



ESTRUCTURA DE LAS ASOCIACIONES Y DIVERSIDAD
MORFOLÓGICA DE ERIZOS DE MAR (ECHINOIDEA) EN LOS
PARQUES NACIONALES SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO Y
ARRECIFES DE COZUMEL, MÉXICO

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

**Maestro en Ciencias
(Biología Marina)**

P r e s e n t a

BIOL. MAR. ADRIANA GONZÁLEZ AZCÁRRAGA

Director de Tesis: Dr. Francisco A. Solís Marín

Comité Tutorial: Dr. José Luis Carballo Cenizo
Dr. Héctor Reyes Bonilla
Dra. Ma. Nuria Méndez Ubach
Dr. Horacio Pérez España

Mazatlán, Sin. Marzo 2009



ÍNDICE GENERAL

Índice general.....	I
Índice de tablas.....	II
Índice de figuras.....	III
Resumen.....	V
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	6
OBJETIVOS.....	11
ÁREA DE ESTUDIO.....	12
Veracruz.....	12
Cozumel.....	14
METODOLOGÍA.....	18
RESULTADOS.....	24
Riqueza.....	29
Abundancia.....	31
Diversidad.....	33
Equitatividad.....	35
Distintividad Taxonómica.....	37
Diversidad Morfológica.....	39
Amplitud de Hábitat.....	41
Escalamiento Multidimensional no Métrico.....	45
DISCUSIÓN.....	48
Índices Comunitarios	49
Comparación entre profundidades.....	51
Comparación entre localidades.....	54
Forma y Función de las especies.....	59
Similitud de las Asociaciones.....	63
CONCLUSIONES.....	65
LITERATURA CITADA.....	67



ÍNDICE DE TABLAS

1. Clasificación taxonómica de las especies de erizos de mar encontradas en el área de estudio.....	25
2. Densidad poblacional (ind/m ² ; promedio \pm error típico) de las especies de equinodermos observadas en el sistema arrecifal veracruzano, indicando el número de censos por sitio.....	26
3. Densidad poblacional (ind/m ² ; promedio \pm error típico) de las especies de equinoideos observadas en los arrecifes de Cozumel, indicando el número de censos por sitio.....	27
4. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la riqueza (S) en las diferentes profundidades de cada localidad. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero...	30
5. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la abundancia (N) en las diferentes profundidades de cada localidad.....	32
6. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la diversidad (H') en las diferentes profundidades de cada localidad.....	34
7. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la equitabilidad (J') en las diferentes profundidades de cada localidad.....	36
8. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la distintividad taxonómica (Δ^*) en las diferentes profundidades de cada localidad.....	38
9. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para la diversidad morfológica en las diferentes profundidades de cada localidad.....	41
10. Valores de p del análisis <i>a posteriori</i> de Tukey para el DECORANA en las diferentes profundidades de cada localidad.....	44
11. Contribuciones principales de las diferentes especies de erizo al promedio de disimilitud de Bray-Curtis, en cada profundidad.....	46
12. Contribuciones principales de las diferentes especies de erizo al promedio de disimilitud de Bray-Curtis, en cada localidad.....	47



INDICE DE FIGURAS

1. Áreas de estudio en el Sistema Arrecifal Veracruzano (A) y arrecifes de Cozumel (B).....	17
2. Relación entre la abundancia relativa total y la frecuencia de ocurrencia (N=56 transectos) de las especies de erizo en el área de estudio.....	28
3. Riqueza de especies por m ² ± error típico en cada localidad muestreada.....	29
4. Riqueza de especies por m ² ± error típico en las diferentes profundidades muestreadas de cada localidad.....	30
5. Abundancia de las especies por m ² ± error típico en cada localidad.....	31
6. Abundancia de las especies por m ² ± error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	32
7. Valores de diversidad de las especies (decits/ind) ± error típico en cada localidad.....	33
8. Valores de diversidad de las especies ± error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	34
9. Equitabilidad de las especies ± error típico en cada localidad.....	35
10. Equitabilidad de las especies ± error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	36
11. Valores promedio de Distintividad taxonómica (Δ*) ± error típico en cada localidad.....	37
12. Valores promedio de Distintividad taxonómica (Δ*) ± error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	38
13. Distribución de las especies de erizo en los componentes 1 y 2, basado en los valores de las 12 variables morfológicas. Estos dos ejes representan el 67.5% de la varianza total; Donde Lw=L. <i>williamsii</i> , Ev= <i>E. viridis</i> , El= <i>E. lucunter</i> , Ap= <i>A. punctulata</i> , Et= <i>E. tribuloides</i> y Da= <i>D. antillarum</i>	39

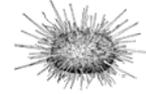


14. Valores promedio de la diversidad morfológica \pm error típico en cada localidad.....	40
15. Valores promedio de diversidad morfológica \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	41
16. Posición relativa de la amplitud de hábitat de cada especie según el DECORANA.....	42
17. Valores promedio de la amplitud de hábitat \pm error típico en cada localidad.....	43
18. Valores promedio de la amplitud de hábitat \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.....	44
19. Grado de semejanza de los arrecifes censados, mostrando semejanza entre los arrecifes profundos y someros.....	45
20. Grado de semejanza de las localidades muestreadas por medio del análisis de escalamiento multidimensional no métrico.....	47
21. Abundancia promedio de las especies \pm error típico de los erizos (ind/m ²) con los peces depredadores (ind/m ²) en la localidad de Veracruz.....	53
22. Relación entre la abundancia de peces depredadores y erizos encontrados en ambas áreas estudiadas.....	55



RESUMEN

Los erizos de mar son organismos importantes en sistemas de agua somera, ya que actúan como recicladores de material orgánico y dejan el piso marino libre de algas y otros animales con sus actividades de herbivoría. El estudio de los equinoideos en México data desde hace más de 100 años, pero poco se sabe sobre los erizos del Golfo de México y Caribe, especialmente temas como la diversidad taxonómica y morfológica y la amplitud de nicho. Los objetivos de este trabajo fueron examinar y comparar la estructura comunitaria así como la diversidad morfológica de los erizos regulares en el Sistema Arrecifal Veracruzano y los arrecifes de Cozumel. En verano del 2007 se visitaron diferentes arrecifes de Veracruz y Cozumel censando equinoideos mediante transectos de banda con un área mínima de 20m^2 y a dos profundidades (1-10m y 10 a 15m) con un total de $7,340\text{m}^2$ de sustrato revisado (N=177). Se estimaron los valores de riqueza, abundancia de especies, índices de diversidad (H'), equitatividad (J'), distintividad taxonómica (Δ^*), diversidad morfológica y amplitud de nicho comparando entre localidades y entre profundidades con el análisis de varianza. Los resultados indican diferencias significativas en todos los índices, entre localidades y profundidades. Veracruz presentó los mayores valores en todos los índices debido a la mayor heterogeneidad del sustrato y una elevada cantidad de nutrientes derivados del aporte fluvial. Los arrecifes someros presentaron los mayores valores en todos los índices, debido a una mayor cantidad de alimento y menor depredación. Finalmente, el análisis de ordenamiento (NMDS) mostró diferencias notables entre las localidades y profundidades, ocasionadas principalmente por la diferencia en las abundancias de las especies presentes en cada grupo. Esto indica que los grupos se diferencian con la fauna de erizos regionalmente y localmente por procesos propios del hábitat.



INTRODUCCIÓN

Dentro de los macroinvertebrados bentónicos, uno de los grupos ecológicamente más relevantes es el de los equinodermos, al aparecer en todas las franjas latitudinales y al alcanzar números y biomásas considerables (Lawrence, 1987). Estos organismos ocupan una gran variedad de niveles dentro de la trama trófica actuando como depredadores tope, ramoneadores, detritívoros y micrófagos (Jangoux y Lawrence, 1982; Menge, 1982).

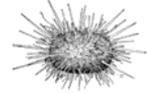
Entre los equinodermos, la Clase Echinoidea, donde se encuentran los equinoideos o erizos de mar, es una de las mejor representadas en zonas tropicales y subtropicales (Brusca, 1980; Solís-Marín *et al.*, 1993; Cintra-Buenrostro *et al.*, 1998). Se consideran erizos “regulares” a aquellos erizos que tienen la testa globular y simetría radial (excluyendo así a las galletas de mar y a los erizos corazón; Brusca y Brusca, 2003); este grupo es muy importante para el funcionamiento ecológico de los sistemas de aguas someras, ya que al alimentarse de algas reciclan el material orgánico y son capaces de dejar el piso marino libre de algas y animales y, bajo ciertas condiciones de densidad, pueden llegar a modificar la estructura de ecosistemas tropicales y templados (Ruyter van Steveninck y Bak, 1986; Levitan, 1988; Coyer *et al.*, 1993; Hendler *et al.*, 1995; McClanahan *et al.*, 1996). Además, con sus actividades de ramoneo (alimentación) los erizos producen erosión y ayudan al balance de carbonatos en los microhábitats arrecifales (Bak, 1994; Griffin *et al.*, 2003), en especial en aguas del Caribe, donde son causantes del 90% de la bioerosión, alterando la estructura y la forma de los arrecifes (Hendler *et al.*, 1995). Todo lo anterior provoca que este



grupo afecte de forma directa e indirecta, la distribución y abundancia de algas y otros invertebrados marinos (Glynn *et al.*, 1979; Sammarco, 1982; Andrew, 1993). Un claro ejemplo se le puede atribuir a la especie *Diadema antillarum*, la cual tuvo una gran relevancia ecológica en las aguas del Caribe, que después de una tasa de mortalidad elevada, su abundancia bajó drásticamente provocando grandes estragos en la flora y fauna de dicho lugar, al presentarse un incremento dramático en el crecimiento de las algas, y una reducción en el reclutamiento de las larvas de coral (Sammarco, 1980; Carpenter, 1988; Morrison, 1988; Williams y Carpenter, 1988; Hughes, 1994).

Los patrones de abundancia y diversidad de este tipo de organismos y de muchas otras especies se encuentran regulados principalmente por complejidad o heterogeneidad estructural del ambiente y por interacciones interespecíficas (Carpenter *et al.*, 1981; Huston, 1994; McCormick, 1994; Rosenzweig, 1995; Benedetti-Cecchi, 2001; Chapman, 2002). Por ello, los individuos no se encuentran distribuidos al azar en el bentos, sino en asociaciones más o menos bien definidas (Caso *et al.*, 1996).

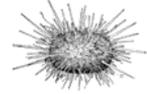
La composición de estas asociaciones rara vez es conservativa en el tiempo y entre sitios o regiones, es decir, está en constante cambio, ya que cada lugar se encuentra expuesto a sucesos impredecibles de colonización y extinción, mismos que a su vez dependen de la disponibilidad de recursos, de la distancia con otras metapoblaciones, del tamaño y de la heterogeneidad de los hábitats (Chapman, 2002; Reynolds, 2002; Woodward y Kelly, 2002). Por esto es relevante realizar una comparación entre diferentes regiones, ya que la comprensión de las



fuentes de variación en la distribución y abundancia de los organismos es la base para los estudios ecológicos (Chapman, 2002).

En México, el estudio de los equinoideos data desde hace más de 100 años (Solís-Marín *et al.*, 1993), donde las investigaciones realizadas en las costas del Caribe y Golfo de México, abarcan temas como la taxonomía, distribución, crecimiento y dinámica poblacional de las especies (Caso, 1971; 1974; 1979a; b; Gamboa, 1978; Worbis, 1986; Solís-Marín *et al.*, 1993). La mayoría de estos trabajos han sido enfocados en aspectos generales como catálogos y listados taxonómicos de las especies de erizos que habitan en las diferentes zonas, tanto en el Golfo de México, como en el Caribe mexicano, aunque también describen aspectos biogeográficos de los mismos (Solís- Marín *et al.*, 1993; 1997; 2005; Laguarda-Figueras *et al.*, 2005a; b).

Los estudios sobre ecología de equinoideos en México se han profundizado en los últimos años, considerando temas como bioerosión, riqueza, abundancia relativa, diversidad y equitatividad (Reyes-Bonilla, 1995; Caso *et al.*, 1996; Herrera-Escalante *et al.*, 2005; González-Azcárraga, 2006). Sin embargo, la estructura comunitaria clásica (riqueza, abundancia relativa, etc.) no es suficiente para evaluar la abundancia en conjunto con la identidad taxonómica de las especies (Clarke y Warwick, 1998), y tampoco ofrece pistas para evaluar la función de las especies dentro del sistema (Tilman y Lehman, 2001), por lo que son necesarias otras perspectivas, como el índice de Distintividad Taxonómica (Δ^*), el cual toma en cuenta a las diferentes especies encontradas en el muestreo, dando un valor diferencial a cada especie dependiendo del lugar que ocupen

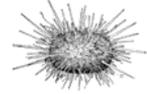


dentro de la clasificación taxonómica (Warwick y Clarke, 1998) o el índice de Diversidad Morfológica, que se fundamenta en un principio establecido en la anatomía comparada, donde indica que la forma de la estructura biológica es un indicador eficiente de su función (Winemiller, 1991; Gould, 2002).

La distintividad taxonómica (Δ^*) difiere de la diversidad morfológica, en que la primera puede tener información acerca del número y la abundancia relativa de las distintas especies, sin embargo, no puede elucidar los dos aspectos diferentes de la morfología: el tamaño y la forma, por ende, no permite examinar a escala fina los procesos ecológicos y evolutivos que la diversidad morfológica puede proveer (Shepherd, 1998).

La diversidad morfológica es una de las medidas más intuitivas de la variedad biológica (Roy y Foote, 1997; Foote, 1997). El tamaño y la forma de las especies de organismos que habitan en una comunidad son importantes, pues existen rasgos morfológicos que afectan el funcionamiento ecológico de las especies, y que pueden ser empleados para sustituir a los atributos de nicho, es decir, las diferentes formas de los organismos pueden ser indicadoras del estilo de vida y las preferencias del hábitat de dicho organismo (Winemiller, 1991; Gould, 2002). El conjunto de dichos rasgos o formas han sido usados extensivamente para examinar la estructura comunitaria (Ricklefs *et al.*, 1981; Miles y Ricklefs, 1984).

El Golfo de México y Caribe mexicano se han considerado zonas de importancia ecológica y turística, que han sufrido un gran impacto de las actividades humanas y que actualmente continúan en constante desarrollo (Arias-



González, 1998; SEMARNAP, 1998; Vázquez-Botello, *et al.*, 2004; Arenas-Fuentes y Cruz, 2005). A pesar de esto, el conocimiento sobre la estructura de las comunidades de equinoideos en los arrecifes coralinos es escaso.

Por todo lo anterior, se hace patente la necesidad de mejorar nuestro conocimiento sobre la situación actual de la estructura de las comunidades de erizos en la costa oriental del país: Golfo de México y Caribe mexicano. Las comparaciones interregionales de los resultados obtenidos en este trabajo permitirán, con estudios posteriores, conocer los cambios producidos por el impacto de las poblaciones humanas (propias del desarrollo de las zonas costeras) y los cambios ambientales y también brindar un conocimiento acerca de los agentes que pueden regular las poblaciones de equinoideos y así facilitar el buen uso y manejo de sus poblaciones, para proteger el medio ambiente de nuestras aguas.

Por este motivo, en este estudio se pretende realizar comparaciones entre regiones y entre sitios de la misma región, para determinar la situación actual de la estructura comunitaria, diversidad morfológica y diversidad de hábitat de los erizos en los arrecifes protegidos del Golfo de México y Caribe Mexicano.

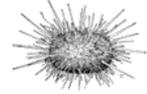


ANTECEDENTES

Los estudios ecológicos son muy importantes a nivel mundial ya que la riqueza de las plantas y animales en el mundo tiene un valor incalculable y se consideran patrimonio natural, el cual es resultado de un proceso histórico. Además, la simplificación de los ecosistemas y, en los últimos años la introducción de subproductos tóxicos y el efecto directo o indirecto de las actividades humanas, han provocado pérdidas importantes de la diversidad en el planeta (Halffter y Ezcurra, 1992). Por todo esto es muy importante hacer estudios ecológicos, que nos ayuden a observar y determinar el estado actual de la biodiversidad en diferentes lugares del mundo.

Los trabajos sobre la ecología de las comunidades de erizos se han realizado en diversos lugares del mundo, particularmente aquellos que están asociados a arrecifes rocosos o coralinos. Un buen ejemplo es el de McClanahan (1998), quien estudió la distribución y abundancia de las poblaciones de erizos tropicales y el efecto que los peces tenían sobre éstas en los arrecifes del sur de Kenia, donde evidencia la variación espacial y temporal de las poblaciones de erizos y explica que esta variación se encuentra directamente relacionada con la depredación.

Por otro lado, Haley y Solandt (2001) realizaron un estudio sobre las fluctuaciones de las poblaciones de *Diadema antillarum* y *Tripneustes ventricosus* en la Bahía de Discovery en Jamaica, y observaron un decremento seguido de un incremento rápido de las poblaciones de *D. antillarum* y que dicho incremento es posible gracias a que *T. ventricosus* se alimentó de las macroalgas hasta tamaños



relativamente pequeños de manera que *D. antillarum* fue capaz de alimentarse de éstas.

Glynn *et al.* (1979), estudiaron el efecto del ramoneo del erizo del género *Eucidaris* Pomel, 1883, sobre los corales en las islas Galápagos, frente a las costas de Ecuador y Panamá, explicando que el efecto de la bioerosión por parte de los erizos es mucho menor en tierras continentales que en las islas, debido probablemente, a que en estos lugares los erizos se encuentran sujetos a una mayor presión de depredación por parte de los peces.

Otro ejemplo es el de Griffin *et al.* (2003), quienes miden el impacto de la bioerosión por parte del erizo *Echinometra viridis*, en las comunidades de coral en la costa suroeste de Puerto Rico, ellos registran que la bioerosión producida por esta especie era mucho menor que la de la especie *D. antillarum*.

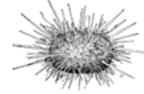
Estos y otros estudios con *D. antillarum* y otras especies (Ellis y Roger, 2000; Lessios *et al.*, 2001; Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Kelly 2005) han sido muy importantes, ya que muchas especies de erizos son clave en los sistemas arrecifales (Sammarco y Williams, 1982; Edmunds y Carpenter, 2001), pues reducen la cobertura de las macroalgas, dando lugar al asentamiento de las larvas de corales y otras especies, relacionándose directamente con una mayor biodiversidad y biomasa de especies (Levitan, 1988; McClanahan *et al.*, 1996; Lessios *et al.*, 2001).

Los estudios sobre la diversidad taxonómica de equinodermos son pocos y han sido enfocados hacia los fósiles (Foote, 1993, O'Hara y Poore, 2000) y también para estudios biogeográficos (Price *et al.*, 1999). Se han encontrado tan



solo dos trabajos que aplican el índice de distintividad taxonómica (Δ^*) de Clarke y Warwick en las costas de México. El primero es de Reyes-Bonilla *et al.* (2005), quienes hacen un estudio comparativo interregional de la estructura comunitaria de asteroideos, en cuatro áreas del Golfo de California desde Bahía de los Ángeles hasta La Paz, donde las localidades de Bahía de los Ángeles y Loreto obtuvieron los valores más altos de Δ^* . Por otra parte, González-Azcárraga (2006), comparó la estructura comunitaria de los equinoideos que habitan las costas rocosas del Golfo de California desde Bahía de los Ángeles, hasta Los Cabos, obteniendo los mayores valores Bahía de los Ángeles y Loreto.

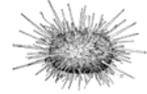
En México la mayoría de los trabajos realizados para equinoideos se han realizado en las costas del Pacífico (Solís-Marín *et al.*, 1997; Trujillo-Luna y González-Vallejo, 2006), y se enfocan principalmente en la taxonomía y sistemática de las especies (Caso, 1961; 1971; 1979a; Solís-Marín *et al.*, 1993). Los listados taxonómicos que podemos encontrar, brindan muy buena información, sin embargo, en cuanto a estudios ecológicos es poco lo que se puede encontrar. Por ejemplo, Reyes-Bonilla y Calderon-Aguilera (1999) analizaron la influencia que tienen tres especies coralívoras (entre las que se incluye el erizo *Eucidaris thouarsii*) sobre la estructura comunitaria de los corales del arrecife de Cabo Pulmo, en el Golfo de California. Para esto se determinó la densidad, la distribución y la tasa de consumo de estas tres especies. Herrera-Escalante *et al.* (2005), analizaron la importancia de la bioerosión de carbonatos causada por la especie de erizo *Diadema mexicanum* sobre los corales de las Bahías de Huatulco, en Oaxaca. Por otra parte, Torres-Martínez (2008) estudió la



amplitud de nicho alimentario del erizo irregular *Meoma ventricosa grandis*, estableciendo la relación que existe entre dicha especie y su hábitat en el canal Boca Chica, Acapulco, Guerrero.

Enfocándose al Golfo de México y Caribe mexicano, existen estudios que datan del año de 1948, donde la mayoría reportan especies encontradas en estas localidades, como el estudio realizado por Caso (1948) quien registró los trabajos sobre equinodermos realizados en México, así como la descripción de nuevas especies; Orbe (1971) detalló la descripción de la especie *Eucidaris tribuloides* en Veracruz y la Isla Cozumel; Gamboa (1978) trabajó con nueve especies de equinoideos en el norte de Veracruz, Worbis (1986), presentó siete nuevos registros en los estados de Veracruz y Tamaulipas, Bravo-Tzompantzi *et al.* (1999), realizaron un estudio donde se reportaron 14 especies de equinoideos para la zona de Puerto Morelos, Quintana Roo, presentando sus claves taxonómicas, sinonimias, descripción y distribución geográfica y batimétrica. Finalmente, trabajos más recientes, incluyen listados taxonómicos completos de la fauna de equinodermos presente en el Caribe mexicano, en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (Laguarda-Figueras *et al.*, 2005b; Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2008, respectivamente), en las aguas mexicanas del Golfo de México y en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Durán-González *et al.*, 2005; Solís-Marín *et al.*, 2008, respectivamente).

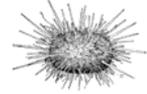
Entre los estudios ecológicos de este grupo en el área de estudio, podemos encontrar los de Caso *et al.* (1994), quienes realizaron un análisis cuantitativo y cualitativo de la fauna de equinodermos de la Laguna de Términos, en Campeche,



donde se incluye la distribución geográfica y local, así como los tipos de nutrición y hábitat las especies de equinodermos encontradas en la zona. Además, se caracterizó la comunidad mediante la abundancia relativa, frecuencia, diversidad, equitatividad, riqueza específica y distribución espacial de las poblaciones recolectadas y donde los equinoideos representan el 62% de los equinodermos presentes en la zona.

Finalmente, Lara *et al.* (1995), realizaron un análisis de la comunidad de equinodermos encontrada en el sistema arrecifal veracruzano, donde se presentan índices de diversidad y equitatividad, y denotan a *Echinometra lucunter* como la especie más abundante en las zonas de sustrato duro, obteniendo densidades de hasta 20 ind/m².

Los trabajos citados son poco detallados, ya que si no incluyen a todos los grupos de equinodermos en conjunto, solo se dedican a revisar una sola localidad a lo largo del tiempo y cabe mencionar que en ninguno de ellos se ha analizado la diversidad taxonómica, la diversidad morfológica y la amplitud de hábitat de la comunidad de equinoideos. Por ello, se hace patente la necesidad de realizar trabajos de investigación a una mayor escala espacial, que puedan ser comparativos entre diferentes sitios o regiones, y que se enfoquen a un grupo ecológicamente homogéneo (ya sean equinoideos regulares, irregulares, estrellas, pepinos, etc.).

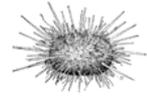


OBJETIVOS

Comparar la estructura comunitaria, diversidad morfológica y amplitud de hábitat de erizos regulares (Echinoidea) encontrados en los arrecifes de Cozumel (AC) y del sistema arrecifal veracruzano (SAV), México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la estructura comunitaria de los equinoideos de cada localidad mediante el cálculo de cuatro índices comunitarios tradicionales: riqueza, abundancia, diversidad de Shannon-Weiner (H') y Equitatividad de Pielou (J'), más el índice de distintividad taxonómica de Clarke y Warwick (Δ^*) y, de dos indicadores de aspectos de forma y función de las especies: diversidad morfológica y amplitud de nicho.
2. Hacer una comparación integral de los valores de los índices ecológicos entre profundidades en una misma localidad y entre localidades.
3. Establecer el grado de similitud de las asociaciones de erizos de mar en las zonas de muestreo.



ÁREA DE ESTUDIO

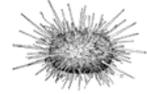
Las masas de agua del Golfo de México y Mar Caribe han sido estudiadas desde los años 30's y a lo largo del tiempo se han discutido las relaciones y las influencias que tiene la distribución de las masas de agua del propio golfo y las Corrientes de Yucatán y Florida (Pica-Granados *et al.*, 1991).

PARQUE NACIONAL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

El Golfo de México se encuentra situado en la zona subtropical entre la latitud 18° y 30° N y la longitud 82° y 98° W. Es una cuenca semi-cerrada que se comunica con el Océano Atlántico por el Estrecho de Florida y con el Mar Caribe por el Canal de Yucatán (Monreal-Gómez y Salas de León, 1997).

En el Golfo de México la batimetría varía considerablemente, y alcanza profundidades cercanas a los 4,000m en su región central. Se extiende un área total de 1,768,000km (Pica-Granados *et al.*, 1991; Monreal-Gómez y Salas de León, 1997).

Dentro del Golfo de México entre las latitudes 19° 02' y 19°15' N y las longitudes 95°46' y 96°11' W se localiza el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV; Fig.1), frente a las costas de Antón Lizardo y Veracruz (Gutiérrez *et al.*, 1993). El esquema climático para esta área, se puede sintetizar en dos épocas del año. La época de "nortes" que abarca desde octubre hasta abril, caracterizada por una escasa precipitación, temperaturas bajas y frecuentes invasiones de masas de aire frío del Norte, por cuya fuerza pueden ser desde vientos frescos hasta violentos y huracanados (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). La



época de lluvias, comprendida de junio a agosto, es un periodo cálido, caracterizado por temperaturas elevadas, alta precipitación, y vientos débiles del Este que soplan más o menos permanentemente (INEGI, 2001).

La temperatura del agua de mar superficial tiene valores que van desde 30°C en verano a los 23°C en invierno (máxima de 35°C , media de 27.73°C y mínima de 20°C; Aldeco-Ramírez y Sánchez-Juárez, 2002).

Las masas de agua que rodean a los arrecifes pueden clasificarse en tres tipos: aguas oceánicas, aguas costeras y aguas de mezcla. Las aguas oceánicas pasan hacia el Norte formando corrientes predominantes con velocidades de 0.4 a 0.5 nudos. El agua de tipo costero presenta temperaturas entre los 29 y 29.4°C y las aguas de mezcla entre 28.7 y 29°C. La alta salinidad es aportada por las aguas oceánicas con valores de 36‰ propios de las aguas costeras que reciben aportes fluviales de la desembocadura de ríos importantes como el Jamapa y el Papaloapan (Vargas-Hernández, 1993).

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano se encuentra conformado por 23 arrecifes, de los cuales 11 se localizan frente a Antón Lizardo y el resto enfrente del Puerto de Veracruz (Fig. 1). Al noroeste se encuentra el Sistema Arrecifal Veracruzano norte, situado enfrente de la Laguna de Tamiahua y al este con el sistema arrecifal de Campeche y Yucatán (CONANP, 1992; Gutiérrez *et al.*, 1993).

El Sistema Arrecifal Veracruzano es uno de los más importantes en México por su tamaño y el número de especies. En 1992 fue decretado Parque Marino Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, publicado en el Diario Oficial de la



Federación, cuenta con una superficie de 52,238 ha (CONANP, 1992). El SAV está formado por bajos, islas y arrecifes situados en la porción interna de la plataforma continental en el Golfo de México, los cuales se elevan desde profundidades cercanas a los 40 m (Arenas-Fuentes y Cruz, 2005). El sistema incluye dos áreas geográficamente separadas, la primera se localiza enfrente del Puerto de Veracruz e incluye a los arrecifes Gallega, Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, Isla Verde, Isla de Sacrificios, Pájaros, Hornos, Ingeniero y Punta Gorda, todos dentro de la isóbata de los 37 m. La segunda área se ubica frente a Punta Antón Lizardo, a unos 20 km al suroeste del Puerto de Veracruz, e incluye los siguientes arrecifes: Gioté, Polo, Blanca, Punta Coyol, Chopas, Enmedio, Cabezo, el Rizo, Santiaguillo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Topetillo, todos ellos en la isóbata de los 48 m (Arenas-Fuentes y Cruz, 2005).

PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL

El Mar Caribe también conocido como Mar de las Antillas, es el mayor de los mares marginales del Océano Atlántico y se localiza entre las latitudes de 8°N y 22°N y las longitudes de 60°W y 89°W. Las fronteras al norte y al oriente del Mar Caribe son las Antillas Mayores y las Antillas Menores, respectivamente. Al sur, está limitado por las accidentadas e irregulares costas de Venezuela, Colombia y Panamá. Asimismo, la frontera occidental es el litoral zigzagueante de la América Central.

Este mar se extiende en un área total de 2,640,000km y una profundidad media superior a la del Golfo de 4,400m aproximadamente. Esta cuenca es tan



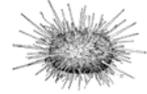
compleja como la del Golfo de México, ya que su formación es parte de una misma historia geológica (Freeland y Dietz, 1971).

Dentro del mar caribe podemos encontrar a la isla de Cozumel, la cual se localiza a los 20°28' de latitud norte y a los 86°55' de latitud oeste, frente a la costa oriental de la Península de Yucatán (Jordan, 1988).

Los arrecifes pertenecientes a la isla de Cozumel, cuentan con un decreto federal, el cual se publicó el 11 de junio de 1980 y la declaró como Zona de Refugio para la protección de la Flora y Fauna Marinas de la Costa Occidental de la Isla de Cozumel (INE, 1998). En julio de 1996 se decretó Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel, con una extensión de 11,987Ha. El Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel fue publicado el 2 de Octubre de 1998 (INE, 1998).

Esta zona presenta impresionantes taludes que caen casi verticalmente desde los 40 hasta los 400m de profundidad. A lo largo de la región SW de Cozumel se encuentran arrecifes coralinos, como Paraíso, Chankana'ab, Tormentos, Yucab, Cardona, San Francisco, Santa Rosa, Palancar, Colombia, Chunchaka'ab y Maracaibo (Fig. 1; SEMARNAP, 1998).

La isla de Cozumel se encuentra en un ambiente netamente marino, que se caracteriza por un movimiento constante de las masas de agua, las que tienen bajo contenido de nutrientes, temperaturas por arriba de los 23°C y presentan una elevada transparencia; sin embargo, en aguas cercanas a la costa, la concentración de nutrimentos puede ser más alta debido al aporte por arrastres de las aguas pluviales, intercambio con sistemas estuarinos y descargas



antropogénicas (SEMARNAP, 1998). Este ambiente es determinado por el flujo permanente de la corriente de Yucatán (Wust, 1964; Jordan, 1988).

En el canal entre Cozumel y el macizo continental se presenta una corriente dominante de sur a norte, con una velocidad variable entre uno y tres nudos, dependiendo de la época del año, con un promedio de velocidad de 1.5 nudos (Ochoa *et al.*, 2001). Hay contracorrientes litorales norte-sur que llegan a alcanzar velocidades extremas de 2 nudos, con una duración no mayor a 8 horas diarias (Chávez *et al.*, 2003).

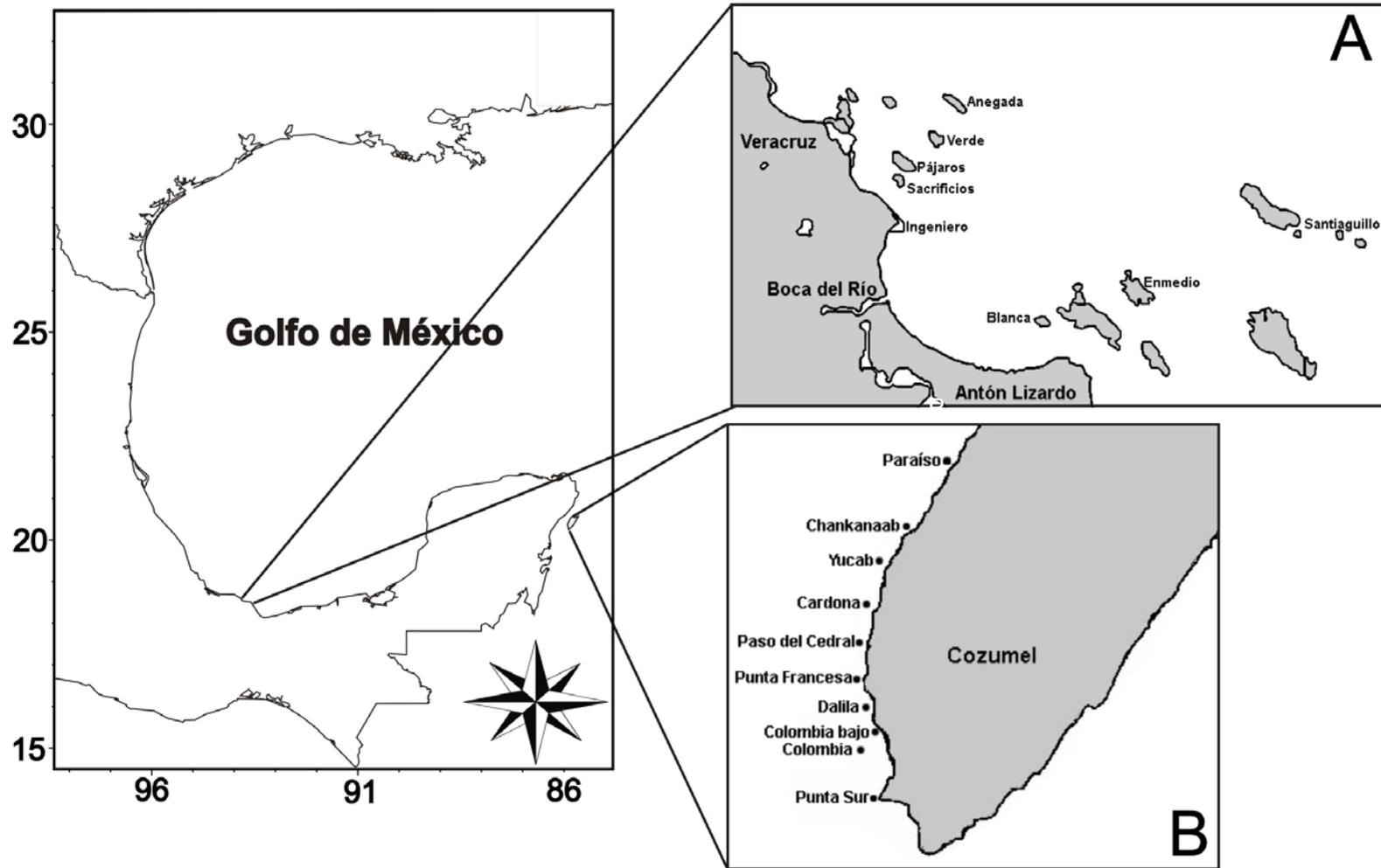


Figura 1. Sitios de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano (A) y arrecifes de Cozumel (B).



METODOLOGÍA

1) ESTRATEGIA DE MUESTREO

En ambas localidades (Veracruz y Cozumel) se efectuaron censos visuales de erizos dentro de transectos de banda de un área mínima de 20m² colocados paralelos a la costa, a dos diferentes profundidades: somera (5 – 10m) y profunda (10 – 15m). En cada arrecife (Sitio; Fig. 1), y con ayuda de un equipo de buceo autónomo, se exploró el sustrato en busca de equinoideos, tanto sobre las rocas, como en oquedades entre las mismas, sin levantarlas.

Se realizaron al menos cinco réplicas de los censos en cada sitio, y cada una de éstas fue situada en diferentes zonas dentro del arrecife en la misma época del año. La identificación de las especies se realizó *in situ* siguiendo los criterios descritos por Hendler *et al.* (1995) y apoyados por las ilustraciones de Humann y Deloach (2001).

En cada transecto se estimó el número total de especies por m² (Riqueza: S), así como también la abundancia (N) mediante la densidad referida a 1m² y posteriormente se calcularon los siguientes índices para describir la estructura comunitaria.

2) DESCRIPTORES COMUNITARIOS

2.1 Diversidad de Shannon-Wiener (H')

Considera, de manera ponderada, la proporción de la abundancia de las especies, así como su riqueza dentro de la muestra (Clarke y Warwick, 2001). El índice se expresa de la siguiente manera:



$$H' = -\sum (n_i/N) \log (n_i/N)$$

Donde: N= número total de individuos de todas las especies en cada censo

n_i = número de individuos de la especie i en un censo.

2.2 Uniformidad o Equitatividad de Pielou (J')

Este índice expresa qué tan homogéneamente se encuentran distribuidos los individuos de las diferentes especies en cada transecto; aquí el grado de dominancia de una especie se estimaría como el valor contrario al de equitatividad (Clarke y Warwick, 2001). El índice es muy útil, pues estandariza el valor de H' en una escala simple (de 0 a 1), considerando que la máxima diversidad se obtendrá en el caso de que todas las especies tengan la misma abundancia. La equitatividad de Pielou se calcula de la siguiente manera:

$$J' = H'/\log S$$

Donde: H' = índice de Shannon-Wiener

S = número de especies en el censo.

2.3 Índice de Distintividad Taxonómica (Δ^*)

Este índice toma en cuenta la diversidad taxonómica de la muestra (transecto en este caso), es decir, el índice además de contabilizar el número de especies y su abundancia como el índice de Shannon, contabiliza también el número de géneros, familias y órdenes en cada transecto (Clarke y Warwick, 2001). La distintividad taxonómica evalúa la distancia taxonómica (número de saltos que tiene una especie para llegar al nivel taxonómico superior) existente

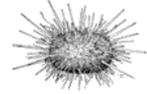


entre cada par de individuos, la cual se encuentra definida a través de un árbol de clasificación linneana; es decir, entre más especies pertenecientes a diferentes géneros y familias haya en un lugar, mayor será el valor de Δ^* . Dependiendo del número de niveles empleados, cada uno recibe un valor discreto y proporcional dentro de una escala de 100 unidades. Este índice se considera uno de los medidores más precisos de la biodiversidad en un sentido estricto, ya que no depende del tamaño de muestra o del esfuerzo de muestreo, en comparación con otras medidas de diversidad que se encuentran altamente influenciadas por el número de especies observadas (Warwick y Clarke, 1998).

Los datos de este índice fueron aplicados para realizar una comparación interregional, y expresar el grado de semejanza entre las comunidades observadas, lo cual ayudará a determinar cómo se encuentran estas poblaciones afectadas por el ambiente y proporcionarán datos importantes para el manejo de las poblaciones de las especies estudiadas.

3) ANÁLISIS DE ORDENACIÓN nMDS

Para estimar el grado de semejanza entre las localidades muestreadas, se utilizó el índice de Bray-Curtis (el cual considera en conjunto la presencia y la abundancia de las especies; Krebs, 1999), y a partir de la matriz de similitud, se efectuó el análisis de ordenación del nMDS (Escalamiento Multidimensional no Métrico; Clarke y Warwick, 2001). Este procedimiento es utilizado para expresar las similitudes entre diferentes asociaciones bióticas en un espacio matemático definido por ellas mismas. Ello permite que un conjunto de objetos (en este caso



sitios de muestreo) pueda ser plasmado en un mapa de dos o tres dimensiones. Dicho mapa expresa la distancia relativa entre los puntos, y éstos pueden ser rotados o invertidos para un mejor entendimiento del gráfico (Clarke y Warwick, 2001). Para confirmar si la posición de las localidades en la imagen muestra algún arreglo discernible y estadísticamente significativo, se tomará en cuenta que el nivel de stress del nMDS no debe exceder 0.10 (McCune *et al.*, 2002). Para establecer la contribución de cada especie al promedio de disimilitud entre localidades y profundidades, se utilizó el análisis de similitud porcentual (SIMPER; Clarke y Warwick, 2001).

4) DIVERSIDAD MORFOLÓGICA

Los índices de diversidad morfológica se fundamentan en un principio establecido en la anatomía comparada y que ha sido explotado con éxito en el campo de la paleobiología: la forma de una estructura biológica es un indicador eficiente de su función (Winemiller, 1991; Gould, 2002).

Se realizaron mediciones y determinaciones cualitativas de caracteres externos presentes en cada especie de interés y que fueran aproximadamente del mismo tamaño, para evitar variaciones de los diferentes caracteres dentro de la misma especie. Estas mediciones se hicieron en los ejemplares recolectados en los arrecifes de Veracruz y Cozumel, que se encuentran resguardados en la Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso M.” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM.



Los caracteres medidos fueron: a) diámetro total a la altura del *ambitus*, b) altura, c) largo de las espinas oral, media y aboral, d) diámetro de la espina (tomado de su base), e) diámetro del *ambitus*, f) diámetro placa genital, g) relación diámetro total/*ambitus*, h) relación diámetro total/altura, i) relación diámetro total/placa genital, j) estructura de la espina (hueca o compacta), k) tipo de espina (rugosa, estriada o aserrada) y l) número de espinas por cm².

Las medidas se tomaron con un vernier con calibre de 0.02mm, una vez construida la matriz de información merística por especie y taxón mayor, los datos fueron estandarizados por sustracción de la media y división entre la desviación típica (Krebs, 1999) y luego procesados en un análisis de componentes principales (PCA). Esta técnica permite conjugar la variación en la morfología en forma de vectores (los componentes principales; Gotelli y Ellison, 2004) y “scores”, que permiten armar un espacio matemático de doce ejes (uno por variable medida o calificada) que define la variabilidad total de la forma de las especies bajo análisis. Después de esto se separaron los componentes de los cuales la sumatoria de sus varianzas era igual al 95% o más.

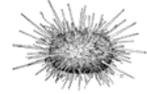
Posteriormente, se extrajeron los “scores” o valores correspondientes a las especies observadas en cada transecto y de este subgrupo se estimó la varianza en cada uno de los componentes. Esos valores fueron promediados usando la media geométrica, y el valor final, que resume la variabilidad total de formas de las especies observadas en cada sitio, lo que corresponde al estimador de diversidad morfológica total (Foote, 1993; Roy *et al.*, 2001).



La última medida de la biodiversidad a emplearse fue la amplitud de hábitat a escala comunitaria, que se determinó con un análisis de correspondencia libre de tendencias (DECORANA por sus siglas en inglés; Jongman *et al.*, 1995). Esta técnica se fundamenta en el concepto de que la ocurrencia de una especie es un indicador confiable de su hábitat ecológico, y se espera que una especie distribuida en muchas áreas tendrá un hábitat más amplio que aquella endémica o que aparece en pocos sitios. Para aplicar la técnica se utilizó la serie completa de presencia de cada especie en los transectos obtenidos durante la investigación, de donde el DECORANA definió la posición de cada especie dentro de un mapa bidimensional. Finalmente, la amplitud del hábitat de los componentes de la comunidad fue evaluada extrayendo los datos de las especies registradas en el transecto, y se estimó la media geométrica de la varianza de los factores I y II (Foote, 1997).

5) ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los valores de los índices de biodiversidad obtenidos (S , N , H' , J' , Δ^* , diversidad morfológica y amplitud de hábitat) en ambas profundidades y localidades, se revisaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnoff y Cochran para determinar la existencia de normalidad y homocedasticidad. Ya cumplidas estas condiciones, se aplicó el análisis de varianza (ANOVA; Zar, 1999) con el programa Statistica, utilizando como factores cada una de las localidades y profundidades. En el caso de encontrar diferencias entre las profundidades, se realizó la prueba *a posteriori* de Tukey.



RESULTADOS

Se realizaron, en los arrecifes de Cozumel y el SAV, un total de 177 censos visuales, en los cuales se identificaron 3,590 especímenes de erizos, pertenecientes a 6 especies, incluidas en 5 géneros y 5 familias (Tablas 1, 2 y 3). Existieron 33 transectos donde no se encontraron individuos pertenecientes a la Clase Echinoidea, cifra que representó el 18.64% del total de los censos.

La especie más abundante en ambas localidades fue *Echinometra viridis* (Tablas 2 y 3) que representa el 74.89% del total de especies encontradas en los censos, siendo también la especie que apareció más frecuentemente (69.49% de los transectos). El erizo menos común y abundante fue *Arbacia punctulata*, ya que se encontró tan solo en 6 transectos y representó apenas el 0.59% de la abundancia.



Tabla 1: Clasificación taxonómica de las especies de erizos de mar encontradas en el área de estudio. Clasificación tomada de: www.itis.usda.gov

Phylum Echinodermata Klein, 1734

Subphylum Eleutherozoa Bather, 1900

Clase Echinoidea Leske, 1778

Subclase Euechinoidea Bronn, 1860

Superorden Diadematacea Duncan, 1889

Orden Diadematoidea Duncan, 1889

Familia Diadematidae Gray, 1855

Género *Diadema* Gray, 1825

Diadema antillarum (Philippi, 1845)

Superorden Echinacea Claus, 1876

Orden Arbacioidea Gregory, 1900

Familia Arbaciidae Gray, 1855

Género *Arbacia* Gray, 1835

Arbacia punctulata (Lamarck, 1816)

Orden Temnopleuroidea Mortensen, 1942

Familia Toxopneustidae Troschel, 1872

Género *Lytechinus* A. Agassiz, 1863

Lytechinus williamsi Chesher, 1968

Orden Echinoida Claus 1876

Familia Echinometridae Gray, 1825

Género *Echinometra* Gray, 1825

Echinometra viridis Agassiz, 1863

Echinometra lucunter (Linneus, 1758)

Subclase Perischoechinoidea M'coy, 1849

Orden Cidaroida Claus, 1880

Familia Cidariidae Gray, 1825

Género *Eucidaris* Pomel, 1883

Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)



Tabla 2: Densidad poblacional (ind/m²; promedio \pm error típico) de las especies de equinoideos observadas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, indicando el número de censos por sitio (n).

	Blanca (n=17)	Santiagoillo (n=20)	Verde (n=16)	Ingeniero (n=8)	Sacrificios (n=16)
<i>Diadema antillarum</i>	0.005 \pm 0.005	0.365 \pm 0.101	0.018 \pm 0.009	---	---
<i>Echinometra viridis</i>	5.294 \pm 1.736	2.895 \pm 0.635	6.510 \pm 1.584	3.187 \pm 1.589	0.312 \pm 0.100
<i>Echinometra lucunter</i>	---	0.010 \pm 0.006	---	2.233 \pm 0.384	0.068 \pm 0.033
<i>Eucidaris tribuloides</i>	0.123 \pm 0.023	0.030 \pm 0.012	0.045 \pm 0.017	0.025 \pm 0.017	0.020 \pm 0.013
<i>Lytechinus williamsi</i>	0.735 \pm 0.268	1.050 \pm 0.356	0.143 \pm 0.044	---	---
Riqueza total	4	5	4	3	4
Densidad promedio	1.231 \pm 0.406	0.870 \pm 0.222	1.343 \pm 0.331	1.089 \pm 0.398	0.097 \pm 0.036

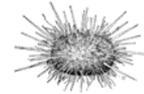
	Pájaros (n=16)	Anegada (n=16)	Enmedio (n=6)	Promedio general (n=115)
<i>Diadema antillarum</i>	0.039 \pm 0.020	0.033 \pm 0.020	---	0.069 \pm 0.023
<i>Echinometra viridis</i>	0.954 \pm 0.279	3.179 \pm 1.049	0.094 \pm 0.042	2.526 \pm 0.877
<i>Echinometra lucunter</i>	0.470 \pm 0.164	0.189 \pm 0.129	---	0.337 \pm 0.089
<i>Eucidaris tribuloides</i>	0.191 \pm 0.069	0.233 \pm 0.091	0.005 \pm 0.005	0.077 \pm 0.031
<i>Lytechinus williamsi</i>	---	0.068 \pm 0.033	---	0.222 \pm 0.087
Riqueza total	4	5	2	3.87
Densidad promedio	0.331 \pm 0.106	0.740 \pm 0.264	0.020 \pm 0.009	0.646 \pm 0.222



Tabla 3: Densidad poblacional (ind/m²; promedio \pm error típico) de las especies de equinoideos observadas en los arrecifes de Cozumel, indicando el número de censos por sitio (n).

	Colombia (n=8)	Dalila (n=6)	Paso del Cedral (n=6)	Yucab (n=6)	Chankanaab (n=6)	Paraíso (n=6)
<i>Diadema antillarum</i>	0.004 \pm 0.004	0.044 \pm 0.024	---	0.017 \pm 0.011	---	---
<i>Echinometra viridis</i>	0.075 \pm 0.021	---	0.011 \pm 0.007	0.006 \pm 0.006	0.044 \pm 0.014	0.011 \pm 0.011
<i>Arbacia punctulata</i>	---	0.006 \pm 0.006	---	---	---	---
<i>Eucidaris tribuloides</i>	---	0.028 \pm 0.022	0.011 \pm 0.011	0.006 \pm 0.006	---	---
Riqueza total	2	3	2	3	1	1
Densidad promedio	0.02 \pm 0.006	0.019 \pm 0.013	0.006 \pm 0.005	0.007 \pm 0.006	0.011 \pm 0.004	0.003 \pm 0.003

	Punta Sur (n=6)	Colombia bajo (n=6)	Punta Francesa (n=6)	Cardona (n=6)	Promedio General (n=62)
<i>Diadema antillarum</i>	0.011 \pm 0.007	0.016 \pm 0.007	0.405 \pm 0.105	0.016 \pm 0.011	0.051 \pm 0.017
<i>Echinometra viridis</i>	0.116 \pm 0.040	0.338 \pm 0.110	0.055 \pm 0.165	0.022 \pm 0.014	0.068 \pm 0.023
<i>Arbacia punctulata</i>	0.011 \pm 0.011	0.016 \pm 0.011	---	0.011 \pm 0.007	0.004 \pm 0.003
<i>Eucidaris tribuloides</i>	0.027 \pm 0.013	0.127 \pm 0.049	0.061 \pm 0.018	---	0.026 \pm 0.011
Riqueza total	4	4	3	3	2.6
Densidad promedio	0.041 \pm 0.017	0.125 \pm 0.044	0.130 \pm 0.035	0.012 \pm 0.008	0.037 \pm 0.014



En la Figura 2 se puede observar una tendencia exponencial, que indica un aumento en la frecuencia de aparición de las diferentes especies de erizos, conforme se incrementa la abundancia. Este patrón resultó ser estadísticamente significativo para ambos sistemas arrecifales (N=80; $p < 0.001$).

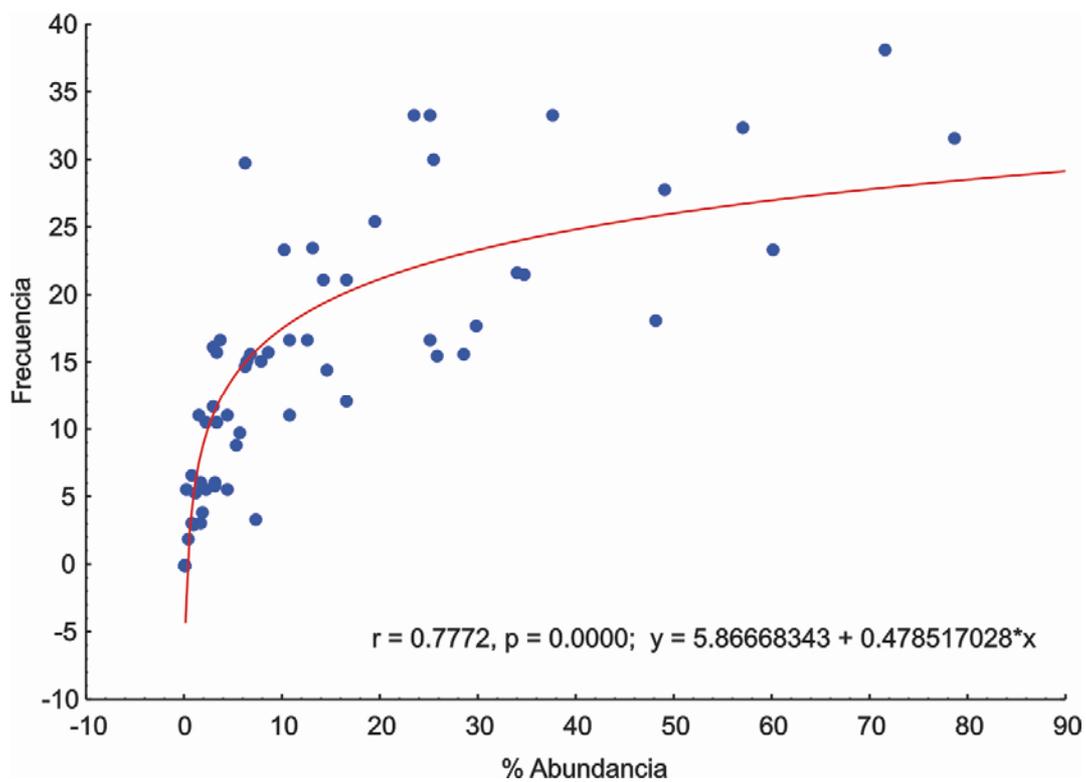


Figura 2. Relación entre la abundancia relativa total y la frecuencia de ocurrencia de las especies de erizos en el área de estudio.



RIQUEZA (S)

El valor máximo de riqueza por unidad de muestreo (transecto) fue de 5 especies en las regiones de estudio (Tablas 2 y 3). La riqueza promedio fue de 1.665 ± 0.130 spp/m², y el ANOVA mostró diferencias significativas entre las dos localidades ($F_{1,177}=20.034$, $p<0.001$). Los valores más altos de riqueza se obtuvieron en Veracruz (2.104 ± 0.123 spp/m²), mientras que Cozumel obtuvo los más bajos (1.225 ± 0.138 spp/m²; Fig. 3).

Al comparar entre profundidades, tanto en Veracruz como en Cozumel, los sitios someros son los que obtuvieron los mayores valores de riqueza (2.761 ± 0.151 spp/m² y 2.041 ± 0.229 spp/m² respectivamente; Fig. 4) con diferencias significativas entre éstas ($F_{3,173}= 36.539$, $p<0.001$). En este caso los cuatro grupos presentaron diferencias significativas entre si (Tabla 4).

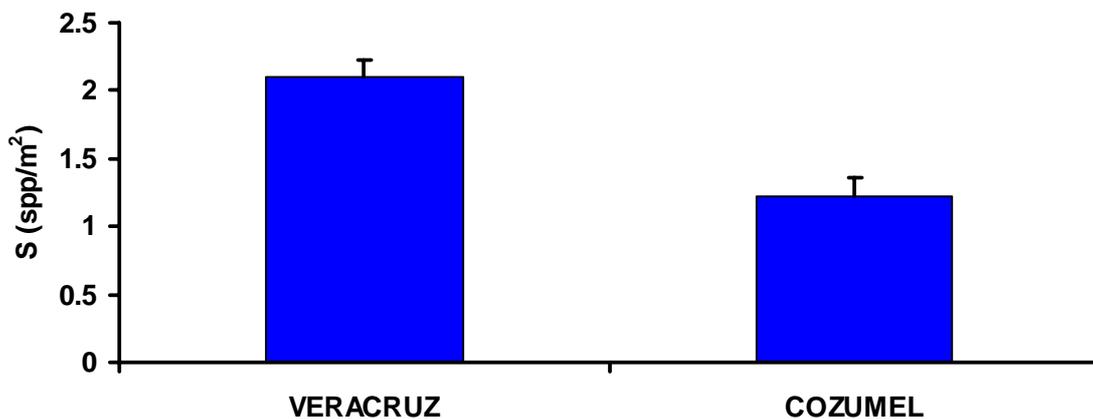


Figura 3. Riqueza de especies por m² \pm error típico de cada localidad muestreada.

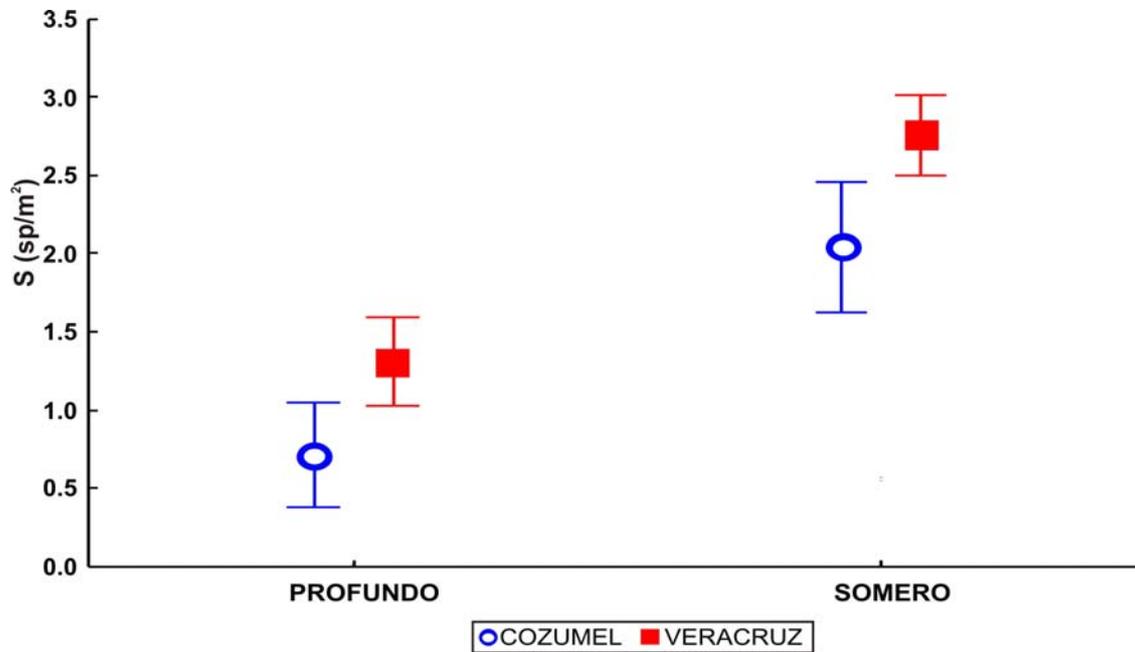


Figura 4. Riqueza de especies por $m^2 \pm$ error típico en las diferentes profundidades muestreadas de cada localidad

Tabla 4. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la riqueza (S) en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.000012			
VP	0.034613	0.021123		
VS	0.000008	0.019455	0.000008	



ABUNDANCIA (N)

La abundancia de equinoideos por transecto tuvo un intervalo de 0 y 367 individuos. El promedio general fue de 2.052 ± 0.260 ind/m² y existieron diferencias significativas de los valores de abundancia entre las localidades ($F_{1,177}=26.154$, $p<0.001$). Los valores de Veracruz (3.666 ± 0.461 ind/m²) fueron mayores que los obtenidos en Cozumel (Fig. 5).

Existieron también diferencias significativas entre las profundidades ($F_{3,173}=40.873$, $p<0.001$). Los arrecifes someros de Veracruz fueron los que obtuvieron mayores valores al compararse con los demás (6.494 ± 0.743 ind/m²) y obtuvieron diferencias significativas (Tabla 5), mientras que Cozumel profundo tuvo los valores más bajos (0.045 ± 0.009 ind/m²; Fig.6).

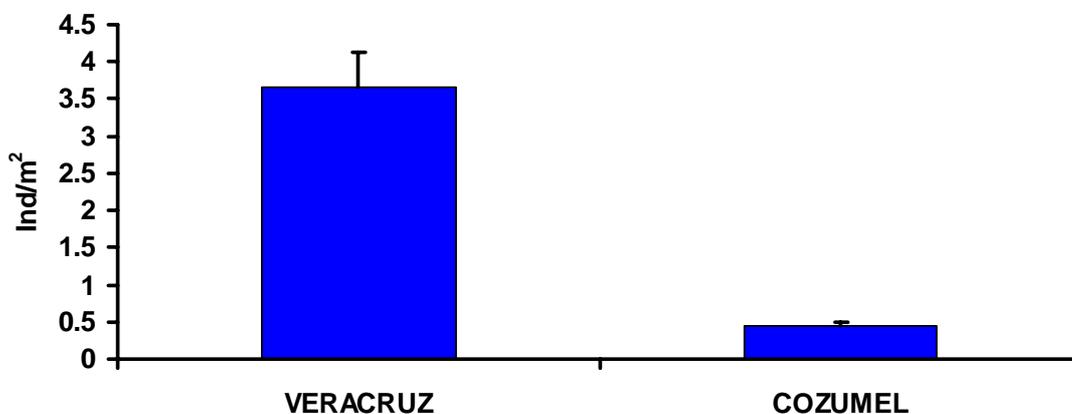


Figura 5. Abundancia de las especies por m² \pm error típico de cada localidad

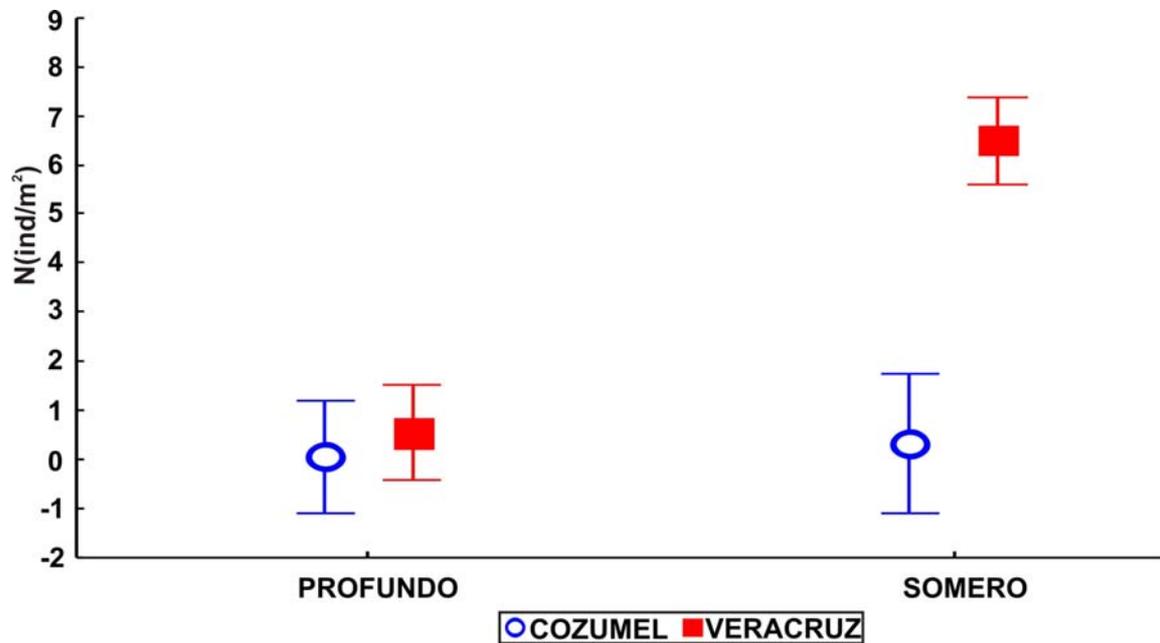


Figura 6. Abundancia de las especies por m² ± error típico en las diferentes profundidades de cada localidad

Tabla 5. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la abundancia (N) en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS				
VP				
VS	0.000008	0.000008	0.000008	



DIVERSIDAD (H')

En el análisis de diversidad se obtuvo un valor promedio general de 0.146 ± 0.018 decits/ind. En la región de estudio el análisis de varianza arrojó diferencias significativas entre las localidades ($F_{1,177}=4.339$, $p=0.038$). Cozumel (0.118 ± 0.023 decits/ind) fue menos diverso que Veracruz (Fig. 7).

También se pudieron observar diferencias significativas cuando se compararon los valores del índice de diversidad entre las dos profundidades ($F_{3,173}= 10.976$, $p<0.001$). Para las dos localidades, los arrecifes someros fueron los que obtuvieron mayores valores de diversidad: 0.209 ± 0.031 decits/ind en el caso de Cozumel y 0.204 ± 0.019 decits/ind para Veracruz (Fig. 8), dichos valores no fueron significativamente diferentes entre si (Tabla 6).

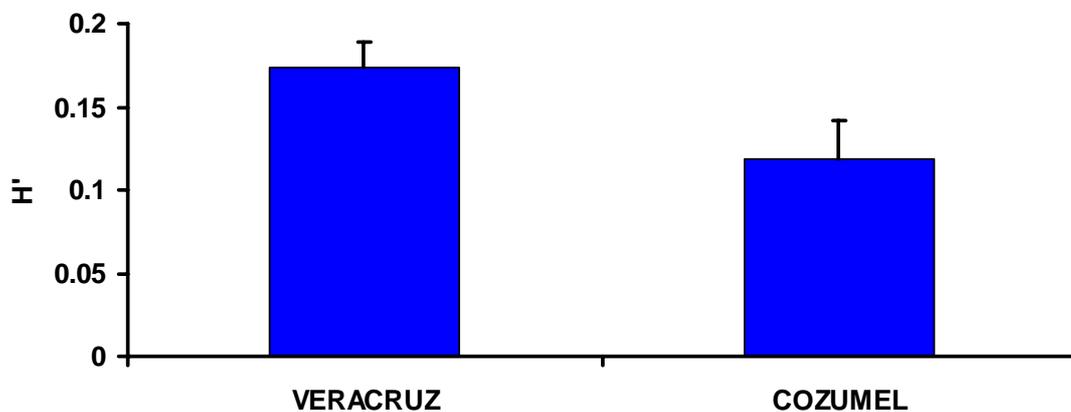


Figura 7. Valores de diversidad de las especies (decits/ind) \pm error típico de cada localidad

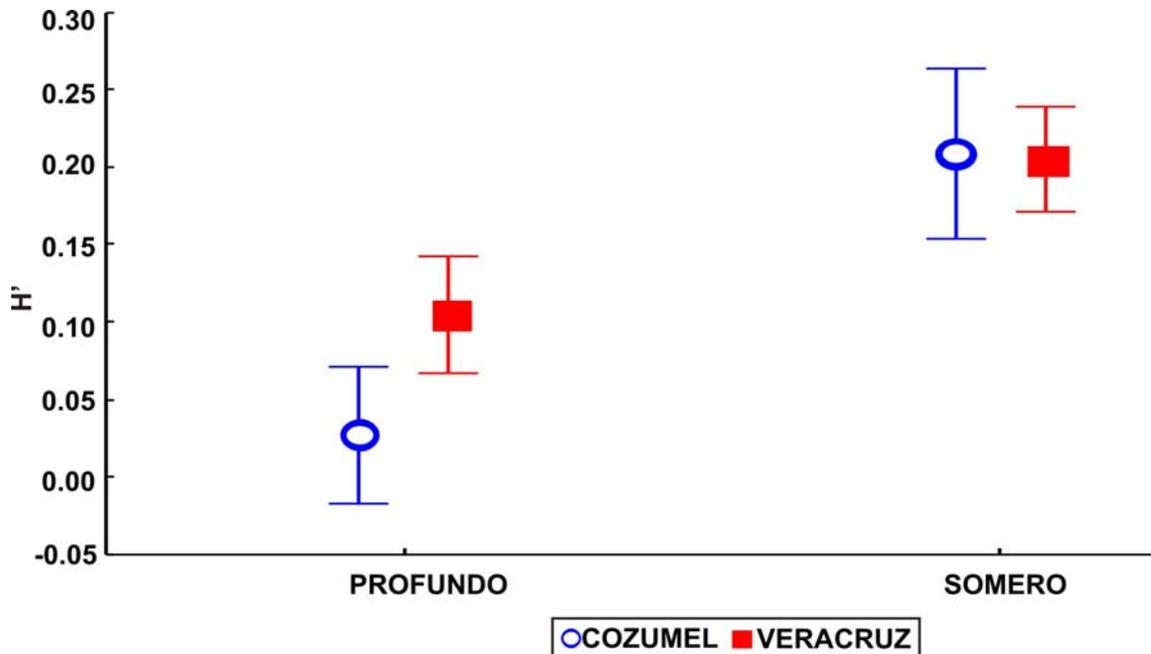


Figura 8. Valores de diversidad de las especies \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad

Tabla 6. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la diversidad (H') en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.000010			
VP	0.038785	0.011298		
VS	0.000008		0.000612	



EQUITATIVIDAD (J')

El valor promedio de la equitatividad en la región estudiada fue de 0.350 ± 0.044 , y no se encontraron diferencias significativas entre las localidades ($F_{1,177}=3.258$, $p=0.072$), aunque Veracruz presentó un mayor valor (0.406 ± 0.034) que el de arrecifes de Cozumel (Fig. 9).

En cuanto a la comparación entre los arrecifes someros y profundos, el ANOVA mostró diferencias significativas entre los grupos ($F_{3,173}=10.976$, $p<0.009$). Principalmente fue Cozumel profundo, que tuvo las mayores diferencias, al ser el que obtuvo los menores valores (0.073 ± 0.041), mientras que, entre los demás grupos, no se mostraron diferencias importantes entre ellos (Fig. 10; Tabla 7).

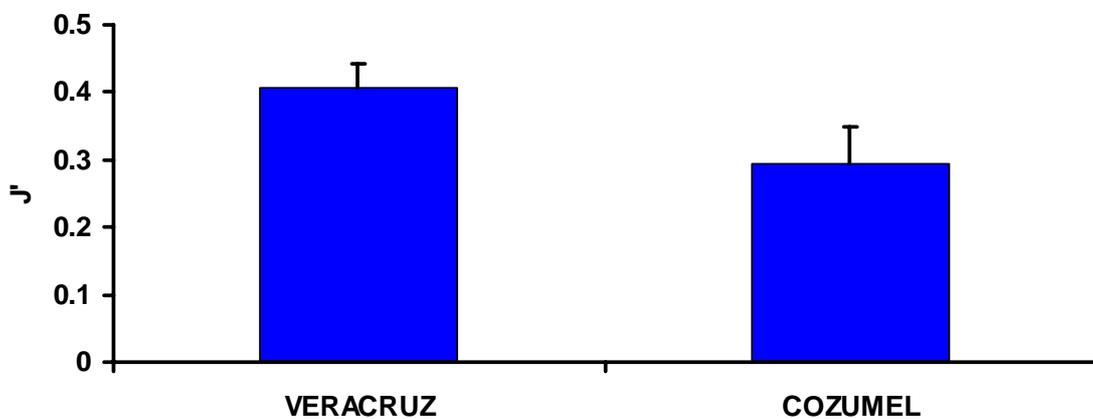


Figura 9. Equitatividad de las especies \pm error típico en cada localidad

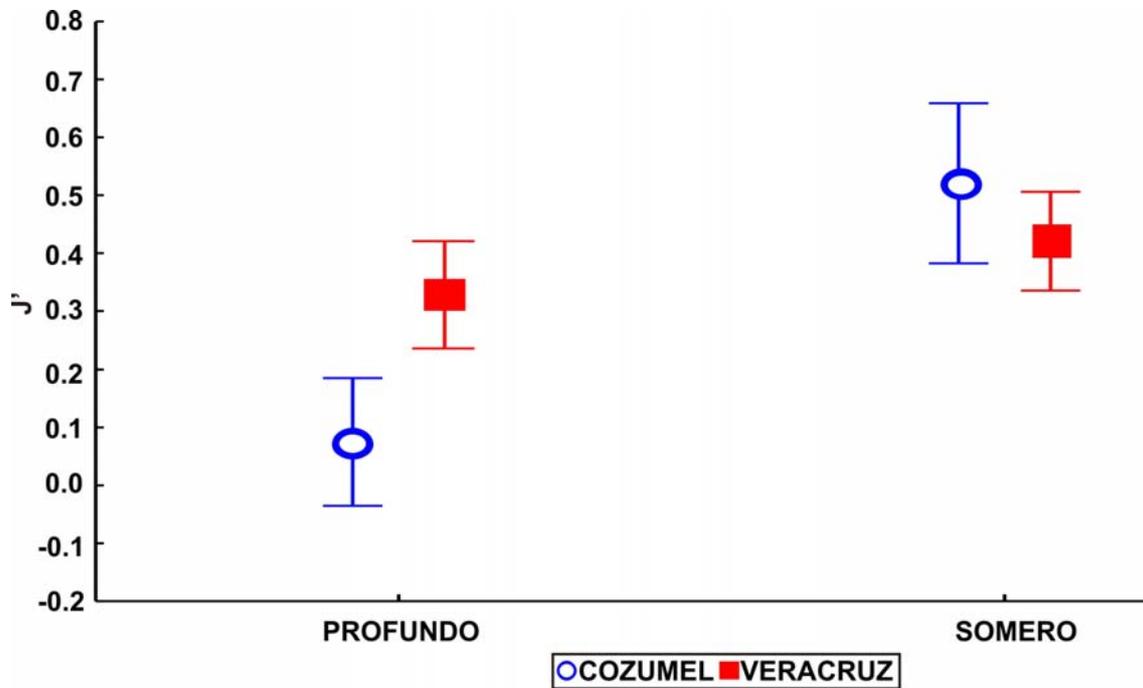


Figura 10. Equitabilidad de las especies \pm error típico de las diferentes profundidades en cada localidad

Tabla 7. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la equitabilidad (J') en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.000011			
VP	0.002967			
VS	0.000013			



DISTINTIVIDAD TAXONÓMICA (Δ^*)

En este análisis se obtuvo un promedio general para Δ^* de 36.175 ± 4.100 y se registraron diferencias significativas entre las localidades ($F_{1,177}=12.660$, $p<0.001$). Veracruz obtuvo un valor promedio de 46.545 ± 3.413 , mayor al obtenido por Cozumel, el cual fue de 25.806 ± 4.788 (Fig. 11).

En la figura 12 se puede ver que Veracruz somero fue el que presentó el valor de índice más alto (55.677 ± 3.974), mientras que Cozumel profundo fue el más bajo (4.360 ± 2.581). Se presentaron diferencias significativas entre los grupos ($F_{3, 173}= 22.231$, $p<0.001$; Fig. 12), menos el constituido por Cozumel somero y Veracruz profundo, el cual no presentó diferencias (Tabla 8).

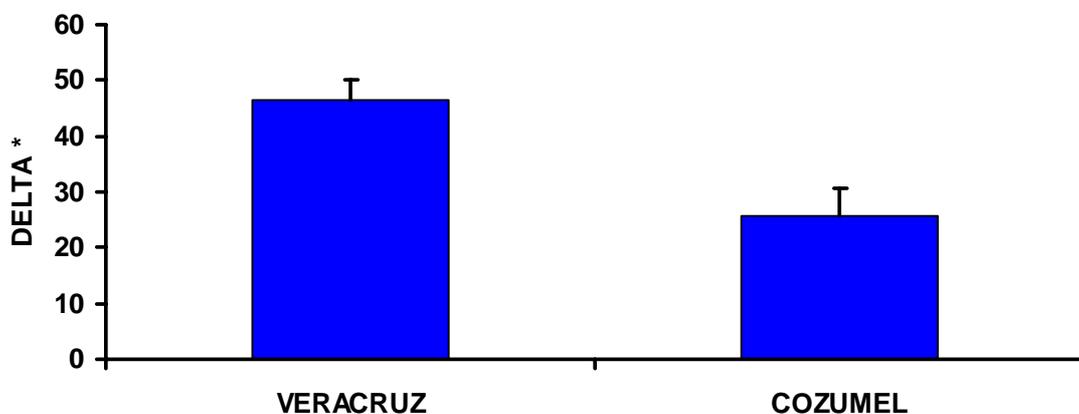


Figura 11. Valores promedio de distintividad taxonómca (Δ^*) \pm error típico en cada localidad

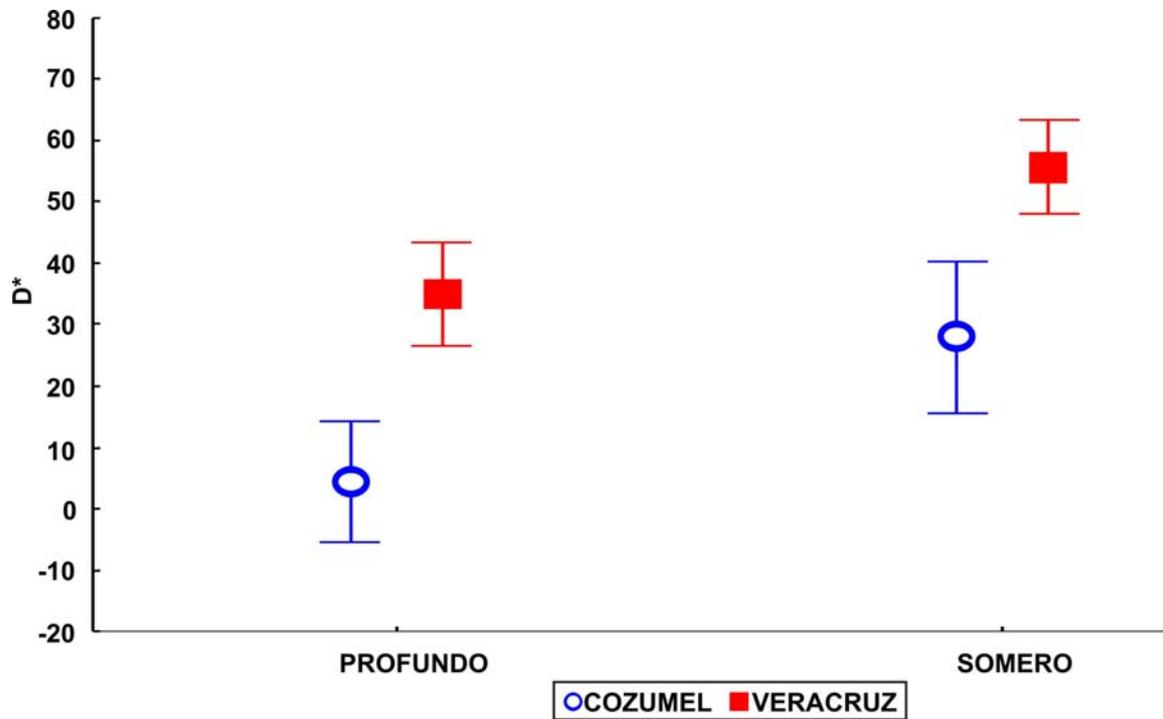


Figura 12. Valores promedio de distintividad taxonómica (Δ^*) \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad

Tabla 8. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la distintividad taxonómica (Δ^*) en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.016417			
VP	0.000024			
VS	0.000008	0.000943	0.001692	



DIVERSIDAD MORFOLÓGICA

Los resultados arrojados por el análisis de componentes principales mostraron que las dos especies pertenecientes al género *Echinometra*: *E. lucunter* (El) y *E. viridis* (Ev), son las que mas se parecen en su morfología, junto con *Arbacia punctulata* (Ap), mientras que *Diadema antillarum* (Da), *Eucidaris tribuloides* (Et) y *Lytechinus williamsii* (Lw) son las que mostraron una mayor diferencia al comparar con las demás especies (Fig.13).

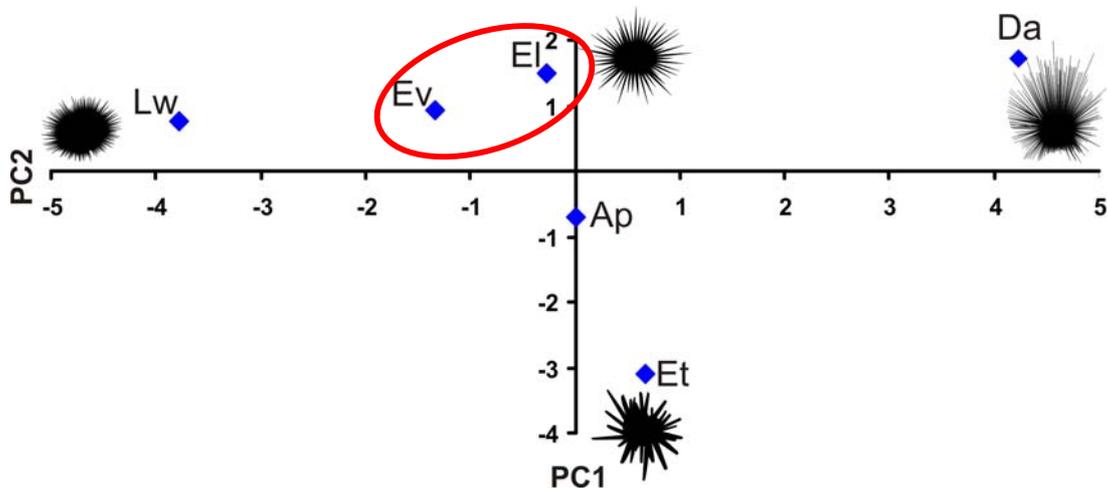


Figura 13. Distribución de las especies de erizo en los componentes 1 y 2 basado en los valores de las 12 variables morfológicas. Estos dos ejes representan el 67.5% de la varianza total; Donde Lw=*L. williamsii*, Ev=*E. viridis*, El=*E. lucunter*, Ap=*A. punctulata*, Et=*E. tribuloides* y Da=*D. antillarum*.



La diversidad morfológica promedio de ambas localidades fue de 0.158 ± 0.019 . El ANOVA mostró que Veracruz obtuvo mayor diversidad morfológica que Cozumel (0.208 ± 0.017 y 0.108 ± 0.021 , respectivamente; Fig. 14). Las diferencias entre las dos localidades resultaron significativas, al presentar una $F_{1,175}=11.762$ y una $p<0.001$ (Fig. 14).

Las diferencias también fueron evidentes al comparar la diversidad morfológica entre las dos profundidades (Fig 15). Los arrecifes someros tuvieron los promedios más altos de diversidad morfológica (0.281 para Veracruz y 0.234 para Cozumel) y éstos fueron significativamente diferentes que los profundos ($F_{3,173}=22.231$, $p<0.001$; Tabla 9).

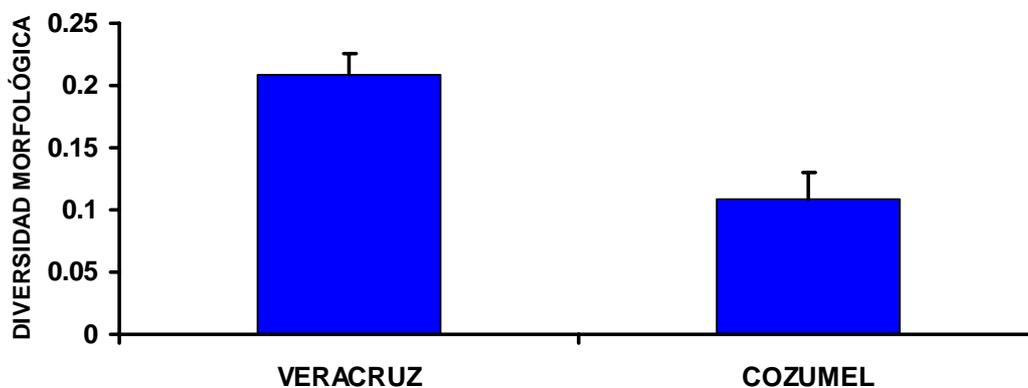


Figura 14. Valores promedio de la diversidad morfológica \pm error típico en cada localidad.

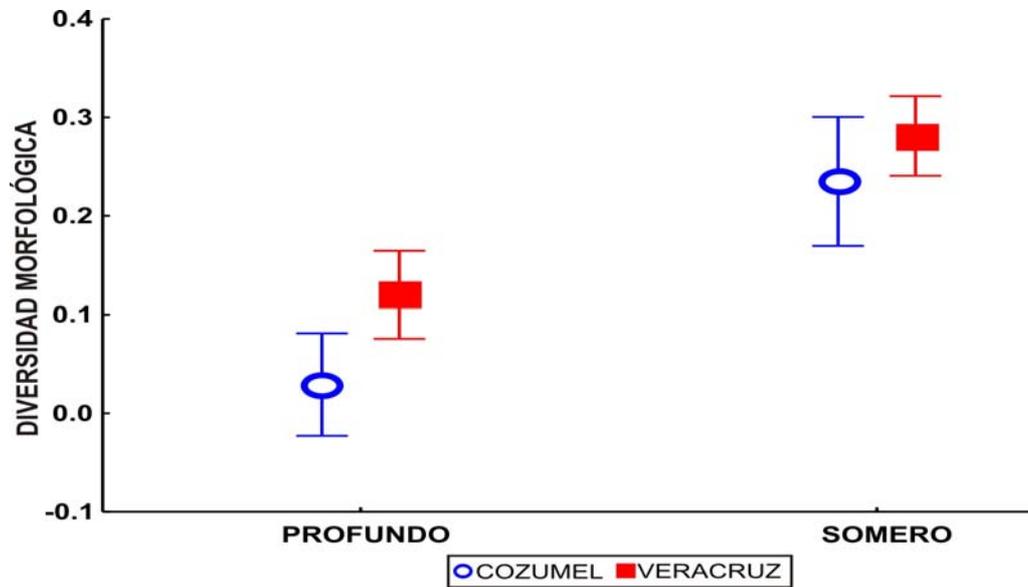


Figura 15. Valores promedio de diversidad morfológica \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.

Tabla 9. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para la diversidad morfológica en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.000014			
VP	0.043539	0.021644		
VS	0.000008		0.000008	



AMPLITUD DE HÁBITAT

En este análisis se pueden observar las especies que tienen una mayor amplitud de hábitat, las cuales serían *E. viridis* y *D. antillarum*, tal como lo muestra la figura 16, ya que éstas son las que se encuentran más cercanas a 0 en los dos ejes, mientras que *E. lucunter*, *E. tribuloides* y *A. punctulata* son aquellas que tienen una menor amplitud de hábitat, al ser las que tuvieron una menor frecuencia de apariciones dentro de los transectos.

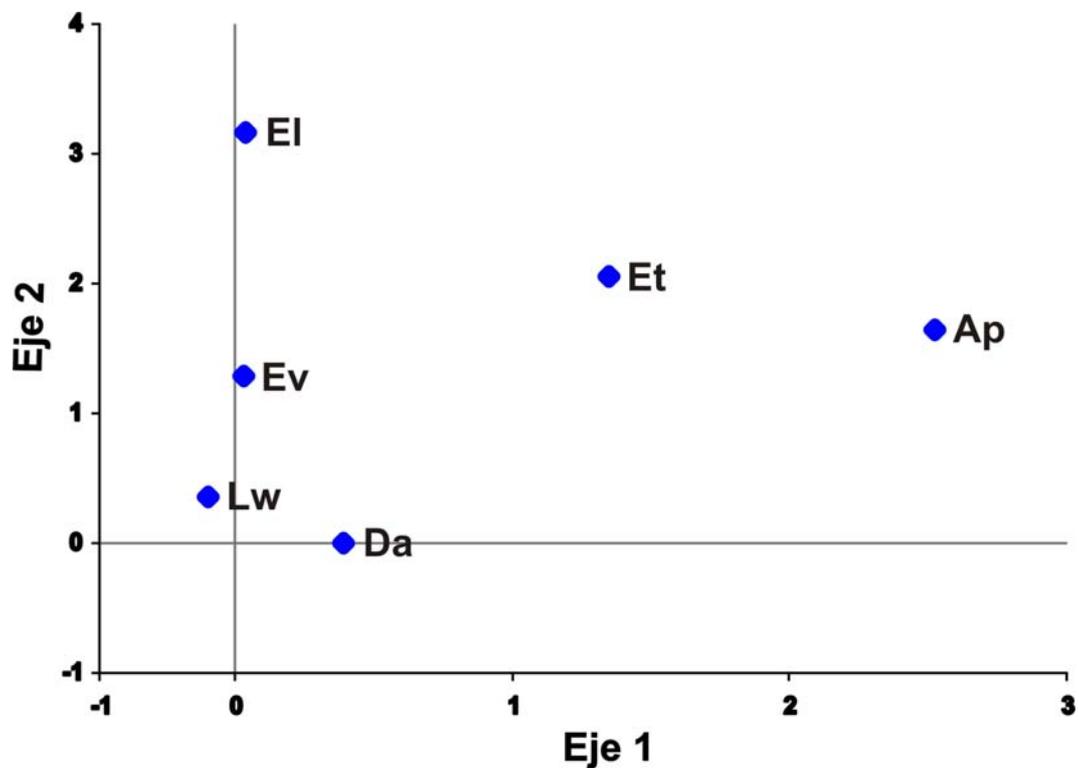


Figura 16. Posición relativa de la amplitud de hábitat de cada especie según los valores de Eigen dados por el DECORANA.



Comparando entre las dos localidades se puede observar que la amplitud del hábitat en la localidad de Veracruz fue significativamente mayor que la de Cozumel ($F_{1,175}=7.107$, $p=0.008$), con un promedio de 0.620 ± 0.046 (Fig. 17).

Finalmente, al comparar entre profundidades, el ANOVA mostró también una marcada diferencia entre los arrecifes someros y los profundos en ambas localidades ($F_{3,173}=20.248$, $p<0.001$), donde los arrecifes someros fueron los que obtuvieron los mayores valores, con un promedio entre localidades de 0.809 ± 0.088 (Fig. 18). Mientras que los arrecifes profundos mostraron diferencias significativas entre si, los valores de los arrecifes someros no fueron significativos (Tabla 10).

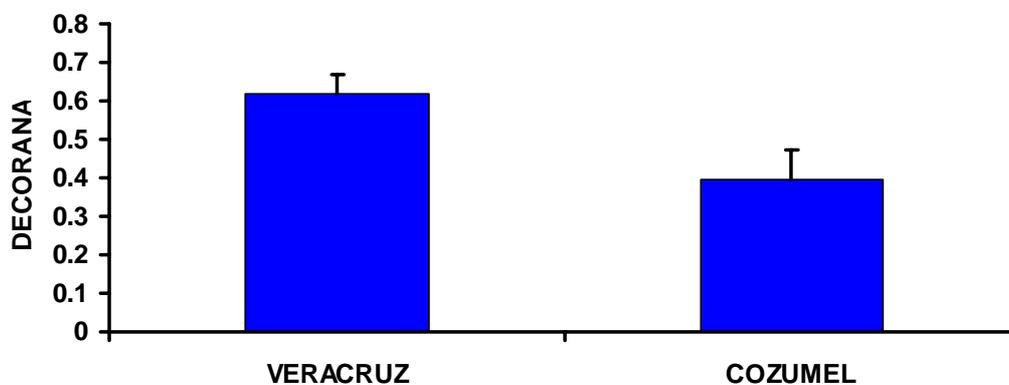


Figura 17. Valores promedio de la amplitud de hábitat \pm error típico en cada localidad.

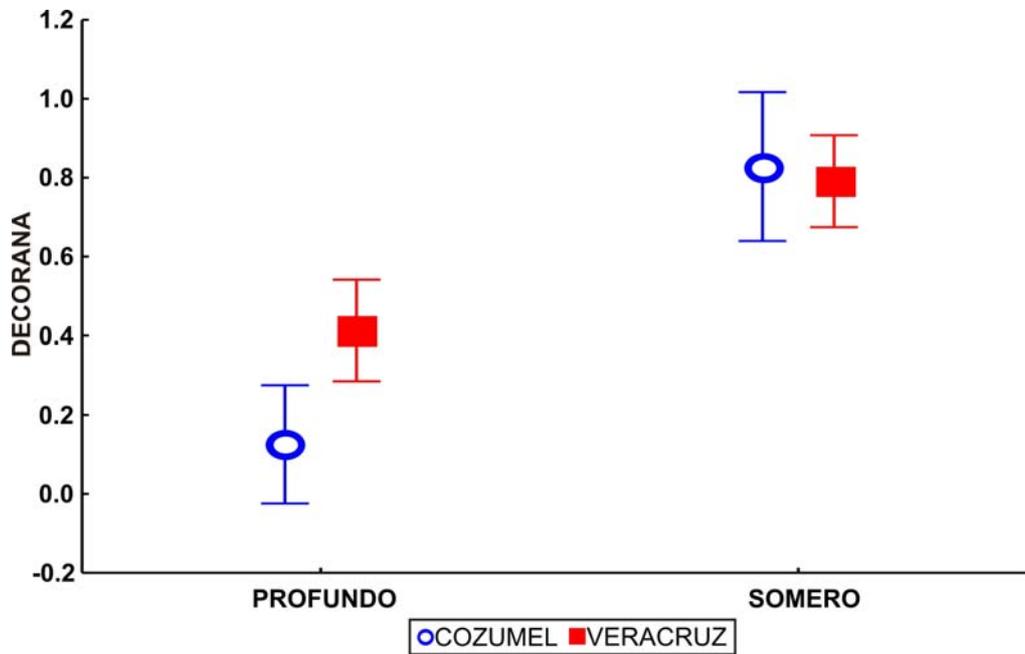


Figura 18. Valores promedio de la amplitud de hábitat \pm error típico en las diferentes profundidades de cada localidad.

Tabla 10. Valores de p del análisis *a posteriori* de Tukey para el DECORANA en las diferentes profundidades de cada localidad. Solo se presentan diferencias significativas. CP=Cozumel Profundo; CS=Cozumel Somero; VP=Veracruz Profundo; VS=Veracruz Somero.

	CP	CS	VP	VS
CP				
CS	0.000008			
VP	0.020716	0.001910		
VS	0.000008		0.000104	



ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO (nMDS)

En cuanto a las comparaciones realizadas entre las profundidades de cada una de las localidades, se puede observar la formación de un grupo perteneciente a los arrecifes someros y otro a los arrecifes profundos (Fig. 19). Aunque el nivel de stress no es altamente significativo (0.1), son evidentes las diferencias en la composición de las comunidades de erizos de acuerdo con la profundidad.

El valor promedio de disimilitud entre las profundidades es de 68.12. Las especies que contribuyeron más con esta disimilitud fueron *E. viridis*, *D. antillarum* y *E. lucunter lucunter* (Tabla 11), que aunque estuvieron presentes en ambas profundidades, la abundancia fue mucho mayor en los arrecifes someros.

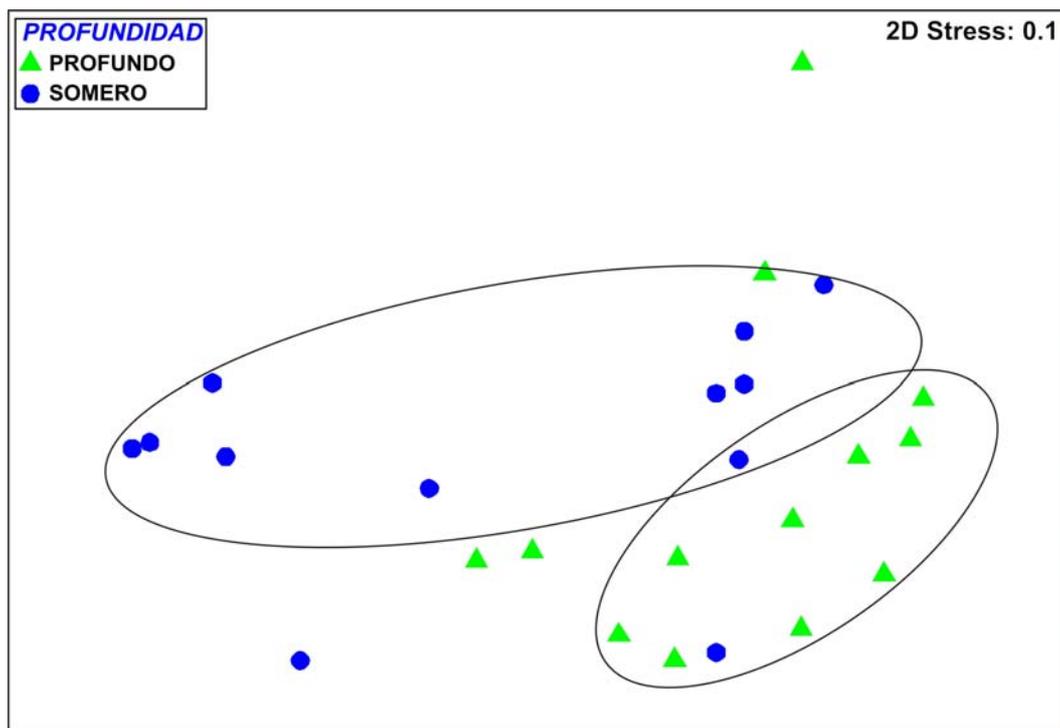


Figura 19. Grado de semejanza de los arrecifes censados, mostrando la semejanza entre los arrecifes profundos y los someros.



Tabla 11. Contribuciones principales de las diferentes especies de erizo al promedio de disimilitud de Bray-Curtis, en cada profundidad.

Especies	PROFUNDO	SOMERO	Promedio disimilitud	Diss/SD	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio	Abundancia promedio				
<i>Echinometra viridis</i>	0.49	2.98	39.93	1.5	58.63	58.63
<i>Diadema antillarum</i>	0.07	0.18	7.71	0.86	11.32	69.94
<i>Echinometra lucunter lucunter</i>	0.04	0.33	7.17	0.54	10.52	80.46
<i>Eucidaris tribuloides</i>	0.1	0.19	6.73	0.95	9.89	90.35

En el análisis entre las localidades es posible observar una tendencia de los puntos a agruparse en el mapa arrojado por la ordenación. El mapa arroja un valor de stress de 0.1, el cual se encuentra en el límite y podría indicar que la formación de grupos no es muy clara; sin embargo, se puede observar una separación entre los arrecifes de Cozumel y los arrecifes pertenecientes al Sistema Arrecifal Veracruzano (Fig. 20), por lo que se puede decir que la estructura comunitaria es relativamente diferente entre estas dos localidades. Entre Veracruz y Cozumel el promedio de disimilitud fue de 68.36 y las especies que más contribuyeron fueron *E. viridis*, que fue escasa en Cozumel, *D. antillarum*, que tuvo menor abundancia en Veracruz y *E. lucunter lucunter*, la cual fue ausente en Cozumel (Tabla 12).

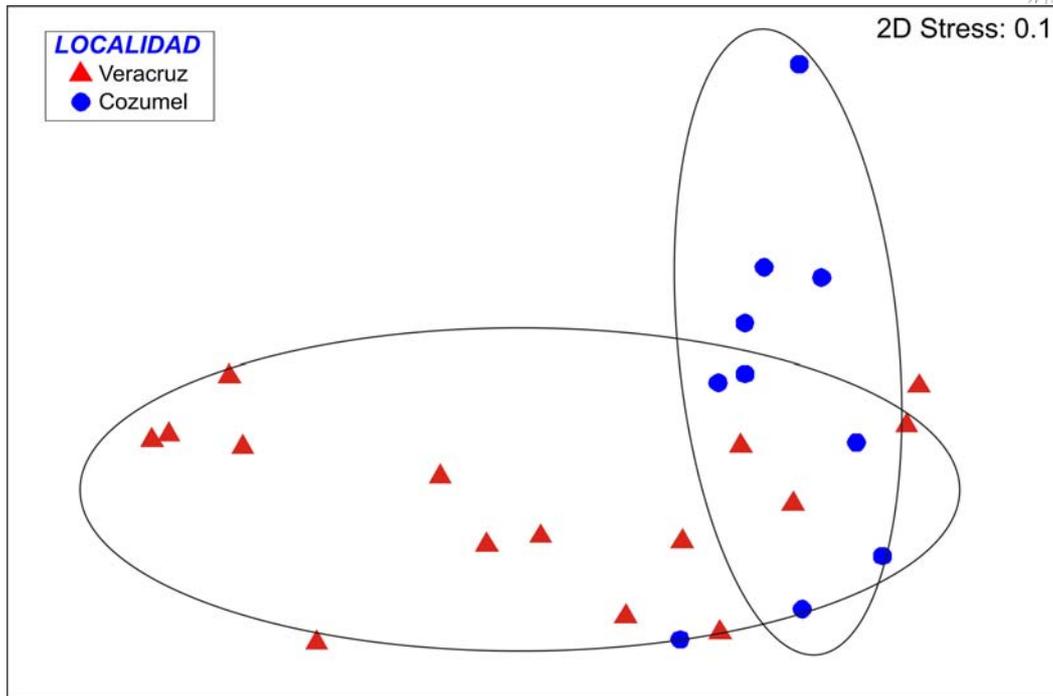
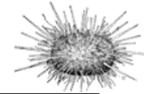


Figura 20. Grado de semejanza de las localidades muestreadas por medio del Análisis de escalamiento multidimensional no métrico.

Tabla 12. Contribuciones principales de las diferentes especies de erizo al promedio de disimilitud de Bray-Curtis, en cada localidad.

Especies	VERACRUZ	COZUMEL	Promedio de disimilaridad	Diss/SD	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia Promedio	Abundancia Promedio				
Echinometra viridis	2.64	0.27	41.13	1.61	60.17	60.17
Diadema antillarum	0.1	0.17	7.72	0.81	11.29	71.46
Echinometra lucunter lucunter	0.29	0	6.63	0.53	9.69	91.33



DISCUSIÓN

Los arrecifes coralinos están considerados entre los ecosistemas más diversos y complejos del planeta (Connell, 1978). El Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), es el segundo sistema arrecifal más grande del mundo (Almada-Villela *et al.*, 2003) y, dentro del mismo, los arrecifes de la Isla Cozumel se consideran unas de las áreas más importantes por su alta diversidad y riqueza de especies y un gran desarrollo de sus formaciones (Jordan, 1988; Muckelbauer, 1990). En contraste, dentro de las aguas mexicanas del Golfo de México solo podemos encontrar dos sistemas arrecifales: la Sonda de Campeche y el Sistema Arrecifal Veracruzano; este último, cuenta con una comunidad coralina caracterizada como diversa, abundante y con alta riqueza específica (Horta-Puga y Carricart-Gavinet, 1993).

El número de trabajos publicados sobre la estructura comunitaria o diversidad morfológica de los erizos de mar asociados al Sistema Arrecifal Veracruzano o a los arrecifes de Cozumel es limitado (Caso *et al.*, 1994; Lara *et al.*, 1995), las áreas geográficas son pequeñas y no fueron comparativos con ninguna otra región o localidad. Por esto, la presente tesis representa el primer estudio en el cual se ha realizado un análisis cualitativo y cuantitativo de erizos de mar comparando tanto a escala local como a escala regional. Además, se censó la zona de Cozumel donde no se encontraron registros publicados sobre la estructura comunitaria o diversidad morfológica de los equinoideos.

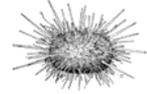
Los erizos de mar son importantes en los arrecifes caribeños ya que dejan las rocas libres de algas, favoreciendo así al asentamiento de larvas de



organismos tales como esponjas, gorgónidos y corales (Sammarco, 1982; Levitan, 1988; Morrison, 1988). Además, la erosión causada por los erizos también ayuda a la producción de carbonatos y su eventual cementación arrecifal, así como en la dinámica de nutrientes en los arrecifes. Por esto, una de las especies que por sus altas abundancias se consideraba de las más importantes en el Caribe era *Diadema antillarum* (Hay y Taylor, 1985; Carpenter, 1981; 1990).

1) ÍNDICES COMUNITARIOS

Actualmente, el número de especies de erizo de mar registradas para el Caribe mexicano es de 22 (Bravo-Tzompantzi *et al.*, 1999; Laguarda-Figueras *et al.*, 2005a), de las cuales sólo 12 se conocen para la isla de Cozumel; de estas, sólo 8 se encuentran en profundidades menores a los 15m (Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2008). Por otra parte, en el Golfo de México, se conocen 31 especies de erizos regulares (Durán-González *et al.*, 2005; Laguarda-Figueras *et al.*, 2005a), de las cuales apenas 13 se encuentran registradas para el Sistema Arrecifal Veracruzano. Sólo 9 de ellas son de aguas someras y se encuentran dentro del ámbito batimétrico revisado en este trabajo (Emlet, 1995; Durán-González *et al.*, 2005). De este modo, si se considera que en esta tesis se hicieron búsquedas en una superficie aproximada a 412m² en promedio por arrecife y se encontraron más del 50% de las especies potenciales a ser observadas (6 de 9; Tablas 2 y 3), se puede afirmar que los censos realizados fueron eficientes y que existe representatividad en este trabajo. Por ello, los patrones detectados deben representar una situación real de las asociaciones.



En las últimas décadas, los ecosistemas del Caribe han tenido una serie de grandes cambios en su ecología (Hughes, 1994), debido a la muerte masiva de organismos de la especie *Diadema antillarum*. Esto provocó el incremento en las abundancias de las especies pertenecientes al género *Echinometra*, que ahora dominan esta región (Sammarco y Williams, 1982; Carpenter, 1984; McClanahan, 1999). Dicha dominancia también fue observada en este trabajo en las dos localidades estudiadas, donde la especie *E. viridis* alcanzó densidades de hasta 6.510 ind/m², especialmente en la localidad de Veracruz (Tablas 2 y 3). Contrario a lo obtenido por Lara *et al.* (1995), donde *E. lucunter lucunter* fue la especie dominante en este mismo lugar, especialmente en la cresta del arrecife. Cabe mencionar que los datos para dicho trabajo fueron obtenidos entre 1986 y 1990, que es tiempo suficiente para que la comunidad de equinoideos en esta zona sufran cambios importantes o que en esta tesis la zona de la cresta del arrecife no fue censada (Chapman, 2002; Reynolds, 2002; Woodward y Kelly, 2002).

Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con otros estudios más recientes realizados en zonas del Caribe como Jamaica y Belice, donde *E. viridis* presentó abundancias de 0.91 ind/m² y 2.6 ind/m² respectivamente (McClanahan, 1999; Haley y Solandt, 2001). Una de las razones por las cuales esta especie puede alcanzar tales abundancias es su comportamiento, ya que frecuenta aguas poco profundas, comúnmente ocupando grietas o agujeros de donde salen poco y por las noches para protegerse de sus depredadores, (Grünbaum *et al.*, 1978; Neill, 1988; McClanahan y Kurtis, 1991), pero en ausencia o poca abundancia de éstos, se puede encontrar a los individuos expuestos sobre

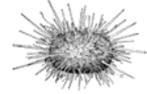


las rocas (McClanahan y Muthiga, 1989; McClanahan y Kurtis, 1991). Además, este erizo tiene un comportamiento agonístico (ofensivo, agresivo) y territorialista intra e interespecífico, que puede resultar en la exclusión parcial o total de otros erizos (por ejemplo, *Diadema*). Se sabe que *E. viridis* se reproduce tan solo una vez al año, al igual que otras especies de erizo como *D. antillarum* y *E. lucunter*; sin embargo, el índice de asentamiento de la especie *E. viridis* es alto comparado con el de otras especies (Grünbaum *et al.*, 1978; McClanahan, 1988; McClanahan y Shafir, 1990), por lo cual puede alcanzar un alto número de organismos.

1.1 Comparación entre profundidades

Al comparar los diferentes índices obtenidos entre las dos profundidades estudiadas en ambas localidades, las diferencias son notables, siendo los arrecifes someros los que revelaron valores más altos en todos los casos (Fig. 4, 6, 8, 10, 12). Lara *et al.* (1995), también observaron en el Sistema Arrecifal Veracruzano mayores valores de riqueza y abundancia en las zonas someras de los arrecifes. Sin embargo, en su trabajo, los valores de equitatividad (J') fueron bajos a causa de la dominancia de una especie (*E. lucunter lucunter*), mismo que sucedió en este trabajo donde, J' entre los arrecifes profundos y someros del SAV no muestra diferencias significativas, además, dentro de la escala de equitabilidad (0 a 1) los valores fueron relativamente bajos (Fig. 10).

Los altos valores en todos los índices de los arrecifes someros pueden deberse a una mayor cantidad o disponibilidad de alimento (Sammarco, 1982; Levitan, 1988), puesto que en las zonas someras hay una mayor incidencia de luz



y por ende mayor reclutamiento y crecimiento algal (Larkum *et al.*, 1967; Irving y Connell, 2002). Los erizos comen principalmente algas, sin embargo, son organismos que se consideran omnívoros; por esto, cuando hay altas cantidades de alimento, la competencia interespecífica por el recurso será menor, lo cual da lugar a que especies con las mismas necesidades ecológicas habiten el mismo espacio, es decir, ayuda a que la riqueza y diversidad en dichos lugares sea mayor (McPherson, 1969, Lawrence, 1975).

La alta depredación es otra posible causa de la diferencia en las abundancias y diversidad alfa de los erizos de mar en las zonas someras de los sistemas arrecifales o rocosos, afectando también a la riqueza y a sus patrones de comportamiento tanto general como a escala poblacional (Browne-Harvey, 1956; Levitan, 1988; McClanahan y Muthiga, 1989; McClanahan y Shafir, 1990). Así, la disminución o aumento en la abundancia de los depredadores puede causar cambios en la composición de especies de equinoideos debido a interacciones competitivas (erizo/erizo y erizo/peces ramoneadores) que ocurren en la ausencia de la depredación (Carpenter, 1981; Morrison, 1988). Diversos trabajos han encontrado que la presión de la depredación sobre los erizos se incrementa conforme aumenta la profundidad, puesto que hay mayor abundancia de peces depredadores en zonas profundas (Steneck, 1983; Lewis, 1986; Morrison 1988; McClanahan y Muthiga, 1989).

Dentro de los depredadores de erizos podemos encontrar principalmente a cuatro familias de peces: Balistidae (considerada depredador dominante en el Caribe; McClanahan, 1998; 1999), Labridae, Sparidae y Diodontidae (Jangoux y



Lawrence, 1989; McClanahan, 1998; 1999). Para tener información más precisa en este estudio, se utilizaron datos de abundancia de dichas familias en el Sistema Arrecifal Veracruzano (Barajas-Piña en prep.), y se observó que su abundancia es mayor en los arrecifes profundos (Fig. 21). En apoyo a esto, en los arrecifes someros, los erizos se encontraron expuestos (comportamiento típico en los erizos cuando sus depredadores no son abundantes), mientras que en los profundos se encontraron regularmente en grietas o agujeros (observación personal; McClanahan y Muthiga, 1989; McClanahan y Kurtis, 1991). La comparación en las diferentes profundidades en los arrecifes de Cozumel no se pudo realizar debido a que no se cuenta con los datos de abundancia de peces depredadores en los arrecifes someros.

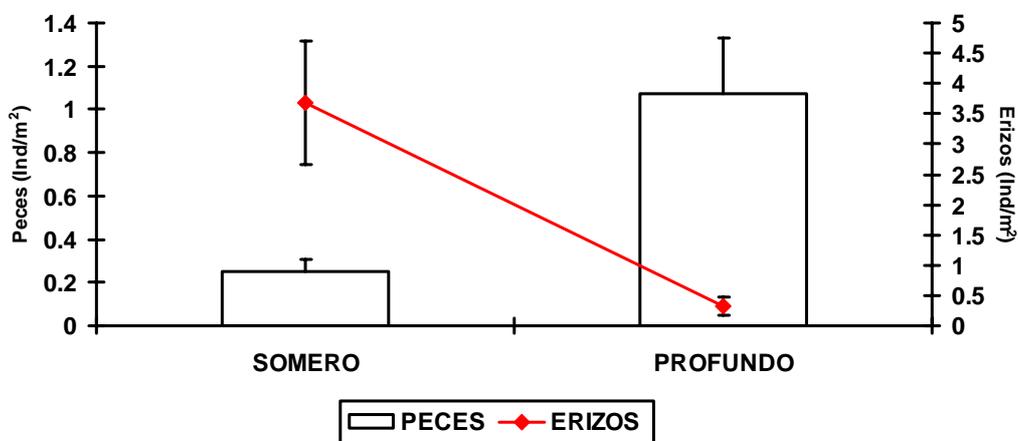


Fig. 21. Abundancia promedio de las especies \pm error típico de los erizos (Ind/m²) con los peces depredadores (Ind/m²) en la localidad de Veracruz.

Lo anterior (abundancia de alimento, poca competencia intra e interespecífica y poca depredación) podría explicar los resultados encontrados en este trabajo, donde los valores de todos los índices obtenidos (S, N, J' y H') para los equinoideos son menores en los arrecifes profundos que en los someros.



1.2 Comparación entre localidades

El desarrollo arrecifal en Quintana Roo se considera más extenso y de mayor importancia que los arrecifes encontrados en cualquier zona del Golfo de México (Arriaga-Carrera *et al.*, 1998), por lo que se esperaba que los mayores valores de los índices ecológicos se observaran en los arrecifes de Cozumel. Además, en algunos grupos de invertebrados se ha notado la existencia de gradientes decrecientes en riqueza y abundancia del Caribe hacia el interior del Golfo (Briggs, 1974; Jordán-Dahlgren, 2002). Contrario a esto, los valores de todos los índices obtenidos en esta tesis fueron más altos dentro del Sistema Arrecifal Veracruzano que en los arrecifes de Cozumel (Fig. 3, 5, 7, 9 y 11), y ya que representa el primer análisis realizado para los equinoideos a una escala regional, no existieron otros trabajos con los cuales realizar comparaciones relevantes.

Se sabe que a escala local (sistemas arrecifales), un lugar es afectado por diferentes variables ambientales (área, cobertura de coral vivo, etc.), por ejemplo un arrecife con una mayor riqueza y diversidad de corales, tenderá a presentar valores más altos en la fauna de invertebrados que ahí habitan, aunque, dichas variables pueden resultar como consecuencia de la diversidad de las comunidades individuales (diversidad a pequeña escala o por arrecife) y de la diferenciación entre ellas (Moreno, 2001; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008), y a pequeña escala, la distribución y abundancia de los organismos arrecifales están influenciadas por interacciones ecológicas como depredación y competencia (Hay, 1984; McClanahan, 1989; McClanahan y Muthiga, 1989; Begon *et al.*, 2006). Los



resultados nos muestran que tanto a escala pequeña como a escala local, el SAV obtuvo los mayores valores en todos los índices (Fig. 3, 5, 7, 9, y 11), por lo que estos resultados se pueden explicar de dos maneras: por medio de interacciones ecológicas o por su hábitat.

En cuanto a las interacciones ecológicas, se analizaron los datos de las abundancias de erizos, junto con la abundancia de peces depredadores en las localidades estudiadas, y se observó una correlación negativa entre ellos, es decir, que al aumentar la abundancia de los peces depredadores, disminuye la abundancia de los erizos y viceversa. Se observa que, cuando los peces superan 1 ind/m², la abundancia de erizos por m² baja considerablemente (Fig. 22). Esto indica que ambas localidades se encuentran influenciadas por la depredación para controlar la abundancia de los erizos.

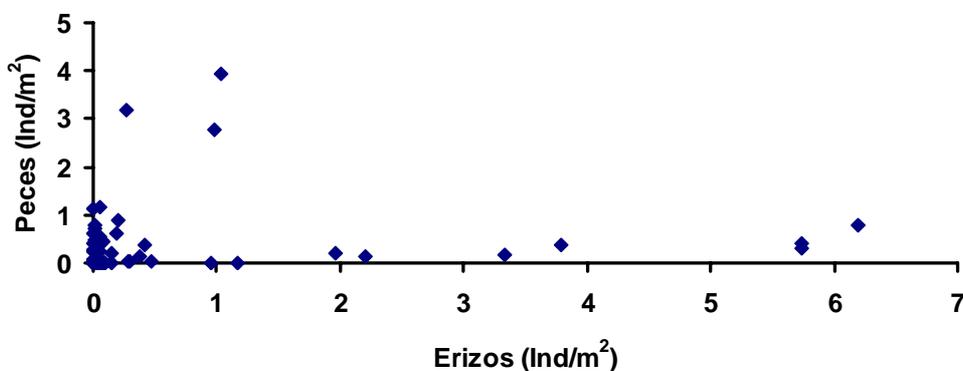


Fig. 22. Relación entre la abundancia de peces depredadores y erizos encontrados en ambas áreas estudiadas.

Analizando las diferentes especies de peces encontradas en arrecifes de Cozumel, se encontraron en su mayoría especies pertenecientes a la familia Balistidae (0.023 ± 0.002 ind/m²) y Labridae, mientras que en el Sistema Arrecifal



Veracruzano los depredadores sólo pertenecieron a la familia Labridae. Es conocido que los balístidos son mejores depredadores de los erizos que los lábridos, lo que puede explicar las menores abundancias de los erizos encontradas en los arrecifes de Cozumel (McClanahan, 1995; 1999).

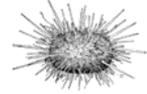
Diversos estudios demuestran una notoria diferencia en las abundancias entre erizos con relación a los peces depredadores y ramoneadores en arrecifes protegidos y no protegidos. Los arrecifes que se encuentran protegidos de la pesca están dominados por peces pertenecientes a las familias Scaridae y Acanthuridae (peces ramoneadores que compiten con los erizos por el recurso), es decir, la abundancia de erizos es menor debido a la competencia, mientras que los arrecifes que no se encuentran protegidos son dominados por los erizos como ramoneadores dominantes (Hay, 1984; Morrison, 1988; McClanahan y Mutere, 1994). Esto concuerda con lo obtenido en este estudio, donde los arrecifes de Cozumel que se encuentran protegidos hace más tiempo que los arrecifes del SAV (CONANP, 1992; INE, 1998) tuvieron una mayor abundancia de peces pertenecientes a dichas familias (0.238 ± 0.013 ind/m²) y esto indica que hay una mayor competencia de peces ramoneadores con los erizos por el recurso.

En relación con el hábitat, los altos valores de los índices obtenidos para el SAV pudieron ser resultado de la abundancia de diferentes nutrientes como los nitratos y los fosfatos, los cuales aumentan sus concentraciones en la costa debido al aporte fluvial (alcanzando los 250 µM y 130 µM respectivamente), lo que estimula la productividad primaria en los arrecifes del SAV (Vargas-Hernández, 1993; De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004). Las descargas fluviales



características de esta región afectan el entorno arrecifal (Jordán-Dahlgren, 2004), pues al acarrear una gran cantidad de sedimentos, pueden proporcionar nutrientes al mar. Esto genera una mayor cantidad de algas y por lo tanto, una mayor cantidad de alimento disponible para los erizos, dando como resultado un incremento en el número de especies, abundancia y diversidad de equinoideos en los arrecifes del SAV. Contrario a esto, las aguas adyacentes a la isla de Cozumel, cuentan con un bajo contenido de nutrientes (fosfatos $< 0.15\mu\text{M}$ y nitratos $< 1\mu\text{M}$) gracias a un movimiento constante en las masas de agua (SEMARNAP, 1998), y la falta de sistemas montañosos y fluviales que acarrean sedimentos y nutrientes al mar (García-Beltrán y Loreto-Viruel, 1997), provoca que las aguas sean más oligotróficas, afectando el crecimiento de las algas y en consecuencia, una menor cantidad de alimento para los erizos, ocasionando una menor riqueza y abundancia de especies de equinoideos y por ende, una menor diversidad.

Finalmente, la baja abundancia de erizos presente en los arrecifes de Cozumel puede también estar relacionada con la complejidad topográfica de los arrecifes y la riqueza de la criptofauna (McClanahan y Shafir, 1990; McClanahan y Mutere, 1994). A mayor cobertura y diversidad de corales, mayor será la complejidad topográfica del sustrato, es decir, existe una mayor cantidad de grietas y oquedades que pueden ser ocupadas por los erizos y, por lo tanto, aumentar su abundancia en estos lugares (Grünbaum *et al.*, 1978; Neill, 1988; McClanahan y Kurtis, 1991). Los arrecifes del SAV cuentan con una mayor cobertura de coral vivo que los arrecifes de Cozumel (35.695% y 18.075% en promedio respectivamente), por lo que los bajos valores de los índices



presentados por los erizos en Cozumel pueden deberse a la menor complejidad del sustrato que presenta la zona.

La mayor diversidad en la comunidad de equinoideos encontrada en los arrecifes del SAV ayuda a controlar la abundancia relativa de la flora, afectando directa e indirectamente a la riqueza, abundancia y distribución de otros invertebrados marinos, especialmente de los corales (dejando mayor cantidad de sustrato libre para el asentamiento de sus larvas), que alcanzan una mayor riqueza y diversidad específica y un mayor crecimiento arrecifal (Glynn *et al.*, 1979; Sammarco, 1982; Andrew, 1993).



2) FORMA Y FUNCIÓN DE LAS ESPECIES

La forma de los organismos es un parámetro basado en la filogenia de las especies, obtenida en respuesta a la variación de condiciones a lo largo del periodo de vida de dichas especies (Gould, 1985; Darwin, 1997). Se cree que las adaptaciones morfológicas reflejan las relaciones ecológicas de la especie, por lo que algunas medidas anatómicas pueden proveer una caracterización ecológica de la especie (Ricklefs *et al.*, 1981).

Por esto, los índices de diversidad morfológica y diversidad de hábitat pueden ayudar a los ecólogos a entender la cantidad y la calidad de la biodiversidad y ello puede ser evidencia de la calidad de un ecosistema (Roy y Foote, 1997; Ricklefs, 2004). Estos índices son ampliamente utilizados para organismos como los gasterópodos, y se ha encontrado que las diferentes formas son resultado de la competencia interespecífica o de la cantidad de Carbonato de Calcio (CaCO_3) en el océano profundo (McClain *et al.*, 2004; McClain, 2005). Sin embargo, la diversidad morfológica nunca ha sido empleada para los erizos de mar.

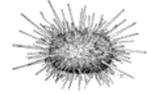
Existen diversos factores ecológicos que pueden influenciar las diferentes morfologías encontradas en las especies de erizos en los arrecifes coralinos, tales como las interacciones biológicas (Roy *et al.*, 2001), la alimentación o el movimiento, y que éstos cambian conforme a la profundidad y la latitud, provocando que las morfologías y las proporciones en el tamaño de los erizos difieran con cada especie (Jensen, 1984; Philippi y Nachtigall, 1996).



La relación entre la diversidad morfológica y la riqueza obtenida en este estudio, es altamente lineal y significativa ($R^2= 0.866$, $p<0.001$; $N=177$). Esto indica que la diversidad de formas aumentará junto con la riqueza. El lugar que obtuvo los mayores valores de riqueza y diversidad morfológica fue el Sistema Arrecifal Veracruzano (Fig. 14 y 17) y esto se puede ver inclusive dentro de cada unidad de muestreo (transecto). Esto nos dice que no existe una saturación del espacio en los arrecifes del SAV, es decir, que la competencia entre las formas de los erizos es mínima y que los recursos son mejor aprovechados en Veracruz que en los arrecifes de Cozumel (McClain *et al.*, 2004; McClain, 2005).

Se observó también que la diversidad morfológica disminuyó al aumentar la profundidad al igual que la riqueza (Fig. 15 y 18). Lo que nos indica que la cantidad de recursos disponibles para los equinoideos en los arrecifes profundos son más escasos que en los arrecifes someros, y que la competencia entre las especies podría incrementarse conforme aumenta la profundidad (McClain *et al.*, 2004; McClain, 2005). Con esto, se puede decir que, lo que afecte a la riqueza de los erizos de mar, afectará también a la diversidad morfológica de los mismos.

La diversidad morfológica se encuentra relacionada con la amplitud de hábitat, pues la presencia de diferentes morfologías explica el cumplimiento de un mayor número de funciones dentro del hábitat y una mayor cantidad empleada de recursos (Miles y Ricklefs, 1984). Los altos valores de diversidad encontrados y la separación de los puntos en el PCA, nos indican que las diferentes especies de erizos presentes en los arrecifes de Veracruz no se superponen en sus actividades dentro de la comunidad (Fig. 16). Por ejemplo, los erizos llegan a



utilizar hendiduras o huecos de diferentes tamaños, tanto creados por la topografía del sustrato como por ellos mismos y, de esta manera, las especies se mantienen ecológicamente distantes y disminuyen su competencia interespecífica (Miles y Ricklefs, 1984; McClanahan, 1988).

La amplitud de hábitat y la variedad de especies indican que en la localidad de Veracruz y, sobre todo en los arrecifes someros (Fig. 15), la cantidad de papeles que juegan los equinoideos es grande. Posiblemente, esta situación se deba a la existencia de abundantes recursos disponibles en la comunidad. A su vez, se puede decir que los arrecifes de Cozumel tienen un ambiente simplificado, quizá con recursos limitados y poco productivo (McClanahan y Kurtis, 1991; McClanahan y Mutere, 1994; García-Beltrán y Loreto-Viruel, 1997) que provoca que la cantidad de formas sea menor. Podría suponerse que el espacio exclusivo utilizado por los herbívoros se satura rápidamente, por la posible competencia con peces ramoneadores, y este tipo de ambientes no es el idóneo para la supervivencia de los erizos de mar (Morrison, 1988; McClanahan y Mutere, 1994).

Una posible consecuencia de la presencia de una mayor cantidad de formas y de una mayor amplitud de hábitat, es el ramoneo y la bioerosión diferencial, ya que existen especies de erizo que en altas abundancias causan más daño que otros al tener una mayor tasa de erosión que afecte al reclutamiento de los corales y, por ende, su diversidad (Sammarco, 1982; Glynn, 1997; Eakin, 1996; Reaka-Kudla *et al.*, 1996). De esta manera, a más formas de erizos, más se ayuda a los arrecifes a permanecer libres de algas y otros invertebrados sésiles, y a lograr una mayor tasa de reclutamiento coralino



(Sammarco, 1982; Morrison, 1988; Coyer *et al.*, 1993; Carpenter y Edmunds, 2006).

También, a mayor diversidad de erizos la tasa de bioerosión/depositación del carbonato de calcio aumenta, además de la diversidad del tamaño de grano del mismo, la cual es más alta y más efectiva que en aquellos ambientes donde los peces son los ramoneadores y bioerosionadores dominantes (Glynn, 1997). Los arrecifes del SAV pueden llegar a tener una mayor tasa de bioerosión/cementación, lo cual favorece al crecimiento de los corales, a pesar de que las características ambientales donde se desarrollan no sean las más favorables (Jordán-Dahlgren, 2004). Además, a mayor bioerosión de CaCO_3 , mayor será la tasa de cementación del mismo, esto favorece a que la tasa de crecimiento de coral sea más elevada que en otros lugares. Siguiendo este concepto, podría explicarse lo que está sucediendo en el arrecife Alacranes (Sonda de Campeche), el cual es conocido como el arrecife con mayor tasa de crecimiento del mundo (McIntyre *et al.*, 1977). Tal variedad de formas en los equinoideos, da como resultado una mayor eficiencia en el crecimiento coralino, debido a los diferentes tipos de sedimento creado por los erizos.

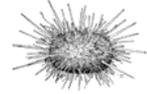


3) SIMILITUD DE LAS ASOCIACIONES

Al comparar entre las semejanzas de las diferentes profundidades estudiadas, se puede observar en la Figura 19, la formación de dos grupos relativamente definidos, uno para los arrecifes someros y el otro que representa a los arrecifes profundos; sin embargo, cabe mencionar que el nivel de estrés (stress) obtenido en el análisis es alto (0.1; Clarke y Warwick, 2001). Dicha separación encontrada entre profundidades es debida principalmente a las diferencias en las abundancias de las especies en los diferentes niveles de profundidad (Fig. 6; Tabla 11).

Al realizar la comparación entre las diferentes localidades (Fig. 20), se observa algo similar, pues es notoria una separación de los grupos, sin embargo, el nivel de estrés (stress) vuelve a ser un poco alto (0.1). Esto demuestra que las estructuras comunitarias de los erizos en las localidades de Cozumel y de Veracruz son parecidas en cuanto a la riqueza de las especies, puesto que se encontraron 4 especies en común, pero pueden separarse, debido a las diferencias en las abundancias presentadas por dichas especies (Tabla 12) y por la presencia de dos especies no compartidas entre ambas localidades (*L. williamsi* y *Arbacia punctulata*; Tablas 2 y 3).

Existen diversas razones por las cuales no se observan agrupamientos definidos. Inicialmente, los erizos pueden habitar en casi cualquier lugar de fondo rocoso, siendo muy tolerantes a diferentes condiciones oceanográficas (Birkeland, 1989), por lo que éstas generalmente no son de gran influencia para los erizos. Además, ya que las especies observadas en este trabajo poseen un amplio rango



de distribución batimétrica (con un promedio de entre 100 y 150 m) y longitudinal (desde los 34°N hasta 10°S; Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2008), es factible que todas sean euritermas y que toleren cambios de temperatura a lo largo de su distribución.

Por otro lado, los erizos son organismos generalistas y comen todo tipo de algas e invertebrados incrustantes (Randall *et al.*, 1964; Birkeland, 1989), por lo que su alimentación tampoco es un factor limitante (James, 2000; Lawrence, 2001), y por ello no debe influenciar, de manera relevante, su distribución dentro del área de estudio.

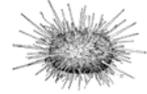
El reclutamiento también es considerado como un factor clave para definir la distribución, no solo de equinoideos, sino de la mayoría de los organismos bentónicos (Roughgarden *et al.*, 1985; Pineda, 2000). Sin embargo, es bien conocido que los equinoideos no tienen una regularidad en el reclutamiento, es decir, puede haber enormes variaciones en las abundancias de los reclutas en las localidades dadas, al comparar entre meses o años (Ebert, 1983; Lambert y Harris, 2000).

A pesar de que hubo diferencias significativas en todos los índices comunitarios (Fig. 3 - 12), no fue posible detectar un patrón claro de agrupamiento en el análisis de escalamiento. Se puede decir que las localidades estudiadas se encuentran ligeramente diferenciadas en cuanto a la fauna de erizos a nivel regional y que, a nivel local, las comunidades se encuentran influenciadas por procesos propios del hábitat (Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008).



CONCLUSIONES

- Durante el trabajo de campo se encontraron 6 especies de erizos regulares repartidas en 5 géneros y 5 familias: *Diadema antillarum*, *Echinometra viridis*, *E. lucunter*, *Eucidaris tribuloides*, *Arbacia punctulata* y *Lytechinus williamsi*.
- La especie *Echinometra viridis* dominó tanto en Veracruz como en Cozumel, al igual que en otros ecosistemas a lo largo del Caribe.
- Los arrecifes someros de ambas localidades obtuvieron los mayores valores en todos los índices analizados: S, N, H', J', Δ^* , Diversidad Morfológica, Diversidad de hábitat y nMDS; ello se puede deber a la acción de diferentes factores: mayor abundancia de alimento y menor presión de depredación en aguas someras.
- La localidad de Veracruz fue la que obtuvo mayores valores en los diferentes índices, esto puede deberse a una mayor abundancia de peces ramoneadores que compiten por el recurso con los erizos en Cozumel y una mayor productividad primaria en Veracruz producto de las descargas fluviales.
- La diversidad morfológica fue más alta en Veracruz que en Cozumel y también en los arrecifes someros, indicando una menor competencia entre las formas de erizos y un mejor aprovechamiento del recurso.
- Existieron diferencias entre las localidades para la amplitud de hábitat. Esto quiere decir que las funciones que realizan los equinoideos en los arrecifes de Veracruz son más que en las de Cozumel, aumentando su importancia ecológica en estos lugares. Esto se puede deber a que las diferentes



especies ocupan diferentes áreas dentro del sustrato y a la disponibilidad de recursos dentro de la comunidad. Lo cual quiere decir que las especies de erizos no se superponen en sus actividades dentro de la comunidad. Y que es posible debido a la existencia de abundantes recursos disponibles en estos ambientes.



LITERATURA CITADA

- Aldeco-Ramírez, J. y M. Sánchez-Juárez. 2002. *Ambiente marino y estuarino en la pesca en Veracruz y su perspectiva desarrollo*. SAGARPA. Universidad de Veracruz. 1-11.
- Almada-Villela, P.C., P. F. Sale, G. Gold Bouchot y B. Kjerfve. 2003. *Manual de métodos para el programa de monitoreo sinóptico del SAM. Coastal Resources Multi-complex Building*. Belice. 158 p.
- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*. 74:292-302.
- Arenas-Fuentes, V. y S. Cruz. 2005. *Monitoreo de contaminantes en el área natural protegida Sistema Arrecifal Veracruzano*. Golfo de México. INE. 1.
- Arriaga-Carrera, L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López y V. Aguilar-Sierra (coordinadores). 1998. *Regiones prioritarias marinas de México*. CONABIO, México. 1.
- Arias-González, J. E. 1998. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the south of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology*. 53(A):236-255.
- Barajas-Piña, J. J. en prep. *Estructura comunitaria de componentes arrecifales en dos Parques Nacionales y su uso como indicador en cuestiones de manejo y conservación*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México, D.F.
- Bak, R.P.M. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*. 13:99-103.
- Benedetti-Cecchi, L. 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky shore assemblages. *Ecological Monographs*. 70:45-72.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. Victoria. 658 p.
- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral-reef communities. pp. 23-79. *En: Jangous, M. y J.M. Lawrence. (Eds). Echinoderm Studies Vol. 3*. A.A. Balkema, Rotterdam.



- Bravo-Tzompantzi, D., F.A. Solís-Marín, A. Laguarda-Figueras, M. Abreu-Pérez y A. Durán-González. 1999. Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Caribe Mexicano: Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Avicennia* 10/11: 43-72.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill. New York. 448 p.
- Browne-Harvey, E. 1956. *The american Arbacia and other sea urchins*. Princeton University Press. 298 p.
- Brusca, R.C. 1980. *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*. 2nd ed. University of Arizona Press, Tucson. 513 p.
- Brusca, R.C. y G. J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 895 p.
- Carpenter, R. C. 1981. Grazing by Diadema antillarum (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *Journal of Marine Resources*. 39:749-765.
- Carpenter, R.C. 1984. Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid Diadema antillarum. *Marine Biology*. 82:101-108.
- Carpenter, R.C. 1988. Mass-mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA. 85:511–514.
- Carpenter, R. C. 1990. Mass mortality of Diadema antillarum: Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*. 104:67-77.
- Carpenter, R. C. y P. J. Edmunds. 2006. Local and regional scale recovery of Diadema promotes recruitment of scleractinian corals. *Ecology Letters*. 9:271-280.
- Carpenter, K. E., R. I. Micalat, W. D. Albaladejo y V. T. Corpuz. 1981. The influence of substrate structure of the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proceedings of 4th International Coral Reef Symposium*, Manila. 2:497–502.
- Caso, M. E. 1948. Contribución al conocimiento de los Equinodermos de México. II. Algunas especies de equinoideos litorales. *Anales del Instituto de Biología. UNAM*. 19:183-231.



- Caso, M. E. 1961. *Los Equinodermos de México*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 338 p.
- Caso, M. E. 1971. Contribución al conocimiento de los equinoideos de México. Estudio morfológico de Brissopsis alta Mortensen, erizo de profundidad. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Ciencias del Mar y Limnología*. 42:41-56.
- Caso, M. E. 1974. Contribución al estudio de los equinoideos de México, morfología de Tripneustes depressus Agassiz y estudio comparativo entre T. ventricosus y T. depressus. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. 1-24.
- Caso, M. E. 1979a. Descripción de una nueva especie de ofiuroideo de la Laguna de Términos, Amphiodia quillermosoberoni sp. nov. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. México. 6:161-184.
- Caso, M. E. 1979b. Los equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea y Echinoidea) de la Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. México. Publicación Especial. 3:1-186.
- Caso, M. E., A. Laguarda-Figueras, F. A. Solís-Marín, A. Ortega-Salas, A. L. Durán-González. 1994. Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de equinodermos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. 21: 67-85.
- Caso, M. E., A. Laguarda-Figueras, F. A. Solís-Marín, A. Ortega-Salas y A. de la Luz Durán-González. 1996. Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de equinodermos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM* 22:101-119.
- Chapman, M. G. 2002. Patterns of spatial and temporal variation of macrofauna, under boulders in a sheltered boulder field. *Austral Ecology*. 27:211-228.
- Chávez, G., J. Candela y J. Ochoa. 2003. Subnertial flows and transports in Cozumel Channel. *Journal of Geophysical Research*. 108: 1-11.
- Cintra-Buenrostro, C. E., H. Reyes-Bonilla y O. Arizpe-Covarrubias. 1998. Los



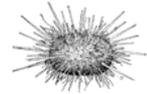
- equinodermos (Echinodermata) del arrecife de Cabo Pulmo, Pacífico de México. *Revista de Biología Tropical*. 46: 341-344.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*. 35: 523-531.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth. 171 p.
- CONANP. 1992. *Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano*. 21 p.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1310.
- Coyer, J. A., R. F. Ambrose, J. M. Engle y J. C. Carroll. 1993. Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 167: 21-37.
- Darwin, C. 1997. *On the origin of species*. 2nd edition (based on the first edition). Elecbook. London. 421 p.
- De la Lanza-Espino, G. y J. C. Gómez-Rojas. 2004. Características físicas y químicas del Golfo de México. pp. 103 - 132. *En*. Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra. (Comps). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. INE. México.
- Durán-González, A., A. Laguarda-Figueras, F. A. Solís-Marín, B. E. Buitrón-Sánchez, C. Gust-Ahearn y J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. pp. 233-244. *En*. Alvarado, J. J. y J. Cortés. (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Eakin, C. M. 1996. Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at UVA Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*. 15(2):109-119.
- Ebert, T. A. 1983. Recruitment in echinoderms. pp. 169-203. *En*. Jangoux, M. y J. M. Lawrence. (Eds). *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema, Rotterdam.



- Edmunds, P.J. y R. C. Carpenter. 2001. Recovery of Diadema antillarum reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 98(9): 5067-5071.
- Ellis, J. L. y S. I. Roger. 2000. The distribution, relative abundance and diversity of echinoderms in the eastern English Channel, Bristol Channel and Irish Sea. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*. 80: 127-138.
- Emlet, R. B. 1995. Developmental mode and species geographic range in regular sea urchins (Echinodermata:Echinoidea). *Evolution*. 49(3): 476:489.
- Foote, M. 1993. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*. 19(2): 185-204.
- Foote, M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 129-152.
- Freeland, G. y R. Dietz. 1971. Plate tectonics evolution of Caribbean-Gulf of México region. *Nature*. 232: 20-23.
- Gamboa, C. J. A. 1978. *Estudio preliminar acerca de la fauna de equinodermos de la costa Norte del estado de Veracruz*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Nuevo León. México. 121 p.
- García-Beltrán, G. y R. M. Loreto-Viruel. 1997. *Caracterización de los arrecifes coralinos de Isla Cozumel, Quintana Roo, México*. Amigos de Sian Ka'an. 99 p.
- Glynn, P. W. 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. pp. 68-95. *En*. Birkeland, C. (Ed). *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, International Thomson Publ. New York.
- Glynn, P. W., G. M. Wellington y C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galapagos: limitation by sea urchins. *Science*. 203: 47-49.
- González-Azcárraga, A. 2006. *Estructura de las Asociaciones de erizos de mar (Echinoidea:Regularia) en arrecifes rocosos del oeste del Golfo de California, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 67 p.



- Gotelli, N. J. y A. E. Ellison. 2004. *A primer of ecological statistics*. Sinauer, San Francisco. 492 p.
- Gould, S. J. 1985. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press. Harvard. 520 p.
- Gould, S. J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Belknap, Harvard. 1464 p.
- Griffin, S. P., R. P. García y E. Weil. 2003. Bioerosion in coral reef communities in southwest Puerto Rico by the sea urchin Echinometra viridis. *Marine Biology*. 143: 79-84.
- Grünbaum, H., G. Bergman, D. P. Abbott y J. L. Ogden. 1978. Intraespecific agonistic behavior of the rock boring sea urchin Echinometra lucunter (L.). *Bulletin of Marine Sciences*. 28: 181-188.
- Gutiérrez, D., C. García-Saez, M. Lara y C. Padilla. 1993. Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo. pp. 787-806. *En*: S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González. (Comps). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO, Chetumal.
- Haley, M. P. y J. L. Solandt. 2001. Population fluctuations of the sea urchins Diadema antillarum and Tripneustes ventricosus at Discovery Bay, Jamaica: A case of biological succession?. *Caribbean Journal of Science*. 37(3-4): 239-245.
- Halffter, G y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la Biodiversidad?. pp. 3-24. *En*. Halffter, G. (Comp). *La Diversidad biológica de Iberoamérica I*. Instituto de Ecología. A. C. México.
- Hay, M. E. 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical?. *Ecology*. 65(2): 446-454.
- Hay, M. E. y P. R. Taylor. 1985. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecología*. 65: 591-598.
- Hendler, G., J. E. Millar, D. L. Pawson y P. M. Kier. 1995. *Sea stars, sea urchins and allies*. Smithsonian Institution. 390 p.
- Herrera-Escalante, T., R. A. López-Pérez y G. E. Leyte-Morales. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin Diadema mexicanum (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western México. pp. 263-273. *En*. Alvarado, J.J. y J.



- Cortés. (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Horta-Puga, G. y J. P. Carricart-Gavinet. 1993. Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México. pp. 64-78. *En*. Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO/CIQRO. México, D.F.
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*. 265: 1547-1551.
- Humann, P. y N. Deloach. 2001. *Reef creature identification*. New World Publications. Jacksonville, Fl. 448 p.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. 702 p.
- I. N. E. 1998. *Programa de Manejo Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel, Quintana Roo*. SEMARNAP. Instituto Nacional de Ecología, México. 165 p.
- INEGI. 2001. *Cuaderno estadístico municipal*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México. 4 p.
- Irving, A. D. y D. Connell. 2002. Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal versus invertebrate dominated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*. 245: 83-91.
- James, D. W. 2000. Diet, movement and covering behavior of the sea urchin Toxopneustes roseus in rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Marine Biology*. 137: 913-923.
- Jangoux, M. y J. M. Lawrence. (Eds). 1982. *Echinoderm nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam. 254 p.
- Jangoux, M. y J. M. Lawrence. 1989. *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema. Rotterdam. Brookfield. 383 p.
- Jensen, M. 1984. Functional morphology of test, lantern and tube feet ampullae system in flexible and rigid sea urchins (Echinoidea). *Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference*. 281 – 288.



- Jongman, R. H. G., C. J. F. Ter Braak, y O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 324 p.
- Jordan, E. 1988. Arrecifes profundos en la isla de Cozumel, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM*. 15(2): 1-22.
- Jordan-Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of México: evidence of sporadic ecological connectivity?. *Coral Reefs*. 21: 205-215.
- Jordán-Dahlgren, E. 2004. Los arrecifes coralinos del Golfo de México: Caracterización y Diagnóstico. pp. 555-570. *En*. Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra. (Eds). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México Vol. 1*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. INE. México.
- Kelly, M. S. 2005. Echinoderms: Their Culture and Bioactive Compounds. pp. 139-151. *En*. Matranga, V. *Progress in molecular and subcellular biology: Subseries marine molecular biotechnology: Echinodermata*. Springer-Verlag. Berlín.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. 2° ed. Benjamin Cummings, San Francisco. 624 p.
- Laguarda-Figueras, A., A. I. Gutiérrez-Castro, F. A. Solís-Marín, A. Durán-González, C. Gust-Ahearn y J. Torres-Vega. 2005a. Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Golfo de México. pp. 69-108. *En*. Alvarado, J.J. y J. Cortés. (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Laguarda-Figueras, A., F. A. Solís-Marín, A. Durán-González, C. Gust-Ahearn, B. E. Buitrón-Sánchez y J. Torres-Vega. 2005b. Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Mexicano. pp. 109-122. *En* Alvarado, J.J. y J. Cortés. (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Lambert, D. M. y L. G. Harris. 2000. Larval settlement of the green sea urchin, *Strongylocentrotus doebrachiensis*, in the southern Gulf of Maine. *Invertebrate Biology*. 119(4): 403-409.



- Lara, M., L. Jacome y C. Padilla. 1995. Caracterización de la comunidad de los equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. *Resumen. XIII Congreso Nacional de Zoología*. Morelia Michoacán, México. 65 p.
- Larkum, A. W. D., E. A. Drew y R. N. Crossett. 1967. The vertical distribution of attached marine algae in Malta. *The Journal of Ecology*. 55(2): 361-371.
- Lawrence, J. M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 13: 213-286.
- Lawrence, J. M. 1987. *A functional biology of echinoderms*. Croom Helm, London. 340 p.
- Lawrence, J. M. 2001. The edible sea urchins. pp. 1-4. *En*. Lawrence, J.M. Ed. *Edible sea urchins: Biology and Ecology*. Elsevier. Amsterdam.
- Lessios, H. A., M. J. Garrido y B.D. Kessing. 2001. Demographic history of Diadema antillarum, a keystone herbivore of Caribbean reefs. *Proceedings of the Royal Society of London*. 268: 2347-2353.
- Lewis, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*. 56(3): 183-200.
- Levitan, D. R. 1988. Algal-urchin biomass responses following mass mortality of Diadema antillarum Philippi at Saint John, U.S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 119: 167-178.
- McClain, C.R. 2005. Bathymetric patterns of morphological disparity in deep-sea gastropods from the western North Atlantic basin. *Evolution*. 59(7): 1492-1499.
- McClain, C.R., N.A. Johnson, M.A. Rex. 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. *Evolution*. 58(2): 338-348.
- McClanahan, T.R. 1988. Coexistence in a sea urchin guild and its implications to coral reef diversity and degradation. *Oecología*. 77: 210-218.
- McClanahan, T.R. 1989. Kenyan coral reef-associated gastropod fauna: a comparison between protected and unprotected reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 53: 11-20.



- McClanahan, T. R. 1995. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Echinometra mathaei* in Kenyan coral-reef marine parks. *Environmental Biology of Fishes*. 43: 187-193.
- McClanahan, T. R. 1998. Predation and the distribution and abundance of tropical sea urchin populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 221: 231-255.
- McClanahan, T.R. 1999. Predation and the control of the sea urchin *Echinometra viridis* and fleshy algae in the patch reefs of Glovers Reef, Belize. *Ecosystems*. 2: 511-523.
- McClanahan, T.R. y J.D. Kurtis. 1991. Population regulation of the rock-boring sea urchin *Echinometra mathaei* (de Bainville). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 147: 121-146.
- McClanahan, T.R. y N.A. Muthiga. 1989. Patterns of predation on a sea urchin, *Echinometra mathaei* (de Balinville), on Kenyan coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 126:77-94.
- McClanahan, T. R. y J.C. Mutere. 1994. Coral and sea urchin assemblage structure and interrelationships in Kenyan reef lagoons. *Hidrobiología*. 286: 109-124.
- McClanahan, T.R. y S.H. Shafir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecología*. 83: 362-370.
- McClanahan, T.R., A.T. Kamukuru, N.A. Muthiga, M. Gilagabher-Yebio y D. Obura. 1996. Effect of Sea Urchin Reductions on algae, coral and fish populations. *Conservation Biology*. 10: 136-154.
- McCormick, M.I. 1994. Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 87-96.
- McCune, B., J.B. Grace y D.L. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MJM Software Design. 300 p.
- McIntyre, I.G., R.B. Burke, R. Stuckenrath. 1977. Thickest recorded Holocene reef section, Isla Perez core hole, Alacran Reef, México. *Geology*. 5: 749-754.



- McPherson, B. F. 1969. Studies on the biology of tropical sea urchins, Echinometra lucunter and Echinometra viridis. *Bulletin of Marine Science*. 19(1): 194-213.
- Menge, B.A. 1982. Effects of feeding on the environment. pp. 521-551. En M. Jangoux y J.M. Lawrence. (Eds). *Echinoderm nutrition*. Balkema, Rotterdam.
- Miles, D.B. y R.E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology*. 65: 1629-1640.
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. pp. 183-201. En. Lavín, M.F. (Ed). *Contribución a la Oceanografía física en México*. Unión Geofísica Mexicana.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas de León y H. Velasco-Mendoza. 2004. La Hidrodinámica del Golfo de México. pp. 47-68. En. Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Comps). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. I.N.E. México.
- Moreno, C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Manuales y Tesis SEA. Zaragoza. México. 84 p.
- Morrison D. 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*. 69: 1367-82.
- Muckelbauer, G. 1990. The shelf of Cozumel, México: topography and organisms. *Facies*. 23: 185-240.
- Neill, J.B. 1988. Experimental analysis of burrow defense in Echinometra mathaei (de Blainville) on an Indo-West Pacific reef flat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 115: 127-136.
- O'Hara, T.D. y G.C.B. Poore. 2000. Patterns of distribution for southern Australian marine echinoderms and decapods. *Journal of Biogeography*. 27: 1321-1335.
- Ochoa, J., J. Sheinbaum, A. Badan, J. Candela y D. Wilson. 2001. Geostrophy via potencial vorticity inversion in the Yucatán channel. *Journal of Marine Research*. 59: 725-747.
- Orbe, M.A.A. 1971. *Contribución al conocimiento de los cidaroideos de México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 34 p.



- Philippi, U. y W. Nachtigall. 1996. Functional morphology of regular echinoid tests (Echinodermata:Echinoida): a finite element study. *Zoomorphology*. 116: 35-50.
- Pica-Granados, Y., M.G. Ponce-Velez, M.E. Barrón-Echaury. 1991. Oceanografía geológica del Golfo de México y Mar Caribe mexicano. pp. 3-29. En: de la Lanza-Espino, G (Comp). *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT Editor.
- Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, Potentials and Pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific*. 1: 84-105.
- Price, A.R.G., M.J. Keeling y C.J. O'Callaghan. 1999. Ocean-scale patterns of "biodiversity" of Atlantic asteroids determined from taxonomic distinctiveness and other measures. *Biological Journal of Linnean Society*. 66: 187-203.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder, W.A. Starck II. 1964. Notes on the biology of the Echinoid Diadema antillarum. *Caribbean Journal of Science*. 4(2-3): 421-433.
- Reaka-Kudla, M.L., J.S. Feingold y P.W. Glynn. 1996. Experimental studies of rapid bioerosión of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs*. 15(2): 101-107.
- Reyes-Bonilla, H. 1995. Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) from Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de Investigación Científica UABCS, serie Ciencias del Mar*. 6: 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. y L.E. Calderón-Aguilera. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, México. *Marine Ecology*. 20: 347-357.
- Reyes-Bonilla, H., A. González-Azcárraga y A. Rojas-Sierra. 2005. Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México. pp. 233-244. En: Alvarado, J.J. y J. Cortés (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Reynolds, J.D. 2002. Life histories and extinction risk. pp. 195-217. En Blackburn T.M. y K.J. Gaston. Eds. *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell, London.



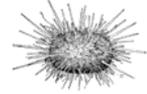
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E., D. Cochran y E.R. Pianka. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*. 62: 1474-1483.
- Rodríguez-Zaragoza, F.A. y J.E. Arias-González. 2008. Additive Diversity partitioning on reef fishes across multiple spatial scales. *Caribbean Journal of Science*. 44(1): 90-101.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 458 p.
- Roughgarden, J., Y. Iwasa, y C. Baxter. 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology*. 66(1): 54:67.
- Roy, K. y M. Foote. 1997. Morphological approaches to measure biodiversity. *Trends in Ecology Evolution*. 12: 277-281.
- Roy, K., D.P. Balch y M.E Hellberg. 2001. Spatial patterns of morphological diversity across the Indo Pacific: analyses using strombid gastropods. *Proceedings of the Royal Society of London*. 268: 1-6.
- Ruyter Van Steveninck, E.D. y R.P. Bak. 1986. Changes in abundance of coral-reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin Diadema antillarum. *Marine Ecology Progress Series*. 34: 87-94.
- Sammarco, P.W. 1980. Diadema and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 45: 245–272.
- Sammarco, P.W. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities, whole reef manipulation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 61: 31-55.
- Sammarco, P.W. y A.H. Williams. 1982. Damselfish territoriality: Influence on Diadema distribution and implicatios for coral reef community structure. *Marine Ecology Progress Series*. 8: 53-59.



- SEMARNAP. 1998. *Programa de manejo Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel, Quintana Roo. México*. Coordinación de publicaciones y participación social. 165 p.
- Shepherd, U.L. 1998. A comparison of species diversity and morphological diversity across the North American latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*. 25: 19-29.
- Solís-Marín, F.A. y A. Laguarda-Figueras. 2008. Los equinodermos de isla Cozumel. pp. 187-214. *En*. Mejía-Ortíz, M.L. (Ed). *Biodiversidad de la Isla de Cozumel*. Universidad de Quintana Roo, CONABIO. México.
- Solís-Marín, F.A., A. Laguarda-Figueras y M.A. Gordillo-Hernández. 2008. Estudio taxonómico de los equinodermos del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. pp. 72-100. *En*. Granados-Barba, A., L. Abarca-Arenas y J.M. Vargas-Hernández. (Eds). *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. México.
- Solís-Marín, F.A., M.D. Herrero-Pérezrul, A. Laguarda-Figueras y J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y equinoideos de México (Echinodermata). pp. 91-105. *En*. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González. (Eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO, Chetumal.
- Solís-Marín, F.A., H. Reyes-Bonilla, M.D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias y A. Laguarda-Figueras. 1997. Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*. 23: 249-263.
- Solís-Marín, F.A., A. Laguarda-Figueras, A. Durán-González, C. Gust-Ahearn y J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. pp. 123-137. *En*. Alvarado, J.J. y J. Cortés. (Eds). *Estudios Latinoamericanos en Equinodermos*. Suplemento de la Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Steneck, R.S. 1983. Quantifying herbivory on coral reefs: just scratching the surface and still biting off more than we can chew. pp. 103-111. *En*. Reaka, M.L. (Ed). *The ecology of deep and shallow coral reefs*. Symposia series for undersea research. Vol 1. Office of Undersea Research. NOAA. Rockville, Maryland. USA.



- Tilman, D. y C. Lehman. 2001. Biodiversity, composition and ecosystem processes: theory and concept. pp. 9-41. *En*. Kinzig, A.P., S.W. Pacala y D. Tilman (Eds). *The functional consequences of biodiversity. Monographs in Population Biology* 33. Princeton University Press, Princeton.
- Torres-Martínez, M.A. 2008. *Amplitud de nicho alimentario, utilización de sedimento, reproducción y distribución de Meoma ventricosa grandis Gray, 1851, (Echinodermata:Brissidae) en el canal Boca Chica, Acapulco, Guerrero, México*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México, D.F. 64 p.
- Trujillo-Luna, B.R. y N.E. Gonzalez-Vallejo. 2006. Equinodermos (Echinodermata) de la colección de referencia de bentos costero de ECOSUR. *Universidad y Ciencia*. 22(1): 83-88.
- Vargas-Hernández, J. 1993. Sistema Arrecifal Veracruzano. pp. 559-575. *En*. Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González (Comps). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO.
- Vázquez-Botello, A., S. Villanueva-Fragoso y L. Rosales-Hoz. 2004. Distribución y contaminación de metales en el Golfo de México. pp. 683-712. *En*. Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra. (Comps). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Vol. II*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales: INE. México.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*. 35: 532-543.
- Williams S. L. y R. C. Carpenter. 1988. Nitrogen-limited primary productivity of coral reef algal turfs: potential contribution of ammonium excreted by Diadema antillarum. *Marine Ecology Progress Series*. 47: 145-52.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*. 61(4): 343-365.
- Woodward F. I. y C.K. Kelly. 2002. Why are species not more widely distributed?



Physiological and environmental limits. pp. 239-255. *En*. Blackburn T.M. y K.J. Gaston. (Eds). *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell, London.

Worbis, T. H. 1986. *Introducción al conocimiento de los equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) de la costa de Tamaulipas y Norte del estado de Veracruz, México*. Tesis profesional. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad del Noreste. Tampico. 59 p.

Wust, G. 1964. *Stratification and circulation in the Antillean-Caribbean basins*. Columbia University Press. New York. 201 p.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 th Ed. Prentice Hall, Upper Saddle River. 1046 p.