



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA

**“ESTRUCTURA COMUNITARIA COMPARATIVA DE LOS ERIZOS DE MAR
(ECHINOIDEA: REGULARIA) EN ARRECIFES DEL PACÍFICO MEXICANO”**

TESIS

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGO MARINO**

PRESENTA

GEORGINA RAMÍREZ ORTÍZ

Director: Dr. Héctor Reyes Bonilla

Noviembre 2010.

...yo, en la proa, pequeña
inhumana,
perdida,
aún sin razón ni canto,
ni alegría,
atada al movimiento de las aguas,
que iban entre los montes apartando
para mí sola aquellas soledades
para mí sola aquel camino puro,
para mí sola el universo...

Hija de aquellos ríos
me mantuve
corriendo por la tierra,
por las mismas orillas
hacia la misma espuma
y cuando el mar de entonces
se desplomó como una torre herida
se incorporó encrespado de su furia,
salí de las raíces,
se me agrandó la patria,
se rompió la unidad de la madera:
la cárcel de los bosques
abrió una puerta verde
por donde entró la ola con su trueno
y se extendió mi vida
con un golpe de mar, en el espacio.

Fragmentos de "El Primer Mar" (Neruda 1964).

A mis padres...

AGRADECIMIENTOS

LOS PADRES

Esta tesis es enteramente suya, gracias por confiar en mí y dejarme salir de casa para abrir mis horizontes. A tí Linda, por tu ejemplo académico-perfeccionista, por demostrarme que todo se puede a pesar de los obstáculos, gracias a ti hoy sé que esta es la primera tesis de varias y que el camino va a ser difícil pero si te tengo a mi lado (aunque sea por teléfono) todo lo puedo. A ti Jorge, mi mayor ejemplo de responsabilidad laboral, gracias por estar ahí siempre, tempranito, amable, atento y trabajador como eres, espero algún día ser más como tú. Los amo.

LOS ACADÉMICOS

A Héctor Reyes Bonilla porque razones sobran para agradecerte, simplemente soy una persona diferente desde que entré a tu laboratorio. Mil gracias por tus enseñanzas, por obligarme a socializar y hablar, por tantas salidas de campo que me llevaron a lugares increíbles, por las oportunidades de trabajo, por los libros y las pláticas, por presionarme para que por fin me decidiera a crecer y terminara esta tesis pero sobre todo por tu amistad. Llevaré por siempre conmigo el estigma de ser tu hija académica con toda la responsabilidad e inteligencia que esto conlleva.

A Juan José Alvarado porque las cosas nunca salen como uno quiere, pero salen...Gracias por tener tantas expectativas en mí aunque a veces no pueda cumplirlas, por tu apoyo y ayuda desde las primeras ideas de esta tesis, por atiborrarme de artículos, por las correcciones sangrientas, por tu tiempo...He aprendido mucho de ti, espero algún día hacerte sentir orgulloso.

A Marco Medina, muchas gracias por tus primeras clases de invertebrados que me hicieron aborrecerlos a todos y quedarme solo con los equinodermos, por siempre estar al pendiente de nosotros, tus alumnos y por el tiempo dedicado a esta tesis...

A Luis Hernández por ser el jefe más paciente (prometo ponerme al corriente lo más pronto posible), gracias por las salidas de campo, por darme la oportunidad de trabajar contigo, de terminar mi tesis y por el apoyo tuyo y de Laurence...

A Dinorah Herrero por las salidas de campo en las que siempre fuiste la mejor alcahueta, por las oportunidades de trabajo, los ánimos, las pláticas y las confidencias...Espero que algún día podamos trabajar juntas...

A todos mis profesores, me llevo lo mejor de ustedes, aprendí demasiado de cada uno y se los agradezco...

LOS DINEROS

A CONACYT por la beca Apoyo para Investigadores Nacionales para el Fortalecimiento de Actividades de Tutoría y Asesoría de Estudiantes de Nivel Licenciatura (clave 104026) para realizar mis muestreos de campo y poder asistir al XIII Congreso Latioamericano de Ciencias del Mar. A la SEP por la Beca de Titulación (Folio: 20090089022) para concluir esta investigación. A los proyectos INESEMARNAT-CONACYT 0233390, CONACYT-SEMARNAT 2002-CO-01-189, CONABIO AS007, y CONACYT 37528-B, otorgados a Luis Calderón Aguilera (CICESE) y Héctor Reyes Bonilla (UABCS).

LOS CONTRIBUYENTES

Agradezco a los investigadores que participaron en la toma de datos de campo y a sus equipos de trabajo: Andrés López (UMAR, Puerto Ángel), Amílcar Cupul (Centro Universitario de la Costa UDG, Puerto Vallarta), Ma. Dinorah Herrero (CICIMAR, La Paz) y Fabián Rodríguez (CUCBA, UDG). De igual manera, a Yuliana Bedolla (UABC, Ensenada) y Octavio Aburto (Scripps Institution of Oceanography) por los datos de Revillagigedo.

Un agradecimiento muy especial a todos los que contribuyeron en mi salida de Caleta de Campos: a la X Zona Naval y a la Teniente Miramar por brindarme su apoyo en el llenado de tanques y seguridad en los buceos, compañía de Buceo Industrial, Protección Civil de Morelia y a Edson Keri, Carlos Pimentel, Tiburcio Ponce y Buceo Tiburón Morelia, a las chicas super-tronadas por su trabajo impecable, a los compas de la Palapa "Juanita", a mi mejor amigo por lanzarse conmigo en mi cruel momento de desesperación y ayudarme a planearlo todo (Te

quiero), a la mejor cocinera (Linda) y sobre todo al mejor chofer (Jorge), por llevarme a esta loca aventura y a todas las que le siguieron, que espero no sean las únicas.

A Buceo Neptuno, Manzanillo y Buceo Mantaraya, Acapulco por su apoyo...

LAS FAMILIAS

A mi tío David porque este sueño empezó contigo, gracias por inspirarme, por compartirme tu experiencia en el Servicio social y por apoyarme...

A mi familia LAVISA, gracias a todos por los momentos, las enseñanzas en campo y en el procesamiento de datos, por aguantar mis ratos de emo y sobre todo porque me enseñaron a compartir: Nu, Chun, Sara, Leo, Manon, Nan, Gaby, Drew, Dany, Cochi, Saúl, Peter, Greñas, Ari, Alexa y demás... Todos son personas increíblemente capaces y sé que van a llegar lejos... Los quiero mucho...

A mi hermano Jorge Xavier. Gracias por el apoyo, por las carencias y por todos los momentos malos en los que no pude estar. Eres grande.

A mis incondicionales (Jairo, Fletes, Tzitziki, Ale y Kiwi) por compartirme parte de su vida, por ayudarme a crecer y crecer conmigo, por las alegrías y tristezas que pasamos juntos y porque a pesar de la distancia siguen en mi corazón....

A cuatro personas muy importantes durante mi carrera y mi vida (Anaur, Ulises, Héctor y Rosy), porque me han apoyado de todas las formas posibles (y hasta imposibles) sin tener obligación de hacerlo, me faltan palabras para describir todo lo que han hecho por mí y lo mucho que se los agradezco... Los amo.

A las familias Ramírez, Ortíz y Maldonado por todo el apoyo que me han brindado a mí y a mis padres durante este proceso... A la familia Villalón-Ramos por hacerme sentir parte de ustedes, por la amistad y por todos los buenos momentos que compartimos... A mi primo Alexis por ser amigo de verdad y por ser mi "recogedor oficial de aeropuertos" y "hospedador eterno"... Te quiero

LOS AMIGOS

A la generación *et al.* por cuatro años juntos, a EPI por chiquearme mientras escribo esto, a la Banda por permanecer, a las Intensas por completar mi vida cuando más lo necesitaba y a Julio Rodríguez por amenizar toda esta tesis...

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL.....	I
Índice de Tablas.....	III
Índice de Figuras.....	IV
RESUMEN.....	VI
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	7
OBJETIVOS.....	13
METODOLOGÍA.....	14
Aspectos generales.....	14
Área de estudio.....	14
Trabajo de campo.....	19
Estructura comunitaria.....	20
Índices ecológicos (S, N, H', J', $\Delta+$ y Δ^*).....	21
Análisis estadístico.....	23
Similitud de las asociaciones.....	24
Análisis de ordenación.....	24
Efecto del nivel de protección.....	25
Análisis de factores.....	25
Análisis de porcentaje de similitud.....	25
RESULTADOS.....	26
Aspectos generales.....	26
Estructura comunitaria.....	30

Riqueza (S)	30
Abundancia (N)	31
Diversidad Shannon-Wiener (H')	34
Equitabilidad de Pielou (J')	34
Diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$).....	37
Diferenciación taxonómica (Δ^*).....	37
Similitud de las asociaciones.....	40
Efecto del Nivel de Protección.....	43
Análisis de porcentaje de similitud.....	43
DISCUSIÓN.....	46
Aspectos generales.....	46
Estructura comunitaria.....	51
Riqueza (S)	54
Abundancia (N)	56
Diversidad Shannon-Wiener (H') y Equitabilidad de Pielou (J')	58
Diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$) y Diferenciación taxonómica (Δ^*)...	59
Similitud de las Asociaciones.....	61
Efecto del Nivel de Protección.....	63
CONCLUSIONES.....	67
LITERATURA CITADA.....	68

ÍNDICE DE TABLAS

I. Clasificación taxonómica de las especies de equinoideos del Pacífico Tropical Mexicano (tomada de Honey-Escandón <i>et al.</i> 2008 y www. itis.usda.gov).....	27
II. Densidad promedio (ind/50 m ² ± error típico) de las especies de erizos de mar observadas en las diez localidades de muestreo a lo largo del Pacífico tropical mexicano.....	29
III. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) que indica las especies que contribuyen a la agrupación de las localidades en base a su nivel de protección.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS

1. Localidades de estudio: Isla Clarión y Archipiélago de Revillagigedo, Colima (IC-AR); Islas Marías e Isla Isabel, Nayarit (IM-IS); Tenacatita, Jalisco (TE); Manzanillo, Colima (MA); Caleta de Campos, Michoacán (CC); Ixtapa-Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero (IZ-AC), y Huatulco, Oaxaca (HU).....	17
2. Mapas hidrográficos del Atlas Mundial Oceánico de la NOAA promedio anual de 1950 a 2005 (a, b, c, d y e) y del Sea Wifs Nasa 2009 (e).....	18
3. Relación entre la frecuencia de ocurrencia (N= 444 transectos) y la abundancia relativa total (N=10,392 organismos) de las especies de erizos en el Pacífico tropical mexicano.....	28
4. Riqueza de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	32
5. Abundancia de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	33
6. Diversidad H' de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	35
7. Equitabilidad J' de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	36

8. Diferenciación taxonómica promedio Δ^+ de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	38
9. Diferenciación taxonómica Δ^* de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba <i>a posteriori</i>	39
10. Dendograma de agrupamiento que muestra la asociación de las localidades en base a la similitud en la abundancia de especies de erizos de mar determinada por el índice de Bray-Curtis.....	41
11. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.03) elaborado con el índice Bray-Curtis y el Método UPGMA basado en la abundancia relativa de equinoideos en el Pacífico Tropical Mexicano.....	42
12. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.03) basado en la abundancia relativa de equinoideos en el Pacífico Tropical Mexicano que muestra como factor el nivel de protección de cada localidad.....	44

RESUMEN

El papel trófico que ejercen los erizos de mar como ramoneadores es determinante en los ecosistemas arrecifales. En México, los estudios que comprenden aspectos de estructura comunitaria de equinoideos aún son limitados en número y se han enfocado a nivel local. Por ello el presente trabajo tiene como objetivo comparar la estructura de las comunidades de equinoideos en diez arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico tropical mexicano, desde Nayarit (21°N) hasta Oaxaca (15°N). Se realizaron 444 transectos de banda (50 m²) paralelos a la línea de costa, entre 0 a 12 m de profundidad, en cuatro localidades insulares y seis continentales, con diferentes grados de protección. Para evaluar la estructura comunitaria se determinaron índices ecológicos (S, N, H', J' $\Delta+$ y Δ^*), los cuales se compararon en localidades con pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas multivariadas (cluster y nMDS). Se encontraron 7 especies de equinoideos, pertenecientes a 4 familias y 4 órdenes, y hubo diferencias significativas entre las localidades estudiadas para todos los índices. En el caso del Conjunto Insular se observó un patrón de aumento del valor de los índices en relación con su cercanía al continente, mientras que en el Conjunto Continental fue conforme descendió la latitud. Las Islas Mariás (21°N) e Ixtapa-Zihuatanejo (17°N) presentaron mayor riqueza (> 2.5 spp/transecto), diversidad H' (> 0.3), uniformidad (> 0.6), $\Delta+$ (> 55) y Δ^* (> 60). Esto se atribuye a la gran variedad de ambientes que presentan, lo cual permite albergar una mayor riqueza de equinoideos de grupos taxonómicos distintos. Acapulco (16°N) y Oaxaca tuvieron los mayores valores de abundancia (> 50 ind/transecto), por la alta densidad de *D. mexicanum*. Finalmente, Isla Clarión presentó los valores más bajos para todos los índices, probablemente por su lejanía con el continente (> 1100 km), lo que limita su colonización. Se observó que las áreas de Protección Estricta presentaron baja abundancia de equinoideos, lo que se puede asociar a la presencia de peces depredadores resultante de una actividad pesquera prácticamente nula en dichas zonas.

PALABRAS CLAVE: Equinoideos, Pacífico Oriental Tropical, Índices ecológicos, Áreas Naturales Protegidas, línea base.

INTRODUCCIÓN

El Phylum Echinodermata Klein, 1734 constituye un grupo altamente diversificado y bien caracterizado entre los macroinvertebrados marinos (Brusca 1980, Ruppert y Barnes 1996). Estos organismos ocupan gran variedad de niveles dentro de la trama trófica, actuando como depredadores, ramoneadores, detritívoros y micrófagos, por lo que representan un papel clave en los ecosistemas marinos (Lawrence 1987). Aunado a esto, su amplia distribución geográfica y las altas biomásas que han alcanzado en algunas zonas, han hecho de los equinodermos, componentes conspicuos de la biota marina mexicana confiriéndoles importancia en los estudios ecológicos (Solís-Marín *et al.* 1997, Zamorano y Leyte-Morales 2005).

La Clase Echinoidea Leske, 1778 en particular, es una de las mejor representadas en zonas tropicales y subtropicales (Neira y Cantera 2005). La mayoría de las especies de esta clase presentan altas frecuencias de ocurrencia en las comunidades litorales marinas ocupando diversos hábitat que van desde colonias coralinas, sustratos rocosos y arenales tanto someros como profundos (Bak 1994, Hendler *et al.* 1995, Ruppert y Barnes 1996).

En la actualidad se conocen entre 800 y 900 especies de equinoideos vivientes y un gran número de taxa fósiles (Hendler *et al.* 1995, Pawson 2007, Schneider 2008). Tradicionalmente, los erizos de mar se han dividido en dos categorías: en primer lugar los denominados "regulares" que presentan una clara simetría radial y cuerpo esférico, mientras que en segundo lugar se encuentran aquellos con aparente simetría bilateral y forma aplanada u ovalada llamados "irregulares" (Birkeland 1989, Hendler *et al.* 1995).

El número de especies registradas para cada categoría es similar, siendo levemente mayor para los erizos regulares con 474 especies en comparación con los irregulares, para los que se han registrado 426 especies (Hendler *et al.* 1995, Schneider 2008). Sin embargo, ambos grupos difieren considerablemente en su ecología, de manera que mientras los erizos irregulares, por ser detritívoros se han confinado a fondos arenosos, mientras que los erizos regulares hacia arrecifes rocosos y coralinos, en donde encuentran más recursos vegetales para su alimentación (Birkeland 1989, Bak 1994).

El papel trófico que ejercen los erizos regulares como ramoneadores es determinante en los ecosistemas arrecifales ya que además de afectar ocasionalmente a grupos animales como corales o moluscos (Glynn 2003), llegan a modificar directamente la distribución, abundancia relativa y composición de diversas especies de algas (Lessios 1988, Coyer *et al.* 1993, McClanahan *et al.* 1996).

El comportamiento de agregación es común entre los erizos regulares bajo diversas circunstancias como la abundancia de recursos alimenticios, la presencia de depredadores, la liberación de gametos y la crianza estacional (Pearse y Arch 1969, Birkelad 1989, Alvarado 2008). Sin embargo, en ciertas ocasiones estas agregaciones pueden ser de miles de individuos debido a explosiones demográficas por disponibilidad de recursos y falta de depredadores, lo que provoca efectos adversos sobre la comunidad béntica litoral llegando incluso a la formación de suelos yermos ("blanquizales" o "barrens"; Tuya *et al.* 2004, Hernández *et al.* 2008). Estos ambientes están desprovistos de cualquier tipo de cobertura animal o vegetal

son resultado del excesivo ramoneo de los erizos, sobre todo de los géneros *Diadema* Gray 1825 y *Strongylocentrotus* Brandt 1835 los cuales, una vez que han agotado la biomasa de macroalgas, llegan luego a comportarse como omnívoros y remueven todo organismo sobre el fondo (Sammarco 1982, Tuya *et al.* 2004). Uno de los fenómenos de explosión demográfica de erizos más sobresaliente fue el reportado para Panamá, en donde la población de *D. mexicanum* aumentó de 3 a 80 ind/m² durante "El Niño" de 1982-1983, lo cual trajo como consecuencia una elevada tasa de bioerosión (de <1 kg/m²/año hasta 10-20 kg/m²/año) que superó el porcentaje de acreción del coral y dañó severamente los arrecifes de la región (Glynn 1988). Por consiguiente, la alta abundancia de erizos de mar puede representar una de las mayores diferencias entre arrecifes "saludables" y degradados alrededor del mundo (McClanahan y Shafir 1990, McClanahan 1994, Brown-Saracino *et al.* 2007).

En contraparte, la densidad de erizos puede llegar a ser muy baja por efectos de patógenos (Lessios *et al.* 1984), exposición al aire y sol (Cubit 1985) o por alta depredación (Randall *et al.* 1964), ya que los equinoideos constituyen un componente constante en la dieta de algunos crustáceos (género *Panulirus*), gasterópodos (género *Cassis*), aves (familias Laridae y Charadriidae) y peces (familias Scaridae, Balistidae, Diodontidae y Labridae), cuyas estructuras y estrategias alimenticias son capaces de quebrantar la armadura constituida por la testa y espinas (Birkeland 1988, McClanahan y Shafir 1990, Hendler *et al.* 1995). En arrecifes tropicales, una baja densidad de erizos, aunado a una pérdida o drástica disminución de la abundancia de peces herbívoros, eventualmente puede llegar a

conducir al aumento desmedido de la cobertura vegetal (Ogden y Lobel 1978, Hughes 1994, Edmunds y Carpenter 2001). Este proceso se conoce como "cambio de fase" y se caracteriza por la gran abundancia de macroalgas carnosas y otras especies oportunistas (poliquetos, foraminíferos o esponjas) que compiten directamente con los corales provocando efectos adversos sobre su fecundidad, reclutamiento y supervivencia, lo cual a su vez, modifica el funcionamiento del sistema arrecifal (Sammarco 1982, Hendler *et al.* 1995, Hughes *et al.* 2007).

Además de lo anterior, los erizos regulares erosionan sustrato duro directamente a través del ramoneo con su aparato masticador, e indirectamente mediante la acción de sus espinas (Birkeland 1989, Bak 1994). Dicho comportamiento produce un fuerte efecto de abrasión hacia los corales y rocas conocido como bioerosión, el cual, es fundamental para mantener el balance natural de los carbonatos en el ecosistema arrecifal, pues permite el reciclaje y circulación de carbono orgánico e inorgánico (Glynn *et al.* 1979, Bak 1994). En el caso de los erizos, la intensidad de la bioerosión es variable entre arrecifes e incluso dentro del mismo arrecife, ya que depende de tres consideraciones principales: especie presente, tamaño de la testa y densidad poblacional (Bak 1994, Herrera-Escalante *et al.* 2005). Aunque este es un proceso fundamental para mantener el balance natural de los carbonatos (Glynn 2003), se ha observado que en lugares de intensa actividad pesquera, los equinoideos llegan a remover tanto carbonato que igualan e incluso exceden la producción anual, lo cual reduce el reclutamiento coralino y dificulta el crecimiento arrecifal (Carreiro-Silva y McClanahan 2001, Bellwood *et al.* 2004, Fabry 2008).

En México, los primeros estudios sobre la Clase Echinoidea se remontan Al siglo XIX, donde diversas expediciones extranjeras hicieron recolectas de erizos de mar en las costas del Pacífico. Estas incluyen los viajes del barco de vapor "Albatross" lideradas por A. Agassiz en 1891 y 1904; del "Zaca" por H.L. Clark en 1940 y de los "Velero" III y IV por A.H. Clark en 1939 y 1950 (Maluf 1988a, b). Ya en el siglo XX, la investigación de equinoideos en México tuvo un gran desarrollo dentro del campo de la taxonomía gracias a las obras de María Elena Caso, que abarcan más de cincuenta años (1941-1991) de trabajos realizados en el Pacífico, Golfo de California, Golfo de México y Caribe mexicano. En ellos la autora presentó una visión en conjunto sobre la fauna de erizos de mar de las costas mexicanas, incluyendo contribuciones en aspectos morfológicos, biogeográficos y sistemáticos (Solís-Marín *et al.* 1997).

Para finales del mismo siglo e inicios del presente, comenzó el interés en el análisis ecológico, distribución geográfica y sistemática del grupo (Solís-Marín *et al.* 1993, Reyes-Bonilla 1995, Holguín-Quiñones *et al.* 2000, Laguarda-Figueras *et al.* 2005 a y b). Así mismo, los estudios realizados en las costas mexicanas han contribuido al conocimiento de algunas especies y su alimentación (James 2000), su papel como agentes bioerosionadores y coralívoros (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999, Herrera-Escalante *et al.* 2005, Benitez-Villalobos *et al.* 2008a), los ciclos reproductivos (Olivares-González 1986, Espino-Barr *et al.* 1996, Salas-Garza *et al.* 2005) y las relaciones filogeográficas a nivel global (Lessios *et al.* 2001, 2003, McCartney *et al.* 2000, Lessios 2010). A partir de la década de los setentas, empezaron los esfuerzos para conocer las especies bajo la óptica poblacional, sobre

todo aquellas con importancia comercial cuya pesquería, con fines de ornato y alimentación, se limitó inicialmente a Ensenada y luego fue extendiéndose a toda la península de Baja California (Arredondo y Mungaray 1997, González-Peláez 2001, 2004, Palleiro-Nayar *et al.* 1988, 2008).

En años recientes, se han llevado a cabo estudios sobre diferentes taxa arrecifales que comprenden una escala regional (especialmente a lo largo del Golfo de California), los cuales han tratado de establecer patrones generales de la diversidad y riqueza de las faunas, así como del efecto de la protección sobre los ecosistemas, a través de reservas marinas y áreas naturales protegidas (Álvarez-Filip *et al.* 2006, Fernández-Rivera Melo 2007). Este aspecto cobra relevancia una vez que se ha demostrado que la acción de peces depredadores en zonas protegidas como los Parques Nacionales de Cabo Pulmo, B.C.S. (23°N) y las Islas Marías (21°N), trae consigo una simplificación de la estructura comunitaria tanto de los propios peces como de los macroinvertebrados marinos (González-Azcárraga 2006, Torrejón-Arellano *et al.* 2008).

Los erizos de mar, al ser componentes conspicuos entre la fauna marina, son buenos indicadores del estado de salud de los arrecifes; sin embargo, a pesar de que los estudios ecológicos sobre este grupo han ido profundizando, la mayoría se centra en una sola localidad o en especies determinadas. Es por ello que el presente trabajo está enfocado en conocer los principales patrones comunitarios de los equinoideos a lo largo del Pacífico tropical mexicano y tratar de hacer inferencias acerca de los factores que los dictan. Esto permitirá resaltar las diferencias ecológicas y funcionales de la región para este grupo de invertebrados marinos.

ANTECEDENTES

Los primeros esfuerzos por conocer la fauna de equinoideos del Pacífico tropical mexicano se refieren a listados faunísticos. Inicialmente, la publicación de Verrill (1871) reportó 22 equinoideos para el Golfo de California, mientras que A. Agassiz (1904) determinó la presencia de 28 especies de erizos de mar someros y 21 más de profundidad para toda la Región Panámica. Posteriormente, H.L. Clark (1948) enlistó siete especies de erizos regulares para la costa del Pacífico tropical mexicano e islas adyacentes (Socorro y Clarión), incluyendo la descripción de *Hesperocidaris asteriscus* Clark, 1948.

Por su parte, Caso inició sus trabajos desde mediados del siglo XX, a través de los cuales resalta la importancia de la Clase Echinoidea en el Pacífico y hace evidente su estrecha relación con la fauna de Australia, Hawaii, el Mediterráneo y el Caribe (Caso 1976). La autora reportó diez especies de erizos regulares y realizó mapas de su distribución a lo largo del Pacífico mexicano (Caso 1978).

Maluf (1988a) elaboró un reporte de la composición y distribución de equinodermos en el Pacífico central este, desde Alaska hasta Perú e incluyó todas las islas oceánicas de esta región. De los 54 sitios pertenecientes a México, menciona que en las 13 localidades del Pacífico tropical existen 40 especies de equinoideos regulares de 29 géneros, especificando el lugar de colecta, el ámbito batimétrico y el tipo de sustrato.

Más recientemente, Solís-Marín *et al.* (1993), publican un listado de asteroideos y equinoideos de México, en el cual abarcan 22 familias, 45 géneros y 101 especies de ambos litorales, y destacan que más del 80% se encuentra

distribuido en el Pacífico y Golfo de California. Para 1997, Solís-Marín *et al.* realizaron una nueva revisión bibliográfica para Bahía de La Paz, B.C.S. y encontraron 12 especies de erizos regulares, con este hecho determinan que esta bahía constituye una de las zonas más ricas del Pacífico tropical este, en cuanto a equinodermos se refiere (Solís-Marín 1997). Otra publicación del mismo año, resalta la relevancia de los erizos de mar al presentar el segundo lugar de riqueza en el Phylum Echinodermata y se coloca al Golfo de California como la región de mayor representación para equinoideos Panámicos en la costa de México (56 especies de las 104 registradas para todo el país; Solís-Marín *et al.* 1997).

Finalmente Honey-Escandón *et al.* (2008), publican el listado de especies de equinodermos del Pacífico mexicano presentes en las colecciones "Dra. Ma. Elena Caso Muñoz" de la UNAM y en la del Instituto Smithsonian, Washington D. C., reportando 36 especies de equinoideos regulares e irregulares con su distribución por entidad federativa.

A nivel de localidad, Caso (1962) también resultó pionera con su trabajo para el Archipiélago de Revillagigedo en donde destaca la presencia de seis especies de equinoideos regulares. Posteriormente, Salcedo-Martínez *et al.* (1988) estudiaron la composición de macroalgas y macroinvertebrados en Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero (17°N). En este trabajo, los equinodermos representaron el 7.29% de los organismos muestreados y se destaca la predominancia de *Diadema mexicanum* Agassiz, 1863. Así mismo, Reyes-Bonilla (1995) menciona la gran abundancia de esta especie y además reporta otras tres especies de erizos regulares para la Isla San Benedicto, Archipiélago de Revillagigedo, Colima (19°N).

Chávez-D'Agostino (2000) realizó la sinopsis taxonómica de equinodermos de las Islas Marietas, Nayarit (20°N), y registró seis especies de equinoideos regulares. Para Tenacatita, Jalisco (19°N), Landa-Jaime *et al.* (2007) determinaron 17 especies de equinodermos en el que reiteraron como predominante a *D. mexicanum* y destacaron la presencia de *Toxopneustes roseus* (A. Agassiz, 1863). Más recientemente se publicó un estudio correspondiente a la costa de Oaxaca en donde se reportan 12 especies de erizos de mar, de las cuales siete fueron regulares (Benitez-Villalobos *et al.* 2008a).

En lo que respecta a la estructura comunitaria de los equinoideos, es poco lo que se conoce hasta ahora debido a que anteriormente se consideraba que su composición era prácticamente idéntica a lo largo del Pacífico tropical mexicano (Caso 1962, Solís-Marín *et al.* 1997). Sin embargo, se ha demostrado que cada zona geográfica está expuesta a sucesos impredecibles de colonización y extinción local dependiendo de la disponibilidad de recursos, de la distancia con otras metapoblaciones y del tamaño de los hábitat (Woodward y Nelly 2003). A partir de este cambio de perspectiva ha surgido la necesidad de realizar estudios que contemplen tanto la escala local como la regional, similares a los que se están efectuando para otros grupos marinos (Pérez-Vivar *et al.* 2006).

El primer estudio de comunidades en México, corresponde al que realizaron Caso *et al.* (1996), donde se analizaron los equinodermos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa (23°N), usando indicadores como la abundancia relativa, frecuencia de ocurrencia, diversidad (índice de Shannon-Wiener, $H' = 0.90$), equitabilidad (índice de Pielou, J' de 0 a 0.90), y riqueza específica, en el periodo de 1977 a 1984. En esa

zona se señaló como especie predominante al erizo morado, *Echinometra vanbrunti* A. Agassiz, 1863. Posteriormente, Holguín-Quiñones *et al.* (2000) estudian la zona de Loreto, B.C.S. (26°N), y encuentran que *E. vanbrunti*, *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867) y *Tripneustes depressus* A. Agassiz, 1863 tuvieron las mayores densidades poblacionales, y que los erizos en general eran más abundantes en el norte de la bahía, sin embargo, los autores no realizaron cálculos de índices ecológicos de riqueza o diversidad.

Benitez-Villalobos (2001), comparó dos localidades en las Bahías de Huatulco, Oaxaca (15°N, La Entrega y Casa Mixteca), mediante índices de diversidad (H'), dominancia (inverso de Simpson, I) y equitabilidad (J'), destacando que la zona de Casa Mixteca resultó la más diversa, y que La Entrega presentó un mayor grado de dominancia (Müller and Troschel, 1842). En el 2005, Zamorano y Leyte-Morales retoman el área de La Entrega, analizando la densidad poblacional de cuatro especies de erizos (*D. mexicanum*, *Eucidaris thouarsii* (Valenciennes, 1842), *E. vanbrunti* y *T. roseus*) en zonas someras y profundas. Se remarca la predominancia de *D. mexicanum*, la cual tuvo densidades muy superiores a las del resto de especies. Además, no se encontraron diferencias temporales significativas en las abundancias de la especie, lo que indica que la gran abundancia del erizo *Diadema* no fue un evento transitorio.

Poco después, González-Medina *et al.* (2006) analizaron en conjunto a los invertebrados de la Isla Espíritu Santo, en Bahía de La Paz, B.C.S. (24°N). En el trabajo de campo encontraron seis especies de erizos, y observaron que *E. thouarsii* y *T. depressus* fueron los predominantes, aunque aparentemente se recluten fuera

de las zonas de arrecife. Cabe señalar que aquí tampoco se calcularon índices ecológicos particulares al grupo, sino para la comunidad en general, y que no se menciona la existencia de variaciones temporales relevantes en la abundancia de las especies.

Herrero-Pérezrul *et al.* (2008) estudió la región de Bahía de Los Ángeles, B.C. (29 °N), y mostró que *Arbacia incisa* (Agassiz, 1863) fue el erizo más común, alcanzando densidades de centenares de individuos por transecto de 50 m², mientras que *C. coronatus* y *E. thouarsii* fueron los de mayor frecuencia de ocurrencia. Los autores sugieren que *Arbacia* no suele ser un erizo común en el Golfo de California y proponen que sus altos números se deben a la existencia de aguas frías y de abundante alimento (algas pardas tipo sargazo).

Ríos-Jara *et al.* (2008) por su parte revisaron la comunidad de equinodermos de la Isla Isabel, Jalisco (21°N) y anotan que *D. mexicanum*, *T. roseus* y *E. thouarsii* fueron las especies con el mayor índice de valor biológico (IVB). Señalan que la fauna de equinodermos de esta localidad conjunta especies representativas del Golfo de California y del Pacífico centro-sur mexicano, ya que Bahía de Banderas es una zona de transición que presenta gran variabilidad ambiental, debido a la influencia de las aguas frías provenientes del norte y las aguas cálidas del sur.

Zamorano y Leyte-Morales (2009) estudiaron las formaciones arrecifales de Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero y destacaron la presencia de seis especies de equinoideos entre los cuales resultó dominante *D. mexicanum*, sobre todo en zonas influenciadas por una intensa actividad turística. Así mismo, determinaron la riqueza, densidad y diversidad (H') para las 13 localidades muestreadas, encontrando una

correlación positiva entre la densidad de erizos y la cobertura coralina, así como una mayor diversidad en época seca.

A nivel regional, destaca el trabajo de González-Azcárraga (2006), en el cual, se comparó la estructura comunitaria de erizos regulares en siete localidades, entre Bahía de Los Ángeles B.C. (29°N) y Cabo San Lucas, B.C.S. (22°N), usando índices de diversidad (H'), equitabilidad (J') y distintividad taxonómica ($\Delta+$). El trabajo indica que no hubo regularidad en los patrones de abundancia de las especies de erizo en el golfo, pero que las comunidades tienden a ser más complejas en el sur que en el norte. También denotó una correlación negativa entre la abundancia de erizos y los peces depredadores de estos en las zonas arrecifales, lo cual causó que las densidades de equinoideos rara vez excedieran 0.5 ind/m².

En resumen, puede decirse que la mayoría de los estudios de estructura comunitaria de erizos de mar en el oeste de México se han realizado en el Golfo de California, y a pesar de que en la última década se ha incrementado el conocimiento sobre el Pacífico tropical mexicano, hasta la fecha no existe ningún trabajo que analice las comunidades de equinoideos e integre esta información para realizar comparaciones a nivel regional.

Por todo lo anterior, el presente estudio representa un avance en el conocimiento de la Clase Echinoidea, así como una herramienta potencialmente útil para la evaluación de impactos sobre el grupo a futuro, debido al establecimiento de líneas base en todas las localidades de trabajo, las cuales, incluyen áreas bajo protección oficial.

OBJETIVO GENERAL:

Analizar la estructura de las comunidades de erizos de mar en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico tropical mexicano, desde Nayarit (21°N) hasta Oaxaca (15°N).

OBJETIVOS PARTICULARES:

- Establecer el elenco sistemático de las asociaciones de erizos de mar regulares en diez zonas arrecifales pertenecientes a seis estados de la costa mexicana del Pacífico.
- Determinar los principales índices ecológicos (riqueza, abundancia, diversidad, equitabilidad y distintividad taxonómica) en las diez localidades de muestreo, y realizar comparaciones estadísticas interregionales de cada indicador.
- Llevar a cabo un análisis de similitud interregional, con base en la composición de la fauna de erizos.
- Efectuar comparaciones de la estructura comunitaria de equinoideos entre zonas protegidas y no protegidas en el Pacífico tropical mexicano.

METODOLOGÍA

ASPECTOS GENERALES

Área de estudio

La región de estudio (Fig. 1) conocida como Pacífico tropical mexicano, se encuentra dentro de lo que se denomina la Provincia Mexicana que se extiende desde Bahía Magdalena (tanto en la porción Pacífico como dentro del Golfo de California; 25°N) hasta la sección norte del Golfo de Tehuantepec (16°N), colindando al norte con la Provincia Californiana (10 a 25°N) y al sur con la Panámica (de 16°N a 3°S; Briggs 1974). En esta clasificación, las islas oceánicas de la región (Revillagigedo y Clipperton) no son consideradas por la falta de datos (Briggs 1974).

La temperatura superficial del Pacífico tropical mexicano (Fig. 2 a) presenta un claro gradiente latitudinal, con los mayores valores en la zona tropical y disminuyendo conforme se avanza hacia el norte. También se observan importantes cambios estacionales de las condiciones, y alternancia entre aguas frías de invierno y calientes en verano en la zona subtropical cercana a Nayarit y Jalisco (Kessler 2006). Este hecho se debe a que la zona se encuentra influenciada por dos corrientes principales: la Corriente de California fluyendo de norte a sur con aguas templadas, y la Corriente Costera de Costa Rica que se mueve de sur a norte bordeando el continente (Glynn *et al.* 1996, Durazo *et al.* 2002). Al chocar ambas corrientes, constituyen lo que se denomina como Corriente Norecuatorial que recorre todo el Pacífico en dirección oeste (Wyrтки 1965, Pond y Pickard 1978).

La salinidad promedio del área de estudio (Fig. 2 b) es de 34 unidades prácticas de salinidad (ups), aunque se tiene un ligero aumento en el estado de Nayarit (35 ups) asociado a la gran cantidad de sistemas lagunares presentes en la zona (Fielder y Talley 2006). Los patrones generales de nutrientes indican que los nitratos son los más abundantes (Fig. 2 c), presentando valores altos ($>0.6 \mu\text{M}$) sobre todo en las zonas de surgencia como Bahía de Banderas y el Golfo de Tehuantepec (Conkright *et al.* 1994). Los valores de fosfatos (Fig. 2 d) se ubican entre 0.20 y $0.50 \mu\text{M}$ manteniéndose relativamente constantes a lo largo de la costa e incrementándose hacia las zonas antes mencionadas. A su vez, los silicatos fluctúan entre 0.6 y $2.0 \mu\text{M}$, ambos con la misma tendencia que los nitratos y manteniendo las nutriclinas a profundidades muy superficiales dentro de la zona eufótica (alrededor de los 20 m; Lara-Lara y Bazán-Guzmán 2005, Fielder y Talley 2006). La concentración de clorofila *a* varía entre 0.4 y 2.5 mg/m^3 , siendo mayores sus valores hacia la línea de costa así como en las zonas adyacentes a la boca del Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec (Lara-Lara y Bazán-Guzmán 2005).

En lo que respecta a la fisiografía del cordón litoral, las condiciones son variables de acuerdo a la latitud. En los estados ubicados al norte del Pacífico tropical mexicano como Nayarit y Jalisco, la línea de costa es amplia con pendiente leve y fondos suaves de origen terrígeno, en donde comúnmente se forman lagunas (De la Lanza-Espino 1991). En contraparte, las costas de Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca la línea de costa se estrecha y toma pendiente abrupta debido a que es recorrida por cadenas montañosas continuas (Sierra

Madre Occidental y Sierra Madre del Sur) lo que ocasiona una escasa planicie costera (Shepard 1973).

Así mismo se intercalan costas de acantilados, puntas, playas de fondos regularmente rocosos o sedimentos gruesos de tipo grava y cantos rodados alternados con costas de depositación (Shepard 1973, De la Lanza-Espino 1991, Moreno-Casasola *et al.* 1998).

A nivel general, los seis estados que comprenden el área de estudio presentan mareas diurnas mixtas con oleaje fuerte a excepción de los lugares como caletas o bahías que presentan protección (Kessler 2006). Cabe mencionar que debido al clima tropical-subtropical que presenta el área, la influencia de las lluvias es notable, sobre todo en los meses de verano, y prácticamente todas las entidades presentan aportes fluviales importantes de ríos con descargas permanentes (en especial los ríos Ameca, Santiago, Balsas, Coahuayana y Tehuantepec; Lavín 1997, Moreno-Casasola *et al.* 1998, Aguayo-Quezada 2009).

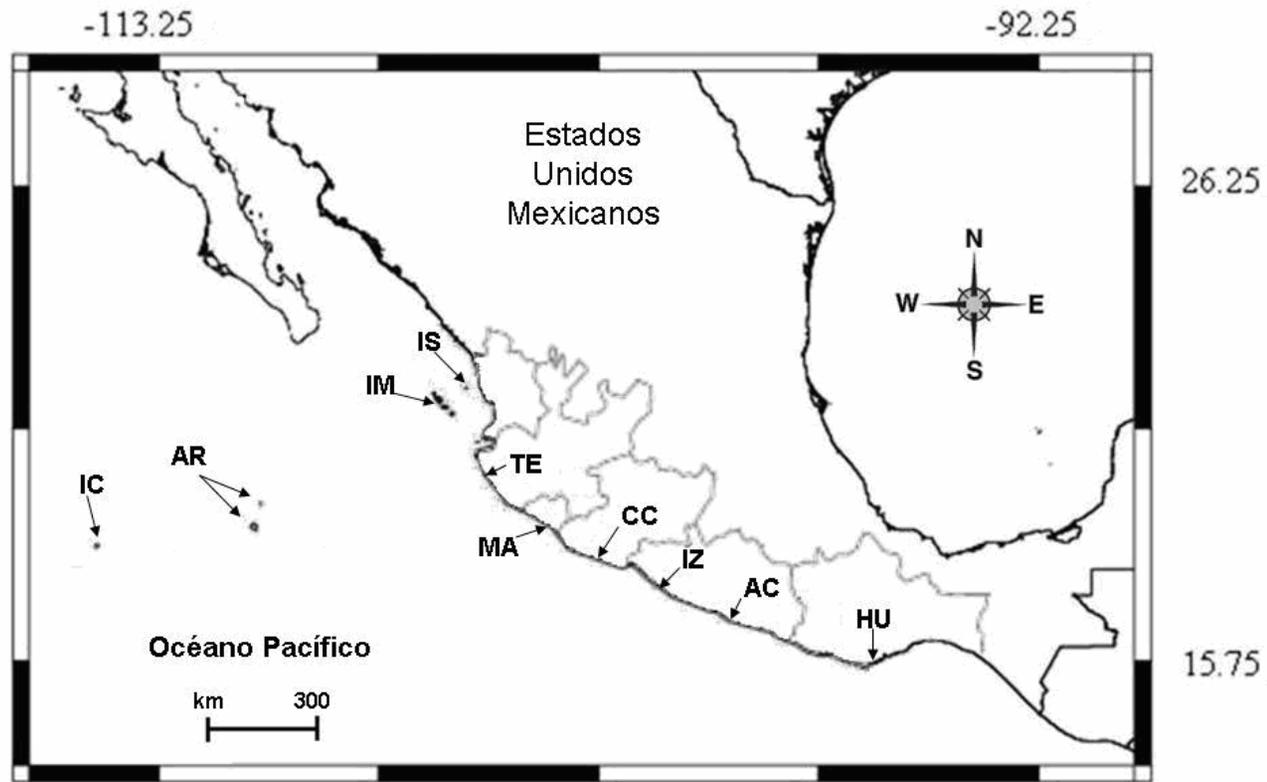


Figura 1. Localidades de estudio: Isla Clarión y Archipiélago de Revillagigedo, Colima (IC-AR); Islas Marías e Isla Isabel, Nayarit (IM-IS); Tenacatita, Jalisco (TE); Manzanillo, Colima (MA); Caleta de Campos, Michoacán (CC); Ixtapuzihuatanejo y Acapulco, Guerrero (IZ-AC), y Huatulco, Oaxaca (HU).

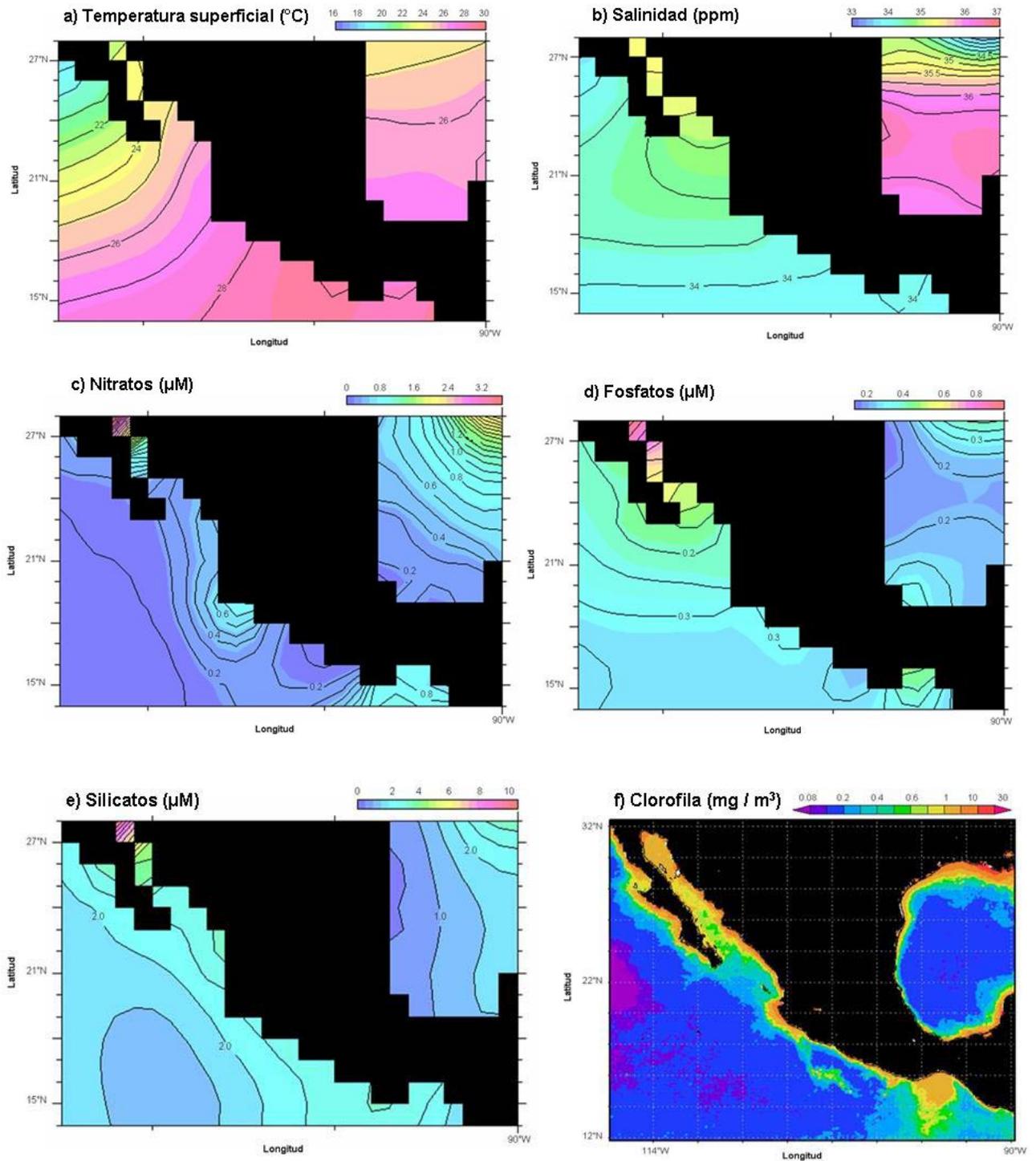


Figura 2. Mapas hidrográficos del Atlas Mundial Oceánico de la NOAA promedio anual de 1950 a 2005 (a, b, c, d y e) y del Sea Wifs Nasa 2009 (e).

Trabajo de campo

De enero a agosto del 2009 se realizó un total de 209 censos de abundancia de erizos en zonas arrecifales de las localidades de Caleta de Campos, Mich. (n=33), Acapulco, Gro. (n=32), Ixtapa-Zihuatanejo, Gro. (n=48), Isla Isabel, Nay. (n=31), Manzanillo, Col. (n=40) y Tenacatita, Jal. (n= 25).

Estos datos fueron complementados con registros de abundancia de las especies, generados por otros investigadores para las zonas de Isla Isabel (n=20) en noviembre del 2008, y Bahías de Huatulco (n=32) en mayo del 2008 y abril del 2009. Cabe mencionar que también se tomaron en cuenta dos muestreos más, el primero correspondiente al Archipiélago de Revillagigedo y el segundo a Islas Marías realizados durante febrero del 2006 y julio del 2007 respectivamente. Para ambos se realizaron análisis previos con el fin de determinar diferencias significativas de la abundancia de equinoideos entre las islas que conforman cada conjunto insular. En el caso de las Islas Marías no se presentaron diferencias significativas, por lo tanto María Cleofas, María Magdalena, María Madre y el Islote San Juanito se tomaron como una unidad (n= 68). Caso contrario fue el de Revillagigedo, en el que Isla Clarión (n= 21) presentó diferencias significativas en cuanto a la abundancia de erizos de mar y por ello en el presente estudio, fue analizada por separado con respecto al conjunto de Isla San Benedicto, Socorro y Roca Partida que fue tomado como una sola localidad denominada Archipiélago de Revillagigedo (n= 94).

Los conteos se efectuaron en transectos de banda paralelos a la línea de costa de 25 m de largo por 2 m de ancho, recorridos con buceo autónomo, a través del cual se examinó el sustrato contando los equinoideos regulares que se

encontraron tanto por encima como en las oquedades del arrecife. Los transectos fueron tendidos entre 0 y 12 m de profundidad, debido a que es al ámbito batimétrico que ocupan los corales en la región (Pérez-Vivar *et al.* 2005). La identificación de los organismos se realizó *in situ* hasta nivel de especie con base en los criterios de Brusca (1980), Caso (1978), Hickman (1998), así como con la ayuda de las guías fotográficas de Gotshall (1998) y de Kerstitch y Bertsch (2007).

Resulta necesario destacar que, como el presente estudio está enfocado a erizos regulares, la totalidad de los censos (n= 444 transectos) se efectuaron en localidades con presencia de arrecifes coralinos o rocosos en donde estos presentan más afinidad. No se analizaron sustratos arenosos, razón por la cual, el estado de Chiapas no fue muestreado.

ESTRUCTURA COMUNITARIA

Con los datos obtenidos se elaboró el elenco sistemático basado en la lista publicada por Honey-Escandón *et al.* (2008) y el Sistema de Información Taxonómica Integrada ([www. itis.usda.gov](http://www.itis.usda.gov), consultada en diciembre del 2009). Así mismo, se estimó la densidad (N) en número de individuos por transecto ($\text{ind}/50 \text{ m}^2$), la riqueza (S) en número de especies por transecto, y se calculó la densidad promedio por sitio, por especie así como el promedio general de abundancia de erizos en el Pacífico tropical mexicano. Posteriormente, para cada transecto se calcularon cuatro índices ecológicos para describir la estructura comunitaria por localidad utilizando el programa PRIMER versión 6:

Diversidad de Shannon-Wiener (H')

Considera la proporción ponderada de la abundancia de las especies y su riqueza dentro de la muestra, y mide el grado promedio de incertidumbre para evaluar la probabilidad de que dos individuos de la misma especie aparezcan en censos consecutivos (Clarke y Warwick 2001b). El índice es adimensional y varía desde cero en comunidades con uno o ningún taxón, hasta un valor máximo equivalente al logaritmo (base decimal, natural o binaria) de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 1988, Clarke y Warwick 2001b, Moreno 2001). El índice se calcula:

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

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.

Uniformidad o Equitabilidad de Pielou (J')

Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada; es decir, evalúa qué tan homogéneamente se distribuyen los individuos a través de los taxa presentes en cada transecto (Clarke y Warwick 2001b, Moreno 2001).

Este índice estandariza el valor de H' en una escala definida que va de 0 a 1, de tal forma que uno corresponde a la máxima diversidad, en donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988, Clarke y Warwick 2001b, Moreno 2001).

Se calcula:

$$J' = H'/H' \text{ max}$$

Donde:

$$H' \text{ max} = \log (S)$$

S= número de especies en el censo

Diferenciación taxonómica promedio de Clarke y Warwick ($\Delta+$)

Es otro indicador de la diversidad, el cual basa su análisis en la presencia/ausencia de las especies por transecto y considera la distancia taxonómica existente entre éstas con base al lugar en el que se encuentra cada una dentro de un árbol de clasificación Linneana (Clarke y Warwick 2001a). Dependiendo del número de categorías utilizadas, cada nivel taxonómico recibe un valor discreto y proporcional en escala de cien unidades. Esto significa que, entre mayor sea el número de especies que pertenezcan a distintas categorías superiores (géneros, familias, etcétera), mayor será el valor del índice (Warwick y Clarke 1998, Clarke y Warwick 2001b).

Es calculado:

$$\Delta+ = [\sum \sum_{i < j} w_{ij}] / [S (S - 1) / 2]$$

Donde:

w_{ij} = Distancia taxonómica entre cada par de individuos en el árbol de clasificación (pertenecientes a las especie i y j)

S = Riqueza de especies

Diferenciación taxonómica de Clarke y Warwick (Δ^*)

Al igual que Δ^+ , este índice considera la variación de la distancia taxonómica entre cada par de especies que conforman la muestra, a lo que incorpora la abundancia de cada una de ellas (Warwick y Clarke 1998, Clarke y Warwick 2001a, Sosa-López *et al.* 2005). Se calcula:

$$\Delta^* = [\sum \sum_{i < j} w_{ij} x_i x_j] / [\sum \sum_{i < j} x_i x_j]$$

Donde:

w_{ij} = Distancia taxonómica entre cada par de individuos en el árbol de clasificación (pertenecientes a las especie i y j)

x_i = número de individuos de la especie i

x_j = número de individuos de la especie j

Estos dos últimos índices han sido considerados como los indicadores más precisos de la biodiversidad comparados con los índices típicos (como la riqueza y la abundancia), debido a que incluyen las diferencias taxonómicas entre las especies. Aunado a ello, presentan como propiedades su independencia del esfuerzo de muestreo, del tamaño de muestra y de la normalidad de los datos, incorporando aspectos tanto cualitativos como cuantitativos al estudio de las comunidades (Clarke y Warwick 2001a, Sosa-López *et al.* 2005).

Análisis estadístico

Los valores de cada índice se analizaron en el programa STATISTICA (ver 8.0) para determinar diferencias entre las localidades con base en estos descriptores comunitarios.

Se realizaron las pruebas *a priori* de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homoscedasticidad (Levene). Debido a que ninguno de los índices cumplió con los requisitos paramétricos, se procedió a aplicar la prueba Kruskal-Wallis tomando como factor las diez localidades muestreadas y posteriormente la U de Mann-Whitney para definir el origen de las diferencias (Clarke y Warwick 2001b, Zar 2009).

SIMILITUD DE LAS ASOCIACIONES

Análisis de ordenación

Con los promedios de abundancia por especie por sitio se construyó una matriz de similitud a partir del coeficiente de Bray-Curtis en el programa PRIMER 6. Los valores se procesaron en un dendograma de agrupamiento trazado con el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA por sus siglas en inglés) que considera la distancia promedio no ponderada entre cada sitio para determinar las asociaciones (Bakus 1990, McCune y Grace 2002).

Con la misma matriz de similitud se realizó un análisis de ordenación denominado escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), que expresa la distancia relativa entre las localidades con base en la abundancia y ocurrencia de las especies. El análisis construyó un espacio matemático ("mapa") de dos y tres dimensiones definido por los puntos mismos y mediante dicho gráfico se detectaron las semejanzas entre la composición comunitaria de las localidades, así como se trató de determinar el patrón general de semejanza de las asociaciones de equinoideos en el Pacífico tropical mexicano (Clarke y Warwick 2001b).

EFFECTO DEL NIVEL DE PROTECCIÓN

Análisis de factores

De acuerdo con el grado de explotación y régimen de conservación por parte de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP; Toledo *et al.* 2006), se definieron tres categorías de protección en el Pacífico tropical mexicano: a) áreas que actualmente se encuentran bajo Protección Estricta y sin extracción alguna (Isla Clarión "IC", Archipiélago de Revillagigedo "AR" e Islas Mariás "IM"); b) áreas con Protección Intermedia y cierto tipo de extracción (Isla Isabel "IS" y Huatulco "HU"); c) aquellas con Protección Nula (Tenacatita "TE", Manzanillo "MA", Caleta de Campos "C", Ixtapa-Zihuatanejo "IZ" y Acapulco "AC"). En el nMDS anterior, estas categorías se añadieron como factores para cada una de las localidades muestreadas con el fin de buscar algún tipo de asociación de los sitios con base en el tipo de manejo que presentan, y con ello tratar de deducir el efecto potencial de la protección sobre la estructura de las comunidades de erizos de mar.

Análisis de porcentaje de similitud

Finalmente se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER), el cual determinó las especies responsables del patrón de agrupación observado en las ordenaciones y su relevancia en dicho arreglo; es decir, aquellas especies "típicas" de cada grupo determinadas con base en su abundancia local y la diferencia con respecto a otras localidades (Clarke y Warwick 2001b).

RESULTADOS

ASPECTOS GENERALES

A lo largo de las diez localidades de estudio, se observó un total de 10,392 organismos en los 444 censos, pertenecientes a cuatro órdenes, cuatro familias y siete especies de la Clase Echinoidea (Tabla I). En 51 transectos no se encontraron equinoideos, lo que constituyó el 11.49% del total realizado.

En cuanto a especies se refiere, el erizo negro *D. mexicanum* fue el que destacó por representar al 68.62% de los organismos censados y ser la especie con mayor frecuencia de ocurrencia, al aparecer en el 63.53% de los transectos (Fig. 3). Así mismo, fue la especie que presentó la mayor densidad promedio (20.86 ± 2.5 ind/50 m²) seguida del erizo punta de lápiz *E. thouarsii* (5.49 ± 0.44 ind/50 m²), cuya frecuencia de ocurrencia (57.66%) resultó similar a *Diadema* pero tuvo mucho menor abundancia relativa (18.55%; Tabla II). La especie *T. depressus* presentó el cuarto lugar en porcentaje de abundancia (2.53%) con una frecuencia de ocurrencia de 13.51%, mientras que *T. roseus* resultó menos abundante (2.31%) pero más frecuente (22.07%). Por último, *Echinometra oblonga* (Blainville, 1825) fue la especie menos abundante (1.06%) y frecuente (1.80%) ya que solo se encontraron 51 organismos en las localidades IC y AR (Fig.3).

Así mismo, se observó una relación de tipo exponencial significativa ($P < 0.05$), entre la abundancia relativa y la frecuencia de ocurrencia (Fig. 3). Esta relación implica que conforme las especies son más abundantes en las localidades muestreadas, su frecuencia de aparición en los transectos aumenta de manera proporcional (1: 6).

Tabla I. Clasificación taxonómica de las especies de equinoideos del Pacífico Tropical Mexicano (tomada de Honey-Escandón *et al.* 2008 y [www. itis.usda.gov](http://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 *Centrostephanus* Peters, 1855

Centrostephanus coronatus (Verrill, 1867)

 Género *Diadema* Gray, 1825

Diadema mexicanum Agassiz, 1863

 Superorden Echinacea Claus, 1876

 Orden Temnopleuroidea Mortensen, 1942

 Familia Toxopneustidae Troschel, 1872

 Género *Toxopneustes* A. Agassiz, 1841

Toxopneustes roseus (A. Agassiz, 1863)

 Género *Tripneustes* L. Agassiz, 1841

Tripneustes depressus A. Agassiz, 1863

 Orden Echinoida Claus, 1876

 Familia Echinometridae Gray, 1825

 Género *Echinometra* Gray, 1825

Echinometra oblonga (Blainville, 1825)

Echinometra vanbrunti A. Agassiz, 1863

 Subclase Perischoechnoidea M'Coy, 1849

 Orden Cidaroida Claus, 1880

 Familia Cidaridae Gray, 1825

 Género *Eucidaris* Pomel, 1883

Eucidaris thouarsii (Valenciennes, 1842)

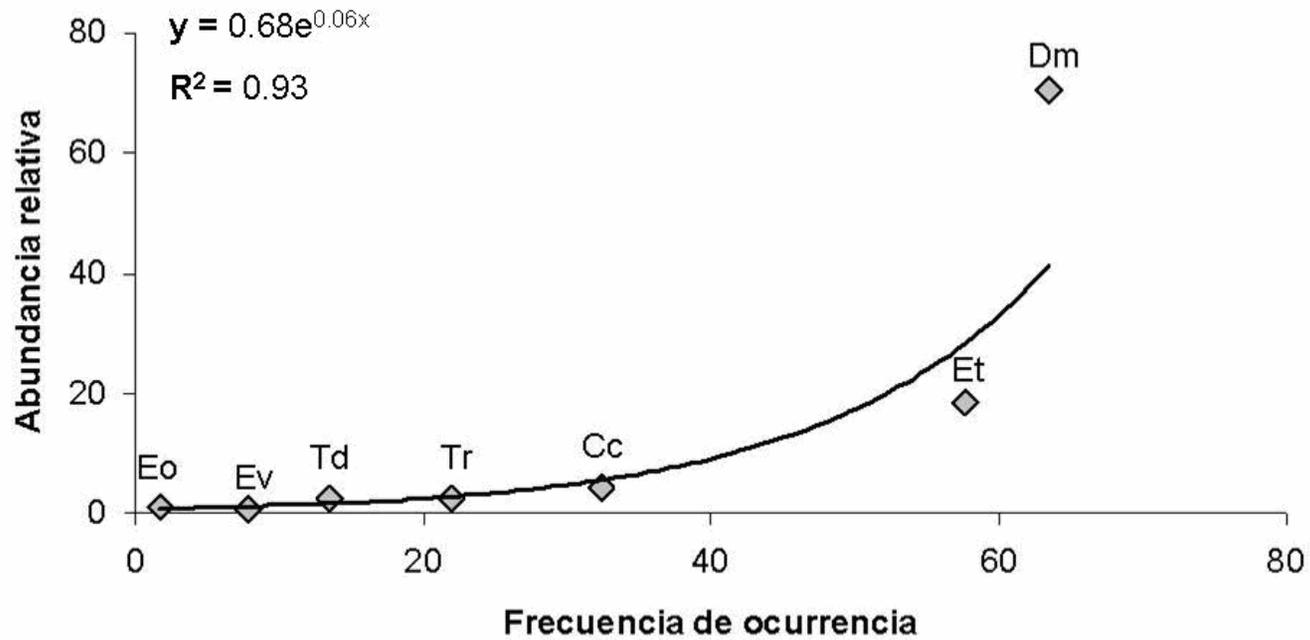


Figura 3. Relación entre la frecuencia de ocurrencia (N= 444 transectos) y la abundancia relativa total (N=10,392 organismos) de las especies de erizos en el Pacífico tropical mexicano.

Eo= *Echinometra oblonga*, Ev= *Echinometra vanbrunti*, Td= *Tripneustes depressus*, Tr= *Toxopneustes roseus*, Cc= *Centrostephanus coronatus*, Et= *Eucidaris thouarsii* y Dm= *Diadema mexicanum*.

Tabla II. Densidad promedio (ind/50 m² ± error típico) de las especies de erizos de mar observadas en las diez localidades de muestreo a lo largo del Pacífico tropical mexicano.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Marías, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

	IC (n= 21)	AR (n= 94)	IM (n= 68)	IS (n=51)	TE (n= 25)
<i>D. mexicanum</i>	0.31 ± 0.31	22.5 ± 4.73	6.22 ± 0.83	24.31 ± 3.60	2.96 ± 1.55
<i>C. coronatus</i>	----	0.08 ± 0.05	1.95 ± 0.31	1.66 ± 0.44	0.04 ± 0.04
<i>E. thouarsii</i>	1.86 ± 0.66	7.58 ± 0.94	8.77 ± 1.15	3.90 ± 0.97	0.84 ± 0.17
<i>T. depressus</i>	3.05 ± 1.74	1.31 ± 0.35	2.11 ± 0.56	----	----
<i>T. roseus</i>	----	----	0.14 ± 0.05	1.29 ± 0.35	0.16 ± 0.07
<i>E. vanbrunti</i>	----	----	0.35 ± 0.10	0.72 ± 0.31	----
<i>E. oblonga</i>	0.07 ± 0.07	1.46 ± 0.91	----	----	----
Riqueza total	4	5	6	5	4
Densidad promedio	5.31 ± 1.81	32.98 ± 5.14	19.57 ± 1.99	31.90 ± 4.34	4.0 ± 1.10

	MA (n= 40)	CC (n= 33)	IZ (n= 48)	AC (n= 32)	HU (n=32)	Promedio general (n= 444)
<i>D. mexicanum</i>	1.72 ± 0.48	13.84 ± 3.94	11.83 ± 3.94	47.09 ± 3.89	87.64 ± 28.7	20.86 ± 2.5
<i>C. coronatus</i>	2.25 ± 0.52	0.60 ± 0.18	3.0 ± 0.41	1.09 ± 0.29	1.71 ± 0.67	1.28 ± 0.11
<i>E. thouarsii</i>	0.60 ± 0.23	10.09 ± 3.63	5.04 ± 0.99	5.37 ± 1.36	3.14 ± 0.62	5.49 ± 0.44
<i>T. depressus</i>	0.02 ± 0.02	----	----	----	----	0.75 ± 0.14
<i>T. roseus</i>	0.52 ± 0.15	0.18 ± 0.11	2.72 ± 0.55	0.90 ± 0.31	1.18 ± 0.39	0.68 ± 0.09
<i>E. vanbrunti</i>	0.05 ± 0.05	0.54 ± 0.25	0.14 ± 0.08	0.40 ± 0.17	----	0.22 ± 0.04
<i>E. oblonga</i>	----	----	----	----	----	0.31 ± 0.19
Riqueza total	6	5	5	5	4	4.9 ± 0.23
Densidad promedio	5.17 ± 0.85	25.27 ± 4.75	22.75 ± 2.53	54.87 ± 4.08	93.68 ± 28.5	29.55 ± 8.07

A lo largo del Pacífico tropical mexicano se observaron en promedio 4.9 ± 0.23 especies de equinoideos por sitio muestreado, destacando IM y MA con seis especies, en comparación con IC, TE y HU en donde solo se observaron cuatro especies (Tabla II). Por su parte, la densidad promedio de equinoideos para la región de estudio fue de 29.55 ± 8.07 ind/50 m², y sobresalen las localidades de HU por su alta densidad (93.68 ± 28.5 ind/50 m²) y TE, por presentar el menor número de individuos por transecto (4 ± 1.1 ind/50 m²; Tabla II).

ESTRUCTURA COMUNITARIA

A continuación se muestran los gráficos de los índices ecológicos, en los cuales, los sitios muestreados se encuentran divididos por una línea negra, a partir de la cual, se ubican del lado izquierdo las islas y del lado derecho las localidades continentales. En el caso de las islas, el arreglo va de oeste a este, mientras que la parte continental presenta un arreglo latitudinal descendente (Figs. 4 a 9):

Riqueza (S)

La riqueza promedio de los erizos de mar para la región del Pacífico tropical mexicano fue de 1.99 ± 0.06 spp/50 m², presentando diferencias significativas ($H_{9,444} = 107.20$, $P < 0.001$) entre las diez localidades muestreadas (Fig. 4). La prueba *a posteriori* señaló como diferente a IC (grupo a) del resto de las localidades debido a que en promedio en los transectos se encontró menos de 1 spp/50 m². Posteriormente, se observó una agrupación entre aquellos que presentaron riqueza intermedia (grupo b: 1.36 a 1.73 spp/50 m²) y los de valores superiores a dos

especies por transecto (grupo c), en donde destacó IZ como la localidad con mayor riqueza (2.89 ± 0.13 spp/50 m²). De igual manera, se pueden observar dos tendencias: la primera correspondiente al grupo de las islas, en donde la riqueza aumenta conforme la localidad resulta más cercano al macizo continental. La segunda tendencia muestra que en las localidades continentales existe un incremento del número de especies por transecto conforme disminuye la latitud (Fig. 4), aún cuando resulta singular el sitio IZ por presentar la mayor riqueza de especies (2.89 ± 0.13 spp/50 m²) con respecto a sus localidades adyacentes.

Abundancia (N)

En cuanto a la abundancia (Fig. 5), el promedio general fue de 26.93 ± 2.64 ind/50 m², con diferencias significativas ($H_{9,444} = 123.63$, $P < 0.001$). Esto se debió a los bajos números presentados en IC (grupo a <10 ind/50 m²), en contraste con valores altos en el sur (> 50 ind/50 m²; grupo c). También se detectó la presencia de una serie de arrecifes con valores intermedios de abundancia próximos a 25 ind/50 m² (grupo b), tanto en islas (AR, IM e IS) como en zonas continentales (CC e IZ). Para este índice no se observó un patrón claro en el conjunto insular; sin embargo, en el conjunto continental se detectó el incremento de la abundancia de erizos conforme disminuyó la latitud; esto debido a que las localidades más al norte fueron las que presentaron menores valores (TE y MA del grupo a) seguidos de CC e IZ con abundancias cercanas al promedio (grupo b); para finalizar, las más sureñas AC y HU fueron las que mostraron las mayores abundancias (54.87 ± 4.08 ind/50m², 93.68 ± 28.5 ind/50m² respectivamente).

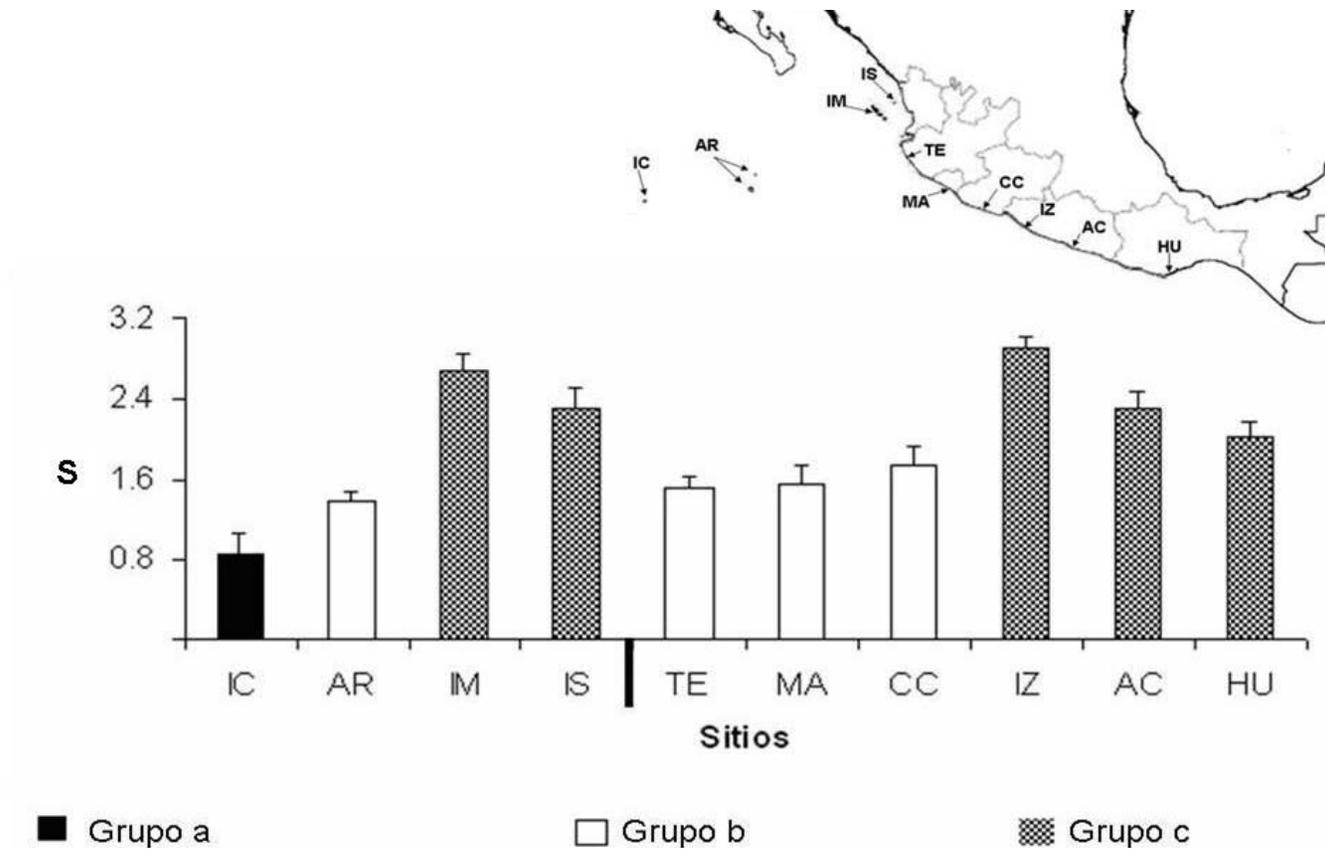


Figura 4. Riqueza de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Marías, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

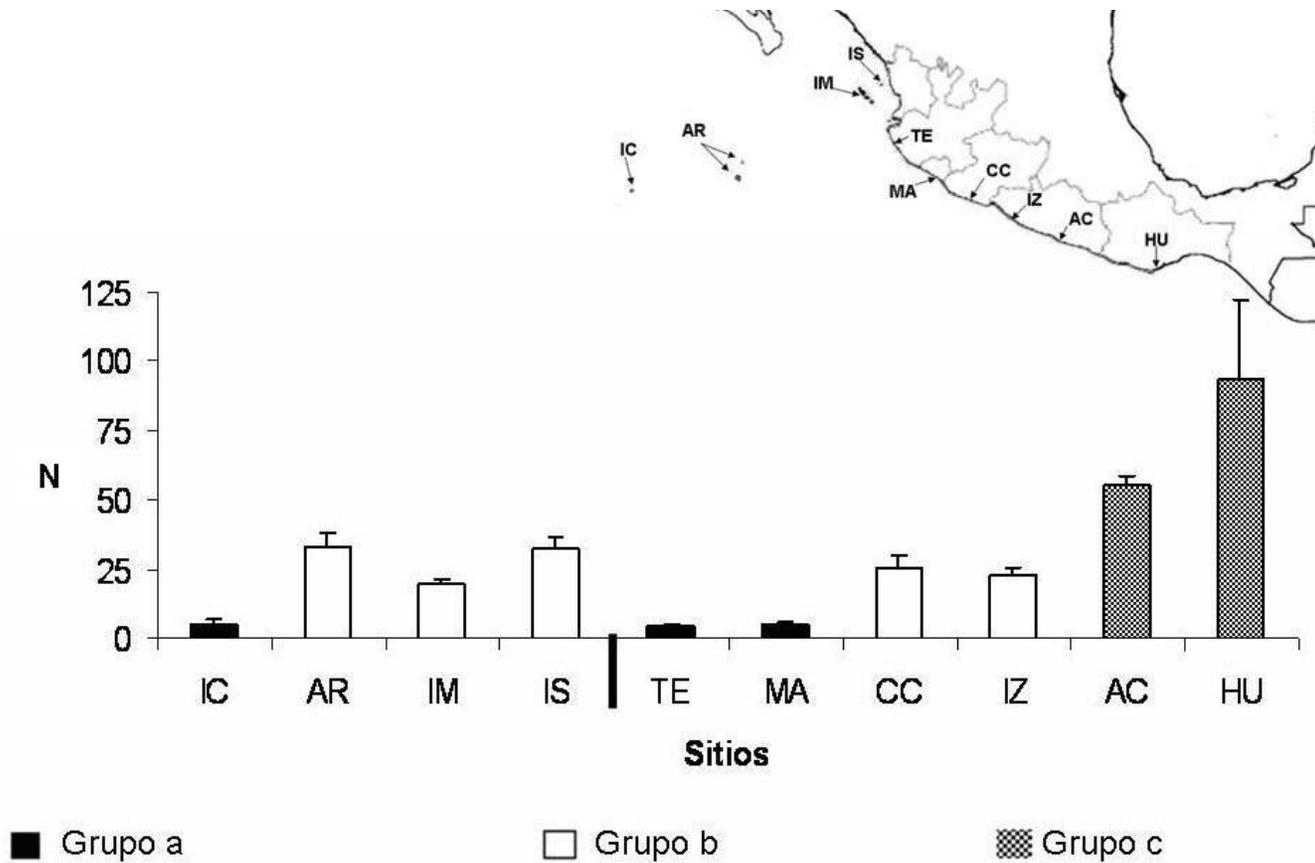


Figura 5. Abundancia de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Mariás, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

Diversidad de Shannon-Wiener (H')

Se observaron diferencias significativas ($H_{9, 444} = 107.73$, $P < 0.001$) entre las localidades con respecto al índice de diversidad, las cuales se asocian principalmente a los altos valores que presentaron IM e IZ con más de 0.3 decits/ind (grupo b), en comparación con el resto de las localidades (grupo a) que se mantuvieron alrededor del promedio general (0.19 ± 0.01). En el caso del conjunto insular (del lado izquierdo de la línea; Fig. 6) se puede observar la tendencia antes mencionada, que consiste en el incremento de H' hacia el este; sin embargo, IM representa un caso singular, debido a sus altos valores (0.31 ± 0.02), en relación con el resto del grupo (IC, AR e IS). Por otra parte, IZ destacó en el conjunto continental al presentar el mayor valor de H' (0.34 ± 0.02) en el Pacífico tropical mexicano (Fig. 6).

Equitabilidad de Pielou (J')

De acuerdo con el índice de equitabilidad de Pielou, las comunidades de erizos de mar en el Pacífico tropical mexicano presentaron diferencias significativas ($H_{9, 444} = 79.35$, $P < 0.001$). Para el conjunto insular (del lado derecho de la línea), se detectó un patrón de incremento de la uniformidad conforme las islas estuvieron más cercanas a la costa (Fig. 7). En el conjunto continental no se observó tendencia alguna debido a que la mayoría de las localidades se mantuvieron alrededor del promedio (0.43 ± 0.01), por lo que conformaron el grupo b. A su vez, el grupo a fue constituido por dos localidades que presentaron la mayor uniformidad de la región (IZ = 0.74 ± 0.03 e IM = 0.65 ± 0.04).

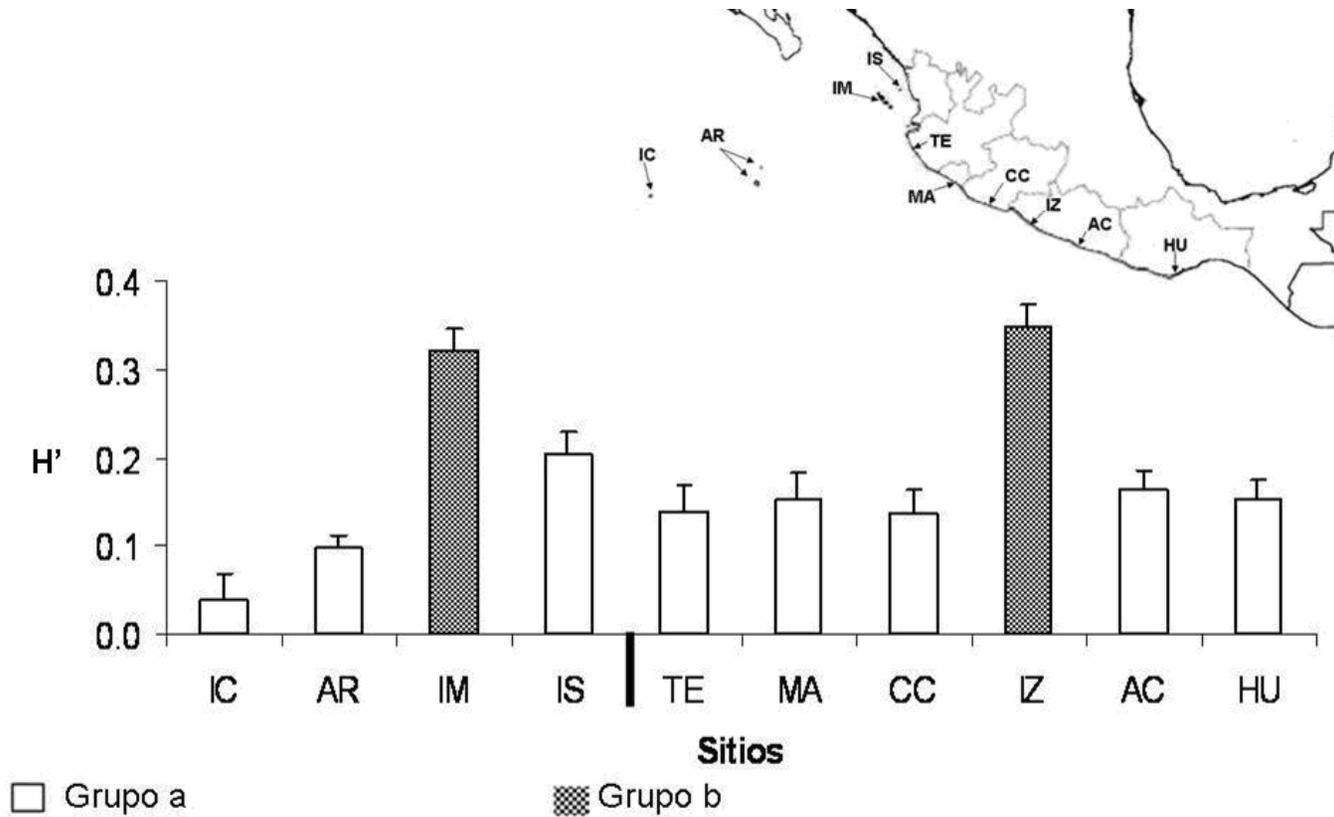


Figura 6. Diversidad H' de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Marías, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

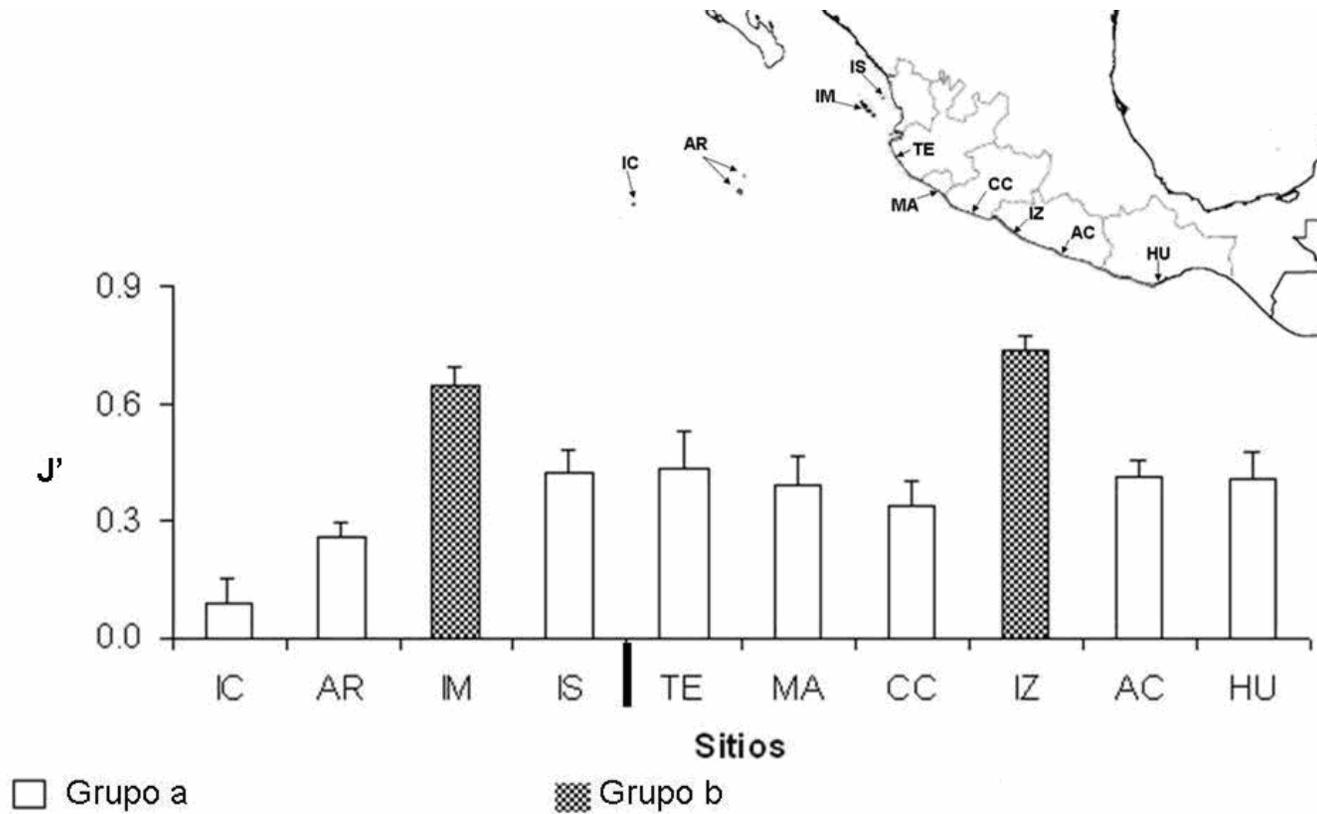


Figura 7. Equitabilidad J' de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Mariás, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

Diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$)

Con respecto a este índice (Fig. 8), el valor promedio observado fue de 44.54 ± 1.75 . Las localidades IC (grupo a) y MA (grupo b) presentaron los valores más bajos, siendo las únicas que presentaron diferencias significativas con respecto al resto (grupo c) e incluso entre ellos ($H_{9, 444} = 38.23$, $P < 0.001$). Se observó el mismo patrón de incremento en la diferenciación taxonómica conforme las islas se encuentran más cercanas al continente, así como, el aumento del índice conforme las localidades continentales se acercan al cinturón tropical.

Diferenciación taxonómica (Δ^*)

El análisis del índice Δ^* (Fig. 9) arrojó diferencias significativas ($H_{9, 444} = 42.33$, $P < 0.001$) con respecto a las localidades estudiadas. La prueba *a posteriori* demostró que el origen de éstas se centró básicamente en IC para el conjunto insular (grupo a) y en MA para el conjunto continental (grupo b), los cuales presentaron valores bajos en relación al promedio general del índice (44.72 ± 1.77). Para el caso de las islas, se observó el incremento de Δ^* conforme las localidades son más cercanas al continente, sin embargo, se puede destacar como caso especial a IM, cuyo valor de Δ^* (58.85 ± 3.95) fue mucho mayor en comparación con las adyacentes. En las localidades continentales los valores se mantuvieron más similares, siendo MA un caso particular al presentar un valor de diferenciación taxonómica promedio menor (grupo c: 26.85 ± 5.19) a las localidades aledañas TE y CC pertenecientes al grupo c.

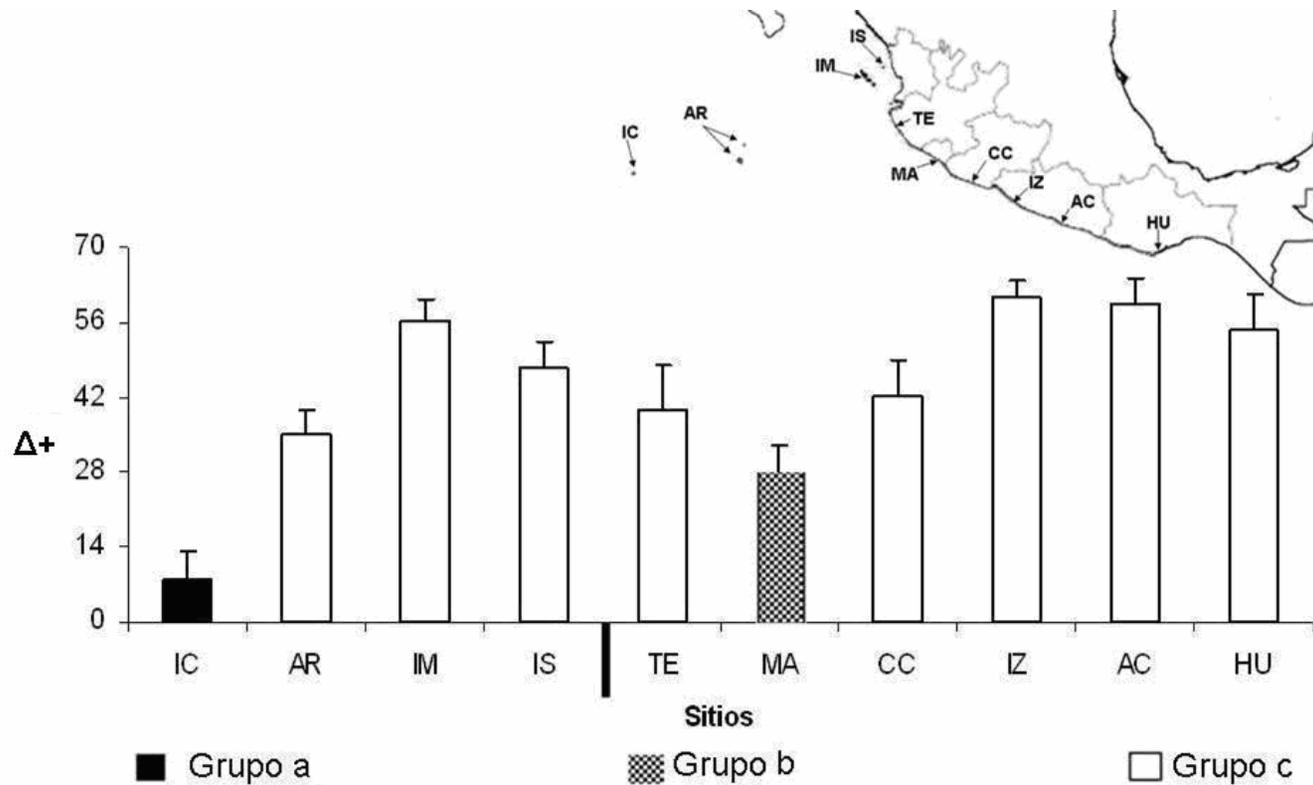


Figura 8. Diferenciación taxonómica promedio $\Delta+$ de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Mariás, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

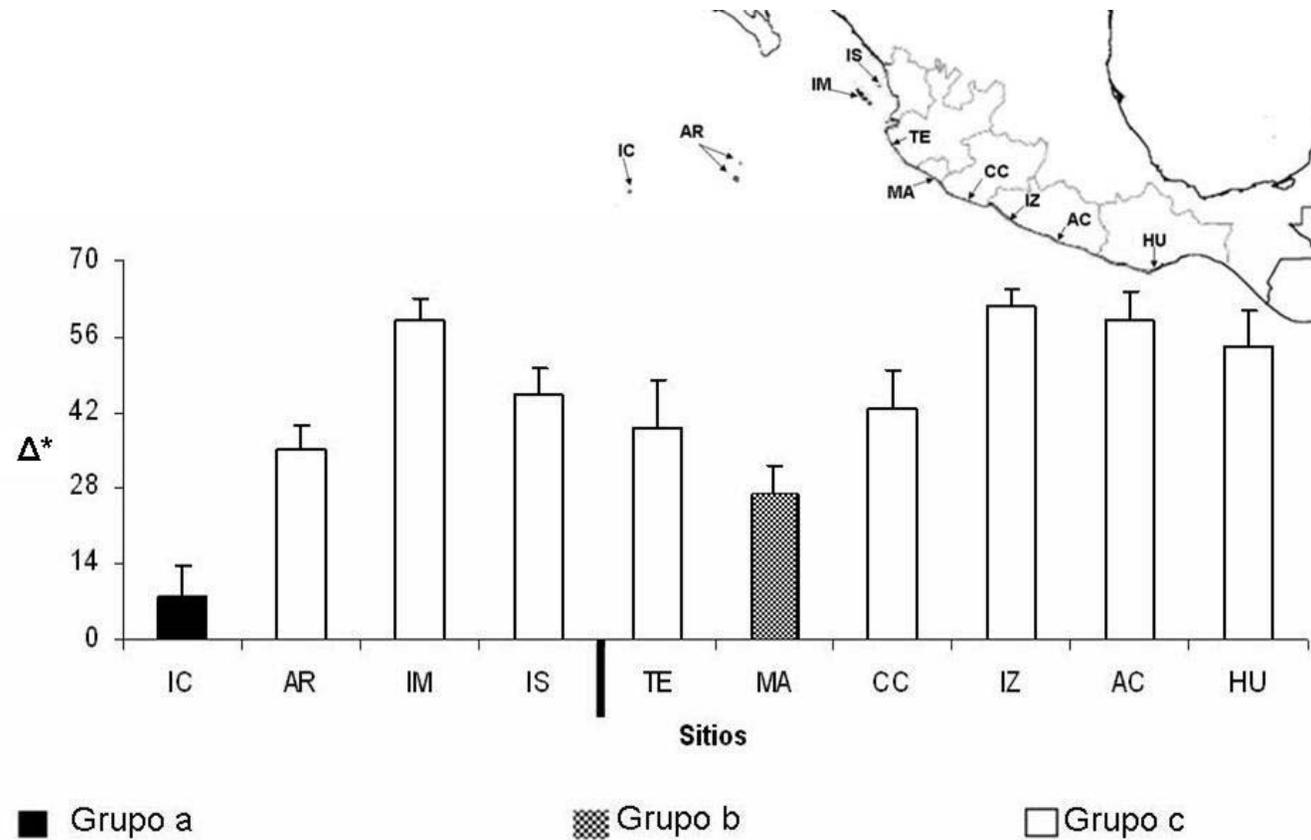


Figura 9. Diferenciación taxonómica Δ^* de erizos de mar por transecto (promedio \pm error típico) en las diez localidades muestreadas en el Pacífico tropical mexicano, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Marías, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

SIMILITUD DE LAS ASOCIACIONES DE ERIZOS DE MAR

En términos de similitud de abundancia de especies por localidad (Fig. 10), se observaron tres agrupaciones generales al dividir el dendograma en 30% de similitud (primera línea punteada). La localidad de IC se presentó como rama externa con menos del 20% de similitud en relación a los otros grupos. Posteriormente se observa la separación del conjunto TE-MA seguido de un grupo conformado por el resto de las localidades. Al hacer una segunda división en 50% de similitud (segunda línea punteada), se observa de manera clara la separación de este último grupo en dos asociaciones principales, la primera constituida por islas (AR, IS e IM) y localidades continentales intermedias (CC e IZ) y la segunda por las localidades más sureñas (AC-HU).

El Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS por sus siglas en inglés; Fig. 11) definió también a tres grupos principales con base en elipses al 30% de similitud: el primero de ellos constituido por IC, el segundo formado por el conjunto TE-MA, mientras que el tercero se integró por el resto. A su vez este último grupo se subdividió (con elipses al 50% de similitud señalados con la línea punteada) en el conjunto de islas adyacentes y arrecifes continentales intermedios (AR, IM, IS, CC e IZ) y el conjunto AC-HU de localidades sureñas (Fig. 10). Sin duda IC resulta el más peculiar de la zona de muestreo ya que sus valores de abundancia y riqueza son notablemente menores al resto, lo que le impide asociarse a las otras localidades.

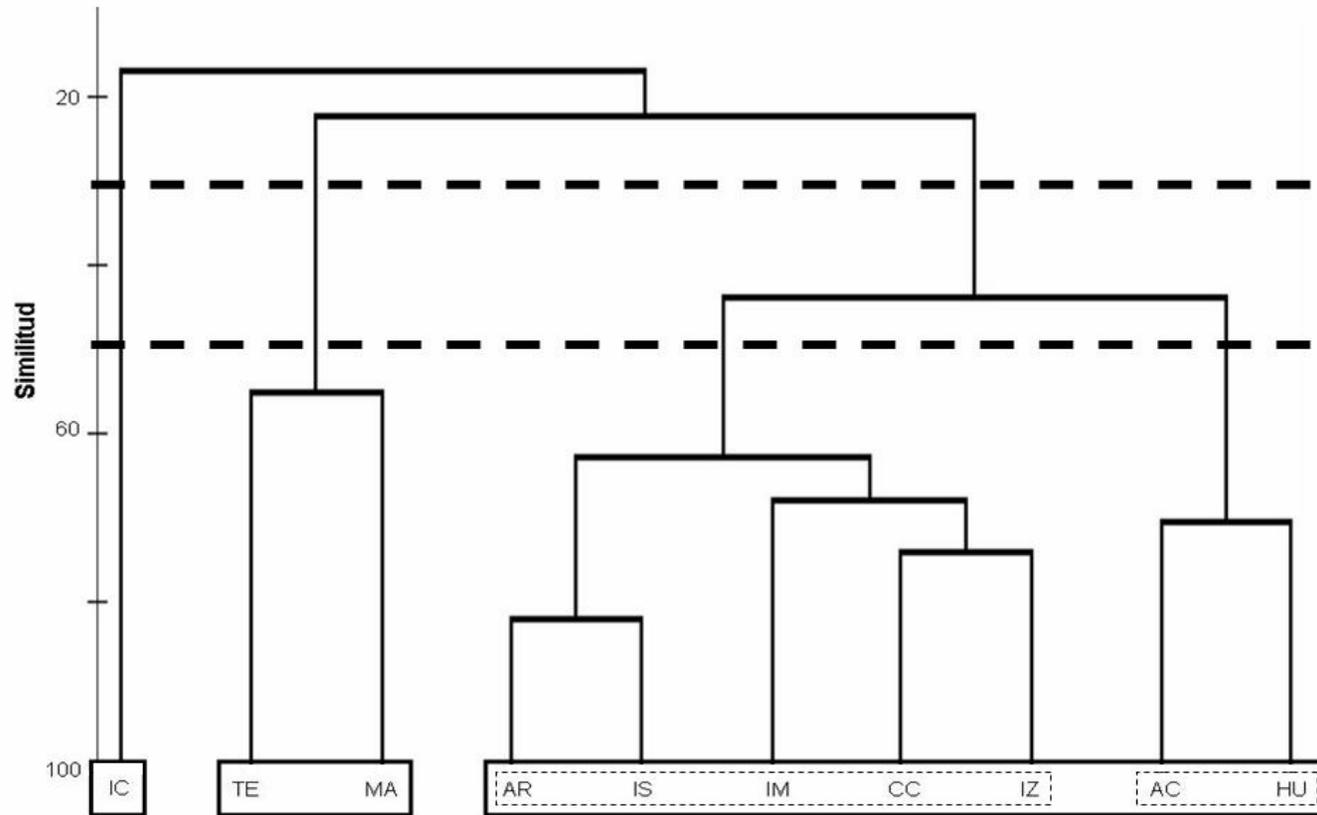


Figura 10. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las localidades en base a la similitud en la abundancia de especies de erizos de mar determinada por el índice de Bray-Curtis.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Marías, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

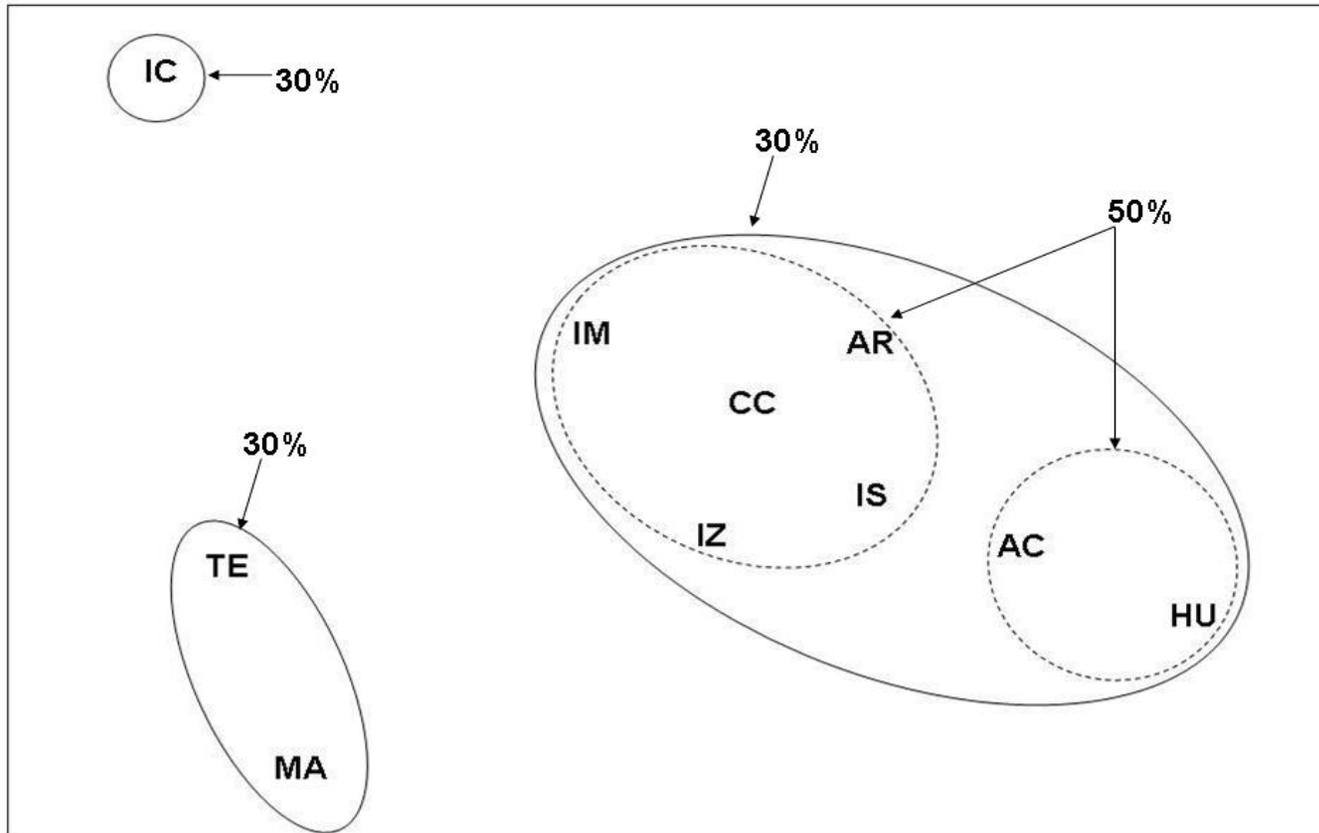


Figura 11. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.03) elaborado con el índice Bray-Curtis y el Método UPGMA basado en la abundancia relativa de equinoideos en el Pacífico Tropical Mexicano.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Mariás, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

EFEECTO DEL NIVEL DE PROTECCIÓN

De acuerdo con la composición y abundancia de las especies de equinoideos, existe una mayor asociación entre las Áreas Naturales con Protección Intermedia y las No Protegidas que se confinaron a la zona inferior del nMDS (debajo de la línea punteada; Fig. 12). Así mismo, al considerar las Áreas Naturales bajo Protección Estricta, se pudo apreciar la cercanía de AR e IM y su ubicación en la parte superior del nMDS junto con IC. Sin embargo, al agregar elipses de agrupación al 60% de similitud, se observó que las tres islas bajo Protección Estricta no conformaron un solo grupo. De igual manera, en uno de los grupos definidos se mezclaron localidades bajo los tres niveles, por lo que solo se puede hablar de un efecto secundario de la protección sobre las asociaciones de equinoideos en la región del Pacífico tropical mexicano.

Análisis de porcentaje de similitud

A nivel general, las especies que presentaron mayor contribución para la separación de grupos en las pruebas multivariadas (Fig. 11 y Fig. 12) fueron: *E. thouarsii*, *D. mexicanum*, *T. depressus* y *C. coronatus*. La diferencia básica entre las áreas bajo Protección Estricta fue la contribución de *E. thouarsii* y *T. depressus*. Por otro lado, las que poseen Protección Intermedia o Nula presentaron un alto porcentaje de contribución de la especie *D. mexicanum*, así como una contribución baja de la especie *C. coronatus* en la áreas No Protegidas (Tabla III).

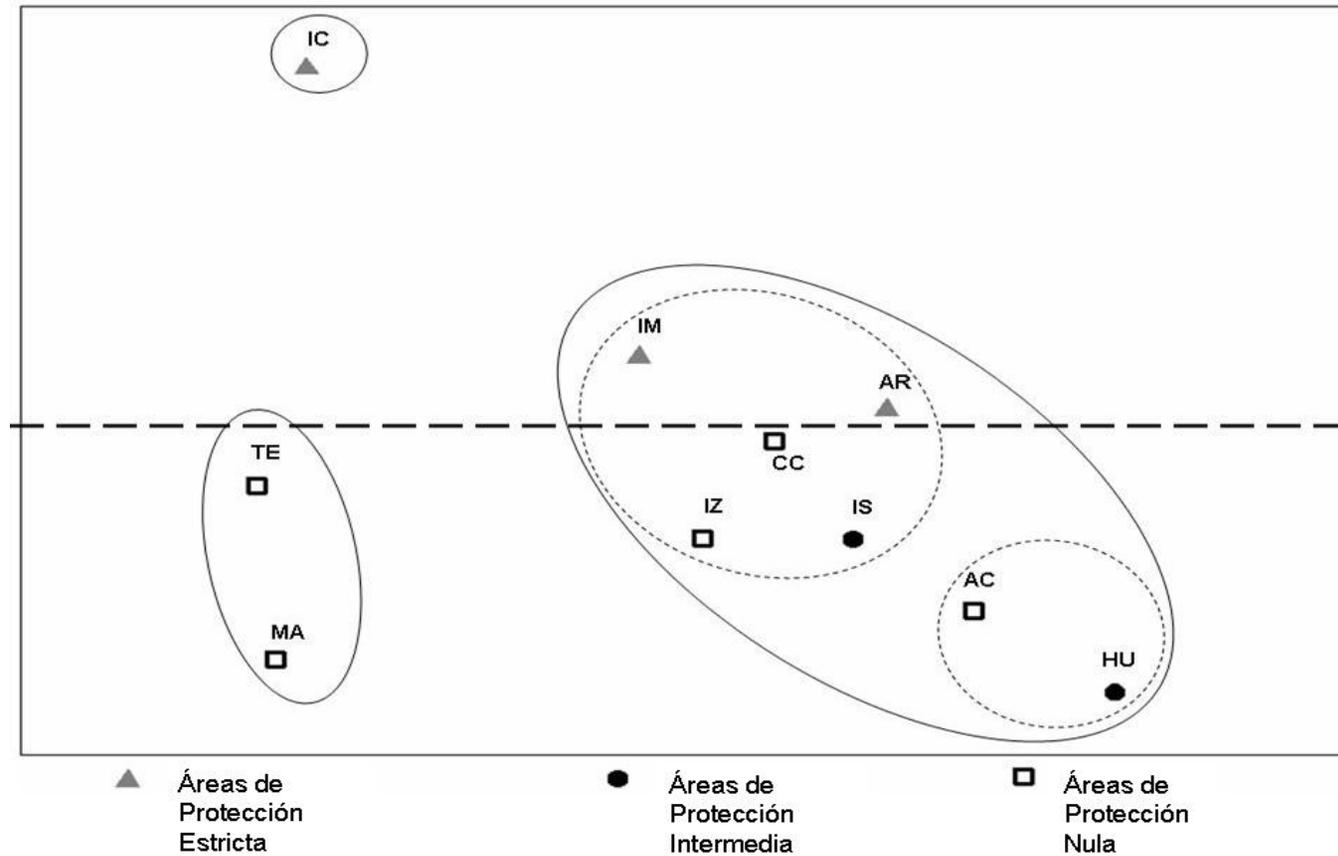


Figura 12. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.03) basado en la abundancia relativa de equinoideos en el Pacífico Tropical Mexicano que muestra como factor el nivel de protección de cada localidad.

IC= Isla Clarión, AR= Archipiélago de Revillagigedo, IM= Islas Mariás, IS= Isla Isabel, TE= Tenacatita, MA= Mazanillo, CC= Caleta de Campos, IZ= Ixtapa-Zihuatanejo, AC= Acapulco, HU= Huatulco.

Tabla III. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) que indica las especies que contribuyen a la agrupación de las localidades en base a su nivel de protección.

	Abundancia promedio	Similitud promedio	Contribución (%)	Acumulativo (%)
Áreas de Protección Estricta				
<i>E. thouarsii</i>	6.08	17.86	48.21	48.21
<i>T. depressus</i>	2.16	9.64	26.03	74.24
<i>D. mexicanum</i>	9.69	9.29	25.09	99.32
Áreas de Protección Intermedia				
<i>D. mexicanum</i>	55.98	38.72	80.22	80.22
<i>E. thouarsii</i>	3.52	5	10.36	90.58
Áreas No Protegidas				
<i>D. mexicanum</i>	15.49	23.38	63.02	63.02
<i>E. thouarsii</i>	4.39	8.56	23.07	86.09
<i>C. coronatus</i>	1.40	3.22	8.67	94.76

DISCUSIÓN

ASPECTOS GENERALES

De acuerdo con los resultados obtenidos, se puede considerar que el presente estudio constituye un análisis representativo de las comunidades de equinoideos del Pacífico tropical mexicano. Esto se afirma al compararlo con lo reportado por Honey-Escandón *et al.* (2008) quienes, luego de revisar material de museo acumulado por décadas, determinan 11 especies de erizos regulares para esta zona, pertenecientes a cuatro familias y cuatro órdenes. En el presente trabajo solo se encontraron siete especies de las 11 (Tabla I). Los taxa registrados por estos autores que no se observaron en los muestreos del presente estudio fueron *Aporocidaris milleri* (A. Agassiz, 1898), *Hesperocidaris perplexa* (H.L. Clark, 1907), *Astropyga pulvinata* (Lamarck, 1816) y *Arbacia incisa* (A. Agassiz, 1863). De ellas, las dos primeras se encuentran fuera del ámbito batimétrico muestreado (300-3937 m y 13-1500 m respectivamente). Las dos últimas, a pesar de ser residentes de zonas arrecifales, habitan preferentemente ciertas zonas del Pacífico, como *A. incisa* hacia el Golfo de California y Nayarit debido a su afinidad a fondos rocosos y aguas frías (Caso 1978, Herrero-Pérezrul *et al.* 2008) o bien, son más comunes en fondos arenosos y fangosos someros durante la temporada de surgencias como el caso de *A. pulvinata* (Clark 1940, Maluf 1988, Alvarado 2008).

Con respecto a la abundancia relativa y la frecuencia de ocurrencia (Fig. 3), se pudo determinar que la especie *D. mexicanum* fue la que obtuvo los valores más altos en ambos parámetros.

Esto ya ha sido reportado para varios trabajos en el Pacífico tropical mexicano (Salcedo-Martínez *et al.* 1988, Reyes-Bonilla 1995, Benitez-Villalobos 2001, Zamorano y Leyte-Morales 2005, Landa-Jaime *et al.* 2007), así como para otras zonas arrecifales del Pacífico oriental tropical (Glynn 1988, Guzmán y Cortés 1992, Eakin 1996, Alvarado y Fernández 2005, Alvarado y Chiriboga 2008), donde es considerada como una de las especies más conspicuas. Sin embargo, se pudo observar que las localidades más al norte presentaron menor densidad de esta especie ($< 25 \text{ ind}/50 \text{ m}^2$), lo que indica que a pesar de tener una distribución amplia (desde Bahía de los Ángeles 29°N hasta Islas Galápagos, Ecuador 0°N), *D. mexicanum* presenta mayor afinidad a zonas tropicales (Brusca 1980, Olivares-González 1986).

En el presente estudio, las localidades de AC y HU sobresalieron en cuanto a la densidad de *D. mexicanum*, al poseer los valores más altos (47.09 y 87.64 $\text{ind}/50 \text{ m}^2$, respectivamente; Tabla II) en el Pacífico tropical mexicano. Esto puede deberse a que los diademátidos presentan afinidad a zonas de baja a moderada exposición al oleaje, en donde pueden encontrar refugio y protección tanto de depredadores como de perturbaciones físicas que afecten su testa y espinas (Carpenter 1984, Sonnenholzner y Lawrence 2002), así como zonas de baja sedimentación pues el exceso de partículas representa una perturbación para sus estructuras y su remoción implica un mayor gasto energético (Bak *et al.* 1984, Rogers 1990, Vázquez-Domínguez 2003).

En este caso, ambas localidades presentaron dichas características ya que sus arrecifes someros (0-15 m) se encuentran sometidos a condiciones hidrodinámicas moderadas por la protección de las bahías dentro de las que se encuentran (Glynn y Leyte-Morales 1997, Zamorano y Leyte-Morales 2005, 2009).

De igual manera, HU presenta baja sedimentación (6.8-147.6 mg/cm²/día; Granja-Fernández y López-Pérez 2008) en comparación con otros sitios del Pacífico mexicano (Isla Socorro, Revillagigedo, Ochoa-López *et al.* 1998) y Costa Rica (> 200 mg/cm²/día en Parque Cahuita Cortés y Risk 1985; 44-117 mg/cm²/día en Parque Marino Ballena, Alvarado *et al.* 2009). Aunado a ello, la abundancia de recursos alimenticios que existe en la zona por efecto de diversos fenómenos naturales (intensa radiación solar, fenómeno de El Niño, huracanes, precipitación, surgencias) y antropogénicos (sobrepesca, asentamientos humanos e intensa actividad turística; Benitez-Villalobos *et al.* 2001, Zamorano y Leyte-Morales, 2009), trae consigo el excesivo ingreso de nutrientes al mar, lo cual conduce al enriquecimiento de las aguas y al incremento de la cobertura algal (Hughes 1994, Andréfouët *et al.* 2002, Granja-Fernández y López-Pérez 2008).

A consecuencia de una gran abundancia de recursos alimenticios, las poblaciones de este género de erizos pueden acrecentarse y provocar efectos adversos en los arrecifes como los ocurridos en algunas zonas del Pacífico Oriental tropical (Glynn 1988) y Atlántico (Tuya *et al.* 2004). Sin embargo, a pesar de que actualmente HU presenta la mayor densidad de *D. mexicanum* en el Pacífico tropical mexicano (> 1 ind/m²; Tabla II), la probabilidad de eventos similares a los anteriormente descritos es baja, debido a que en los diez años de monitoreo, la densidad de erizo negro nunca ha excedido los 7 ind/m² (Benitez-Villalobos *et al.* 2008b), e incluso en Mayo del 2009 (posterior al muestreo de presente estudio) ocurrió un evento de mortandad en La Entrega (Benitez-Villalobos 2009).

Así mismo la bioerosión por parte de esta especie en HU, representa menos del 30% del porcentaje de acreción anual, por lo que hasta el momento *D. mexicanum* no se puede considerar una verdadera amenaza para los arrecifes de la zona (Herrera-Escalante *et al.* 2005, Calderón-Aguilera *et al.* 2007).

La especie *E. thouarsii* presentó el segundo lugar en densidad (5.49 ± 0.44 ind/50 m²; Tabla II), a pesar de ser similar a *D. mexicanum* en cuanto a la ocurrencia en los transectos (Fig. 3). La alta frecuencia en los censos puede deberse a que esta especie ocupa distintos ambientes, tales como cabezas de coral de los géneros *Pocillopora* y *Pavona* y cuevas en sustrato rocoso, en donde se alimenta de macroalgas, esponjas, balanos y algas coralinas incrustantes, lo que le confiere la posibilidad de encontrar refugio y alimento en casi cualquier lugar (Glynn *et al.* 1979, Glynn y Wellington 1983, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999, Brandt 2003).

Al comparar la zona rocosa de CC, que resultó la localidad con mayor densidad de *E. thouarsii* en el Pacífico tropical mexicano (10.09 ± 3.63), con otros estudios en las islas Galápagos (Glynn 1979, 1988, Glynn y Wellington 1983, Brandt 2003, Glynn *et al.* 2010), se puede determinar que esta fue baja. Cabe mencionar que dichos estudios permiten determinar que las poblaciones de este erizo se han mantenido alrededor de 15 a 30 ind/m² a lo largo de más de 30 años (Brandt 2003, Glynn *et al.* 2010). Sin embargo, se han presentado picos de abundancia por efectos relacionados con el fenómeno de El Niño 1982-1983 (34 ind/m², Glynn y Wellington 1983) y valles posteriores a dichas épocas (7.2 ind/m², Glynn 1988).

Estos fenómenos pueden estar relacionados con lo descrito por Glynn *et al.* (1979), los cuales indican que existe una correlación inversa entre el número de individuos de erizo punta de lápiz por metro cuadrado y el porcentaje de coral vivo, debido a la falta de refugio adecuado en los espacios tan cerrados entre las ramas de *Pocillopora* (Glynn *et al.* 1979). Por ello, las altas mortalidades coralinas como consecuencia de El Niño, favorecen las explosiones demográficas de esta especie (Glynn y Wellington 1983, Glynn 1988). En conjunto, los hábitos alimenticios generalistas, la alta tolerancia a diversos factores ambientales y los patrones erráticos de abundancia, pueden ser la causa de que no se haya podido detectar una tendencia específica de distribución de *E. thouarsii* a lo largo del Pacífico tropical mexicano (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999). Así mismo, esta especie se mimetiza en el fondo arrecifal debido a que en sus espinas se adhieren esponjas, briozoarios y algas calcáreas (Clark 1948), por lo que la metodología de censos visuales puede presentar una subestimación de la población.

Por otro lado, *T. depressus* presentó un patrón particular, ya que prácticamente se confinó al conjunto insular (a excepción de IS en donde no fue observado) y a una de las localidades continentales (MA) por lo que su frecuencia de ocurrencia fue baja (Fig. 3). Así mismo, esta especie tuvo una densidad menor (0.015 ± 0.002 ind/m²; Tabla II) al ser comparada con lo registrado en el Golfo de California (de 0.107 a 0.427 ind/m²; González-Peláez 2001, González-Azcárraga 2006) y las Islas Galápagos (0.264 ind/m²; Luna 2000).

Esto puede deberse a que a pesar de que *T. depressus* es considerada una especie tropical, se ha observado que las temperaturas bajas, sobre todo en épocas posteriores a fenómenos de El Niño, han favorecido su reclutamiento (González-Peláez 2001, Luna 2000). Además, la alta productividad de las zonas subtropicales promueve el desarrollo y crecimiento del principal alimento del erizo café, las macroalgas sobre el sustrato rocoso, brindando así el recurso necesario para el desarrollo de esta especie (González-Peláez 2001). Con base en estas características (temperatura, alimento y hábitat), posiblemente el Golfo de California sea el lugar más adecuado del Pacífico mexicano para el establecimiento de la pesquería comercial de este erizo, el cual, presenta características idóneas para su explotación, entre las que destaca su gran talla (González-Peláez 2001; Solís-Marín *et al.* 1997).

ESTRUCTURA COMUNITARIA

De manera general los seis índices ecológicos calculados para el presente estudio (Figs. 4 a 9) registraron las mismas tendencias:

- En el Conjunto insular se observó un patrón de aumento del valor de los índices conforme su cercanía al continente (Figs. 4 a 9).
- En el Conjunto continental se observó una tendencia de incremento del valor de la mayoría de los índices conforme desciende la latitud (Figs. 4 a 9).

El patrón observado en el Conjunto insular es explicado por la teoría de biogeografía de islas, la cual propone que los territorios insulares se van colonizando gradualmente en función de su tamaño y su distancia con respecto a la costa (MacArthur y Wilson 1967, Primack 2006).

Así, mientras más lejanas se encuentren las islas con respecto a la masa continental, la probabilidad de arribo de nuevas especies será mucho menor (MacArthur y Wilson 1967). Por ello, localidades como IC y AR que se ubican a más de 750 km de la costa del estado de Colima, presentan menor probabilidad de ser colonizadas y por lo tanto cuentan con baja riqueza, mientras que IM e IS a menos de 150 km del puerto de San Blas, Nayarit, reciben más frecuentemente propágulos de especies del Pacífico mexicano, e incluso del Golfo de California como ya se ha reportado para el caso de los corales (Pérez-Vivar *et al.* 2006, Medina-Rosas y Cupul-Magaña 2007). Con respecto al arribo de especies, es necesario mencionar que la presencia de *E. oblonga* en IC y AR (una especie propia del Indo-Pacífico; Mayr 1954, Maluf 1988), representa evidencia de que las larvas de erizos pueden dispersarse y cruzar barreras geográficas que anteriormente se creían imposibles de traspasar como lo es el Océano Pacífico (Lessios *et al.* 1996, Jacobs *et al.* 2004). Otro de los puntos relevantes en la teoría de islas tiene que ver con su extensión territorial, es decir, las islas grandes presentan más variedad de ambientes locales, lo que les confiere la capacidad soportar mayor diversidad de especies y tamaños poblacionales (Primack 2006). Posiblemente debido a ello, el conjunto insular IM (641, 285 ha) presentó más alta riqueza, abundancia y diversidad en comparación con AR (475, 339 ha), IC (161, 345 ha) e IS (194 ha; Castellanos y Ortega-Rubio 1994, Pérez-Vivar *et al.* 2006, Ríos-Jara *et al.* 2008).

Para el Conjunto Continental, la tendencia de aumento de los valores conforme desciende la latitud ha sido ampliamente explicada para la riqueza y se conoce como regla de Rapoport (Roy *et al.* 1994). Esta regla indica que la zona tórrida presenta mayor riqueza como resultado de la acumulación de especies provenientes de la zona templada, las cuales bajo condiciones climáticas más estables, tienden a diversificarse para que su nicho no se traslape (Roy *et al.* 1994, Roy y Witman 2009). En contraparte, la falta de datos de abundancia dificulta la comparación del resto de los índices (H' , J' , $\Delta+$ y Δ^*) en la región. Sin embargo, se puede mencionar que este patrón de incremento de la diversidad conforme las localidades se encuentran más al sur, ya ha sido reportado para erizos de mar y peces del Golfo de California (González-Azcárraga 2006, Fernández-Rivera Melo 2007). Dicha tendencia se asocia principalmente a un mayor número de hábitat en la porción sur del golfo (arrecifes rocosos, islas, zonas de manglar, mantos de rodolitos, parches coralinos, montañas submarinas y paredes; Brusca 1980), lo cual trae como consecuencia una mayor variedad de recursos para distintas especies. Para el caso de las estrellas, Luna-Salguero *et al.* (2009) menciona que hay mayor diversidad, riqueza y abundancia de asteroideos en zonas arrecifales del Golfo de California que en la costa del Pacífico y Revillagigedo, lo que relaciona con los abundantes recursos alimenticios y posición geográfica (que facilita la convergencia de faunas de diversas provincias), aunado a la gran variedad de hábitat que mencionan los estudios anteriores (González-Azcárraga 2006, Fernández-Rivera Melo 2007). Cabe mencionar que esta tendencia resultó contraria a la que se detectó en el presente estudio, sin embargo constituye una referencia destacable pues pone en evidencia que no todos los equinodermos siguen los mismos patrones de distribución.

Riqueza (S)

El promedio general de riqueza de erizos por sitio en el presente estudio fue de 4.9 ± 0.23 especies (Fig. 4); al compararlo con otros estudios en los que se realizaron censos, los valores resultaron similares ya que se ubicaron alrededor de 5.3 ± 0.58 especies/sitio (S= 4 Salcedo-Martínez *et al.* 1988, S= 4 Reyes-Bonilla 1995, S= 5 Caso *et al.* 1996, S= 8 Holguín-Quiñones *et al.* 2000, S= 2 Benitez-Villalobos 2001, S= 4 Zamorano y Leyte-Morales 2005, S= 8 González-Azcárraga 2006, S= 5 Herrero-Pérezrul *et al.* 2008, S= 7 Ríos-Jara *et al.* 2008 y S= 6 Zamorano y Leyte-Morales 2009).

A su vez, las investigaciones basadas en revisiones de colecciones presentaron una mayor riqueza promedio por localidad (9.00 ± 1.26 especies/sitio; S= 6 Caso 1962, S= 10 1977, S= 12 Solís-Marín *et al.* 1997, S= 6 Chávez D'agostino 2000, S= 11 Honey- Escandón *et al.* 2008). Esto se puede deber a que la mayoría de los estudios que consisten en muestreos de campo se confinan a zonas someras (0-12 m, en algunos de los casos extendiéndose a los 30 m) y áreas limitadas en función a metodologías de censo, a diferencia de los trabajos de gabinete que incluyen información acumulada por varios años de zonas someras y profundas, así como análisis efectuados mediante métodos de muestreo diversos; todo ello permite tener a disposición listados de especies más amplios (Solís-Marín *et al.* 1997).

En el presente estudio, se observó una aparente estabilidad en la riqueza por localidad (de 4 a 6 especies), la cual se presentó en toda la región de estudio a pesar de que la riqueza total de erizos de mar en el Pacífico tropical mexicano fue de 7 especies (Tabla II).

El hecho de que en ninguna de las localidades se hayan presentado todas las especies, demuestra que el Pacífico tropical mexicano no debe ser considerado como una unidad, ya que la distribución limitada de algunas especies de equinoideos (e.g. *T. depressus* y *E. oblonga* a la parte norte e insular), puede ser indicador de que ésta región se encuentra sometida a diversos procesos biogeográficos que actúan de manera diferenciada a lo largo de ella (Loreau 2000, Witman *et al.* 2004).

En el caso de la riqueza por localidad, su promedio fue bajo (1.99 ± 0.06 spp/50 m²; Fig. 4) en comparación con la riqueza total (7 especies; Tabla II). Esto puede representar una evidencia indirecta de competencia interespecífica asociada a limitantes físicas y la posible saturación del ecosistema a nivel local (Loreau 2000, Shenbrot y Krasnov 2002). En específico, no es posible la coexistencia de todos los tipos de erizos regulares en cada sitio porque entre estos existe traslape de nicho, resultado de sus hábitos generalistas (Birkeland 1989, Loreau 2000). Esto se ha comprobado en Kenia (McClanahan 1988) y Fiji (Coppard y Campbell 2005) en donde la dominancia de *Echinometra mathaei* (Blainville, 1825) limita la presencia de otros diademátidos en el arrecife, aparentemente por efecto de traslape de nicho (McClanahan 1988, Coppard y Campbell 2005).

Así mismo, la localidad que presentó mayor número de especies por transecto fue IZ (2.89 ± 0.13 spp/50 m²), la cual presenta gran variedad de ambientes con distintos sustratos (roca, cascajo, coral y arena), pendientes moderadas y abruptas, así como arrecifes en un amplio rango batimétrico (desde 1.9 hasta 16.8 m; Zamorano y Leyte-Morales 2009).

La conjunción de estas características confiere a IZ, la capacidad de albergar una mayor riqueza de equinoideos, al ofrecer gran variedad de microhábitat para desarrollarse, obtener refugio y alimentarse (Birkeland 1989, Hooker *et al.* 2005, Neira y Cantera 2005).

Abundancia (N)

En cuanto a la abundancia se refiere, al comparar el promedio general de erizos por transecto (26.93 ± 2.64 ind/50 m²) con los valores obtenidos para el Golfo de California (65.914 ± 18.646 ind/50 m²; González-Azcárraga 2006) se puede destacar que, a nivel regional el Mar de Cortés presentó valores superiores a los del Pacífico tropical mexicano (Fig. 5). La diferencia puede deberse principalmente a la alta productividad del golfo resultado de las surgencias estacionales que ocurren en la zona (Pond y Pickard 1978, Pennington *et al.* 2006).

En el Pacífico tropical mexicano, el conjunto insular no mostró una tendencia clara en la distribución de sus abundancias de erizos. En el caso del conjunto continental, este mantuvo valores muy bajos para la zona de TE-MA (< 10 ind/50 m²) y se incrementó hacia el sur, en donde HU presentó la mayor abundancia de equinoideos (93.68 ± 28.5 ind/50m²; Fig. 5). En términos de hábitat, este hecho resulta paradójico debido a que estas localidades (TE, MA y HU) presentan ambientes similares ya que en su mayoría se encuentran constituidos por arrecifes coralinos dominados por el género *Pocillopora* (Leyte-Morales 2001, Landa-Jaime *et al.* 2007, Escobosa-González 2008).

Sin embargo, la diferencia básica se encuentra en la fisiografía arrecifal, ya que mientras TE-MA constituyen barreras estrechas localizadas de manera paralela a la línea de costa y rodeadas de arenales (Escobosa-González 2008), la mayoría de los arrecifes de HU presentan grandes extensiones de coral con crecimiento vertical considerable, rodeadas de coral muerto y bloques rocosos (Leyte-Morales 2001, López-Pérez y Hernández-Ballesteros 2004).

Sobre este tipo de sustrato, también común en AC, fue posible observar una gran cobertura de tapete algal y alga coralina incrustante (obs. pers.), que son el alimento predominante de los diademátidos (*D. mexicanum* y *C. coronatus*), causantes de las elevadas densidades en ambas localidades (Birkeland 1989, Glynn 2004, Herrera-Escalante *et al.* 2005). La alta cobertura de tapete algal en AC y HU es resultado del efecto de la radiación solar (casi constante a lo largo del año), que se traduce en una alta actividad fotosintética y trae como consecuencia gran productividad vegetal bentónica (Odum 1972, Margalef 1998).

El tapete algal resultante, provee de alimento no solo a los erizos sino a otros grupos de herbívoros y favorece el reciclaje de carbono dentro del arrecife (McClanahan y Shafir 1990). En el caso de HU, al efecto de alta irradiancia se suma la gran cantidad de nutrientes que se presentan entre noviembre y abril como resultado de las surgencias estacionales del Golfo de Tehuantepec (Lluch-Cota *et al.* 1997), lo que hace de esta localidad una de las zonas que ofrece mayor cantidad de recursos para las comunidades de equinoideos.

Diversidad (H') y Equitabilidad (J')

Tanto el índice de diversidad (H') como el de equitabilidad (J') presentaron un patrón similar a lo largo de la zona de estudio (Figs. 6 y 7), manteniéndose la mayoría de las localidades alrededor del promedio general ($H' = 0.19 \pm 0.01$; $J' = 0.43 \pm 0.01$).

Esta cifra fue menor a la presentada en estudios sobre la Clase Echinoidea (valores calculados en base 10), en las localidades de Mazatlán ($H'= 1.03$; $J'= 0.64$, Caso *et al.* 1996), Loreto ($H'= 1.3$; $J'= 0.81$, Holguín-Quiñones *et al.* 2000), Bahía de los Ángeles ($H' = 0.64$; $J' = 0.75$, Herrero-Pérezrul *et al.* 2008), así como el promedio del Golfo de California ($H' = 0.25$; $J' = 0.53$, González-Azcárraga 2006) Con este resultado se puede afirmar que el Pacífico tropical mexicano presenta más dominancia que la zona noroeste de México, aunque este hecho no implique que en todas las localidades prevalezca la misma especie (*e.g.* *T. depressus* que predomina en IC, *C. coronatus* en MA y *D. mexicanum* en el resto de las localidades; Tabla II).

Cabe mencionar, que para ambos índices resultaron como casos singulares el archipiélago de IM ($H' = 0.31 \pm 0.02$; $J' = 0.65 \pm 0.04$) e IZ ($H' = 0.34 \pm 0.02$; $J' = 0.74 \pm 0.03$), con valores superiores en relación al resto, lo que de acuerdo con los fundamentos de H' y J' indica que ambos presentan abundancias relativas más homogéneas entre las especies observadas (Daniel 1998, Clarke y Warwick 2001b).

Diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$) y Diferenciación taxonómica (Δ^*)

Respecto a los índices de diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$) y diferenciación taxonómica (Δ^*), ambos mostraron valores similares en su promedio general ($\Delta+ = 44.54 \pm 1.75$; $\Delta^* = 44.72 \pm 1.77$), así como un patrón de incremento en el conjunto continental conforme disminuyó la latitud, mientras que en el conjunto insular no se observó arreglo aparente (Figs. 7 y 8). Cabe mencionar que estos índices han sido aplicados para distintas comunidades bentónicas marinas y han revelado que las áreas en buen estado de conservación presentan gran diferenciación taxonómica, mientras que sus bajos valores responden a ambientes perturbados (Warwick y Clarke 1995, Clarke y Warwick 2001a). En el conjunto insular, este hecho se cumple para IM, en donde el ambiente estable y la gran disponibilidad de recursos que se dan como resultado de su nula explotación, permiten una mayor existencia de especies taxonómicamente más heterogéneas (Odum 1972, Warwick y Clarke 1995, Clarke y Warwick 2001b). Sin embargo, el caso de IC no responde a estas aseveraciones debido a que, a pesar de representar la localidad insular más "prístina" del estudio, fue la que presentó menores valores de ambos Δ ($\Delta+ = 7.70 \pm 5.32$; $\Delta^* = 7.95 \pm 5.48$: Figs. 7 y 8). Esta anomalía puede deberse principalmente a su lejanía con respecto a la costa (> 1000 km de Manzanillo) lo que impide una alta tasa de colonización (Castellanos y Ortega-Rubio 1994, Primack 2006).

Para el conjunto continental, la localidad de MA presentó los valores más bajos de ambos índices ($\Delta+ = 27.73 \pm 5.34$; $\Delta^* = 26.85 \pm 5.19$), lo que puede asociarse a que, a pesar de mantenerse alrededor de la riqueza promedio (Fig. 4) presentó una abundancia de equinoideos notablemente baja (Fig. 5), aunado a que no se

presentaron erizos de mar en el 15% de los transectos; todo ello influyó de manera negativa en la base de $\Delta+$ y Δ^* que es la ausencia/presencia y abundancia de las especies respectivamente (Clarke y Warwick 1998, 2001a).

Al comparar el presente estudio con los pocos que han realizado estos índices para los equinoideos en México, se pueden destacar distintos aspectos. En cuanto a diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$) se refiere, el Golfo de California presentó un valor superior (58.91 ± 6.51 ; González-Azcárraga 2006) en comparación al calculado para el Pacífico tropical mexicano (44.54 ± 1.75 ; Fig. 7). La diferencia se debe a que mientras en el Golfo de California solo un 4.68% de los transectos no presentaron erizos de mar, en el Pacífico tropical mexicano el número ascendió al 11.49%. A este hecho, se suma la distancia taxonómica entre las especies, debido a que mientras en el Golfo de California se presentaron *A. pulvinata* y *A. incisa* que son distintas del resto en género y orden, respectivamente (González-Azcárraga 2006, Honey-Escandón *et al.* 2008), el Pacífico tropical solo difirió una especie (*E. oblonga*; Tabla I).

Con base en la diferenciación taxonómica (Δ^*), solo se pueden hacer comparaciones con los arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV; 46.54 ± 3.41) y el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC; 25.80 ± 4.78 ; González-Azcárraga 2009). Mediante dicho cotejo, se puede destacar que, a pesar de que la mayoría de las localidades estudiadas en el Pacífico tropical mexicano no se encuentran protegidas, éstas presentaron un valor intermedio de Δ^* entre las regiones antes mencionadas, por lo que se puede considerar que su estado de salud no es malo (Clarke y Warwick 1998, 2001b, Ortiz-Pérez y De la Lanza-Espino 2006, González-Azcárraga 2009).

SIMILITUD DE LAS ASOCIACIONES

Con respecto a la fauna de erizos a nivel regional, el trabajo de González-Azcárraga (2006) afirma que en el Golfo de California no se observa un agrupamiento en la fauna de erizos regulares, lo que se debe principalmente a los hábitos generalistas de los equinoideos en relación a su hábitat y su amplia variedad de alimentación (Birkeland 1989). Así mismo, la autora resalta que los equinoideos presentes en el Mar de Cortés poseen una elevada tolerancia a la temperatura, debido a que su distribución batimétrica (entre 0 y 150 m; Maluf 1988a) y latitudinal (34°N hasta 10°S; Maluf 1988a) es extensa, por lo que este factor no resulta limitante para el grupo. En contraparte, las pruebas multivariadas realizadas en el presente estudio (Figs. 9 y 10) mostraron que el Pacífico tropical mexicano se encuentra dividido en tres grupos principales con base en las asociaciones de erizos de mar: el primero constituido solo por IC, el segundo por TE-MA y el tercero por el resto de las localidades.

De las diez localidades estudiadas, IC resultó la más peculiar en todos los análisis, lo que se vio reflejado en las pruebas multivariadas al presentarse como elemento independiente del resto de las localidades (Figs. 9 y 10). Esto puede deberse a que los ensamblajes insulares son únicos debido a su exposición a patrones impredecibles de colonización/extinción que dependen de la distancia con respecto a las fuentes de colonización y el tamaño de las islas; esto se traduce en un alto grado de heterogeneidad entre sus comunidades (MacArthur y Wilson 1967), lo que puede ser la causa de que no se encuentre asociado al resto del conjunto insular (AR, IM e IS).

El segundo grupo fue constituido por las localidades más norteñas del conjunto continental (TE y MA), mientras que el tercer grupo se integró por el resto de las localidades y a su vez se subdividió en dos; uno con las localidades del centro de la región (AR, IM e IS del conjunto insular y CC e IZ del conjunto continental) y los más sureños (AC y HU; Figs. 9 y 10). El presente arreglo responde a lo que ha sido observado para otros taxa marinos en el Pacífico tropical mexicano (decápodos, corales pétreos y corales ahermatípicos; Wickstein 1989, Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998, Reyes-Bonilla y Cruz-Piñón 2000), en donde destacan que Michoacán y Guerrero guardan una mayor relación con Oaxaca y las islas del Pacífico que con los estados de Jalisco y Colima (Fig.10). Esto puede indicar que la gran extensión de arenales que se ubican entre Colima y Michoacán (aproximadamente 300 km) constituyen una barrera que limita la distribución de los organismos y el intercambio de faunas bentónicas.

Finalmente, en los estudios llevados a cabo para corales (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998, Reyes-Bonilla y Cruz-Piñón 2000), Oaxaca es considerado como un área atípica, separada del resto por su semejanza con la fauna de América central (López-Pérez 1996). Sin embargo en el presente análisis, la localidad de HU se encontró muy relacionada con AC en el estado de Guerrero, por lo que quizá la realización de estudios en localidades intermedias permitirá observar de manera más clara la relación de Oaxaca con el resto del Pacífico tropical mexicano (López-Pérez 1996, Reyes-Bonilla y López Pérez 1998).

EFEECTO DEL NIVEL DE PROTECCIÓN

Las Áreas Naturales Protegidas (ANP) en México tienen como finalidad promover la conservación de la biodiversidad del país y detener los procesos de deterioro que la amenazan (Toledo *et al.* 2006). Como se ha mencionado anteriormente, el presente estudio comprende diez localidades del Pacífico tropical mexicano, cinco de las cuales se encuentran bajo protección: como Reservas de la Biosfera se tienen a IC-AR (1994) e IM (2000), y como Parques Nacionales a IS (1980) y HU (1998). De acuerdo con este hecho, así como su grado de uso y cercanía a los asentamientos humanos, las localidades se definieron como Áreas de Protección Estricta (IC, AR e IM), Áreas de Protección Intermedia (IS y HU) y Áreas No Protegidas (el resto).

A través del análisis de similitud y el escalamiento multidimensional no métrico, se logró observar que, aunado a la fuerte influencia del patrón geográfico en el arreglo de las localidades, existe cierta influencia secundaria dada por el nivel de protección de las mismas (Figs. 10 y 11). Esto se ve reflejado en la posición de las Áreas de Protección Estricta, las cuales a pesar de que no conforman un solo grupo, se mantienen cercanas en la parte superior del espacio matemático debido a la baja abundancia de erizos de mar con la que contaron (Fig. 11). Así mismo, se observó que tanto las localidades con Protección Intermedia como las No Protegidas se confinaron a la zona inferior del gráfico.

En el caso particular de las Áreas bajo Protección Estricta, cuyas zonas núcleo se encuentran cerradas a la pesca (Toledo *et al.* 2006), se suman la condición de aislamiento por su lejanía con respecto a la costa (> 100 km) y la restricción del acceso

a IM por la presencia de un penal federal en la isla María Madre (Guzmán 1959, Pérez-Vivar *et al.* 2006). Estos tres aspectos en conjunto han limitado en gran medida la explotación de los recursos naturales, lo que en el caso de la pesca se traduce en el aumento de la talla y abundancia de los peces comerciales, en su mayoría consumidores terciarios (Heinlein *et al.* 2010). Como la depredación representa uno de los factores determinantes en la estructura de la comunidad arrecifal debido a que altera la distribución de las abundancias de las presas (Ricklefs y Miller 2000), diversos estudios han analizado el efecto de cese de la pesca en áreas protegidas y demuestran las consecuencias a manera de cascada trófica (McClanahan y Mutere 1994, McClanahan *et al.* 1996, Álvarez-Filip *et al.* 2006).

Para el caso de los erizos de mar, se coincide en el hecho de que la depredación, por parte de peces y langostas es el proceso determinante en la estructura poblacional de los equinoideos en áreas naturales protegidas (Tegner y Dayton 1981, McClanahan y Muthiga 1988, Behrens y Lafferty 2004), mientras que el reclutamiento lo es en las áreas no protegidas (Clemente *et al.* 2007).

Como ejemplo existen trabajos de diversas especies en ambientes variados tales como: *S. purpuratus* y *S. franciscanus* en bosques de kelp de islas del Canal de California (Tegner y Dayton 1981, Behrens y Lafferty 2004), *E. viridis* en arrecifes de coral de Belice (Brown-Saracino *et al.* 2007), *D. antillarum* en arrecifes rocosos de las Islas Canarias (Behrens y Lafferty 2004, Clemente y Hernández 2008), *Paracentrotus lividus* en Islas Medes Noroeste del Mediterráneo España (Hereu 2005), así como *T. gratilla* en pastos marinos (Alcoverro y Mariano 2004) y *Echinothrix diadema*, *D.*

setosum, *D. savignyi* y *E. mathaei* en arrecifes rocosos de Kenia (McClanahan y Shafir 1990, Carreiro-Silva y McClanahan 2001).

En México, se ha observado que a partir de la protección estricta de algunas zonas como Cabo Pulmo en el Golfo de California, el aumento de las poblaciones de peces de importancia comercial ha sido notable (Álvarez-Filip *et al.* 2006, Fernández-Rivera Melo 2007), sobre todo de familias depredadoras de erizos como Labridae, Balistidae y Haemulidae (Cowen 1983, McClanahan y Shafir 1990, McClanahan 1995, Bellwood *et al.* 2004). Bajo estas condiciones, la mortalidad de los erizos resulta más intensa, sobre todo en etapas juveniles, lo que trae consigo un decremento en su abundancia y riqueza (Clemente *et al.* 2007). Este hecho ya ha sido reportado para el Golfo de California (González-Azcárraga *et al.* 2006, Herrero-Pérezrul *et al.* 2008) y el Archipiélago de Islas Marías (Torrejón-Arellano *et al.* 2008), en donde se ha demostrado que el aumento de depredadores se traduce en una simplificación de la estructura comunitaria de macroinvertebrados marinos.

Así mismo, se debe considerar que es la primera vez que en un estudio se toma en cuenta un número considerable de áreas naturales (cinco) con distintos niveles de protección (Reservas de la Biosfera y Parques Nacionales), por lo que el arreglo de las localidades demuestra que, al menos en equinoideos, si existe un ligero efecto de este factor que se ve manifestado no solo en la riqueza y abundancia de los mismos, sino en la presencia de especies típicas para cada nivel de protección (Tabla III). En el caso de las localidades bajo Protección Estricta, las especies que presentaron mayor porcentaje de contribución para su agrupación fueron *E. thouarsii* y *T. depressus* (74.24 %), mientras que en las áreas bajo Protección Intermedia (IS y HU), así como

las que no se encuentran bajo ningún nivel de manejo (TE, MA, CC, IZ y AC) la especie *D. mexicanum* fue la que predominó con un alto porcentaje de contribución (80.22 y 60.02% respectivamente).

La elevada presencia y abundancia de *D. mexicanum* en la Áreas No Protegidas provocó una mayor aglomeración de dichas localidades en la parte inferior del escalamiento multidimensional no métrico (Fig. 11). Sin embargo, a pesar de ser la especie más abundante en el Pacífico tropical mexicano (Tabla II), sus densidades aún no resultan preocupantes en comparación con otras localidades del Pacífico, en donde ha causado estragos sobre el resto de la comunidad béntica y es considerada indicadora de ecosistemas perturbados (Eakin 1996, Glynn 1988, 2004).

De igual manera, se debe tomar en cuenta que las áreas protegidas en México son relativamente nuevas (algunas con menos de 20 años) y la mayoría no cuentan con líneas base previas a su decreto así como un plan de manejo (Reyes-Bonilla *et al.* 2010), condiciones que impiden que se tenga una idea de su estado inicial, de los probables síntomas de recuperación que puedan presentar, así como de un control de las actividades que se pueden realizar en ellas (Russ y Alcalá 2004).

Finalmente, resulta necesario destacar que el presente trabajo constituye un pionero en el estudio de las comunidades de equinoideos del Pacífico tropical mexicano, sobre todo del estado de Michoacán, que hasta hace menos de 20 años se encontraba olvidado debido a la falta de vías de comunicación confiables (González-Peláez 2001). Por ello, la exploración de las localidades y el establecimiento de líneas base, constituye el primer paso para cubrir la brecha de información que existe entre los estados de Jalisco y Oaxaca.

CONCLUSIONES

- En el Pacífico tropical mexicano se encontraron 7 especies de erizos regulares pertenecientes a 4 familias y 4 órdenes
- Las localidades de Islas Marías e Ixtapa-Zihuatanejo presentaron los mayores valores de riqueza, diversidad (H'), equitabilidad (J') y diferenciación taxonómica ($\Delta+$ y Δ^*) asociados a la gran variedad de hábitat que presentan. En contraparte Isla Clarión presentó los valores más bajos para todos los índices, probablemente por su lejanía con respecto al continente (> 1100 km) que limita su colonización.
- En el caso de la abundancia, Acapulco y Huatulco presentaron los más altos valores relacionados con una elevada densidad de *D. mexicanum* (> 1 ind/m²).
- En el Conjunto insular se observó una tendencia de aumento del valor de los índices conforme su cercanía al continente, mientras que en el Conjunto continental hubo un incremento de los índices en relación al descenso de la latitud.
- Con base en el nivel de manejo, las áreas sometidas a Protección Estricta presentaron baja abundancia de equinoideos a causa del gran efecto de depredación. Las Áreas bajo Protección Intermedia y no Protegidas se aglomeraron en un grupo a consecuencia de las elevadas densidades de *D. mexicanum* y *C. coronatus*.

LITERATURA CITADA

- Agassiz, A. 1904. The panamic deep sea echini. Mem. Mus. Comp. Zool. 31: 1-243.
- Aguayo-Quezada, S. 2009. México: Todo en cifras. Aguilar, México, D.F., México.
- Alvarado, J.J. 2008. Aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Echinoidea) in Punta Flor, Bahía Culebra, Costa Rica. Pacific Science. 62: 579-592.
- Alvarado, J.J. & A. Chiriboga. 2008. Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). Rev. Biol. Trop. 56: 99-111.
- Alvarado, J.J. & C. Fernández. 2005. Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 53: 275-284.
- Alvarado, J.J., C. Fernández & J. Cortés. 2009. Water quality conditions on coral reefs at the Marino Ballena nacional park, Pacific Costa Rica. Bull. Mar. Sci. 84: 137-152.
- Álvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla & L.E. Calderón-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. Mar. Eco. 22: 253-262.
- Andréfouët, S, P.J. Mumby, M. McField, C. Hu & F.E. Muller-Karger. 2002. Revisiting coral reef connectivity. Coral Reefs. 21: 43-48.
- Arredondo, F. & A. Mungaray. 1997. Análisis de redes productivas en la pesquería del erizo de mar *Strongylocentrotus franciscanus*. Frontera Norte 9: 1-18.
- Bak, R.P.M., M.J.E. Carpay & E.D. de Ruyter van Steveninck. 1984. Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curaçao. Mar. Ecol. Prog. Ser. 17:105 108

- Bak, R.P.M. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs* 13: 99-103.
- Bakus, G.J. 1990. Quantitative Analysis of Marine Biological Communities. Field Biology and Environment. Wiley Interscience, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Behrens, M.D. & K.D. Lafferty. 2004. Effects of marine reserves and urchin disease on southern Californian rocky reef communities. *Mar. Ecol Prog. Ser.* 279: 129-139.
- Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folk & M. Nyström. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*. 429: 827-833.
- Benitez-Villalobos, F. 2001. Comparación de la comunidad de equinodermos asociados a dos arrecifes, en dos localidades de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*. 5: 19-24.
- Benitez-Villalobos, F. 2009. Mass mortality of the sea urchin *Diadema mexicanum* in La Entrega at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Coral Reefs*. 28: 1017.
- Benitez-Villalobos, F., E. Castillo-Lorenzano & G.S. González-Espinosa. 2008a. Listado taxonómico de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Echinoidea) de la costa de Oaxaca en el Pacífico sur mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 56: 75-81.
- Benitez-Villalobos, F., M.T. Domínguez y Gómez & López-Pérez R.A. 2008b. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 56: 255-263.
- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral-reef communities, p. 1-79. *In: M. Jangoux & J.M Lawrence (eds.). Echinoderm studies. A. A. Balkema, Róterdam, Holanda.*

- Brandt, M. 2003. Influencia del erizo lapicero (*Eucidaris thouarsii*) en la estructura de la comunidad submarina de la cara norte del islote Caamaño, Galápagos. Tesis de B.S., Universidad de San Francisco de Quito, Quito, Ecuador.
- Briggs, J.C. 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill, Nueva York, EEUU.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Brown-Saracino, J., P. Peckol, H. Allen-Curran & M.L. Robbart. 2007. Spatial variation in sea urchin, fish predators, and bioerosion rates on coral reefs of Belize. Coral Reefs. 26: 71-78.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona, Tucson, EEUU.
- Calderón-Aguilera, L.E., H. Reyes-Bonilla & J.D. Carriquiry. 2007. El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano, p. 215-226. *In*: Hernández de la Torre B. & G. Gaxiola-Castro (eds.). Carbono en ecosistemas acuáticos en México. SEMARNAT, INE, CICESE, Ensenada, B.C., México.
- Calva, L.G. 2002. Hábitos Alimenticios de algunos equinodermos. Parte 2. Erizos de mar y Pepinos de mar. ContactoS. 47: 54-63.
- Carpenter, R.C. 1984. Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. Marine Ecology. 82: 101-108.
- Carreiro-Silva, M. & T.R. McClanahan. 2001. Echinoid bioerosion and herbivory on Kenyan coral reefs: the role of protection from fishing. J. Exp. Mar. Ecol. 262: 133-153.

- Caso, M.E. 1962. Estudios sobre equinodermos de México. Contribución al conocimiento de los equinodermos de las islas Revillagigedo. An. Inst. Biol. UNAM. 33: 293-330.
- Caso, M.E. 1976. El estado actual del estudio de los equinodermos de México. An. Centr. Cienc. Mar y Limnol. UNAM. 2: 1-56.
- Caso, M.E. 1978. Los equinoideos del Pacífico Mexicano: Parte 1. Órdenes Cidaroidea y Aulodonta; Parte 2. Órdenes Stirioidonta y Camarodonta. . An. Centr. Cienc. Mar y Limnol. UNAM. 1-24.
- Caso, M.E. A. Laguarda-Figueras, F.A. Solís-Marín, A. Ortega-Salas & A.L. Durán-González. 1996. Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de Equinodermos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Anal. Cent. Cienc. Mar. Limnol., UNAM. 22: 101-119.
- Castellanos, A. & Ortega-Rubio A. 1994. Características generales, p. 19-29, *In*: Ortega-Rubio A. & Castellanos A. (eds.). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. CIBNOR, La Paz, B.C.S., México.
- Chávez-D'agostino. 2000. Sinopsis taxonómica de equinodermos de las Islas Marietas, Nayarit, p. *In*: Cano-Sánchez L.E. (ed.). Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR): Isla Isabel. CONANP, San Blas, Nay., México.
- Clark, H.L. 1948. A report on the echini of the warmer eastern Pacific, based on the collections of the Velero III. The University of southern California, Los Angeles, California, EEUU.

- Clarke, K.R. & R.M. Warwick 1998. A taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184: 21-29.
- Clarke K.R. & R.M. Warwick. 2001a. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216: 265-278.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001b. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E: Plymouth, Reino Unido.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema aff. antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. *Sci.Mar.*71: 745-754.
- Clemente, S. & J.C. Hernández. 2008. Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands-Eastern Atlantic Ocean). *Rev. Biol. Trop.* 56: 229-254.
- Conkright, M.E., S. Levitus & T.P. Boyer. 1994. World Ocean Atlas 1: Nutrients. National Oceanic and Atmospheric Administration, Washington, EEUU.
- Cortés, J. & M. J. Risk. 1984. El arrecife coralino del Parque Nacional de Cahuita, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32: 109-121.
- Cowen, R.K. 1983. The effect of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentotus franciscanus*) populations: an experimental analysis. *Oecologia.* 1983: 249-255.
- Coyer, J.A., R.F. Ambrose, J.M. Engle & J.C. Carroll. 1993. Interactions between corals and algae on temperate zone rocky reef: mediation by sea urchin. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167: 21-37.

- Cubit, J.D. 1985. Possible effects of recent changes in sea level on the biota of a Caribbean reef. Plan and predicted effects of rising sea levels. Proc. Fifth Internat. Coral Reefs Congr., Taiti. 3:111-118.
- Daniel, O. 1998. Subsidios al uso del índice de diversidad de Shannon. IUFRO, Valdivia, Chile.
- De la Lanza-Espino, G. 1991. Oceanografía de mares mexicanos. AGT, México D.F., México.
- Durazo, R., T.R. Baumgartner, S.J. Bograd, C.A. Collin, S. De la Campa, G. Garcia, G. Gaxiola-Castro, Huyer A., K.D. Hyrenbanch, D. Loya, R.J. Lynn, F.B. Schwing, R.L. Smith, W.J. Sydeman & P. Wheeler. 2002. The state of the California Current 2000-2001: a third straight La Niña year. CALCOFI Reports. 42: 29-60.
- 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: 109-119.
- Edmunds, P.J. & R.C. Carpenter. 2001. From the cover: Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on the Caribbean reef. PNAS. 98: 5067-5071.
- Escobosa-González, L.E. 2008. Estructura comunitaria de corales (Anthozoa: Scleractinia) en Carrizales, Colima, México. Tesis de B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Espino-Barr, E., R. Cibrán-Rodríguez & A. García-Boa. 1996. Estructura y densidad de la población del erizo de tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. Cienc. Pesq. 12: 60-67.

Fabry, V.J. 2008. Marine calcifiers in a high-CO₂ ocean. *Science*. 320: 1020-1022.

Fernández-Rivera Melo, F. 2007. Estructura comunitaria de peces arrecifales en el oeste del Golfo de California. Tesis de B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.

Fiedler, P.W. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*. 69: 143-180.

Foster, M.S., R. Riosmena-Rodríguez, D.L. Steller & W.J. Woelkerling. 1997. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation, p. 127-139, *In*: M.E. Johnson & J. Ledesma-Vázquez (eds.). Pliocen carbonates and related facies flanking the Gulf of California, Baja California Sur, México. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, Boulder, Colorado, EEUU.

Glynn, P.W. 1979. Coral Reef Growth in the Galápagos: Limitation by Sea Urchins. *Science*. 203: 47-49.

Glynn, P.W. 1988. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea*. 7: 129-160.

Glynn, P.W. 2003. Coral communities and coral reefs of Ecuador, p. 449-472, *In*: J. Cortés (ed.). *Latin American Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam, Holanda.

Glynn, P.W. 2004. High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific Reef-Coral communities. *Ecosystems*. 7: 358-367.

Glynn, W.P. & G.E. Leyte-Morales. 1997. Coral Reef of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1033-1047.

Glynn, P.W. & Wellington G.M. 1983. Corals and coral reefs of the Galápagos Islands. University of California, Los Angeles, California, EEUU.

Glynn, P.W., J.E.N. Veron & G.M. Wellington. 1996. Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building, coral ecology and biogeography. Coral Reefs. 15: 71-90.

Glynn, P.W., G.M. Wellington & C. Birkeland. 1979. Coral Reef growth in the Galápagos: Limitation by sea urchins. Science. 203: 47-49.

Glynn, P.W., B. Riegl, A.M.S. Correa & I.B. Baums. 2010. Rapid recovery of a coral reef at Darwin Island, Galápagos Islands. Galápagos Research. 66: 6-13

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 B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.

González-Azcárraga, A. 2009. Estructura de las asociaciones y diversidad morfológica de erizos de mar (Echinoidea) en los Parques Nacionales Sistema Arrecifal Veracruzano y Arrecifes de Cozumel, México. Tesis de M.D., Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, México.

González-Medina, M.J., O. Holguín-Quiñones & G. de la Cruz-Aguero G. 2006. Variación espaciotemporal de algunos invertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, B.C.S., México. Cienc. Mar. 32: 33-44.

González-Peláez, S.S. 2001. Biología poblacional del erizo café *Tripneustes depressus* A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en el sur del Golfo de California,

México. Tesis de B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.

González-Peláez, S.S. 2004 Biología poblacional del erizo *Echinometra vanbrunti* (Echinodermata:Echinoidea), en el sur del Golfo de California México. Tesis de M.D., Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.

Gotshall, D.W. 1998. Sea of Cortez Marine Animals: A guide to the common fishes and invertebrates Baja California to Panama. Sea Challengers, Monterey, California, EEUU.

Granja-Fernández, M.R. & López-Pérez R. A. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Rev. Biol. Trop. 56: 1179-1187.

Guzmán, M.L. 1959. Islas Marías. Compañía General, México, D.F., México.

Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacífico of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. Rev. Biol. Trop. 40: 309-324.

Hendler, G., J.E. Miller, D.L. Pawson & P.M. Kier. 1995. Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution, Washington, D.C., EEUU.

Henlein, J.M., A.C. Stier & M.A. Steele. Predators reduce abundance and species richness of coral reef fish recruits via non-selective predation. Coral Reefs. 29:527-532.

Hereu, B. 2005. Movement patters of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. Mar. Ecol. 26: 54-62.

- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. Antillarum* populations and macroalgal cover in marine protected areas compared to highly fished area (Canary Islands-eastern Atlantic Ocean). *Aquatic Conserv: Mar. Fresh. Ecosyst.*
- Herrera-Escalante, T., R.A. López-Pérez & G.E. Leyte-Morales. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata:Echinoidea) at Bahías de Huatulco, western Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 53: 263-273.
- Herrero-Pérezrul, M.D., Reyes-Bonilla H., González-Azcárraga A., Cintra-Buenrostro C.E. & Rojas-Sierra A. 2008. Equinodermos, p. 339-361. *In* G.D. Danemann & E. Ezcurra (eds.). Bahía de Los Angeles. INE-PRONATURA, Ensenada, B.C., México.
- Hickman, C.P. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Sugar Springs, Virginia, EEUU.
- Holguín-Quiñones, O., H. Wright-López & F. Solís-Marín. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 48: 749-757.
- Honey-Escandón, M., F.A. Solís-Marín & A. Laguarda-Figueras. 2008. Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 56: 57-73.
- Hooker, Y., F.A. Solís-Marín & M. Llellish. 2005. Equinodermos de las Islas Lobos de Afuera (Lambayeque, Perú). *Rev. Perú. Biol.* 12: 77-82.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of Caribbean Coral Reef. *Science.* 265: 1547-1551

- Hughes, T.P., M.J. Rodríguez, D.R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L.N. McCook, M.S. Moltchanowsky Pratchett, R.S. Steneck & B. Willis. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*. 17: 360-365.
- INE. 1998. Programa de Manejo: Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel, Quintana Roo. SEMARNAP. Instituto Nacional de Ecología, Cozumel, Quintana Roo, México.
- ITIS. 2001. Integrated Taxonomic Information System (ITIS). Instituto Smithsonian, Washington, D.C., EEUU. (Consultado 1° diciembre 2009, www.itis.usda.gov).
- Jacobs, D.K., T.A. Haney & K.D. Louis. 2004. Genes, Diversity and Geologic Process on the Pacific Coast. *Annu. Rev. Earth Planet.* 32: 601-652.
- 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.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 181-217.
- Kerstitch, A. & H. Bertsch. 2007. Sea of Cortez Marine Invertebrates: a guide for the Pacific coast, México to Perú. Sea Challengers, Monterey, California, EEUU.
- Laguarda-Figueras, A., A.I. Gutiérrez-Castro, F.A. Solís-Marín, A. Durán-González & J. Torres-Vega. 2005. Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 53: 69-108.

- Laguarda-Figueras, A., F. A. Solís-Marín, A. Durán-González, C. Gust-Ahearn, B.E. Buitrón-Sánchez & J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 53: 109-122.
- Landa-Jaime, V., E. Michel-Morfin, M. De La Cruz Rodríguez-Urzua, J. Arciniega-Flores, R. Flores-Vargas, M. Saucedo-Lozano & C. A. Amezcua-Gómez. Equinodermos del arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco. 2007. Congreso mexicano de arrecifes de coral. La Paz, B.C.S., México.
- Lara-Lara, J.R. & C. Bazán-Guzmán. 2005. Distribución de la clorofila y producción primaria por clases de tamaño en la costa del Pacífico Mexicano. *Cienc. Mar.* 31: 11-21.
- Lavín, M. 1997. Contribuciones a la oceanografía física en México. CICESE, Ensenada, B.C., México.
- Lawrence, J.M. 1987. A functional biology of echinoderms. Croom Helm, Londres, Reino Unido.
- Lessios, H.A. 1988. Mass mortality of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Caribbean: What have we learned? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 371-393.
- Lessios, H.A. 2010. Speciation in sea urchins, p 91-101. *In*: L.G. Harris, S.A. Böttger, C.W. Walker & M. P. Lesser (eds.). Echinoderms: Durham. CRC, Londres, Reino Unido.
- Lessios, H.A., J.D. Cubit, D.R. Robertson, M.J. Shulman, M.R. Parker, S.D. Garrity & S.C. Levings. 1984. Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. *Coral reefs.* 3:173-182.

- Lessios, H.A., B.D. Kessing & J.S. Pearse. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*. 55: 955-975.
- Lessios, H.A., J. Kane & D.R. Robertson. 2003. Phylogeography of pantropical sea urchin *Tripneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution*. 57: 2026-2036.
- Lessios H.A., B.D. Kessin, G.M. Wellington & A. Graybeal. 1996. Indo-Pacific echinoids in the tropical eastern Pacific. *Coral Reefs*. 15: 133-142.
- Leyte-Morales, G.E. 2001. Estructura de las comunidades de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de M.D., Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- Lluch-Cota, S., E.S. Álvarez-Borrego, E.M. Santamaría del Ángel, F.E. Müller-Karger & S. Hernández-Vázquez. 1997. El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: variación espacio temporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Cienc. Mar*. 23: 329-340.
- López-Pérez, A. 1996. Biogeografía histórica de los corales hermatípicos (Anthozoa: Escleractinia) del Pacífico oriental tropical. Tesis de B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- López-Pérez, R.A. & L.M. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco Area, Western Mexico. *Bull. Mar. Sci*. 75: 453-472.
- López-Uriarte, E. & E. Ríos-Jara. 2004. Guía de macrofauna marina asociada a comunidades de coral del Pacífico central mexicano. CUCBA-UDG, Guadalajara, México.

- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*. 3: 73-76.
- Luna, S. 2000. Distribución poblacional y ciclo reproductivo del erizo de mar blanco *Tripneustes depressus* (Echinodermata: Echinoidea) en las islas Galápagos. Tesis de B.S., Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador.
- Luna-Salguero, B.M., Reyes-Bonilla H. & Koch V. 2009. Estructura comunitaria de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes del Oeste de México. Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, La Habana, Cuba.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University, Upper Saddle River, Nueva Jersey, EEUU.
- Maluf, L.Y. 1988a. Technical reports 2: Composition and distribution of the Central Eastern Pacific echinoderms. Natural History Museum of Los Angeles, Los Angeles California, EEUU.
- Maluf, L.Y. 1988b. Biogeography of central eastern Pacific shelf echinoderms, p. 389-398. *In* W. Burke (ed.). *Echinoderm Biology*. Balkema, Amsterdam, Holanda.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University, Upper Saddle River, Nueva Jersey, EEUU.
- Margalef, R. 1998. *Ecología*. Omega, Barcelona, España.
- Mayr, E. 1954. Geographic speciation in the tropical echinoids. *Evolution*. 8:1-18.
- Medina-Rosas, P. & A. Cupul-Magaña. 2007. Corales Hermatípicos de las Islas Marías, Nayarit, México. Congreso mexicano de arrecifes de coral. La Paz, B.C.S., México.

- McCartney, M.A., G. Keller & H.A. Lessios. 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*. 9: 1391-1400.
- McClanahan, T.R. 1994. Kenyan coral reef lagoon fish: effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs*. 13: 231-241.
- McClanahan, T.R. 1995. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Echinometra mathaei* in Kenyan coral reef marine parks.
- McClanahan, T.R., A.T. Kamukuru, N.A. Muthiga, M. Gilagabher-Yebio & D. Obura. 1996. Effect of sea urchin reductions on algae, coral and fish populations. *Conserv. Biol.* 10: 136-154.
- McClanahan, T.R. & J.C. Mutere. 1994. Coral and sea urchin assemblage structure and interrelationship in Kenyan reef lagoons. *Hydrobiología*. 286: 109-124.
- McClanahan, T.R. & N.A. Muthiga. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiología*. 166: 269-276.
- McClanahan, T.R. & S.H. Shafir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. Springer. 83: 362-370.
- McCune, B. & J.B. Grace. Analysis of ecological communities. 2002. MjM Software design, Oregon, EEUU.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T SEA, Zaragoza, España.
- Moreno-Casasola, P., I. Espejel, S. Castillo, G. Castillo-Campos, R. Durán, J.J. Pérez-Navarro, J.L. León, I. Olmested & J. Trejo-Torres. 1998. Flora de los ambientes arenosos y rocosos de las costas de México, p. 177-258. *In*: Halffter G. (ed.). La

Diversidad Biológica de Iberoamérica Vol. II. Instituto de Ecología A. C., Xalapa, México.

Neira, R.O. & J.R. Cantera. 2005. Composición taxonómica de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 53: 195-206.

Ochoa-López, E., H. Reyes-Bonilla & J. Ketchum-Mejía. 1998. Daños por sedimentación a las comunidades coralinas del sur de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas.* 233-240.

Odum, E. P. 1972. *Ecología*. Interamericana, México, D.F., México.

Ogden, J. C. & Lobel P.S. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Env. Biol. Fish.* 3: 49-63.

Olivares-González, E. 1986. Algunos aspectos sobre la biología del erizo de espina larga *Diadema mexicanum* (Echinoidea:Echinodermata). I. Periodos reproductivos y II. Parasitismo. Tesis de B.S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.

Ortiz-Pérez, M.A. & G. De la Lanza-Espino. 2006. Diferenciación del estado costero de México: un inventario regional. Serie de Textos Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Palleiro-Nayar, J.S., G.A. Lelevier-Grijalva, M. Navarrete-Gutiérrez & J.M. Romero-Martínez. 1988. Biología del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* y su pesquería en Baja California, p. 53-74. *In: Los recursos pesqueros del país.* Secretaría de Pesca, México, D.F., México.

- Palleiro-Nayar, J.S., M.L. Salgado-Rogel & D. Aguilar-Montero. 2008. La pesca de erizo morado, *Stroglyocentrotus purpuratus*, y su incremento poblacional en Baja California, México. *Cienc. Pesq.* 16: 29-35.
- Pawson, D.L. 2007. Phylum Echinodermata, p. 749-764. *In: Z.Q. Zhang & W.A. Shear* (eds.). *Linneaus Tercetenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. Zootaxa, Magnolia, Nueva Zelanda.
- Pearse, J. & S.W. Arch. 1969. The Aggregation Behavior of *Diadema* (Echinodemata, Echinoidea). *Micronesia*. 5: 165-171.
- Pennington, J.T., K.L. Mahoney, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calienes & F.P. Chavez. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 285-317.
- Pérez-Vivar, T.L., H. Reyes-Bonilla & C. Padilla. 2006. Corales pétreos (Scleractinia) de las Islas Marías, Pacífico de México. *Cienc. Mar.* 32: 259-270.
- Pond, S. & G.L. Pickard. 1978. *Introductory dynamic oceanography*. Pergamon, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Primack, R.B. 2006. *Essentials of Conservation Biology*. Sunderland. Massachusetts, EEUU.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder & W.A. Stark. 1964. Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribb. J. Sci.* 4: 421-433.
- Reyes-Bonilla, H. 1995. Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) of Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Rev. Inv. Cient. UABCS*. 6: 29-38.

- Reyes-Bonilla, H. & L.E. Calderón-Aguilera. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, México. *Mar. Ecol.* 20: 347-357.
- Reyes-Bonilla, H., J.D. Carriquiry, G.E. Leyte-Morales & A.L. Cupul-Magaña. 2002. Effects of the El Niño Southern oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on the coral reefs of the western coast of Mexico. *Coral reefs.* 21: 368-372.
- Reyes-Bonilla, H. & G. Cruz-Piñón. 2000. Biogeografía de los corales ahermatípicos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Cienc. Mar.* 26: 511-531.
- Reyes-Bonilla, H. & A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Cienc. Mar.* 24: 211-224.
- Ricklefs, R.E. & G.L. Miller. 2000. *Ecology*. W.H. Freeman, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Ríos-Jara, E., C.M. Galván-Villa & F.A. Solís-Marín. 2008. Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 79: 131-141.
- Rogers, C.S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 185-202.
- Roy, K., D. Jablonsky & J.W. Valentine. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for "Rapoport's rule". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91: 8871-8874.
- Roy, K. & J.D. Witman. 2009. Spatial patterns of species diversity in the shallow marine invertebrates: patterns, processes and prospects, p. 101-121. *In: J.D. Witman & K. Roy (eds.). Marine macroecology*. The University of Chicago, Chicago, EEUU.

- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes. 1996. Zoología de los Invertebrados. Mc Graw-Hill Interamericana, México, D.F., México.
- Russ, G.R. & A.C. Alcalá. 2004. Marine reserves benefits local fisheries. *Ecol Applied*. 14: 597-606.
- Salas-Garza, A., E. Carpizo-Ituarte, G. Parés-Sierra & R. Martínez-López. 2005. Producción de juveniles de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* (Echinodermata: Echinoidea) en Baja California, México. *Rev. Biol. Trop.* 53: 345-355.
- Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras & P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM.* 15: 73-96.
- Sammarco, P.W. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 61: 31-55.
- Schneider, C.L. 2008. The importance of echinoids in late paleozoic ecosystems, p.71-90. *In: W.I. Ausich & G.D. Webster (eds.). Echinoderm paleobiology.* Indiana University, Bloomington, Indiana, EEUU.
- Shenbrot, G. & B. Krasnov. 2002. Can interaction coefficients be determined from census data? Testing two estimation methods with Negev Desert rodents. *OIKOS.* 99: 47-58.
- Shepard, F.P. 1973. *Submarine Geology.* Harper & Row, Nueva Cork, Nueva Cork, EEUU.

- Solís-Marín, F.A. 1997. Catálogo de equinodermos recientes de México: Informe Final del Proyecto G010. CONABIO, México, D.F., México.
- Solís-Marín, F.A., M.D. Herrero-Pérezrul, A. Laguarda-Figueras & J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y equinoideos de México (Echinodermata), p. 91-105. *In*: S.I. Salazar-Vallejo & N. E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO / CIQRO, Chetumal, México.
- Solís-Marín, F.A., Laguarda-Figueras A., Durán-González A., Gust-Ahearn C. & J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.* 53: 123-137.
- Solís-Marín, F.A., H. Reyes-Bonilla, M.D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias & A. Laguarda-Figueras. 1997. Sistemática y Distribución de los equinodermos de Bahía de La Paz. *Cienc. Mar.* 23: 249-263.
- Sonnenholzner, J.I. & Lawrence. 2002. A brief survey of the echinoderms communities of the central and southern marine-coastal wetlands of the continental coast off Ecuador. *Boletín Ecotropica.* 36: 27-34.
- Sonnenholzner, J.I., L.B. Ladah & Lafferty K.D. 2009. Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities: reanalysis using corrected data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 375: 209-218.
- Sosa-López, A., Ramos-Miranda J., Flores-Hernández D., Mouillot D. & do Chi T. 2005. Evidencias de Cambios en la Diversidad Ictiofaunística de Laguna de Términos, México: Una aplicación de índices de diversidad taxonómica. *JAINA Boletín Informativo* 15: 7-13.

- Tegner, M.J. & Dayton P.K. 1981. Population structure, recruitment, and mortality of two sea urchins (*Stroglyocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 255-268.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Geol. Soc. Am. Mem. 67: 461-534.
- Toledo, V.M., K. Oyama & A. Castillo. 2006. Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica. Siglo xxi, México, D.F., México.
- Torrejón-Arellano, N., G. Ramírez-Ortíz, H. Reyes-Bonilla, A.L. Cupul-Magaña & D. Herrero-Pérezrul. 2008. Community structure of echinoderms in the only pristine area of western Mexico. Gulf of Mexico science. 26: 166-167.
- Tuya, F., A. Boyra & R.J. Haroun. 2004. Blanquizales en Canarias: La explosión demográfica del erizo *Diadema antillarum* en los fondos rocosos de Canarias. BIOGES, Canarias, España.
- Trasviña, A., D. Lluch-Cota, A.E. Filinov & A. Gallegos. 1999. Capítulo 3. Los impactos del Niño en México, p. 69-102. In: Magaña V. (eds.). Oceanografía y el Niño. UNAM, México, D.F., México.
- Vázquez-Domínguez, E. 2003. Diversidad y distribución de crustáceos y equinodermos y su relación con niveles de sedimentación en arrecifes coralinos. Rev. Biol. Trop. 51: 183-194.
- Verrill, A.E. 1871. Notes on the Radiata in the Museum of Yale College with Descriptions of the New Genera and Species No. 8. Additional observations on

- echinoderms chiefly from the Pacific Coast of America. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. 1: 568-593.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1995. New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129: 301-305.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. Journal of Applied Ecology. 35: 532-534.
- Wickstein, M.K. 1989. Ranges of offshore decapod crustaceans in the eastern Pacific Ocean. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 21: 291-316.
- Witman, J.D., R.J. Etter & F. Smith. 2004. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: A global perspective. Proc. Natl. Acad. Sci. 101: 15664–156669.
- Woodward, F.I. & C.K. Nelly. 2003. Why are species not more widely distributed? Physiological and environmental limits. Divers. Distrib. 23: 239-255.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Int. Trop. Tuna. Comm. 9: 271-304.
- Zamorano, P. & G.E. Leyte-Morales. 2005. Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el Arrecife de La Entrega, Oaxaca. México. Oceánides. 20: 65-72.
- Zamorano, P. & G.E. Leyte-Morales. 2009. Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo Acapulco, Guerrero, México. Bol. Invest. Mar. Cost. 38: 7-28.
- Zar, J.H. 2009. Biostatistical analysis. Pearson, Upper Saddle River, Nueva Jersey, EEUU.