntos de algas mixtos en Alaska, donde se alimentan de los detritos a la deriva disponibles o pastan destructivamente sobre las algas fijas cuando los detritos a la deriva están limitados (Duggins 1981, Harrold y Reed 1985, Kato y Schroeter 1985, Rogers-Bennett et al. 1995). En estos hábitats, la abundancia de erizos de mar rojos disminuye precipitosamente por debajo de la zona de macrofitas (Rogers-Bennett et al. 1995). Sin embargo, existen vastas áreas del hábitat de arrecife rocoso, el cual es preferido por el por los erizos de mar rojos, fuera de estas regiones que han sido estudiadas ampliamente. De hecho, más del 90% de los ~84,000 km de costas rocosas intermareales desde Oregon hasta Alaska se encuentran dentro de la costa protegida del mar de Salish, Columbia Británica, y Alaska (Starko et al. 2019). No se tienen estimaciones análogas de la longitud de la costa rocosa de Baja California (México) y California (EUA), pero el incluir los ~3,000 km del litoral total a lo largo de la costa del Pacífico de Baja California y California hace poco para cambiar este porcentaje. Estas aguas protegidas tierra adentro difieren de los hábitats costeros abiertos

red sea urchins to rocky reefs at depths beyond which the available food supply would support reproductive populations on the outer coast. While the precise area of available subtidal rocky habitat has not been quantified, one thing remains clear: the majority of our understanding of red sea urchins comes from less than 10% of their geographic range and an area that is potentially an outlier in terms of the most common habitat they occupy. The hydrodynamics and topography of these less-studied habitats exist in stark contrast to outer coast kelp beds, potentially eliciting dramatic differences in the ecology of benthic habitats with red sea urchins owing to effects of wave or tidal energy (Dayton 1971).

The transfer of energy across ecosystem boundaries is an important process structuring ecosystems (Polis and Hurd 1996). Seaweed forests are one of the most productive ecosystems on earth, exporting most of the carbon fixed there to adjacent terrestrial (Polis and Hurd 1996), nearshore marine (Britton-Simmons et al. 2012, Krumhansl and Scheibling 2012), and deep-sea ecosystems (>1,000 m; Krause-Jensen and Duarte 2016). Spatial subsidies of seaweed carbon and nutrients from the shallow photic zone influence deep subtidal food webs (Vetter 1994, Britton-Simmons et al. 2012), consumer behavior (Lowe et al. 2015), and carbon sequestration (Krumhansl and Scheibling 2012, Krause-Jensen and Duarte 2016). The drivers of energy subsidies are predicted to vary between open coast, swell-dominated habitats and protected, tidal-dominated habitats directly via physical transport and indirectly by influencing animal-mediated transfer of organic matter (Berglund et al. 2003). This contrast becomes particularly important for drift-feeding sea urchins living in these habitats. Sea urchins in open coast habitats are important shredders of drift that accumulates in depositional habitats in kelp forests (Yorke et al. 2019), whereas sea urchins in tidal-dominated habitats may trap drift in non-depositional habitats and make it available to other consumers (e.g., Duggins 1981). Lowe et al. (2015) hypothesized the strength of red sea urchin trophic facilitation should increase with depth below the macrophyte zone, but understanding of the magnitude and depth to which this relationship occurs has been limited by the difficulty of access to these habitats.

Methodological limitations have led to biases in the intensity of study among habitats and depths: all marine habitats receive less study than terrestrial habitats, scuba observations are generally restricted to nearshore habitats at <30 m depth, and remote operated vehicles (ROV) and ship-based submersible expeditions most often explore offshore shelf and deep-sea ecosystems. The study of benthic marine ecosystem processes often requires specialized gear, including scuba, ROV, submersibles, and a variety of sampling systems deployed from oceanographic research vessels. Furthermore, boat-based activities are temporally restricted by surface conditions, such as storms, wind, or strong tidal currents. These limitations have left the natural history of the nearshore mesophotic zone especially poorly studied (Menza et al. 2008, Gori et al. 2017). This zone is defined by the

en que las corrientes de marea, en lugar del mar de fondo del océano, generan la mayor parte del movimiento del agua. Por ejemplo, la amplitud de las mareas en el mar de Salish a menudo excede los 3 m, generando corrientes de marea $>2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Mofjeld y Larsen 1984). Los fiordos tallados por glaciares del Pacífico noroccidental (NE) suelen ser profundos, lo que significa que el hábitat del erizo de mar podría extenderse a profundidades por debajo de la zona fótica (Syvitski et al. 1987, Britton-Simmons et al. 2012). Además, las características de pendientes pronunciadas tipo fiordo que son comunes en el Mar de Salish, Columbia Británica, y Alaska propician el transporte rápido de detritos a la deriva a las profundidades de la ladera superior de la plataforma exterior; esto potencialmente facilita una expansión de la distribución vertical de los erizos de mar rojos a los arrecifes rocosos en profundidades más allá de donde el suministro de alimentos disponible podría mantener a las poblaciones reproductoras en la costa exterior. Aunque no se ha cuantificado el área exacta de hábitat rocoso submareal disponible, una cosa sigue clara: la mayor parte de nuestro conocimiento de los erizos de mar rojos proviene de menos del 10% de su distribución geográfica y de un área que es potencialmente atípica en términos del hábitat más común que ocupan. La hidrodinámica y la topografía de estos hábitats menos estudiados contrastan fuertemente con los lechos de algas marinas de la costa exterior, lo que puede provocar diferencias drásticas en la ecología de los hábitats bentónicos con erizos de mar rojos debido a los efectos de la energía de las olas o las mareas (Dayton 1971).

La transferencia de energía entre los límites de los ecosistemas es un proceso importante que estructura los ecosistemas (Polis y Hurd 1996). Los bosques de macroalgas son uno de los ecosistemas más productivos de la tierra; exportan la mayor parte del carbono fijado ahí a ecosistemas terrestres adyacentes (Polis y Hurd 1996), marinos cercanos a la costa (Britton-Simmons et al. 2012, Krumhansl y Scheibling 2012) y de aguas profundas (>1,000 m; Krause-Jensen y Duarte 2016). Los subsidios espaciales de carbono y nutrientes de algas marinas de la zona fótica somera afectan las redes alimentarias del submareal profundo (Vetter 1994, Britton-Simmons et al. 2012), el comportamiento del consumidor (Lowe et al. 2015) y el secuestro de carbono (Krumhansl y Scheibling 2012, Krause-Jensen y Duarte 2016). Se predice que los impulsores de los subsidios de energía variarán entre los hábitats de costa abierta dominados por el mar de fondo y los hábitats protegidos dominados por las mareas, directamente por el transporte físico e indirectamente por la influencia de la transferencia de materia orgánica mediada por animales (Berglund et al. 2003). Este contraste es particularmente importante para los erizos de mar que se alimentan de detritos a la deriva y habitan en estos hábitats. Los erizos de mar en los hábitats de costa abierta son trituradores importantes de los detritos a la deriva que se acumulan en hábitats deposicionales en bosques de algas marinas (Yorke et al. 2019), mientras que los erizos de

attenuation of light with depth; for the purpose of this paper, we defined the mesophotic zone to include the depths immediately below the euphotic zone (18–300 m) (Kahng et al. 2017, Baldwin et al. 2018). The depths within the narrow channels of the Salish Sea regularly exceed the euphotic zone (~18 m; Masson and Peña 2009), often reaching 200–300 m within 1 km of shore, but observations in these habitats have been restricted to trawls (Mortensen 1943) and ROV surveys (Britton-Simmons et al. 2012, Pacunski et al. 2013).

In this study, we compiled independent observations from submersible, ROV, and scuba surveys of exceptionally deep red sea urchins and patterns of drift capture. We predicted that red sea urchins could be found deeper than 125 m in the Salish Sea in areas with hard substrate and drift considering the natural history of this species and that drift capture by deep sea urchins would decrease with depth from the macrophyte zone. Using a combination of crewed submersible and scuba observations, we conducted surveys from 290 m to the surface to test these predictions and understand how drift capture by red sea urchins varies with depth. We paired these findings with observations of deep sea urchins (200 m) in Dume Canyon, California, recorded using an ROV and measurements of drift capture rates by sea urchins at the upper limit of the mesophotic zone in the Salish Sea to improve understanding of the role of red sea urchins in benthic food webs from the shallow macrophyte to subphotic zones. From these observations we put forth 3 hypothetical scenarios to contrast patterns of drift availability and red sea urchin distribution based largely on bathymetry and water motion (Fig. 1). These scenarios reflect habitats represented by our study sites, yet broadly apply across the habitat continuum and lead to specific testable hypotheses on sea urchin–drift interactions. We present these observations as the basis for expanded research of red sea urchins across their range.

MATERIALS AND METHODS

Prediction and observation of deep sea urchins

Published accounts have reported red sea urchins to 125 m in the central Salish Sea (Mortensen 1943), yet maximum water column depths within the Salish Sea exceed 300 m depth—depths equal to those found on the continental slope many kilometers from the open ocean coast. The steep topography of the fjord-like shorelines and the strong tidal currents of the NE Pacific facilitate the delivery of drift to great depths (Britton-Simmons et al. 2012). We predicted that red sea urchins would be present at all depths in which drift could be found amongst hard substrate. To test this prediction, we conducted 2 submersible dives near San Juan Island, Washington, in Cyclops I, a crewed submersible operated by Oceangate. The expedition, publicized on social media using the hashtag '#UrchinSearchin', was funded by the SeaDoc Society and took place during the week of September 11, 2018. For our first dive, we targeted one of the deepest points

mar en los hábitats dominados por mareas pueden atrapar los detritos a la deriva en hábitats no deposicionales y ponerlos a disposición de otros consumidores (e.g., Duggins 1981). Lowe et al. (2015) hipotetizaron que la intensidad de la facilitación trófica del erizo de mar rojo debería aumentar con la profundidad por debajo de la zona de macrófitas, pero la comprensión de la magnitud y la profundidad a la que se produce esta relación se ha visto limitada por la dificultad del acceso a estos hábitats.

Las limitaciones metodológicas han generado sesgos en la intensidad de los estudios entre hábitats y profundidades: todos los hábitats marinos reciben menos estudios que los hábitats terrestres, las observaciones mediante buceo autónomo generalmente se restringen a hábitats cercanos a la costa a <30 m de profundidad y los vehículos operados remotamente (VOR) y las expediciones con sumergibles a bordo de barcos casi siempre exploran ecosistemas en la plataforma mar adentro y ecosistemas de aguas profundas. El estudio de los procesos de ecosistemas marinos bentónicos a menudo requiere equipo especializado como equipo de buceo autónomo, VOR, sumergibles y una variedad de sistemas de muestreo lanzados desde buques de investigación oceanográfica. Además, las actividades a bordo de barcos se ven restringidas temporalmente por las condiciones en la superficie, como tormentas, viento o fuertes corrientes de marea. Estas limitaciones han propiciado que la historia natural de la zona mesofótica cercana a la costa sea especialmente poco estudiada (Menza et al. 2008, Gori et al. 2017). Esta zona está definida por la atenuación de la luz con la profundidad; para propósitos de este estudio, se definió la zona mesofótica de manera que incluyera las profundidades inmediatamente debajo de la zona eufótica (18–300 m) (Kahng et al. 2017, Baldwin et al. 2018). Las profundidades dentro de los canales estrechos del mar de Salish regularmente exceden la zona eufótica (~18 m; Masson y Peña 2009), a menudo hasta 200–300 m de profundidad a ≤ 1 km mar adentro, pero las observaciones en estos hábitats se han restringido a arrastres (Mortensen 1943) y observaciones con VOR (Britton-Simmons et al. 2012, Pacunski et al. 2013).

En este estudio compilamos observaciones independientes de muestreos realizados mediante un sumergible, VOR y buceo autónomo de erizos de mar rojos a profundidades excepcionales y de patrones de captura de detritos a la deriva. Con base en la historia natural de esta especie, predijimos que los erizos de mar rojos podrían encontrarse a más de 125 m de profundidad en el mar de Salish en áreas con sustrato duro y detritos a la deriva y que la captura de detritos a la deriva por erizos de aguas profundas disminuiría con la profundidad a partir de la zona de macrófitas. Mediante una combinación de observaciones de sumergibles tripulados y de buceo autónomo, realizamos muestreos desde 290 m hasta la superficie para probar estas predicciones y comprender cómo la captura de detritos a la deriva por los erizos de mar rojos varía con la profundidad. Emparejamos estos hallazgos con las observaciones de erizos de aguas profundas (200 m)

in the Salish Sea (~300 m) near Limekiln State Park in Haro Strait, Washington (48°30.888' N, 123°09.737' W). We have observed abundant drift algae and sea urchins within diving depths in this area (Lowe et al. 2015). The location also met our depth and habitat requirements, within close proximity to the Friday Harbor Laboratories, where the expedition was based. The second submersible dive took place south of Friday Harbor Laboratories at Glasshouse in the San Juan Channel (48°31.250' N, 122°58.083' W). The submersible expedition complemented studies of drift capture by sea urchins at sites within the San Juan Channel, including Point Caution, Point George, and Neck Point (for map see Fig. 1 in Britton-Simmons et al. 2009).

Submersible, scuba, and ROV surveys

During the submersible dives, 2 observers recorded depth, time, location, and number of sea urchins with and without drift to quantify the proportion of sea urchins with drift across depths. Observers recorded data separately and counts were averaged. We conservatively use the term 'with drift' to indicate sea urchins that are holding, on top of, or actively feeding on visible drift algae (following Lowe et al. 2015). This method provides conservative estimates of access to drift without disturbing sea urchins, but may miss small pieces of drift algae hidden from view on the oral side of the sea urchin. To confirm observations we recorded video and took photographs from inside the submersible (Fig. 1). We paired submersible-based surveys of the mesophotic benthos (290.0–30.0 m) with scuba observations (33.5–5.0 m) at the same locations, providing contiguous observations across methods from the mesophotic zone to the surface. The day after the submersible survey, the scuba team returned to the site, descended to 33.5 m and swam at a constant depth along non-overlapping areas. Each diver counted sea urchins with and without drift for 5 min before ascending ~6.1 m and repeating the survey. Five-minute surveys were conducted at each depth zone until reaching a depth of 4.6 m. The steep bathymetry of this region made our zig-zag dive surveys feasible; the deepest area surveyed during the submersible dives was ~700 m from shore (Fig. 1d) and the scuba dives covered less than 200 m of horizontal distance. The number of sea urchins with drift was divided by the total number of sea urchins per depth to calculate the proportion of sea urchins with drift. To contrast patterns from the Salish Sea with outer coast habitats, we analyzed data from ROV surveys conducted between 200 and 239 m in Dume Submarine Canyon, California, in 1998 (E. Vetter, unpublished data; <https://cordebank.noaa.gov/science/research.html>). The number of sea urchins and presence or absence of drift was quantified in stills from ROV video. We calculated drift capture by dividing the number of frames with drift and sea urchins by the total number of frames with sea urchins. We focused on proportion of sea urchins with drift because it was not possible to reliably measure area surveyed or density with the

en el cañón Dume, California, registradas usando un VOR y las mediciones de las tasas de captura de detritos a la deriva por erizos de mar en el límite superior de la zona mesofótica en el mar de Salish para entender mejor el papel del erizo de mar rojo en las redes alimentarias bentónicas desde las zonas de macrófitas someras hasta las zonas subfóticas. A partir de estas observaciones, presentamos 3 escenarios hipotéticos para contrastar los patrones de disponibilidad de detritos a la deriva y la distribución del erizo de mar rojo basados en gran parte en la batimetría y el movimiento del agua (Fig. 1). Estos escenarios reflejan los hábitats representados por nuestros sitios de estudio, pero aplican ampliamente a todo el hábitat continuo y conducen a hipótesis específicas comprobables sobre las interacciones entre los erizos de mar y los detritos a la deriva. Presentamos estas observaciones como la base para ampliar la investigación del erizo de mar rojo a lo largo de su área de distribución.

MATERIALES Y MÉTODOS

Predicción y observación de erizos de mar de aguas profundas

Los recuentos publicados han reportado erizos de mar rojos a 125 m de profundidad en el centro del mar de Salish (Mortensen 1943), pero las profundidades máximas de la columna de agua dentro del mar de Salish superan los 300 m de profundidad, profundidades iguales a las que se encuentran en el talud continental a muchos kilómetros de la costa del océano abierto. La topografía escarpada de las costas tipo fiordo y las fuertes corrientes de marea del Pacífico NE facilitan el transporte de detritos a la deriva a grandes profundidades (Britton-Simmons et al. 2012). Predijimos que habría erizos de mar rojos presentes en todas las profundidades en las que hubiera detritos a la deriva entre el sustrato duro. Para probar esta predicción, realizamos 2 inmersiones con un sumergible cerca de la isla de San Juan, Washington, en Cyclops I, un sumergible con tripulación operado por OceanGate. La expedición, publicitada en las redes sociales con la etiqueta "#UrchinSearchin", fue financiada por la SeaDoc Society y se realizó durante la semana del 11 de septiembre de 2018. Para nuestra primera inmersión nos dirigimos a uno de los puntos más profundos del mar Salish (~300 m) cerca del parque estatal Limekiln en el estrecho de Haro, Washington (48°30.888' N, 123°09.737' W). Hemos observado abundantes algas a la deriva y erizos de mar dentro de las profundidades de buceo en esta área (Lowe et al. 2015). La ubicación también cumplió con nuestros requisitos de profundidad y hábitat, a poca distancia de los Laboratorios de Friday Harbor, que fueron la base de la expedición. La segunda inmersión del sumergible se llevó a cabo al sur de los Laboratorios de Friday Harbor en Glasshouse en el canal de San Juan (48°31.250' N, 122°58.083' W). La expedición del sumergible complementó los estudios sobre la captura de los detritos a la deriva por erizos de mar en sitios dentro del

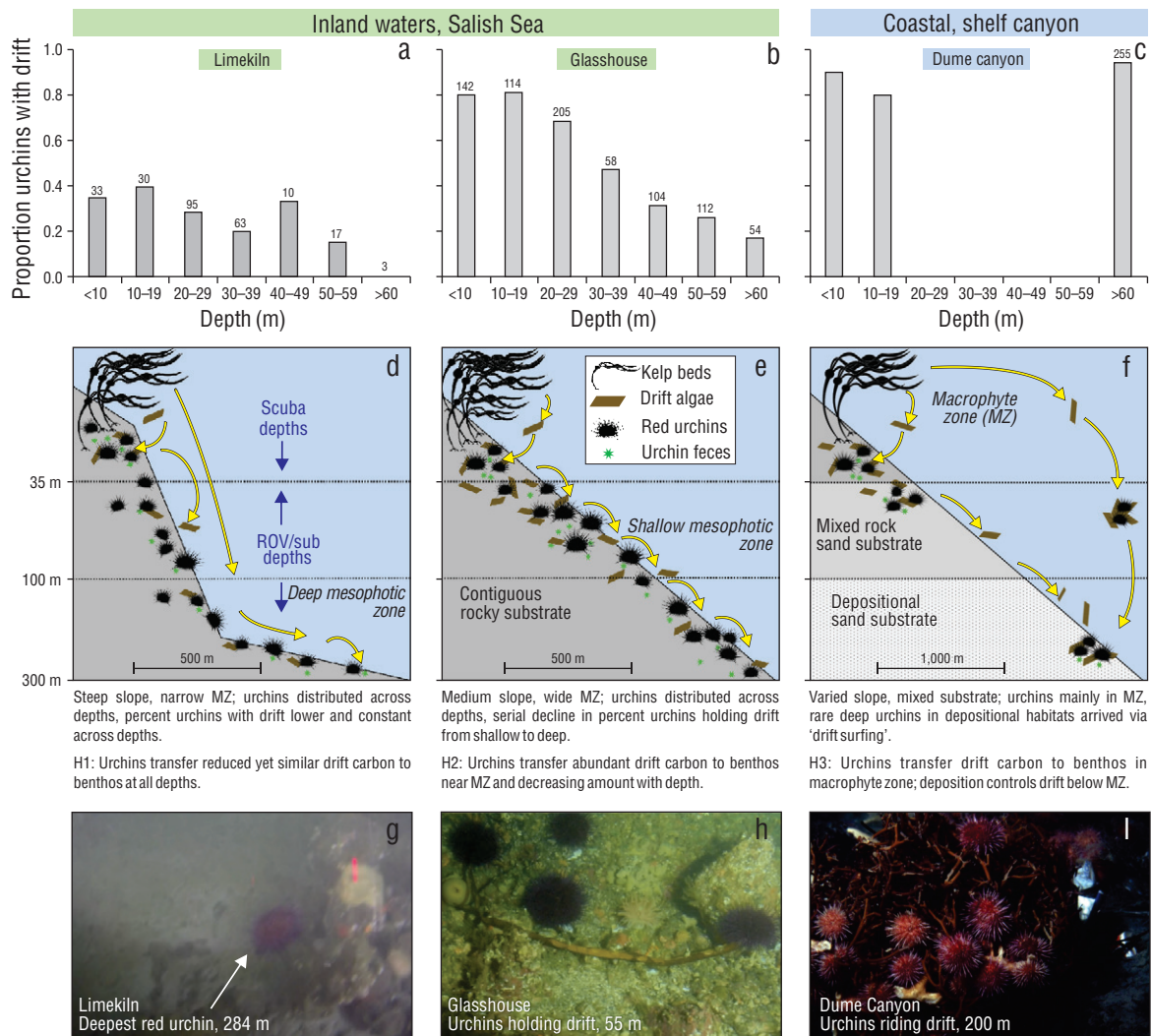


Figure 1. Three hypothesized patterns (H1–H3) of drift algal delivery and capture by red urchins in benthic ecosystems. Observations from macrophyte and mesophotic zones (MZ) suggest different patterns of sea urchin distribution (numbers above bars: total sea urchins observed in depth bin) and drift processing among Salish Sea and open coastal habitats (proportion of sea urchins in each depth with drift; a–c). In the Salish Sea, sea urchins inhabit contiguous rocky reefs to 284 m and actively capture drift algae from the water column, making this resource available to the benthos across depths (d, e, g, h). In contrast, the presence of red sea urchins in mesophotic depths in coastal shelf habitats is likely due to sea urchins ‘surfing’ drift algae from shallow origins to deeper habitats during events like storms, as there is no contiguous rocky habitat to facilitate movement, or suitable settlement substrates, in the deep depositional benthos and nearly all sea urchins are attached to drift (f, i). Shallow bars in Dume Canyon represent expected relationship in kelp forests from literature and therefore do not have sea urchin counts. Scale bar indicates horizontal distance. (g) Snapshot from video of the deepest observed red sea urchin at 284 m with nearby drift kelp at the Limekiln site. (h) Sea urchins and drift from ~50 m depth at Glasshouse (photo: Galloway, Lowe). (i) Sea urchins associated with drift algae in submarine canyon (photo: E. Vetter).

Figura 1. Tres patrones hipotéticos (H1–H3) de la entrega y captura de algas a la deriva por erizos rojos en ecosistemas bentónicos. Las observaciones de las zonas de macrofitas (MZ) y las zonas mesofóticas sugieren diferentes patrones de distribución de los erizos de mar (números arriba de las barras: total de erizos de mar observados en el intervalo de profundidad) y procesamiento de los detritos a la deriva entre el mar Salish y los hábitats costeros abiertos (proporción de erizos de mar en cada profundidad con detritos a la deriva; a–c). En el mar de Salish, los erizos de mar habitan en arrecifes rocosos contiguos hasta 284 m y capturan activamente las algas a la deriva de la columna de agua, lo que hace que este recurso esté disponible para el bentos en todas las profundidades (d, e, g, h). En contraste, la presencia de erizos de mar rojos en las profundidades mesofóticas en los hábitats de la plataforma costera probablemente se deba a que los erizos de mar “surfearon” sobre detritos de algas desde orígenes poco profundos hasta hábitats de mayor profundidad durante eventos como las tormentas, ya que no hay un hábitat rocoso contiguo para facilitar el movimiento, o sustratos de asentamiento adecuados, en el bentos deposicional profundo y casi todos los erizos de mar se encuentran adheridos a los detritos a la deriva (f, i). Las barras poco profundas en el cañón Dume representan la relación esperada en los bosques de algas marinas según la literatura y, por lo tanto, no tienen conteos de erizos de mar. La barra de escala indica la distancia horizontal. (g) Imagen estática del video del erizo de mar rojo observado a la mayor profundidad a 284 m cerca de algas a la deriva en el sitio Limekiln. (h) Erizos de mar y los detritos a la deriva a ~50 m de profundidad en Glasshouse (foto: Galloway, Lowe). (i) Erizos de mar asociados a algas a la deriva en un cañón submarino (foto: E. Vetter).

submersible or from the existing ROV data. Statistical analyses of the proportion of sea urchins with drift across depths was not conducted owing to lack of replication due to the logistical restrictions.

Rate of drift capture

We measured the rate of drift capture by red sea urchins at the upper limit of the mesophotic zone in the San Juan Channel to better understand dynamics of drift transport from the macrophyte zone and capture by sea urchins over time. We conducted repeated daily surveys of sea urchins within a permanent transect to estimate drift capture rates (grams of drift per sea urchin per day) across tide phase, season, and sites within season. We delineated 20 m² (North) and 40 m² (South) of rocky outcrops at 18 m depth with weighted line. The areas were selected to contain approximately the same number of sea urchins (~80). On the first day of the series of collections, all algal biomass was collected from the sea urchins in the area but was not included in the analyses of drift capture rate per day because we could not verify the timeframe over which it had been captured. On each of the next 3 consecutive days, the divers counted sea urchins within the delineated area and carefully collected drift captured by sea urchins. Collecting all algae from all sea urchins in the delineated study areas on a daily basis allowed for a calculation of a minimum daily drift capture rate. The collected drift was brought to the lab, identified to lowest taxonomic unit, blotted and weighed (damp weight) to calculate rate of capture in grams per day. The tide phase study occurred over a 2-week period at 2 locations (North and South Point Caution, San Juan Channel; 48°33.722' N, 123°0.962' W) during spring and neap tidal cycles in June 2012. This location is 6 km from the Glasshouse and 27 km from the Limekiln submersible dive sites. Our previous work at this site had confirmed little to no daily or seasonal movement (displacement) of red sea urchins such that collections likely came from the same individual sea urchins (Lowe et al. 2015). The seasonal investigation took place at South Point Caution (PTCS) in April, June, and September of 2012, and January 2013. The spatial investigation took place at PTCS, Neck Point (NPT; 48°34.791' N, 123°0.992' W) and Point George (PTG; 48°33.393' N, 122°59.105' W) in September 2012. NPT and PTG are within 2.5 km of PTCS on the eastern side of San Juan Channel, Washington.

RESULTS

Submersible and scuba surveys

Minutes into our first submersible dive at Limekiln, we observed a red sea urchin at 284 m, more than doubling the known depth range of this species (Fig. 1g). Visibility was limited, preventing further observations at this depth. We observed sea urchins at intermediate depths on this dive

canal de San Juan, incluidos punta Caution, punta George y punta Neck (para el mapa, ver la Fig. 1 en Britton-Simmons et al. 2009).

Muestreos del sumergible, buceo y VOR

Durante las inmersiones del sumergible, 2 observadores registraron la profundidad, el tiempo, la ubicación y el número de erizos de mar con y sin detritos a la deriva para cuantificar la proporción de erizos de mar con detritos a la deriva en las diferentes profundidades. Los observadores registraron los datos por separado y promediaron los conteos. Usamos de manera conservadora el término “con detritos a la deriva” para indicar que los erizos de mar estaban sosteniendo, estaban encima de, o se estaban alimentando activamente de algas a la deriva visibles (siguiendo a Lowe et al. 2015). Este método proporciona estimaciones conservadoras del acceso a los detritos a la deriva sin perturbar a los erizos de mar, pero puede no identificar pequeños trozos de algas a la deriva ocultos a la vista en el lado oral del erizo de mar. Para confirmar las observaciones, grabamos un video y tomamos fotografías desde el interior del sumergible (Fig. 1). Emparejamos los muestreos de los bentos mesofóticos mediante el sumergible (290.0–30.0 m) con las observaciones de los mismos sitios mediante el buceo autónomo (33.5–5.0 m), lo que dio observaciones contiguas con ambos métodos desde la zona mesofótica hasta la superficie. En el día después del muestreo con el sumergible el equipo de buceo autónomo regresó al sitio, descendió a 33.5 m y nadó a una profundidad constante a lo largo de áreas no superpuestas. Cada buzo contó los erizos de mar con y sin detritos a la deriva durante 5 min antes de ascender ~6.1 m y repetir el muestreo. Se realizaron muestreos de 5 min en cada zona de profundidad hasta alcanzar una profundidad de 4.6 m. La abrupta batimetría de esta región hizo posibles nuestros estudios de buceo en zigzag; el área más profunda estudiada durante las inmersiones del sumergible se localizó a ~700 m de la costa (Fig. 1d) y las inmersiones cubrieron menos de 200 m de distancia horizontal. El número de erizos de mar con detritos a la deriva se dividió entre el número total de erizos de mar por profundidad para calcular la proporción de erizos de mar con detritos a la deriva. Para contrastar los patrones del mar de Salish con los hábitats de costas sobresalientes, analizamos datos de los muestreos con VOR realizados entre 200 y 239 m en el cañón submarino Dume, California, en 1998 (E. Vetter, datos no publicados; <https://cordellbank.noaa.gov/science/research.html>). El número de erizos de mar y la presencia o ausencia de detritos a la deriva se cuantificó a partir de imágenes fijas del video del VOR. Calculamos la captura de detritos a la deriva dividiendo el número de cuadros con detritos a la deriva y erizos de mar por el número total de cuadros con erizos de mar. Nos centramos en la proporción de erizos de mar con detritos a la deriva porque no era posible medir de

(35–70 m), and on a subsequent dive to 63 m at Glasshouse (Fig. 1h). No attached algae were observed below 20 m at either site.

During these 2 surveys, we quantified the proportion of red sea urchins with drift and the depth of each observation (Fig. 1a). In total, 24% of 1,156 sea urchins observed at both sites had drift (Fig. 1a, b). The deepest sea urchin was not holding drift, but a piece of kelp was observed <1 m away. The total number of sea urchins observed in each depth bin did not show a consistent pattern with depth between the surface and 60 m, indicating similar sampling effort across depth bins. These numbers do not reflect quantitative densities given the methods of collection. We observed few sea urchins below 60 m owing to logistical limitations of the submersible dives. These shallow and mesophotic paired surveys showed a serial decline in drift capture with depth below the macroalgal zone at Glasshouse, consistent with our hypothesized pattern, but relatively constant drift capture across depths at Limekiln. These observations contrast data from Dume Submarine Canyon in Southern California, where topography and currents concentrate drift and drift-associated sea urchins. In this habitat, more than 90% of sea urchins were associated with drift (Fig. 1c).

Rate of drift capture

During the repeated dives to collect drift captured by red sea urchins at the upper limit of the mesophotic zone, we collected on average 15.4 g of drift per sea urchin per day across tide phases, sites, and seasons (Fig. 2). There was high variability among collections resulting in no significant differences among contrasts. Average drift captured during the neap tide in June was 23.38 ± 8.4 g of drift per sea urchin per day compared to 21.68 ± 11.0 g of drift per sea urchin per day during the spring tide phase, with no difference between tides (Fig. 2a; ANOVA: $F_{1,8} = 0.15$, $P = 0.70$) or sites (ANOVA: $F_{1,8} = 3.57$, $P = 0.09$), but a significant interaction (ANOVA: $F_{1,8} = 5.45$, $P = 0.05$). Seasonally, drift capture ranged from 2.88 ± 0.79 g of drift per sea urchin per day in April to 22.42 ± 5.44 g of drift per sea urchin per day in June, with no significant effect of season (Fig. 2b; ANOVA: $F_{3,8} = 2.26$, $P = 0.16$). Drift capture did not vary significantly among sites in September (Fig. 2c; ANOVA: $F_{2,6} = 1.08$, $P = 0.40$) and ranged from 4.28 ± 2.00 g of drift per sea urchin per day at PTG to 13.24 ± 10.43 g of drift per sea urchin per day at NPT. The maximum drift capture rate observed was 37.7 g per sea urchin per day during the neap tide series at North Point Caution.

DISCUSSION

The submersible expedition successfully generated evidence to support the prediction that red sea urchins, a kelp-associated species, can be found to 284 m depth within the NE Pacific if preferred substrate and drift are available.

manera confiable el área muestreada o la densidad con el sumergible o con los datos del VOR existentes. No se realizaron análisis estadísticos de la proporción de erizos de mar con detritos a la deriva entre las diferentes profundidades debido a la falta de réplicas por las restricciones logísticas.

Tasa de captura de detritos a la deriva

Medimos la tasa de captura de los detritos a la deriva por erizos de mar rojos en el límite superior de la zona mesofótica en el canal de San Juan para comprender mejor la dinámica del transporte de los detritos a la deriva desde la zona de macrofitas y la captura por erizos de mar a lo largo del tiempo. Realizamos muestreos diarios repetidos de erizos de mar dentro de un transecto permanente para estimar las tasas de captura de detritos a la deriva (gramos de detritos a la deriva por erizo de mar por día) por fase de marea, temporada y sitios dentro de la temporada. Delineamos 20 m² (norte) y 40 m² (sur) de afloramientos rocosos a 18 m de profundidad con cuerdas con pesos. Se seleccionaron las áreas de manera donde hubiera aproximadamente el mismo número de erizos de mar (~80). El primer día de la serie de recolecciones, se recolectaron todas las algas de los erizos de mar en el área, pero no se incluyeron en los análisis de la tasa de captura de detritos a la deriva por día porque no se podía verificar el periodo de tiempo durante el cual se habían capturado. En cada uno de los siguientes 3 d consecutivos, los buzos contaron los erizos de mar dentro del área delineada y recolectaron cuidadosamente los detritos a la deriva capturada por los erizos de mar. La recolección diaria de todas las algas de todos los erizos de mar en las áreas de estudio delineadas permitió calcular una tasa de captura de detritos a la deriva diaria mínima. Los detritos a la deriva recolectados se llevaron al laboratorio, se identificaron a la unidad taxonómica más baja, se secaron y se pesaron (peso húmedo) para calcular la tasa de captura en gramos por día. El estudio de la fase de mareas se llevó a cabo durante un periodo de 2 semanas en 2 ubicaciones (norte y sur de punta Caution, canal de San Juan; 48°33.722' N, 123°0.962' W) durante los ciclos de marea viva y muerta en junio de 2012. Esta locación está a 6 y a 27 km de los sitios de inmersiones del sumergible de Glasshouse y de Limekiln, respectivamente. El trabajo que realizamos anteriormente en este sitio había confirmado que existía de poco a ningún movimiento (desplazamiento) diario o por temporada de los erizos de mar rojos, por lo que las recolecciones probablemente provenían de los mismos individuos de erizos de mar (Lowe et al. 2015). La investigación estacional se llevó a cabo en punta Caution sur (PTCS) en abril, junio y septiembre de 2012, y enero de 2013. La investigación espacial se llevó a cabo en PTCS, punta Neck (PTN; 48°34.791' N, 123°0.992' W) y punta George (PTG; 48°33.393' N, 122°59.105' W) en septiembre de 2012. PTN y PTG se encuentran a 2.5 km de PTCS en el lado este del canal de San Juan, Washington.

Observations below 70 m were limited by conditions and submersible time, but red sea urchins were found at all depths observed, supporting ROV observations that show red sea urchins are common below the macrophyte zone (Britton-Simmons et al. 2012). We observed drift near or captured by sea urchins at all depths from 284 m to the surface. While limited in spatial and temporal breadth, these observations encourage further study of red sea urchins in deep habitats throughout the sheltered waters of the Salish Sea, British Columbia, and SE Alaska that make up ~90% of red sea urchins' range in the NE Pacific.

We observed different patterns of drift capture with depth at the 2 sites in the Salish Sea, contrary to our prediction of a serial decline of drift capture with depth throughout the region. The steep 'wall' site exhibited uniform drift capture across depth, whereas the sloping site was characterized by a decline of drift capture with depth (Fig. 1a, b). We suspect that these patterns are due to bathymetry and kelp communities in the shallows at these 2 sites (Fig. 1, Hypotheses 1 and 2); Limekiln has a steeper slope and narrow shelf dominated by the canopy-forming kelp *Nereocystis luetkeana*, whereas Glasshouse has a gradual slope with a wide shelf dominated by prostrate kelps such as *Saccharina* sp. and *Agarum fimbriatum*. The steep slope at Limekiln likely contributed to the uniform drift capture across depths; drift can rapidly descend across the habitats and strong currents can move drift laterally over long distances across this stretch of coastline (e.g., Berglund et al. 2003, Vanderklift and Wernberg 2008). By comparison, the gradual slope at Glasshouse reduces the sinking rate of drift and may increase the likelihood of drift being captured by shallow sea urchins. These scenarios contrast observations from submarine canyons in which sea urchins are restricted to depositional environments that concentrate drift and are not observed in regions between the kelp forest source and the canyon sink (Fig. 1, Hypothesis 3). The patterns of drift and sea urchin presence in submarine canyons are similar to those observed for green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, found near aggregations of drift in the mesophotic zone (Filbee-Dexter and Scheibling 2016). Further work is needed to better understand the spatial and compositional variability of drift algal subsidies (Britton-Simmons et al. 2009) and effects on consumers. Despite the limited spatial scope of our submersible surveys, these results highlight the need for further research to investigate the distribution of red sea urchins throughout the NE Pacific, particularly in areas with suitable habitat below the photic zone.

During our repeated sampling of drift captured by sea urchins, we regularly collected more grams of wet weight of algae per sea urchin per day (Fig. 2) than maximum observed consumption rates in the lab. Opportunistic feeding experiments with red sea urchins have shown that they will consume between ~12–22 g wet weight *Nereocystis* (highest rates) and 2–6 g wet weight *Agarum* algae per sea urchin per day (Raymond et al. 2014). Across all of our sampling

RESULTADOS

Muestras del sumergible y buceo

Unos minutos después de iniciar nuestra primera inmersión con el sumergible en Limekiln, observamos un erizo de mar rojo a una profundidad de 284 m, la cual sobrepasa el intervalo de profundidad conocido para esta especie por más del doble (Fig. 1g). La visibilidad era limitada, lo que impidió realizar más observaciones a esta profundidad. Observamos erizos de mar a profundidades intermedias en esta inmersión (35–70 m) y en una inmersión posterior a 63 m en Glasshouse (Fig. 1h). No se observaron algas adheridas por debajo de los 20 m en ambos sitios.

Durante estos 2 muestreos, cuantificamos la proporción de erizos de mar rojos con detritos a la deriva y la profundidad de cada observación (Fig. 1a). En total, el 24% de los 1,156 erizos de mar observados en ambos sitios tenían detritos a la deriva (Fig. 1a, b). El erizo de mar encontrado en lo más profundo no sostenía detritos a la deriva, pero se observó un trozo de alga a <1 m de distancia. El número total de erizos de mar observado en cada intervalo de profundidad no mostró un patrón consistente con la profundidad entre la superficie y 60 m, lo que indica un esfuerzo de muestreo similar en todos los intervalos de profundidad. Estos números no reflejan densidades cuantitativas debido a los métodos de recolección. Observamos pocos erizos de mar por debajo de los 60 m debido a las limitaciones logísticas de las inmersiones del sumergible. Estos muestreos emparejados de la zona somera y la zona mesofótica mostraron una disminución progresiva de la captura de detritos a la deriva con la profundidad por debajo de la zona de macroalgas en Glasshouse, hecho consistente con nuestro patrón hipotético, pero una captura de detritos a la deriva relativamente constante en todas las profundidades en Limekiln. Estas observaciones contrastan con los datos del cañón submarino Dume en el sur de California, donde la topografía y las corrientes concentran los detritos a la deriva y los erizos de mar asociados a estos. En este hábitat, más del 90% de los erizos de mar estaban asociados a los detritos a la deriva (Fig. 1c).

Tasa de captura de detritos a la deriva

Durante las inmersiones repetidas para recolectar los detritos a la deriva capturados por los erizos de mar rojos en el límite superior de la zona mesofótica, recolectamos en promedio 15.4 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día en todas las fases de marea, los sitios y las temporadas (Fig. 2). La alta variabilidad que existió entre las recolecciones resultó en diferencias no significativas entre los contrastes. La captura promedio de detritos a la deriva durante la marea muerta en junio fue 23.38 ± 8.4 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día comparada con 21.68 ± 11.0 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día durante la fase de la marea viva, sin diferencias entre las

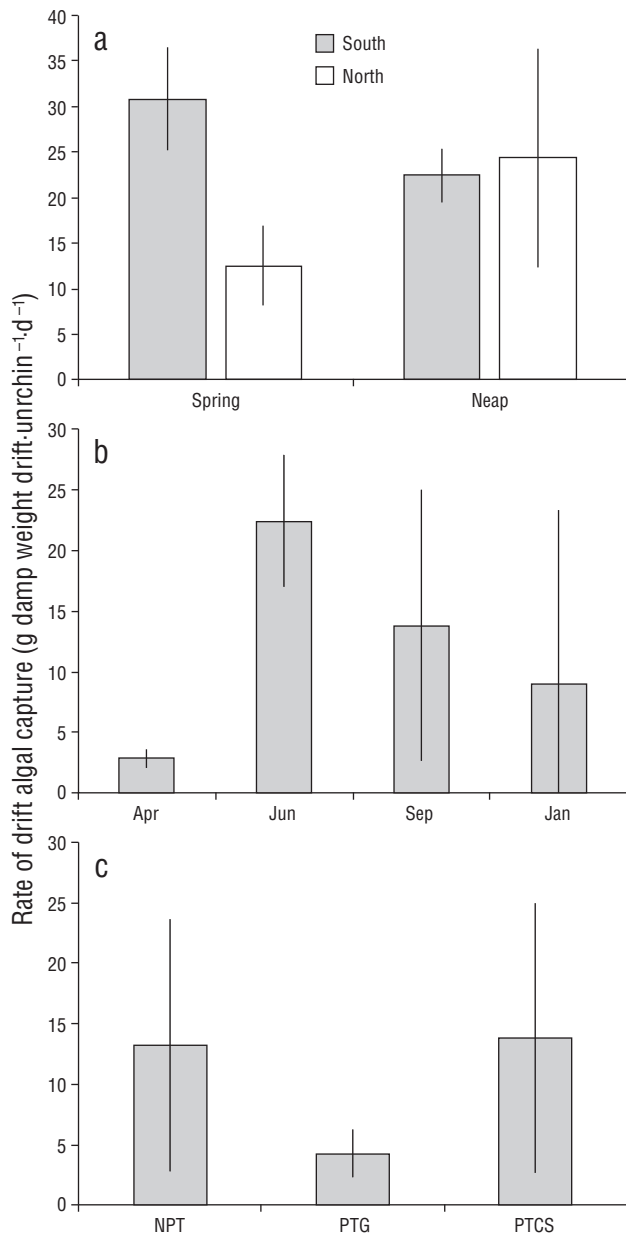


Figure 2. Rates of drift algal capture by red sea urchins at 18 m depth in San Juan Channel, Salish Sea. Means calculated over 3 d (after an initial clearance of all drift from all sea urchins on day zero) in each of the spring and neap tide phases at 2 sites (North and South Point Caution) (a), the 4 seasons at Point Caution South (b), and Neck Point (NPT), Point George (PTG), and Point Caution (PTCS) in September 2012 (c).

Figura 2. Tasas de captura de detritos de algas a la deriva por erizos de mar rojos a 18 m de profundidad en el canal de San Juan, mar de Salish. Las medias calculadas durante 3 d (después de una eliminación inicial de todos los detritos a la deriva de todos los erizos de mar el día cero) en las fases de marea muerta y viva en 2 sitios (norte y sur de punta Caution) (a), las 4 temporadas en el sur de punta Caution (b), y punta Neck (NPT), punta George (PTG) y punta Caution (PTCS) en septiembre de 2012 (c).

mareas (Fig. 2a; ANDEVA: $F_{1,8} = 0.15$, $P = 0.70$) o los sitios (ANDEVA: $F_{1,8} = 3.57$, $P = 0.09$), pero con una interacción significativa (ANDEVA: $F_{1,8} = 5.45$, $P = 0.05$). Estacionalmente, la captura de detritos a la deriva varió de 2.88 ± 0.79 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día en abril a 22.42 ± 5.44 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día en junio, sin un efecto significativo de la temporada (Fig. 2b; ANDEVA: $F_{3,8} = 2.26$, $P = 0.16$). La captura de detritos a la deriva no varió significativamente entre los sitios en septiembre (Fig. 2c; ANDEVA: $F_{2,6} = 1.08$, $P = 0.40$) y varió de 4.28 ± 2.00 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día en PTG a 13.24 ± 10.43 g de detritos a la deriva por erizo de mar por día en PTN. La tasa máxima de captura de detritos a la deriva observada fue de 37.7 g por erizo de mar por día durante la serie de mareas muertas en punta Caution norte.

DISCUSIÓN

La expedición con el sumergible proporcionó evidencia de manera exitosa para respaldar la predicción de que el erizo de mar rojo, una especie asociada a las algas marinas, se puede encontrar a 284 m de profundidad dentro del Pacífico NE si hay el tipo de sustrato preferido por la especie y detritos a la deriva. Las observaciones por debajo de los 70 m estuvieron limitadas por las condiciones y el tiempo con el sumergible, pero se encontraron erizos de mar rojos en todas las profundidades observadas, lo que respalda las observaciones con VOR que muestran que los erizos de mar rojos son comunes debajo de la zona de macrófitas (Britton-Simmons et al. 2012). Observamos detritos a la deriva cerca de o capturados por erizos de mar a todas las profundidades desde 284 m hasta la superficie. Aunque limitadas en amplitud espacial y temporal, estas observaciones incitan a nuevos estudios de los erizos de mar rojos en hábitats profundos a lo largo de las aguas protegidas del mar Salish, Columbia Británica, y el sureste de Alaska que constituyen el ~90% de la distribución del erizo de mar rojo en el Pacífico NE.

Observamos diferentes patrones de captura de detritos a la deriva con la profundidad en los 2 sitios en el mar de Salish, lo cual contradice nuestra predicción de una disminución gradual de la captura de los detritos a la deriva con la profundidad en toda la región. El sitio de “pared” empinado exhibió una captura de detritos a la deriva uniforme en todas las profundidades, mientras que el sitio inclinado se caracterizó por una disminución de la captura de detritos a la deriva con la profundidad (Fig. 1a, b). Sospechamos que estos patrones se deben a la batimetría y a las comunidades de algas marinas en los bajíos en estos 2 sitios (Fig. 1, Hipótesis 1 y 2); Limekiln tiene una pendiente más pronunciada y una plataforma estrecha dominada por las algas *Nereocystis luetkeana* formadoras de dosel, mientras que Glasshouse tiene una pendiente gradual con una plataforma ancha dominada por algas postradas como *Saccharina* sp. y *Agarum fimbriatum*. La pendiente pronunciada en Limekiln probablemente contribuyó a la captura uniforme de los

events, sea urchins captured an average of 15.4 g wet weight of drift per sea urchin per day and as much as 37.7 g wet weight of drift per sea urchin per day. We observed seasonal variation consistent with previous studies of drift abundance (Vadas 1968, Kingsford 1992, Britton-Simmons et al. 2009), although the high variation among consecutive days led to a non-significant effect of season. Using the average sea urchin density within the San Juan Channel of 0.49 sea urchins per square meter (Britton-Simmons et al. 2012), we calculated that sea urchins capture ~7.5 g of algae per square meter per day. When coupled with sea urchin's poor assimilation efficiency (Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019) and their broad spatial distribution, these data suggest sea urchins facilitate delivery of a substantial energy subsidy (2.5 kg of algae per square meter per year) to the benthos both directly by providing access of captured drift to other mesograzers (e.g., Duggins 1981) and indirectly through fecal material consumed by benthic invertebrates, which could not have otherwise accessed this carbon source (e.g., Mamelona and Pelletier 2005).

Sea urchin-mediated spatial subsidies to benthic food webs are a potentially important, yet still largely unexplored, ecological difference between open coast and inland waters—especially below the photic zone (Fig. 1). In coastal shelf and deep-sea habitats, large amounts of drift with aggregations of sea urchins and other grazers have been documented for deep depositional environments (Gage and Tyler 1993, Vetter 1994). The presence of both drift and red sea urchins in deep offshore shelf habitats is largely controlled by physical forces that export this interaction offshore and to depth (Fig. 1, Hypothesis 3:c, f, i). The lack of hard substrate in deep depositional environments or in combination with water motion may lead to unfavorable conditions for red sea urchins (Vetter and Dayton 1999). While red sea urchins from shallow reefs have been observed at 200 m in submarine canyons on the North American west coast, they were almost exclusively found attached to drift (Fig. 1i, Dume Canyon, California; data courtesy of E. Vetter). These sea urchins likely ‘surf’ on the drift to deep depositional habitats (Fig. 1f), as they are not observed in other nearby habitats outside of the kelp forest. In this scenario, red sea urchins are relatively unimportant to mediating the drift subsidy, as other invertebrates (including other sea urchin species) quickly colonize and consume the detritus (Vetter 1994, Harrold et al. 1998, Vetter and Dayton 1999). In contrast, red sea urchins inhabit contiguous rocky reefs from the surface to at least 284 m in the Salish Sea (Fig. 1; Mortensen 1943, Britton-Simmons et al. 2012). Red sea urchins capture drift transported by currents with their long spines (George and Carrington 2014) and make it available to non-depositional habitats that may not otherwise receive drift subsidies. This type of animal-mediated spatial subsidy may be unique, as most popular examples document nutrient transfer across ecosystem boundaries by migrating, rather than stationary ‘filter feeding’, animals such as anadromous fish, whales,

detritos a la deriva en todas las profundidades; los detritos a la deriva pueden descender rápidamente a través de los hábitats y las corrientes fuertes pueden mover los detritos a la deriva lateralmente a largas distancias a lo largo de este tramo de costa (e.g., Berglund et al. 2003, Vanderkluft y Wernberg 2008). Por otro lado, la pendiente gradual en Glasshouse reduce la velocidad de hundimiento de los detritos a la deriva y puede aumentar la probabilidad de que sean capturados por los erizos de mar de aguas poco profundos. Estos escenarios contrastan con las observaciones de los cañones submarinos donde los erizos de mar están restringidos a ambientes de depósito que concentran detritos a la deriva y no se observan en las regiones entre la fuente del bosque de algas y el sumidero del cañón (Fig. 1, Hipótesis 3). Los patrones de la presencia de detritos a la deriva y erizos de mar en los cañones submarinos son similares a los observados para los erizos de mar verdes, *Strongylocentrotus droebachiensis*, que se encuentran cerca de agregaciones de detritos a la deriva en la zona mesofótica (Filbee-Dexter y Scheibling 2016). Se necesitan más investigaciones para comprender mejor la variabilidad espacial y composicional de los subsidios de detritos de algas marinas a la deriva (Britton-Simmons et al. 2009) y sus efectos sobre los consumidores. A pesar del alcance espacial limitado de nuestros muestreos con el sumergible, estos resultados resaltan la necesidad de realizar más investigaciones para investigar la distribución de los erizos de mar rojos en todo el Pacífico NE, particularmente en áreas con hábitat adecuado debajo de la zona fótica.

Durante nuestro muestreo repetido de detritos a la deriva capturados por erizos de mar, regularmente recolectamos más gramos de peso húmedo de algas por erizo de mar por día (Fig. 2) que lo que observamos en las tasas máximas de consumo en el laboratorio. Los experimentos de alimentación oportunista con erizos de mar rojos han demostrado que éstos consumirán entre ~12–22 g de peso húmedo de *Nereocystis* (tasas más altas) y 2–6 g de peso húmedo de algas *Agarum* por erizo de mar por día (Raymond et al. 2014). En todos nuestros eventos de muestreo, los erizos de mar capturaron en promedio 15.4 g de peso húmedo de detritos a la deriva por erizo de mar por día y hasta 37.7 g de peso húmedo de detritos a la deriva por erizo de mar por día. Observamos una variación estacional consistente con los estudios previos de la abundancia de detritos a la deriva (Vadas 1968, Kingsford 1992, Britton-Simmons et al. 2009), aunque la alta variación entre días consecutivos condujo a un efecto no significativo de la temporada. Usando la densidad promedio de los erizos de mar dentro del canal de San Juan de 0.49 erizos de mar por metro cuadrado (Britton-Simmons et al. 2012), calculamos que los erizos de mar capturan ~7.5 g de algas por metro cuadrado por día. Estos datos en conjunto con la baja eficiencia de asimilación del erizo de mar (Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019) y su amplia distribución espacial sugieren que los erizos de mar facilitan un subsidio

hippos, or zooplankton (Bianchi et al. 2013, Doughty et al. 2016, Stears et al. 2018).

Our observation of exceptionally deep red sea urchins expands our understanding of their natural history and creates opportunities for new research in the nearshore mesophotic zone, particularly in the area of animal-mediated ecological subsidies. Growing evidence suggests this is an important vector for kelp-derived nutrients in benthic habitats (Mamelona and Pelletier 2005, Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019), but field observations are still lacking. The source of these deep sea urchins, and whether recruitment occurs at depth, are unknown; many red sea urchins are likely dislodged from the shallows and sink to depth. These centenarians do not make large-scale vertical movements in the Salish Sea and may therefore influence benthic processes over decades to centuries (Ebert 2008, Lowe et al. 2015). Climate change is increasingly manifesting in the oceans in the form of marine warming events (Oliver et al. 2018), which diminish kelp forests (Straub et al. 2019). The resulting changes in coastal carbon cycling will affect mesophotic food webs. Our focus here has been on red sea urchins, but temperate and polar latitudes throughout the world host productive macroalgal communities and sea urchins that feed on them (Ling et al. 2015). Tracking the interaction between urchins and algae from within to outside the macrophyte zone is thus a globally relevant process. These deep habitats exist throughout red sea urchins' range, providing contrast to shallow 'typical' habitats and an exciting research opportunity for this model organism of marine ecology.

ACKNOWLEDGMENTS

Funding for the Cyclops 1 dives was provided by the SeaDoc Society, with critical logistical support from Joe Gaydos (SeaDoc), the OceanGate staff, and Friday Harbor Laboratories staff and Director Billie Swalla. We thank the reviewers of this manuscript for their helpful suggestions and mentorship. Eric Vetter reviewed an earlier version of the manuscript and kindly provided data from Dume Canyon, California. We thank the submersible pilot Stockton Rush, and the co-investigators from other associated research projects: Adam Summers, MacKenzie Geringer, David Duggins, Matt Baker, Gary Greene. We are grateful for our fellow team #UrchinSearchin submersible divers, including Mo Turner, Pema Kitaeff, and Abigail Ames.

REFERENCES

- Baldwin CC, Tornabene L, Robertson DR. 2018. Below the Mesophotic. *Sci Rep.* 8(1):4920. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23067-1>
- Berglund J, Mattila J, Rönnerberg O, Heikkilä J, Bonsdorff E. 2003. Seasonal and inter-annual variation in occurrence and biomass of rooted macrophytes and drift algae in shallow bays. *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 56(5–6):1167–1175. [https://doi.org/10.1016/s0272-7714\(02\)00326-8](https://doi.org/10.1016/s0272-7714(02)00326-8)

energético sustancial (2.5 kg de algas por metro cuadrado por año) al bentos ya sea de manera directa al proporcionar acceso a los detritos a la deriva capturados por ellos a otros mesopastores (e.g., Duggins 1981) o indirecta por medio del material fecal consumido por invertebrados bentónicos, que de otra manera no podrían haber accedido a esta fuente de carbono (e.g., Mamelona y Pelletier 2005).

Los subsidios espaciales a las redes tróficas bentónicas proporcionados por los erizos de mar son una diferencia ecológica potencialmente importante, aunque aún en gran parte inexplorada, entre la costa abierta y las aguas tierra adentro, especialmente por debajo de la zona fótica (Fig. 1). En los hábitats de la plataforma costera y aguas profundas, se han documentado grandes cantidades de detritos a la deriva con agregaciones de erizos de mar y otros pastadores para ambientes de depósito profundos (Gage y Tyler 1993, Vetter 1994). La presencia tanto de erizos de mar rojos como de detritos a la deriva en los hábitats de aguas profundas de la plataforma marítima es controlada en gran medida por las fuerzas físicas que exportan esta interacción fuera de la costa y a la profundidad (Fig. 1, Hipótesis 3:c, f, i). La falta de sustrato duro en ambientes de depósito profundos o su combinación con el movimiento del agua puede conducir a condiciones desfavorables para los erizos de mar rojos (Vetter y Dayton 1999). Aunque se han observado erizos de mar rojos de arrecifes poco profundos a 200 m en cañones submarinos en la costa oeste de América del Norte, se han observado casi exclusivamente adheridos a los detritos a la deriva (Fig. 1i, cañón Dume, California; datos cortesía de E. Vetter). Estos erizos de mar probablemente "surfearon" sobre los detritos a la deriva hacia hábitats de depósito profundos (Fig. 1f), ya que no se observaron en otros hábitats cercanos fuera del bosque de algas. En este escenario, los erizos de mar rojos son relativamente poco importantes en la distribución del subsidio de los detritos a la deriva, ya que otros invertebrados (incluidas otras especies de erizos de mar) colonizan y consumen rápidamente los detritos (Vetter 1994, Harrold et al. 1998, Vetter y Dayton 1999). Por el contrario, los erizos de mar rojos habitan en arrecifes rocosos contiguos desde la superficie hasta al menos 284 m en el mar de Salish (Fig. 1; Mortensen 1943, Britton-Simmons et al. 2012). Los erizos de mar rojos capturan los detritos a la deriva transportados por las corrientes con sus espinas largas (George y Carrington 2014) y los ponen a disposición de hábitats no deposicionales que de otra manera no recibirían subsidios de detritos a la deriva. Este tipo de subsidio espacial mediado por animales puede ser único, ya que los ejemplos más comunes documentan la transferencia de nutrientes a través de los límites de los ecosistemas mediante la migración, en lugar de la "alimentación por filtración" estacionaria, de animales como peces anádromos, ballenas, hipopótamos o zooplankton (Bianchi et al. 2013, Doughty et al. 2016, Stears et al. 2018).

Nuestra observación de erizos de mar rojos en aguas excepcionalmente profundas amplía nuestra comprensión de

- Bianchi D, Stock C, Galbraith ED, Sarmiento JL. 2013. Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Global Biogeochem Cycles*. 27(2):478–491.
<https://doi.org/10.1002/gbc.20031>
- Britton-Simmons KH, Foley G, Okamoto D. 2009. Spatial subsidy in the subtidal zone: utilization of drift algae by a deep subtidal sea urchin. *Aquat Biol*. 5:233–243.
<https://doi.org/10.3354/ab00154>
- Britton-Simmons KH, Rhoades AL, Pacunski RE, Galloway AWE, Lowe AT, Sosik EA, Dethier MN, Duggins DO. 2012. Habitat and bathymetry influence the landscape-scale distribution and abundance of drift macrophytes and associated invertebrates. *Limnol Oceanogr*. 57(1):176–184.
<https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.1.0176>
- Dayton PK. 1971. Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol Monogr*. 41(4):351–389.
<https://doi.org/10.2307/1948498>
- Dethier MN, Hoins G, Kobelt J, Lowe AT, Galloway AWE, Schram JB, Raymore M, Duggins DO. 2019. Feces as food: the nutritional value of urchin feces and implications for benthic food webs. *J Exp Mar Biol Ecol*. 514–515:95–102.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.016>
- Doughty CE, Roman J, Faurby S, Wolf A, Haque A, Bakker ES, Malhi Y, Dunning JB Jr, Svenning JC. 2016. Global nutrient transport in a world of giants. *Proc Natl Acad Sci USA*. 113(4):868–873.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1502549112>
- Duggins DO. 1981. Interspecific facilitation in a guild of benthic marine herbivores. *Oecologia*. 48(2):157–163.
<https://doi.org/10.1007/bf00347958>
- Ebert TA. 2008. Longevity and lack of senescence in the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Exp Gerontol*. 43(8):734–738.
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2008.04.015>
- Filbee-Dexter K, Scheibling RE. 2016. Spatial patterns and predictors of drift algal subsidy in deep subtidal environments. *Estuaries Coasts*. 39(6):1724–1734.
<https://doi.org/10.1007/s12237-016-0101-5>
- Gage JD, Tyler PA. 1993. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Paperback ed. UK: Cambridge University Press. xvi, 504 p.
<https://doi.org/10.1017/s0025315400070156>
- George MN, Carrington E. 2014. Spine reorientation influences drift particle capture efficiency in sea urchins. *J Exp Mar Biol Ecol*. 461:102–106.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.08.001>
- Gori A, Bavestrello G, Grinyó J, Dominguez-Carrió C, Ambroso S, Bo M. 2017. Animal forests in deep coastal bottoms and continental shelf of the Mediterranean Sea. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds.), *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Cham (Switzerland): Springer International Publishing. p. 1–28.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-17001-5_5-1
- Harrold C, Light K, Lisin K. 1998. Organic enrichment of submarine-canyon and continental-shelf benthic communities by macroalgal drift imported from nearshore kelp forests. *Limnol Oceanogr*. 43(4):669–678.
<https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.4.0669>
- Harrold C, Reed DC. 1985. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology*. 66(4):1160–1169.
<https://doi.org/10.2307/1939168>
- Hartney KB, Grorud KA. 2002. The effect of sea urchins as biogenic structures on the local abundance of a temperate reef fish. *Oecologia*. 131(4):506–513.
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-0908-6>

su historia natural y crea oportunidades para nuevas investigaciones en la zona mesofótica cercana a la costa, particularmente en el área de subsidios ecológicos mediados por animales. La creciente evidencia sugiere que este es un vector importante para los nutrientes derivados de las algas marinas en hábitats bentónicos (Mamelona y Pelletier 2005, Dethier et al. 2019, Yorke et al. 2019), pero aún faltan observaciones de campo. Se desconoce el origen de estos erizos de aguas profundas y si el reclutamiento ocurre en la profundidad; es probable que muchos erizos de mar rojos sean desplazados de las aguas poco profundas y se hundan a aguas profundas. Estos animales centenarios no realizan movimientos verticales de gran escala en el mar de Salish y pueden, por lo tanto, influir en los procesos bentónicos durante décadas o hasta por siglos (Ebert 2008, Lowe et al. 2015). El cambio climático se está manifestando cada vez más en los océanos en forma de eventos de calentamiento marinos (Oliver et al. 2018), los cuales disminuyen los bosques de algas marinas (Straub et al. 2019). Los cambios resultantes en el ciclo del carbono costero afectarán las redes alimentarias mesofóticas. Aquí nos enfocamos en el erizo de mar rojo, pero las latitudes templadas y polares de todo el mundo albergan comunidades productivas de macroalgas y de erizos de mar que se alimentan de ellas (Ling et al. 2015). El seguimiento de la interacción entre los erizos y las algas desde el interior hasta fuera de la zona de macrófitas es, por lo tanto, un proceso de importancia mundial. Estos hábitats profundos existen en toda la distribución del erizo de mar rojo, lo que proporciona un contraste con los hábitats “típicos” poco profundos y una emocionante oportunidad de investigación para este organismo modelo de la ecología marina.

AGRADECIMIENTOS

Los fondos para las inmersiones del Cyclops 1 fueron proporcionados por la SeaDoc Society, con el crítico apoyo logístico de Joe Gaydos (SeaDoc), el personal de OceanGate y el personal y la directora Billie Swalla de los Laboratorios Friday Harbor. Agradecemos a los revisores de este manuscrito por sus útiles sugerencias y tutoría. Eric Vetter revisó una versión anterior del manuscrito y amablemente proporcionó los datos del cañón Dume, California. Agradecemos al piloto del sumergible Stockton Rush y a los co-investigadores de otros proyectos de investigación asociados: Adam Summers, MacKenzie Geringer, David Duggins, Matt Baker, Gary Greene. Agradecemos a nuestros compañeros del equipo de buzos de sumergibles #Urchin-Searchin, incluidos Mo Turner, Pema Kitaeff y Abigail Ames.

Traducido al español por Claudia Michel-Villalobos.

- Kahng S, Copus JM, Wagner D. 2017. Mesophotic Coral Ecosystems. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds.), Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots. Cham (Switzerland): Springer International Publishing. p. 185–206.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_4
- Kato S, Schroeter SC. 1985. Biology of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, and its fishery in California. Mar Fish Rev. 47(3):1–20.
- Kingsford MJ. 1992. Drift algae and small fish in coastal waters of northeastern New Zealand. Mar Ecol Prog Ser. 80:41–55.
<https://doi.org/10.3354/meps080041>
- Krause-Jensen D, Duarte CM. 2016. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. Nat Geosci. 9(10):737–742.
<https://doi.org/10.1038/ngeo2790>
- Krumhansl KA, Scheibling RE. 2012. Production and fate of kelp detritus. Mar Ecol Prog Ser. 467:281–302.
<https://doi.org/10.3354/meps09940>
- Ling SD, Scheibling RE, Rassweiler A, Johnson CR, Shears N, Connell SD, Salomon AK, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Hernández JC, et al. 2015. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. Philos Trans R Soc B. 370 (1659):20130269.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>
- Lowe AT, Whippo R, Galloway AWE, Britton-Simmons KH, Dethier MN. 2015. Sedentary urchins influence benthic community composition below the macroalgal zone. Mar Ecol. 36(2):129–140.
<https://doi.org/10.1111/maec.12124>
- Mamelona J, Pelletier É. 2005. Green urchin as a significant source of fecal particulate organic matter within nearshore benthic ecosystems. J Exp Mar Biol Ecol. 314(2):163–174.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.08.026>
- Masson D, Peña A. 2009. Chlorophyll distribution in a temperate estuary: The Strait of Georgia and Juan de Fuca Strait. Estuarine, Coastal Shelf Sci. 82(1):19–28.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.12.022>
- Menza C, Kendall M, Hile S. 2008. The deeper we go the less we know. Rev Biol Trop- Int J Trop Biol. 56(suppl. 1):11–24.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v56i0.5575>
- Mofjeld HO, Larsen LH. 1984. Tides and tidal currents of the inland waters of Western Washington. NOAA Technical Memo. ERL PMEL-56. 64 p.
- Mortensen T. 1943. A monograph of the Echinoidea. Copenhagen, Denmark: CA Reitzel.
- Nishizaki MT, Ackerman JD. 2007. Juvenile–adult associations in sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*): protection from predation and hydrodynamics in *S. franciscanus*. Marine Biology. 151(1):135–145.
<https://doi.org/10.1007/s00227-006-0462-6>
- Oliver ECJ, Donat MG, Burrows MT, Moore PJ, Smale DA, Alexander LV, Benthuyens JA, Feng M, Gupta AS, Hobday AJ, et al. 2018. Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. Nat Commun. 9(1):1324.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- Pacunski RE, Palsson WA, Greene HG. 2013. Estimating fish abundance and community composition on rocky habitats in the San Juan Islands using a small remotely operated vehicle: Washington Department of Fish and Wildlife. 57 p.
- Polis GA, Hurd SD. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. The American Naturalist. 147(3):396–423.
<https://doi.org/10.1086/285858>
- Raymond WW, Lowe AT, Galloway AWE. 2014. Degradation state of algal diets affects fatty acid composition but not size of red urchin gonads. Mar Ecol Prog Ser. 509:213–225.
<https://doi.org/10.3354/meps10888>
- Rogers-Bennett L, Bennett WA, Fastenau HC, Dewees CM. 1995. Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: Implications for harvest refugia. Ecol Appl. 5(4):1171–1180.
<https://doi.org/10.2307/2269364>
- Rogers-Bennett L, Okamoto D. 2020. Chapter 32, *Mesocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. In: Lawrence JM (ed.), Sea Urchins: Biology and Ecology. San Diego (CA): Elsevier. (Developments in Aquaculture and Fisheries Science; vol. 43). p. 593–608.
<https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819570-3.00032-9>
- Starko S, Bailey LA, Creviston E, James KA, Warren A, Brophy MK, Danasel A, Fass MP, Townsend JA, Neufeld CJ. 2019. Environmental heterogeneity mediates scale-dependent declines in kelp diversity on intertidal rocky shores. PLOS ONE. 14(3):e0213191.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213191>
- Stears K, McCauley DJ, Finlay JC, Mpemba J, Warrington IT, Mutayoba BM, Power ME, Dawson TE, Brashares JS. 2018. Effects of the hippopotamus on the chemistry and ecology of a changing watershed. Proc Natl Acad Sci USA. 115(22):E5028–E5037.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1800407115>
- Straub SC, Wernberg T, Thomsen MS, Moore PJ, Burrows MT, Harvey BP, Smale DA. 2019. Resistance, extinction, and everything in between—the diverse responses of seaweeds to marine heatwaves. Frontiers in Marine Science. 6:763.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00763>
- Syvitski JPM, Burrell DC, Skei JM. 1987. Fjords: Processes and products. New York: Springer-Verlag. 379 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4632-9>
- Tegner MJ. 2001. Chapter 19, The ecology of *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. Amsterdam (The Netherlands): Elsevier. (Developments in aquaculture and fisheries science; vol. 32). p. 307–331.
[https://doi.org/10.1016/S0167-9309\(01\)80019-3](https://doi.org/10.1016/S0167-9309(01)80019-3)
- Vadas RL. 1968. The ecology of Agarum and the kelp bed community [dissertation]. Washington: University of Washington.
- Vanderklift MA, Kendrick GA. 2005. Contrasting influence of sea urchins on attached and drift macroalgae. Mar Ecol Prog Ser. 299:101–110.
<https://doi.org/10.3354/meps299101>
- Vanderklift MA, Wernberg T. 2008. Detached kelps from distant sources are a food subsidy for sea urchins. Oecologia. 157(2):327–335.
<https://doi.org/10.1007/s00442-008-1061-7>
- Vetter EW. 1994. Hotspots of benthic production. Nature. 372(6501):47.
<https://doi.org/10.1038/372047a0>
- Vetter EW, Dayton PK. 1999. Organic enrichment by macrophyte detritus, and abundance patterns of megafaunal populations in submarine canyons. Mar Ecol Prog Ser. 186:137–148.
<https://doi.org/10.3354/meps186137>
- Wernberg T, Filbee-Dexter K. 2018. Grazers extend blue carbon transfer by slowing sinking speeds of kelp detritus. Scientific Reports. 8(1):17180.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-34721-z>
- Yorke CE, Page HM, Miller RJ. 2019. Sea urchins mediate the availability of kelp detritus to benthic consumers. Proc R Soc B: Biol Sci. 286(1906):20190846.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0846>

Received May 2020,
 accepted August 2020.