UNIVERSIDAD DEL MAR

Ecología poblacional del erizo de mar *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de las Bahías de Huatulco, Oaxaca.

TESIS

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de Maestra en ciencias en Ecología Marina

Presenta:

Julia Patricia Díaz Martínez

Dirigida por

Dr. Francisco Benítez Villalobos

Puerto Ángel, Oaxaca, México, julio de 2010

Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Oaxaca, julio de 2010

Acta de revisión

División de Estudio de Posgrado
Universidad del Mar

Después de haber analizado y evaluado la tesis: **Ecología poblacional del erizo de mar *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de las Bahías de Huatulco**, **Oaxaca** que presenta la Biol. Mar. Julia Patricia Díaz Martínez, por este conducto le comunicamos que la tesis cumple con los requisitos académicos para que la Biol. Mar. Díaz Martínez presente el examen de grado.
Sin más por el momento quedamos de usted.

Atentamente

Francisco Benítez Villalobos PhD
Universidad del Mar
Director de la tesis/Sinodal Secretario

M en C Antonio López Serrano
Universidad del Mar
Sinodal Presidente

Francisco A. Solís Marín PhD
ICMyL UNAM
Sinodal Vocal

Fdo. Dr. José Carlos Hernández
Universidad de La Laguna
Sinodal Suplente

M Sc Juan José Alvarado Barrientos
Universidad de Costa Rica
Sinodal Suplente

Resumen:

El erizo de mar *Diadema mexicanum* es un habitante común de las costas del Pacífico Mexicano, no obstante, los estudios poblacionales de esta especie son escasos. En el presente trabajo se estimó mensualmente la abundancia, mortalidad natural, distribución espacial y crecimiento poblacional, de abril 2008 a marzo 2009 en la Isla Montosa y la Entrega. La abundancia mensual se estimó con los modelos de Seber-LeCren y Zippin, la tasa de mortalidad natural mensual se calculó con el modelo de Berry, se cuantificó la relación entre variación mensual de la abundancia y la temperatura del fondo (TF), salinidad, pH y precipitación pluvial (PT) con un modelo de regresión lineal múltiple. Se modeló el crecimiento poblacional con la función de Verhulst y se obtuvieron los valores más confiables de *No, K , r* y *dN/dt* con el algoritmo de verosimilitud. El patrón espacial se analizó con el Índice de Morisita y los modelos de Poisson y Binomial Negativa. En la Entrega, la abundancia mensual fluctuó entre 434-865 individuos (modelo de Zippin) y entre 270-655 (modelo de Seber–LeCren), mientras que en la Isla Montosa fluctuó entre 165-450 individuos y entre 55-234 (modelo de Zippin y Seber–LeCren, respectivamente). La tasa de mortalidad mensual fue de 0.09 y 0.06 para la Entrega y de 0.11 y 0.25 para la Isla Montosa. La distribución espacial mensual en ambas localidades fue agregada en todos los meses, con oscilaciones en la intensidad en la agregación. Las variables ambientales que afectaron a la abundancia fueron: la salinidad y PT en la Entrega y en la Montosa la salinidad y TF. Los coeficientes estimados para el crecimiento poblacional fueron: K= 1600, r= 0.09 y No= 0.84 para la Entrega y K= 840, r= 0.21 y No= 2.28 para la Isla Montosa. De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, tanto la abundancia, como las tasas de mortalidad y la capacidad de carga mayor en la Entrega, están indicando una mayor disponibilidad de recursos, estrés ambiental bajo y sustrato adecuado para *D mexicanum,* en contraste con la Isla Montosa.

Palabras clave: *Diadema mexicanum*, Echinodermata, ecología poblacional, Oaxaca.

A los que aún están

Lobanna

I hope you still feel small, when you stand by the ocean

Whenever one door closes, I hope one more opens

Promise me you'll give faith a fighting chance

And when you get the choice to sit it out or dance

I hope you dance

Francisco Benítez, mi esposo

La libertad de ser yo misma, es lo que me mantiene unida a ti

Virginia Martínez, mi madre

No es que no vuelva porque me he olvidado, de tu olor a tomillo y a cocina.

De lejos dicen que se ve más claro, que no es igual quien anda y quien camina.

Supe que lo sencillo no es lo necio.

Que no hay que confundir valor y precio.

Que un manjar puede ser cualquier bocado, si el horizonte es luz y el mundo un beso.

No es que no vuelva porque me he olvidado, es que perdí el camino de regreso.

A los que se han ido.

A Fabián Díaz, mi Chimbo, mi Padre

Aun en tus últimos momentos me cantaste una canción

Por todo lo que me diste y por lo que no te fue posible darme.

A Elidia Martínez, mi tía Eli

Por esos dulces recuerdos.

Agradezco:

A mi madre, porque una vez más su apoyo y la fuerza de su amor, son esenciales en esta etapa de mi vida.

A mi hija *Lobanna*, por interesarse e involucrarse en las cosas que hago, porque un pequeño abrazo suyo es un GRAN apoyo para mí, por su amistad, compañía y amor incondicional, gracias por existir y darme motivos para seguir realizando mis sueños.

A mis hermanos Caro, Ana y Alex por salvarme, protegerme, cuidarme y por sus oraciones cuando las cosas no van muy bien.

A mi director de tesis Francisco Benítez por su apoyo, amistad, cariño, paciencia y por acomodar en sus proyectos esta tesis para que este sueño fuera posible, por darme la libertad de tomar mis propias decisiones y comprenderme cuando estas no fueran precisamente las más adecuadas.

Con mucho respeto y cariño mil gracias a Pedro Cervantes Hernández quien fuera una parte muy importante en la idea y realización de esta tesis, también por todo lo que me enseñó dentro y fuera de su papel como profesor durante la maestría.

A mi revisor Juan José Alvarado Barrientos por aportar ideas, sugerencias y material de apoyo para la mejora de la tesis.

A mis revisores Francisco Solís Marín, y Antonio López Serrano que una vez más forman parte de mi comité de tesis, los comentarios y sugerencias en el manuscrito fueron esenciales.

A mi revisor José Carlos Hernández, por compartirme sus conocimientos y entusiasmo en *Diadema*.

A mis amigas y amigos de siempre Sofi, Sami y Vir por que durante todo este tiempo en Puerto Ángel han sido como mis hermanos y por esa amistad incondicional.

A mis amigas las borrachas por traer a mí el embriagador mensaje de GSA.

A mis compañeros y amigos de las salidas de campo: Mary, Ita, Samy, Bicho y por supuesto Wili, por el apoyo en el muestreo, por hacer más agradable y emocionante el trabajo de campo.

A Eladio Espíndola y Andrés Pacheco por el cariño a mí y a mi familia y por la colaboración con el trabajo de campo, aunque no formase parte de su trabajo como lancheros.

A la fuerza divina que me permite el hoy y el ahora para disfrutar las maravillas de la vida entre ellas el amor.

Resumen. ii
Dedicatoria iv
Agradecimientos v
Índice de figuras viii
Índice de tablas ix
Índice de anexos x
1.- Introduccion 1
2.- Antecedentes 6
3.- Objetivos 11
4. Área de Estudio 12
5. Metodo 15
5.1. Trabajo de campo 15
5.2. Análisis de los datos 16
5.2.1. Abundancia 16
5.2.2. Distribución Espacial: 19
5.2.3. Mortalidad 25
5.2.4. Abundancia y variables ambientales. 26
5.2.5. Crecimiento poblacional. 27
6. Resultados 29
6.1. Abundancia y densidad 29
6.2. Distribución Espacial. 32
6.3. Mortalidad 35
6.4. Variables ambientales 36
6.5. Modelo de regresión lineal múltiple 38
6.6. Crecimiento poblacional 39
7. Discusiones 41
8. Conclusiones 50
9. Literatura 52

Índice de figuras

Figura		Página
1	Ejemplar del erizo de mar *Diadema mexicanum.*	3
2	Mapa de las localidades donde se ha registrado la presencia de *Diadema mexicanum*.	4
3	Localización de los sitios de estudio: La Entrega e Isla Montosa en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México.	14
4	Conteo de los organismos a lo largo de un transecto.	15
5	Abundancia de *D. mexicanum* estimada por los método de Zippin y Seber – Le Creen y densidad mensual en a) la Entrega y b) la Isla Montosa. Bahías de Huatulco, 2008-2009.	31
6	Comportamiento del grado de agregación de *D. mexicanum*: Índice de Morisita (línea punteada con círculos) y el parámetro k (línea sólida con asteriscos) en a) la Entrega y b) la Isla Montosa.	34
7	Variación mensual de a) la precipitación pluvial (barras en gris) y la temperatura de fondo de la Entrega (punto y línea puntiadea) e Isla montosa (punto y línea sólida), b) la salinidad en la Entrega (cuadros y línea punteada) e Isla Montosa (cuadro y línea sólida) y c) el pH en la Entrega (triangulo y línea punteada) e Isla Montosa (riangulo y línea sólida), Bahías de Huatulco, 2008-2009.	37
8	Curvas de crecimiento poblacional de *Diadema mexicanum* estimadas con el modelo de la curva logística: línea sólida la Entrega y punteada la Isla Montosa (Verhulst 1838) y abundancia observada: puntos la Entrega, triángulos la Isla Montosa.	40

Índice de Tablas

Tabla		Página
I	Valores del Índice de Morisita = $\sigma^2 > \mu$, Poisson = λ y Binomial Negativa = k para la Entrega y la Isla Montosa.	32
II	Tasa de mortalidad natural mensual = M, coeficiente de correlación = R, coeficiente de determinación= R^2 y nivel de significancia del modelo = nivel p.	35

Índice de anexos

Anexo		Página
I	a) Valores máximos y mínimos obtenidos en cada estimación mensual de la abundancia, calculada con los métodos de Zippin y Seber-LeCren en la Entrega. b) Valores máximos y mínimos obtenidos en cada estimación mensual de la abundancia, calculada con los métodos de Zippin y Seber-LeCren en la Isla Montosa.	63
II	Intervalos de confianza para los parámetros K (a), No (b) y r (c) para la Entrega. Perfil de máxima verosimilitud (línea punteada) y distribución X^2 (línea sólida).	64
III	Intervalos de confianza para los parámetros K (a), No (b) y r (c) para la Isla Montosa. Perfil de máxima verosimilitud (línea punteada) y distribución X^2 (línea sólida).	65
IV	Densidad poblacional de *Diadema mexicanum* en el Pacífico Oriental Tropical.	66
V	Abundancia muestreada y densidad (ind.m^2) de *D. mexicanum* en a) la Entrega y b) Isla Montosa.	67

1.- INTRODUCCIÓN

Los equinoideos regulares o erizos de mar desempeñan quizá el papel ecológico de mayor relevancia en comparación con otros herbívoros dentro de las comunidades bénticas, arrecifes coralinos y ambientes rocosos tropicales del mundo (Carpemter 1986, Lessios *et al*. 2001a, Hernández 2006). Dentro de este grupo, las siete especies del género *Diadema* son las más abundantes, ampliamente distribuidas y ecológicamente importantes en las regiones tropicales (Muthiga y McClanahan 2007). Las especies *D. palmeri* Baker, 1967, *D. antillarum* (Phillippi, 1845) y *D. ascensionis* Mortensen, 1909 se distribuyen en el Océano Atlántico, mientras que *D. setosum* (Leske, 1778) y *D. savignyi* (Mihelin, 1845) se encuentran presentes en el Indo-Pacífico, *D. paucispinum* A. Agassiz, 1863 está presente solo en Hawaii, *D. mexicanum* A. Agassiz, 1863 se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical (Coppard y Campbell 2006). Estudios filogenéticos del género realizados por Lessios *et al.* (2001a), proponen que tres de las especies actualmente descritas (*D. antillarum, D. paucispinum* y *D. setosum)* presentan especiación alopátrica debido a un aislamiento geográfico, lo cual sugiere que el número de especies de este género podría aumentar de seis a diez.

El género *Diadema* es reconocido por presentar una testa ligeramente pentagonal poco alta y frágil, con placas fuertemente suturadas en toda la testa. Tubérculos en las zonas ambulacrales e interambulacrales, los cuales son crenulados y perforados. Los pies ambulacrales no se encuentran arreglados en arco y la parte distal no está modificada en forma de paragua. El periprocto es grande y circular, sin placas periproctales alargadas y las placas genitales se proyectan ampliamente de forma interadiante. El peristoma es mucho más grande que el disco apical y presenta muescas anchas y poco profundas. Las espinas son huecas, verticiladas y tienen una longitud generalmente de tres o cuatro veces la longitud de la testa (Caso 1979).

Batimétricamente, las poblaciones del género *Diadema* se encuentran distribuidas principalmente en aguas someras y hasta profundidades mayores a 90 m, donde aparecen ocasionalmente. Los tipos de sustrato que ocupan incluyen arrecifes coralinos, ambientes rocosos y fondos arenosos (Randall 1964, Caso 1979, Hendler *et al*. 1995), donde se les puede encontrar como individuos solitarios dentro de refugios que ellos mismos excavan, o formando agregaciones de varias decenas de individuos en zonas abiertas (Randall 1964, Pearse y Arch 1969, Bauer 1976, Valdez y Villalobos 1978, Levitan 1988, Hendler *et al*. 1995, Eakin 2001, Herrera -Escalante *et al*. 2005). Aunque las especies de este género son exclusivamente marinas, *D. savignyi* y *D*. *setosum* pueden encontrarse en canales de manglares, estuarios y en riachuelos a lo largo de la costa de Kenya (Muthiga 2003).

Los miembros del género *Diadema* son considerados como “herbívoros claves” en las comunidades coralinas, ya que en su constante ramoneo controlan el crecimiento de las algas, beneficiando así el asentamiento de nuevos corales y facilitando su crecimiento (Edmunds y Carpenter 2001, Lessios *et al*. 2001b, Atrill y Kelmo 2007). Cuando ocurre sobrepoblación de erizos, se incrementan las tasas de erosión en las comunidades arrecifales (Bak 1994, Glynn 1988, Eakin 2001). Bak (1994) concluye que el erizo *Diadema antillarum* es el responsable del 70 al 90% de erosión en los arrecifes Caribeños. En el Pacífico Oriental Tropical, se reportó que después del evento de El Niño 1982-83 las poblaciones de *D. mexicanum* en Panamá aumentaron considerablemente, incrementándose la tasa de erosión en los arrecifes por parte de estos organismos (Glynn 1988, Eakin 2001), confirmando así que grandes poblaciones de erizos pueden incrementar la erosión biológica en las comunidades (Bak 1994, Eakin 2001, Herrera-Escalante *et al*. 2005).

En contraste, cuando las densidades de erizos disminuyen drásticamente, como ocurrió después de la mortalidad masiva de *D. antillarum*, ocasionada por la infección de un patógeno desconocido de 1982-83 en los arrecifes caribeños (Lessios *et al* 1984), se propició que la comunidad arrecifal cambiara

paulatinamente de arrecifes dominados por corales, a arrecifes dominados por macroalgas, donde la cobertura de las algas se incrementó de forma notable, impidiendo el asentamiento y crecimiento de nuevas colonias de coral (Knowlton 2001).

El presente estudio está enfocado a la especie *Diadema mexicanum*, la cual se distingue por presentar espinas primarias, finas, largas, huecas, verticiladas y de color púrpura oscuro. Las espinas pueden exceder en longitud, dos veces el diámetro de la testa (Fig. 1); estas espinas, presentan de 20 a 28 series longitudinales de dientecillos. El sistema apical es más pequeño que en cualquier especie del género y la superficie actinal es grande en relación con el diámetro de la testa. Las valvas de los pedicelarios son tridentes, curvadas, en forma de hoja o de cuchara, con el borde aserrado y con una hendidura en la punta. Una característica bastante conspicua es la ausencia de espinas primarias en el peristoma (Mortensen 1940, Caso 1979, Hickman 1998).

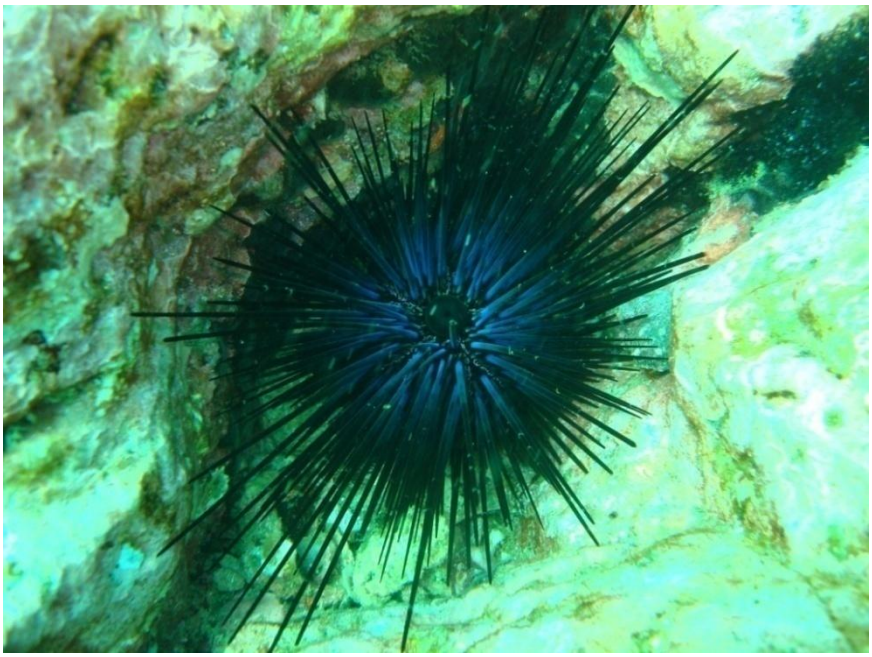


Figura 1. Ejemplar del erizo de mar *Diadema mexicanum.*

La distribución geográfica de *D. mexicanum* comprende desde el Golfo de California (Caso 1979, Cintra-Buenrostro y Reyes-Bonilla 1998, Holguin-Quiñónez *et al.* 2000) hasta la Isla Lobos de Afuera en Perú (Hooker *et .al*. 2005), incluyendo las Islas Clipperton (Glynn *et al.* 1996), las Islas oceánicas del Coco e Isla del Caño, Costa Rica (Guzmán 1988, Alvarado y Fernández 2005, Alvarado y Chiroboga 2008), Islas Galápagos (Hickman1998, Edgar *et al*. 2004) en Ecuador, Islas Malpelo y Gorgona, Colombia (Neira y Cantera 2005) y el Archipiélago de las Revillagigedo (Reyes-Bonilla 1995) (Fig. 2).

La distribución batimétrica de *Diadema mexicanum* abarca desde la zona intermareal hasta profundidades de 60 a 90 metros (Caso 1979). Se le encuentra habitando sobre roca, arena y en grietas en el coral vivo o sobre fragmentos de coral muerto (Hickman 1998, Herrera-Escalante *et al*. 2005). Dicha especie es un importante consumidor de algas y al igual que con el resto de las especies del género *Diadema*, la interacción que tiene con la comunidad coralina puede ser positiva (como un controlador del crecimiento algal) o negativa (como agente bioerosionador) (Eakin 1996, 2001, Herrera-Escalante *et al*. 2005).

Los estudios ecológicos de *D. mexicanum* se han enfocado principalmente a la densidad poblacional y al efecto como agente bioerosionador en los arrecifes del Pacífico. Sin embargo, a pesar de la amplia distribución y relevancia ecológica son escasos los estudios poblacionales relacionados a esta especie en las costas mexicanas (Espino-Barr *et al*. 1996) y en particular en la zona costera de Oaxaca (Zamorano-de Haro 2004). En el presente trabajo se analiza por primera vez los siguientes atributos poblacionales: abundancia, mortalidad natural, patrón de distribución y crecimiento poblacional, los cuales son esenciales para el seguimiento de las poblaciones de esta especie en el área. La estimación de la abundancia es un atributo poblacional elemental para la evaluación de la dinámica poblacional. Su estimación, más que un fin, es una herramienta versátil y valiosa que permite observar sus variaciones en espacio y tiempo, así mismo sirve de dato de entrada para el cálculo de otros parámetros

poblacionales, como la mortalidad y el crecimiento poblacional, lo cual servirá de base en futuras investigaciones, ya que permitirá compararla con otras poblaciones en todo el intervalo de distribución de la especie.

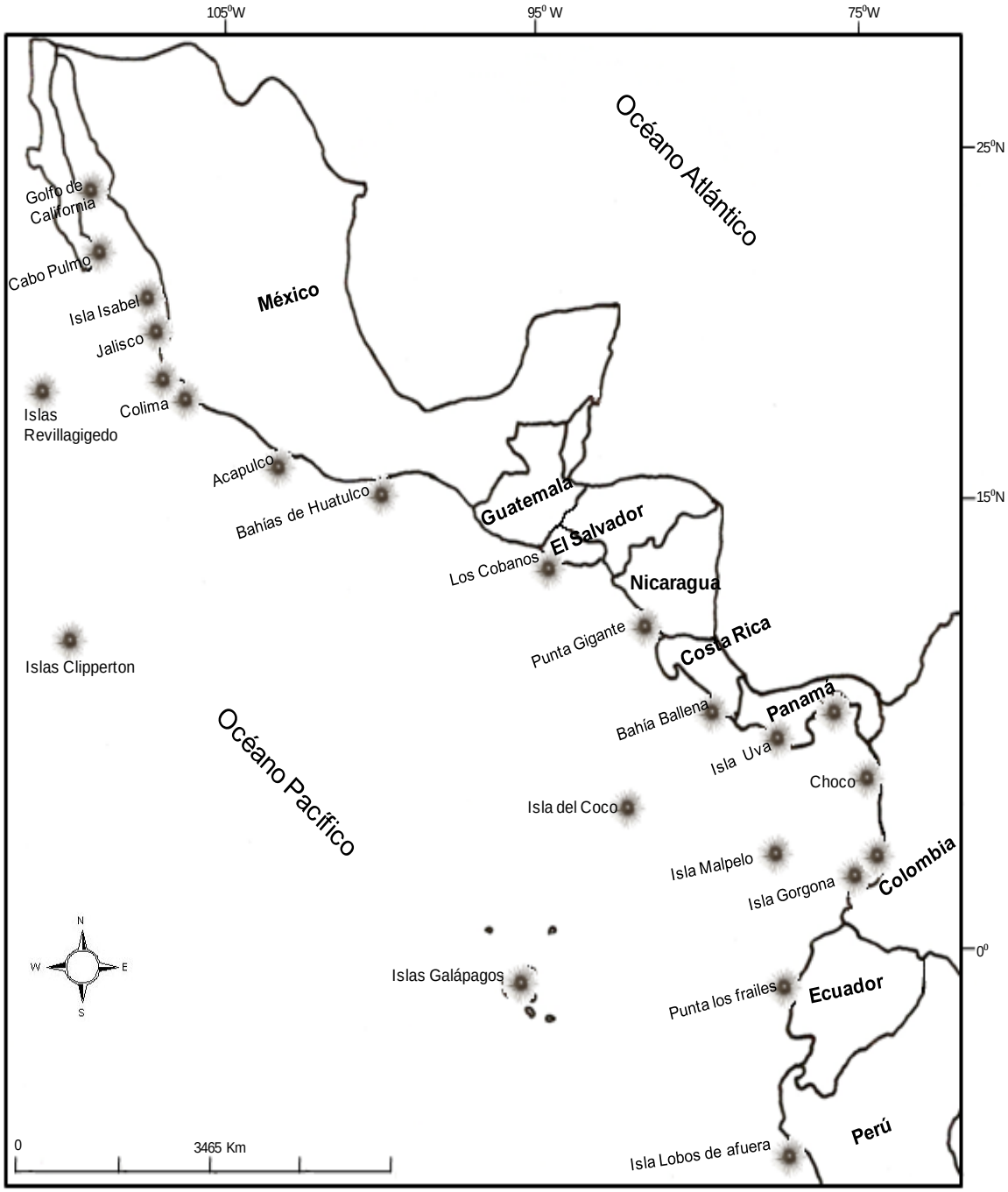


Figura 2. Mapa de las localidades donde se ha registrado la presencia de *Diadema mexicanum* (Erizo).

2.- ANTECEDENTES

Los primeros trabajos relacionados a *Diadema mexicanum* en el Pacífico Oriental Tropical, están principalmente enfocados a la sistemática, distribución y taxonomía de la especie (Clark 1940, Caso 1979, Brusca 1980, Solís-Marín *et al*. 1997, Cintra-Buenrostro y Reyes-Bonilla 1998, Hendrickx 1995, Salcedo-Martínez *et al*. 1988, Hickman 1998, Holguín-Quiñones *et al*. 2000, Hooker *et al*. 2005).

Filogenia

Lessios (1981a) comparó a nivel molecular y morfológico a *D. antillarum* con *D. mexicanum,* considerando su separación geográfica por medio de la barrera que constituye el Istmo de Panamá. En el 2001, Lessios y colaboradores, propusieron el árbol filogenético de las especies del género *Diadema,* usando secuencias del ADN mitocondrial y concluyendo que *D. mexicanum* se separa como un grupo bien definido del resto de las otras especies, mostrando niveles altos de flujo génico entre las poblaciones del Pacífico Oriental.

Ciclo reproductivo

Lessios (1981b) realizó estudios de algunos aspectos reproductivos de *D. mexicanum* en la Isla de Taboguilla, en Panamá, proponiendo que el ciclo reproductivo de esta especie sigue un ritmo aparentemente lunar, con liberación de gametos de septiembre a noviembre. Por su parte, Espino-Barr *et al* (1996) estudiaron el periodo reproductivo de *D. mexicanum* en las costas de Colima, México, proponiendo con base en el índice gonadosomático mensual, un periodo reproductivo intenso de mayo a septiembre y un segundo desove en el mes de diciembre.

Bioerosión

El papel que *D. mexicanum* desempeña como agente bioerosionador fue estudiado por Eakin (1996), quien evaluó el blanqueamiento, muerte coralina y el

subsecuente incremento en la bioerosión, después del evento El Niño 1982-1983 en el arrecife Uva en Panamá. Dicho autor concluye que la combinación del 75% de mortalidad coralina y un incremento de aproximadamente 10 veces en la densidad de *Diadema mexicanum* (de 3 ind.m^{-2} antes de El Niño a por lo menos 50 ind.m^{2} después del evento) redujo drásticamente la retención neta de carbonato de calcio en la estructura coralina. En consecuencia, la erosión de la estructura excedió los 13 Kg $CaCO_3m^{-2}año^{-1}$ produciendo una pérdida vertical de 22 mm de estructura por año.

Eakin (2001) hizo una revisión del balance de carbonatos en el arrecife Uva y comparó estos efectos con otros impactos del arrecife en el transcurso de 15 años. Dicho autor documenta que las densidades de *D. mexicanum* se incrementaron en la base del arrecife después de El Niño 1982-83 como resultado en un incremento de la disponibilidad de hábitat después del blanqueamiento, y al incremento en el reclutamiento debido a la alta productividad oceánica durante el evento posterior a La Niña. Las altas densidades de *D. mexicanum* comenzaron a declinar a partir de 1998, hasta acercarse a los niveles registrados en 1974 en el 2000. Sin embargo, las densidades de *D. mexicanum* presentaron una correlación altamente negativa con la cobertura de coral vivo y la complejidad estructural del arrecife. El autor propone que el hecho de que la densidad de *D. mexicanum* disminuye al mismo tiempo que se pierde la complejidad estructural, sugiere que *D. mexicanum* se conduce hacia su propia desaparición a través de la erosión y reducción de los lugares de refugio, desencadenando que su población fuera más vulnerable a depredación.

Hernández-Ballesteros (2002) estimó la erosión causada por *D. mexicanum* como uno de los aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales en el arrecife la Entrega, Oaxaca, México. La tasa promedio de erosión estimada fue de 1.8 $KgCaCO_3m^{-2}año^{-1}$ y entre los aspectos poblacionales de *D. mexicanum*, dicho autor reporta una densidad media de 7.5 ind.m^{-2}, con un tamaño de testa más frecuente de 2.73 cm. Así mismo, reporta

que la parte profunda del arrecife (6-8 m) es la zona donde se presentan las densidades poblacionales más altas (11.6 ind.m^{-2}) y la tasa de erosión más alta (1.6 $KgCaCO_3$ m^{-2}año^{-1}), sin embargo la tasa de producción de $CaCO_3$ en todas las zonas del arrecife fue mayor a la bioerosión causada por *D. mexicanum*.

Herrera-Escalante *et al*. (2005) evaluaron la magnitud relativa de la erosión del coral causada por este erizo en cinco localidades del conjunto Bahías de Huatulco, México. Dichos autores, señalan que la densidad más alta (6.80 ind.m^{-2}) y una talla promedio de 2.7 cm se presentó en La Entrega, seguida de la Isla Montosa (2.98 ind.m^{-2}), donde registraron una talla promedio de 3 cm. El tamaño poblacional fue calculado en 513.03 ind.Km^{-2} para la Entrega y 35.14 ind.Km^{-2} para la Isla Montosa. La tasa de bioerosión estimada para La Entrega fue de 3.28 ± 0.01 $KgCaCO_3m^{-2}$año^{-1} seguida de la Isla Montosa, con 2.01 ± 0.02 $KgCaCO_3m^{-2}$año^{-1}. Los autores concluyen que *D. mexicanum* no ejerce un efecto significativo en la estructura de la comunidad, debido a que la acreción excede a la bioerosión causada por este erizo, probablemente debido a su pequeño tamaño (2.9 a 4 cm diámetro de esta) y a su baja densidad (1.0 a 6.8 ind.m^2).

Benítez-Villalobos *et al*. (2008) evaluaron la variación temporal de la densidad poblacional y la erosión biológica de *D. mexicanum* en las localidades de la Entrega, Isla Cacaluta, Isla Montosa y San Agustín, en las Bahías de Huatulco, México. De acuerdo con los autores, en La Entrega se registró una densidad media de 4.17 ind.m^{-2}, que resultó ser la más alta en comparación con las otras localidades y una talla promedio de diámetro de testa de 4.71cm. Por su parte, en La Isla Montosa registraron una densidad promedio de 0.36 ind.m^{-2}, la cual es significativamente más baja que la Entrega y una talla promedio de 4.83 cm. La cantidad de $CaCO_3$ removido por *D. mexicanum* mostró variaciones entre localidades, de las cuales, la Isla Montosa presentó las cantidad más baja (0.37 Kgm^{-2}año^{-1}) y la Entrega la más alta (4 Kgm^{-2}año^{-1}).

Aspectos poblacionales

Espino-Barr *et al*. (1996) estudiaron la estructura y densidad de la población de *D. mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima, México, para una evaluación técnica sobre solicitudes de permisos de pesca en los litorales de Jalisco y Colima. Los autores reportaron densidades poblacionales de 1.5 a 1.7 ind.m^{-2}, asimismo plantean que la temperatura y la transparencia del mar tienen relación positiva con la densidad de este erizo, observando que en los meses de mayor temperatura (>30ºC) la densidad poblacional aumenta y disminuye cuando las temperatura desciende (< 28ºC). Por otro lado, dichos autores indican que *D. mexicanum* presenta un crecimiento de tipo isométrico con un intervalo de talla de diámetro de testa de 1.5 a 8.5 cm.

Sonnenholzner y Lawrence (2001) estimaron la densidad y el patrón de distribución espacial de 5 especies de equinodermos en Punta Los Frailes, Ecuador, de los cuales los equinoideos *Tripneustes depressus* y *Diadema mexicanum* fueron las especies más abundantes en costas protegidas y semi-expuestas entre rocas fracturadas y plataformas abiertas. Respecto a *D. mexicanum*, los autores reportan una máxima densidad (0.73 ind.m^{-2}) bajo condiciones hidrodinámicas moderadas, con un patrón de distribución espacial agregado en grupos de 5 a 50 individuos y un intervalo de talla de 0.5 a 8.5 cm de diámetro de testa.

Zamorano y Leyte-Morales (2005) hicieron una evaluación en la densidad poblacional de *Eucidaris thouarsii, Echinometra vanbrunti, Toxopneustes roseus* y *Diadema mexicanum* a dos profundidades (0-6 y 6-12 m) y a través del tiempo en el arrecife La Entrega México, dichos autores reportan que las cuatro especies de erizos analizadas presentaron diferencias en la densidad según la profundidad, con mayor densidad en la parte profunda, pero sin cambio a lo largo del tiempo. La densidad media de *D. mexicanum* reportada en este estudio fue de 5.96 ind.m^{-2}.

Alvarado y Chiriboga (2008) estudiaron la distribución y la abundancia de *D. mexicanum* a dos profundidades (6 y 15 m) en 18 sitios alrededor de la Isla del Coco en Costa Rica, reportando densidades de 0.05 a 6.53 ind.m^{-2}, siendo el único equinodermo presente en todos los sitios de muestreo, así mismo el estudio señaló que no existen diferencias significativas en la abundancia de este erizo en relación con la profundidad. Los autores concluyen que *D. mexicanum* se distribuye de manera muy similar a lo largo del perfil vertical en las zonas arrecifales y su presencia es frecuente a cualquier profundidad.

Zamorano y Leyte-Morales (2009) describieron y caracterizaron la comunidad de equinodermos asociados a arrecifes coralinos en la región de Zihuatanejo y Acapulco, México, encontrando que la especie más abundante fue *D. mexicanum* con una densidad promedio de 1.4 ind.m^{-2}. Dichos autores reportan que la abundancia de *D .mexicanum* sostuvo una relación positiva con las localidades que presentan una mayor cobertura coralina y con las localidades cuya actividad turística es mayor. Del mismo modo la densidad fue mayor en la época de lluvias, lo cual fue atribuido al aumento de la temperatura, baja salinidad, contenido de oxígeno y transparencia del agua durante dicha época. Así mismo observaron que la densidad presentó diferencias significativas con relación a la profundidad, observándose las mayores densidades a profundidades iguales a o mayores de 6m.

3.- OBJETIVOS

Objetivo General

- Estimar la abundancia, mortalidad natural, distribución espacial y crecimiento poblacional del erizo de mar *Diadema mexicanum* en las comunidades arrecifales de la Isla Montosa y la Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México, de abril del 2008 a marzo del 2009.

Objetivos Específicos

- Estimar y comparar la abundancia mensual de *D. mexicanum* en cada una de las localidades.
- Obtener el tipo de distribución espacial y temporal de *D. mexicanum* en el área de estudio.
- Estimar las tasas mensuales de mortalidad natural (M) de *D. mexicanum* para cada una de las localidades.
- Determinar la relación existente entre la abundancia mensual de *D. mexicanum* y los valores hidrográficos de la temperatura del fondo, pH, salinidad y precipitación pluvial mensual en ambas localidades.
- Estimar los valores más probables de tamaño inicial de la población (*No*), capacidad de carga (*K*) y tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) de *D. mexicanum* para cada localidad.

4. Área de Estudio

El área de estudio comprende las localidades de La Entrega y la Isla Montosa, las cuales se encuentran dentro del conjunto de arrecifes de las Bahías de Huatulco, ubicado en la región suroeste del litoral oaxaqueño (Fig. 3). Las condiciones climáticas del área se corresponden con un clima tropical sub-húmedo, con lluvias en verano. El periodo de lluvia corresponde de junio a septiembre, con precipitación media anual de 800 a 1200 mm y la evaporación promedio anual es de 900 mm. Debido a sus características orográficas, la poca precipitación y la escasa retención de humedad en el suelo, la zona carece de corrientes fluviales permanentes excepto la del Río Copalita, por lo que los procesos originados en las desembocaduras en la costa son insignificantes ya que son corrientes pequeñas e intermitentes (García 1973). La vegetación dominante es característica de selva baja caducifolia (Castillo-Ocampo *et al.* 1997).

La característica oceanográfica de la zona de estudio está dominada de enero a junio por la corriente norecuatorial, con temperatura mayor a 25 ºC y salinidad menor de 35 ups. De junio a diciembre domina la Corriente Costera de Costa Rica con características tropicales y dirección al Oeste (Lavín *et al*. 1992). De noviembre a abril se presentan más intensos los “Nortes” o “Tehuanos”, propiciando que la capa superficial se mezcle con las aguas profundas, además de ocasionar variaciones en la temperatura (Trasvina y Barton1997).

Los arrecifes coralinos de las Bahías de Huatulco están formados por 16 especies de corales hermatípicos, incluidas en los géneros *Pocillopora, Leptoseris, Porites y Fungia*. Estos exhiben de alta (30-50%) a muy alta (60-90%) cobertura de coral vivo (Glynn y Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla y Leyte-Morales 1998). A pesar de que el sistema de arrecifes de las Bahías de Huatulco es uno de los mejores desarrollados en el occidente de México, la riqueza especifica, la composición de especies y la cobertura coralina es frecuentemente alterada por las perturbaciones ambientales como el Niño, huracanes y sedimentación (Glynn y Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla *et al*.

2002, Granja-Fernández y López-Pérez 2008). Especies de erizos como *Diadema mexicanum*, *Eucidaris thouarsi* y *Toxopneustes roseus*, además de peces pertenecientes a las familias Pomacentridae y Labridae son importantes miembros de la comunidad arrecifal de ésta área (Herrera-Escalante *et al*. 2005).

La localidad de la Entrega (15°44’34” N, 96°09’43” W), se caracteriza por ser una bahía cerrada protegida por puntas rocosas, la cual posee uno de los arrecifes más grandes en la región de las Bahías de Huatulco, cuya extensión es de aproximadamente 7 hectáreas, con una profundidad mínima de 1 y máxima de 8m. Dicho arrecife es el de mayor riqueza específica (10 especies de corales pétreos), en las Bahías de Huatulco, siendo la especie de coral *Pocillopora damicornis* la más abundante. Sin embargo, una parte importante de la extensión del arrecife está constituida por coral muerto, ocupando el segundo lugar en importancia en la complejidad de dicho arrecife (Glynn y Leyte-Morales 1997). Por su fácil acceso, esta localidad es la que recibe la mayor presión por parte del turismo (Leyte-Morales 2001). La Isla Montosa (15°45’48” N, 96°04’56” W) posee un arrecife con una extensión ligeramente mayor a una hectárea constituido por 7 especies de coral, siendo *P. eydoxi* la especie más abundante, la profundidad mínima es de 1 y máxima de 7m y el segundo elemento en la complejidad de dicho arrecife está constituido por roca (Leyte-Morales 2001).

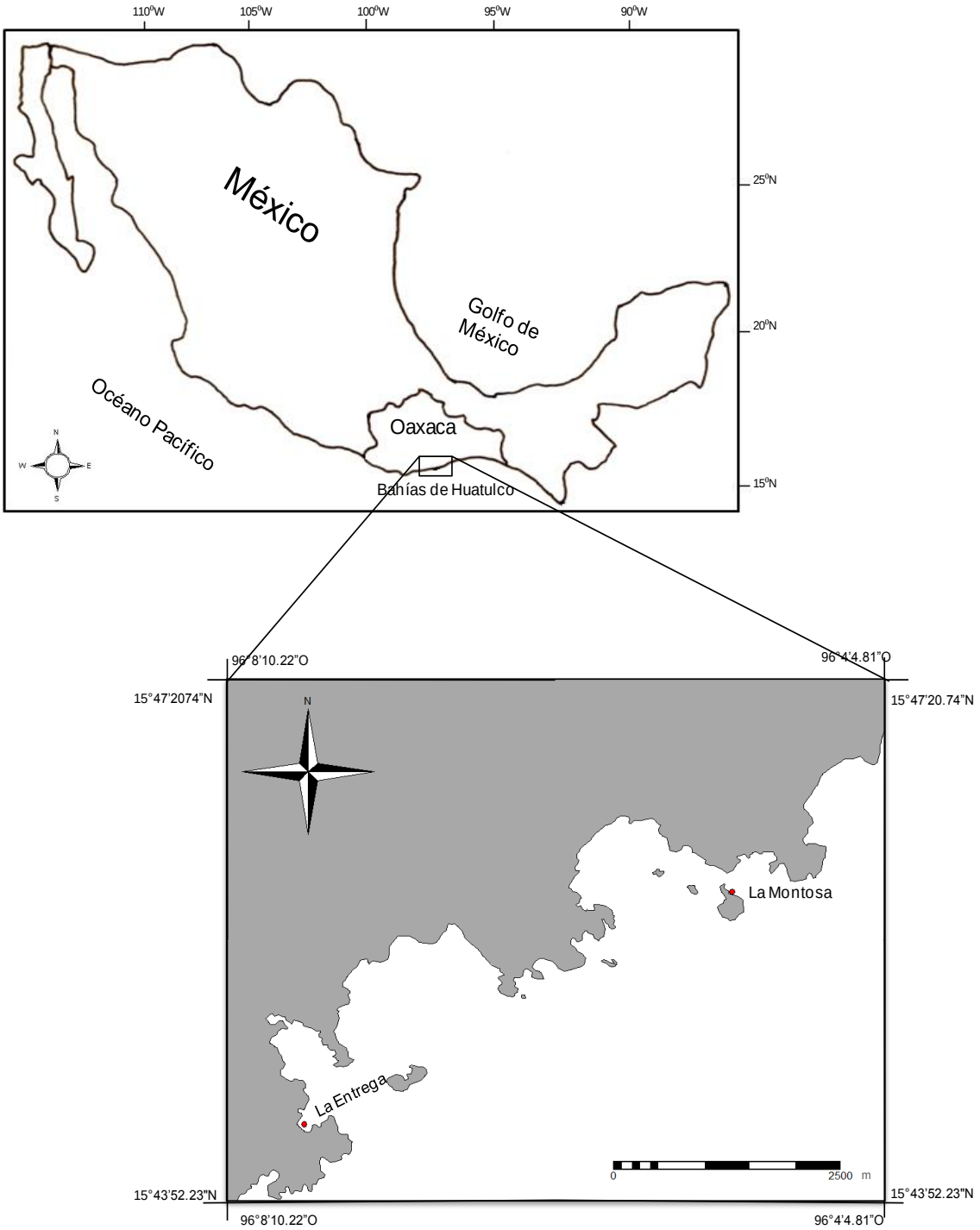


Figura 3. Localización de los sitios de estudio: La Entrega e Isla Montosa en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México.

5. METODO

5.1. Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensualmente de abril del 2008 a marzo del 2009, colocando al azar 10 transectos de 10 m de longitud cada uno, perpendiculares a la línea de costa y separados entre ellos por aproximadamente 10 m. En la colocación de los transectos se aseguró que éstos quedaran ubicados desde la parte somera, hasta la parte profunda del arrecife. En cada transecto se inspeccionó 1 m a cada lado y a lo largo de toda la línea, utilizando una varilla de PVC como referencia. Se contabilizó y registró a todos los erizos que quedaron comprendidos dentro de dicha área, como se indica en la figura 4 (CARICOMP 2001).

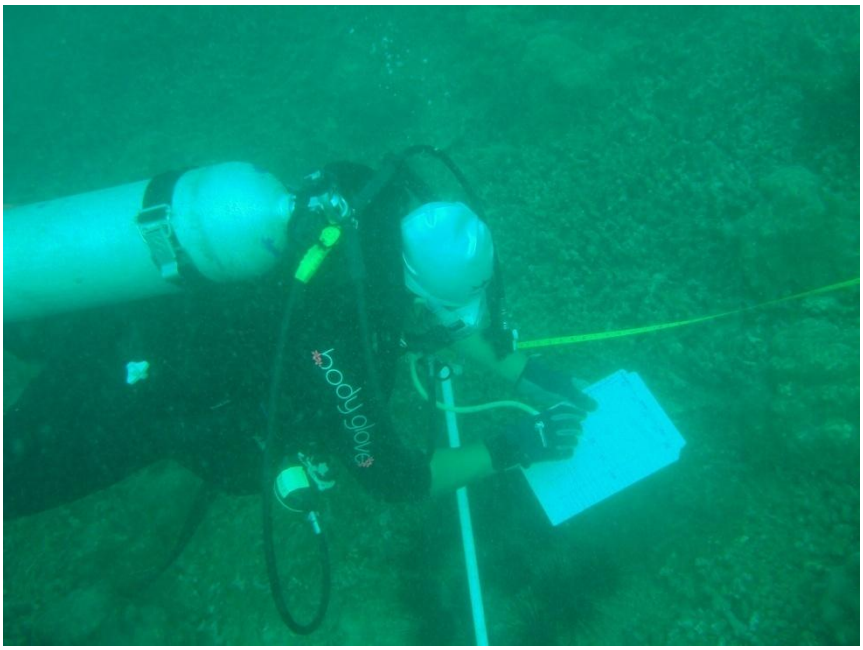


Figura 4. Conteo de los organismos a lo largo de un transecto.

Las variables ambientales pH y salinidad (UPS) se registraron mensualmente con la ayuda de un medidor multiparámetros Hannah HI9828, con una precisión de ±0.02 pH y ±2 salinidad. Adicionalmente, se instalaron termógrafos sumergibles (Hobo Pendant Loggers), marca Onset computer Corporation, que registraron la temperatura de fondo (TF) a intervalos de una hora. Así mismo, se compilaron datos de precipitación pluvial media mensual (PT) durante el periodo de estudio, proporcionados por la estación meteorológica 0X01 Puerto Ángel, Oaxaca perteneciente al Servicio Meteorológico Nacional. Se registraron estos datos con el fin de identificar la posible relación entre estas variables ambientales y la abundancia de erizos.

5.2. Análisis de los datos

5.2.1. Abundancia

Se estimó el valor de la abundancia mensual de *D. mexicanum* por localidad, utilizando los modelos de Seber -LeCren (1967) y Zippin (1957). Para ello fueron utilizados los datos del número de organismos obtenidos en cada uno de los cuadrantes censados. Estos modelos son particularmente útiles cuando el marcaje de los organismos resulta difícil, toma demasiado tiempo o hay una alta probabilidad de introducir sesgo (Seber y LeCren 1967), como en el caso de los erizos del género *Diadema* (Tuya *et al*.2004).

Los supuestos de estos modelos, aplicados a la población en estudio son:

a) El coeficiente de capturabilidad (q) y la tasa de mortalidad natural (M) son constantes en toda la población de *D. mexicanum*, entre t y t+1.

b) No hay emigración ni inmigración en la población de *D. mexicanum*.

Modelo de Seber -LeCren

El modelo requiere de la extracción de dos muestras aleatorias de la población para estimar el tamaño de la población (Nt) con base en:

$$Nt = \frac{n1^2}{(n1 - n2)}$$

Donde:

n1: es la muestra 1 o número de organismos de *D. mexicanum* contabilizados de X cuadrantes.

n2: es la muestra 2 o número de organismos de *D. mexicanum* contabilizados de X cuadrantes.

La validez de Nt se estimó con base en las siguientes desigualdades de condición:

Si: $Nt \cdot p^3 > [(16 \cdot q^2) - (1 + q)]$, Nt se aproxima al tamaño real de la población de *D. mexicanum*.

Si: $Nt \cdot p^3 < [(16 \cdot q^2) - (1 + q)]$, Nt no se aproxima al tamaño real de la población de *D. mexicanum*.

Donde:

$q = \frac{n2}{n1}$, Probabilidad de que un organismo de *D. mexicanum* no haya sido contabilizado.

p = 1-q, Probabilidad de que un organismo de *D. mexicanum* haya sido contabilizado.

El intervalo de confianza al 95% del modelo de Seber y Le Cren se calculó con la siguiente fórmula:

$$Nt \pm [DE(Nt)]$$

Donde:

DE: es la desviación estándar, la cual se calcula de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$DE(Nt) = \frac{n1 \cdot n2 \cdot \sqrt{(n1+n2)}}{(n1+n2)^2}$$

Modelo de Zippin

El modelo requiere la extracción de siete muestras aleatorias de la población, para calcular el tamaño de la población (Nt) con base en:

$$Nt = \frac{T}{(1-q^k)}$$

Donde:

k: es el número de cuadrantes o muestras.

T: es $\sum_{i=1}^{k} ki$ ó suma total de organismos de *D. mexicanum* contabilizados en n_i cuadrantes.

$(1 - q^k)$: es la función de probabilidad de las tablas de Zippin.

El coeficiente R es el valor de probabilidad más probable para el denominador $1 - q^k$, el cual se estimó con la siguiente fórmula:

$$R = \frac{\sum_{i=1}^{k} (k-1) \cdot ki}{T}$$

El intervalo de confianza al 95% del modelo de Zippin se calculó de la siguiente manera:

$$Nt \pm [DE(Nt)]$$

Donde:

DE: es la desviación estándar, la cual se calcula con la siguiente fórmula:

$$DE(Nt) = \sqrt{\frac{Nt \cdot T \cdot (Nt - T)}{[(T^2 - (Nt \cdot (Nt - T)))] - \left[\frac{(k \cdot p^2)}{(1 - p)}\right]}}$$

Se realizó un análisis de varianza de tres vías con el método Holm-Sidak a un nivel de significancia de 0.05, utilizando como datos de entrada las estimaciones de la abundancia mensual obtenida con los modelos anteriormente mencionados y los factores: tiempo, modelo y localidad. Con el fin de detectar si existen deferencias en la abundancia en el tiempo, entre modelos y entre localidades, lo anterior se realizó con la ayuda del paquete estadístico Sigma Stat 3.5.

5.2.2. Distribución Espacial:

Índice de Morisita

Para estimar el patrón de distribución espacial de *D. mexicanum* en cada localidad, se aplicó el Índice de Morisita (1959) (Krebs 1999), considerado como uno de los mejores índices para estimar distribución, ya que es independiente de la densidad poblacional y del tamaño de muestra (Krebs 1998). Este método estima los tres tipos de distribución (agregada, uniforme y aleatoria o Poisson). El método se basa en el análisis de la relación de la Varianza-Media (σ^2 - μ); bajo el supuesto de que los organismos presentan alguno de los tres patrones de distribución de acuerdo a las siguientes condiciones:

1) *D. mexicanum* presenta una distribución Poisson o aleatoria si $\sigma^2 = \mu$

La distribución Poisson se observa en una población de organismos cuando el ambiente y/o patrones de comportamiento no son selectivos.

2) *D. mexicanum* presenta una distribución Binomial Negativa o Agregada si $\sigma^2 > \mu$

La distribución Binomial Negativa ocurre cuando el ambiente es heterogéneo o existe una interacción positiva entre los organismos (conducta de agregamiento).

3) *D. mexicanum* presenta una distribución Binomial Positiva o Uniforme si $\sigma^2 < \mu$

La distribución Binomial Positiva se presenta cuando existe una interacción negativa entre los organismos, como competencia por alimento y espacio.

La media y la varianza utilizadas en este método se calcularon con las fórmulas que el mismo autor propuso, las cuales se presentan a continuación:

$$\mu = \sum \frac{(x + f(x))}{N}$$

$$\sigma^2 = \sum \frac{\left((xi - \mu)^2 + f(x)\right)}{N - 1}$$

Donde:

N: cantidad de cuadrantes o número de unidades de muestreo

x: número de *D. mexicanum* / cuadrantes

f(x): número de cuadrantes con x número de *D. mexicanum*.

μ: media.

Dependiendo del resultado, se obtiene una estimación del tipo de distribución que muestran los organismos con el índice $\frac{\sigma^2}{\mu}$ o índice de Morisita.

A) Distribución Uniforme

Si $\frac{\sigma^2}{\mu} < [1-(t\alpha, gl = n-1)\cdot ES]$

Donde:

$ES = \sqrt{2/(n-1)}$, donde *n* es el No. de datos

B) Distribución aleatoria o Poisson

Si $[1-(t\alpha, gl = n-1)\cdot ES]$ **<** $\frac{\sigma^2}{\mu}$ < $[1+(t\alpha, gl = n-1)\cdot ES]$

C) Distribución Agregada

Si $[1+(t\alpha, gl = n-1)\cdot ES]$ **<** $\frac{\sigma^2}{\mu}$

Adicionalmente se aplicaron los modelos de probabilidad de Poisson y el modelo de distribución Binomial Negativa, los cuales son estimadores que permiten comparar los resultados obtenidos con el Índice de Morisita.

Distribución Poisson

El modelo de distribución Poisson consiste en comparar los datos observados contra los datos esperados mediante las siguientes hipótesis:

H_O: Datos observados de abundancia de *D. mexicanum* en cada localidad, son iguales a los datos esperados. Entonces la distribución es Poisson.

H_A: Datos observados de abundancia de *D. mexicanum* en cada localidad, son diferentes a los datos esperados. Entonces la distribución no es Poisson.

Para comprobar cualquiera de las hipótesis anteriores se utilizaron las siguientes ecuaciones:

1.- La probabilidad de Poisson $P(x) = \frac{\lambda^x}{x!} e^{-\lambda}$

Donde:

e: es la base del logaritmo natural (2.71828...).

x!: es el factorial de *x*.

x*:* es el número de ocurrencias de un evento.

λ: es el número promedio de erizos contados.

2.- Los datos esperados $Fx = N \cdot P(x)$

Donde

N: Número total de cuadrantes

P(x): Es la probabilidad de Poisson para el valor observado.

3.- La Ecuación de X^2 calculada $X_i^2 = \sum \frac{(f(x) - F(x))^2}{F(x)}$

Así mismo se obtuvo la $X_i^2{}_{\alpha,gl=N-1}$ de tablas, para realizar la confrontación estadística, bajo los siguientes supuestos según Mendenhall 1978:

Si X_i^2 Calculada es > $X_i^2{}_{\alpha}$ de tablas se acepta Ha y se rechaza Ho

Si X_i^2 Calculada es ≥ $X_i^2{}_{\alpha}$ de tablas se acepta Ho y se rechaza Ha

Distribución Binomial Negativa o Agregada

Para el índice de la distribución Binomial Negativa se deberá de cumplir con las siguientes hipótesis

Ho: $\sigma^2 = \mu$

Ha: $\sigma^2 > \mu$

Las formulas con las cuales trabaja el modelo de distribución Binomial Negativa son:

$$Px = \left[1 + \left(\frac{\mu}{K}\right)\right]^{-K}$$ Esta fórmula se ocupa para el primer valor en X

$$Px = \left[\frac{\mu}{(\mu + K)}\right] \cdot \left[\frac{K + Xn - 1}{Xn}\right] \cdot \left[P(Xn - 1)\right]$$

Donde:

μ = Media

$\left[\frac{\mu}{(\mu + K)}\right]$: es una constante

$\left[P(Xn - 1)\right]$: es la probabilidad del nivel anterior

k: es el parámetro que mide el grado de agregación de los individuos en una población, considerándose que mientras menor sea su valor, mayor será el grado de agregación (Ludwig y Reynold 1988, Krebs 1999) .

Existen tres métodos para calcular la *k* que se sustituyó en estas formulas y una vez que se hubo calculado, se procedió a obtener Px, Fx y su ajuste a la X^2.

Primer método para calcular *K*

$$K = \frac{\mu^2}{\delta^2 - \mu}$$

Para saber si el valor de *K* es el adecuado, *K* debe de cumplir con 3 supuestos:

1.- $\frac{K}{\mu} > 6$

2.- $K > 3$

3.- $\frac{(K+\mu)(\ K+2)}{\mu} \geq 15$

Si *K* no cumple con por lo menos uno de estos supuestos, se pasó al siguiente método:

Segundo método para calcular *K*

$$Log\,\frac{N}{No} = K_1 \cdot Log\left(1 + \frac{\mu}{K_1}\right)$$

Donde:

N = $\sum F(X)$

No = Siempre es el primer dato de *f(x)*

K_1 = Viene del primer método.

5.2.3. Mortalidad

El aporte de un individuo a la abundancia de una población finaliza con su muerte. Esto se puede cuantificar en términos poblaciones, usualmente por la tasa de mortalidad natural (M). Una estimación precisa de la tasa instantánea de mortalidad resulta ser una tarea difícil, sin embargo, es necesario contar con dichas estimaciones, ya que la mortalidad es un rasgo importante en la historia de vida de las especies (Ebert 2007) y es un parámetro de entrada en los modelos poblacionales (García 1989).

El modelo de Berry (1967) utilizado para estimar el valor mensual de las tasa de mortalidad (M) de *D. mexicanum* ha sido recomendado para invertebrados marinos por Cervantes-Hernández (1999) y Ramos-Cruz *et al*. (2006), en el caso de las pesquerías de camarón del género *Farfantepenaeus* (antes *Penaeus*). Dicho modelo utiliza como dato de entrada a la variación mensual de la abundancia de *D. mexicanum* obtenida por los modelos de Seber-Le Cren y Zippin.

El método de Berry supone que posterior al evento de reclutamiento ocurrido durante (i) intervalos de tiempo (considerados como independientes), la abundancia (Nt) de *D. mexicanum* disminuye debido a la acción de la mortalidad natural. Los cambios en la abundancia registrados por intervalo (en este caso mensual), se relaciona con la tasa (M).

El algoritmo matemático para el cálculo de la mortalidad con este modelo es el siguiente:

$$Ln(Nt) = \alpha + \beta(t)$$

Donde:

β: es la pendiente de la regresión o valor de la tasa de mortalidad total (Z parcial)

t: es el intervalo de tiempo en el cual existe disminución en la abundancia.

La tasa M se estimó en aquellos intervalos que presentaron más de 3 reducciones en el valor de la abundancia mensual.

5.2.4. Abundancia y variables ambientales.

Modelo de regresión lineal múltiple

Con base en los modelos de regresión lineal múltiple paso a paso (Hair 1999), se cuantificó la relación entre la variación mensual de la temperatura de fondo (TF), pH, salinidad y precipitación pluvial mensual (PT), (variables independientes), con la variación mensual de la abundancia (Nt) de *D. mexicanum* (variable dependiente) obtenida con los modelos de Zippin y Seber-LeCren, en cada una de las localidades.

Los modelos de regresión lineal para La Entrega e Isla Montosa con cada uno de los modelos se representan a continuación.

$$Nt\ (Zippin) = \alpha + \beta_1 TF + \beta_2 pH + \beta_3 UPS + \beta_4 PT$$

$$Nt\ (Seber\text{-}LeCren) = \alpha + \beta_1 TF + \beta_2 pH + \beta_3 UPS + \beta_4 PT$$

Donde:

Nt (Zippin): es la abundancia mensual calculada con el modelo de Zippin.

Nt (Seber-LeCren): es la abundancia mensual calculada con el modelo de Seber-LeCren.

α: es la ordenada al origen en el modelo de regresión.

β_1, β_2, β_3, y β_4: son los coeficientes que representan la contribución de cada una de las variables independientes en la predicción de la variable dependiente.

pH, salinidad, PT y TF: son las variables ambientales.

Lo anterior se realizó con la ayuda del software Statistica 7.

5.2.5. Crecimiento poblacional.

Para la estimación de los parámetros de crecimiento poblacional de *D. mexicanum* en las Bahías de Huatulco, se utilizó el modelo de la curva logística propuesta por Verhulst (1838) (Krebs 1999) utilizando como datos de entrada las abundancias muestreadas mensualmente. Los supuestos asociados a este modelo son: 1) todos los individuos son idénticos, 2) la población está en condición estable de distribución de edades, 3) el efecto depresivo de la densidad sobre la tasa de crecimiento poblacional es instantáneo y de tipo lineal y 4) tanto las condiciones del medio físico y biológico como el genotipo de la población son constantes a lo largo de sucesivas generaciones de la población. El modelo de la curva logística estima el crecimiento de una población con base en la siguiente expresión matemática:

$$Nt = \frac{K}{1 + e^{(No - r \cdot t)}}$$

Donde:

Nt: Tamaño de la población al tiempo t.

t: tiempo (meses).

e: 2.71828 (base del logaritmo natural).

N_0: Número de organismos con que inicia la población.

r: Tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

K: No de individuos de una especie que pueden ser sostenidos indefinidamente en una determinada área.

El algoritmo de mínima verosimilitud que se utilizó para estimar los coeficientes en este modelo, fue el siguiente:

$$-\ln L(N_o, r, k / Nt) = \sum_t \ln(\sigma_\varepsilon) + \left(\frac{1}{2}\right)\ln(2\pi) + \left(\frac{\varepsilon^2}{2\sigma^2}\right)$$

Donde:

-Ln L : es el logaritmo natural de la distribución de los errores.

(ε) es el residuo o error de ajuste entre los valores observados y esperados de la abundancia.

Los errores fueron aplicados bajo el supuesto que estos siguen una distribución normal con:

$$\mathrm{DE}\sqrt{\left[\left(\frac{1}{n}\right).\ \sum_{i=1}^{n}(t^2)\right]}$$

DE: es igual a la desviación estándar del error del proceso.

Se calculó la tasa de crecimiento poblacional para cada localidad, de acuerdo al modelo de crecimiento logístico, utilizando la siguiente fórmula:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

Donde:

$\frac{dN}{dt}$: Tasa Instantanea de cambio

r: Tasa intrínseca de crecimiento

N :Tamaño poblacional

K: Capacidad de carga

$\frac{K-N}{K}$ = Oportunidad extra de crecimiento poblacional

6. RESULTADOS

6.1. Abundancia y densidad

En la Entrega de acuerdo con el modelo de Zippin (n=7 muestras, g.l.=6) la abundancia de *Diadema mexicanum* fluctuó entre 434 y 865 individuos. Con el modelo de Seber - LeCren (n=2muestras, g.l.=1), la abundancia se estimó entre 270 y 655 individuos. Ambos modelos indicaron que *D. mexicanum* estuvo presente en cada uno de los meses muestreados, con ascenso de la abundancia en junio, julio, agosto y noviembre del 2008 y un máximo de abundancia en marzo del 2009. Los valores mínimos de abundancia se observaron en los meses de mayo, octubre, diciembre del 2008 y febrero del 2009 (Fig. 5a).

Las estimaciones de la abundancia con el modelo de Zippin, presentan las desviaciones estándar más elevadas, principalmente en el periodo de junio a septiembre del 2008, a diferencia del modelo de Seber-LeCren, cuyas estimaciones presentan desviaciones estándar muy pequeñas para todos los meses de muestro (Anexo I).

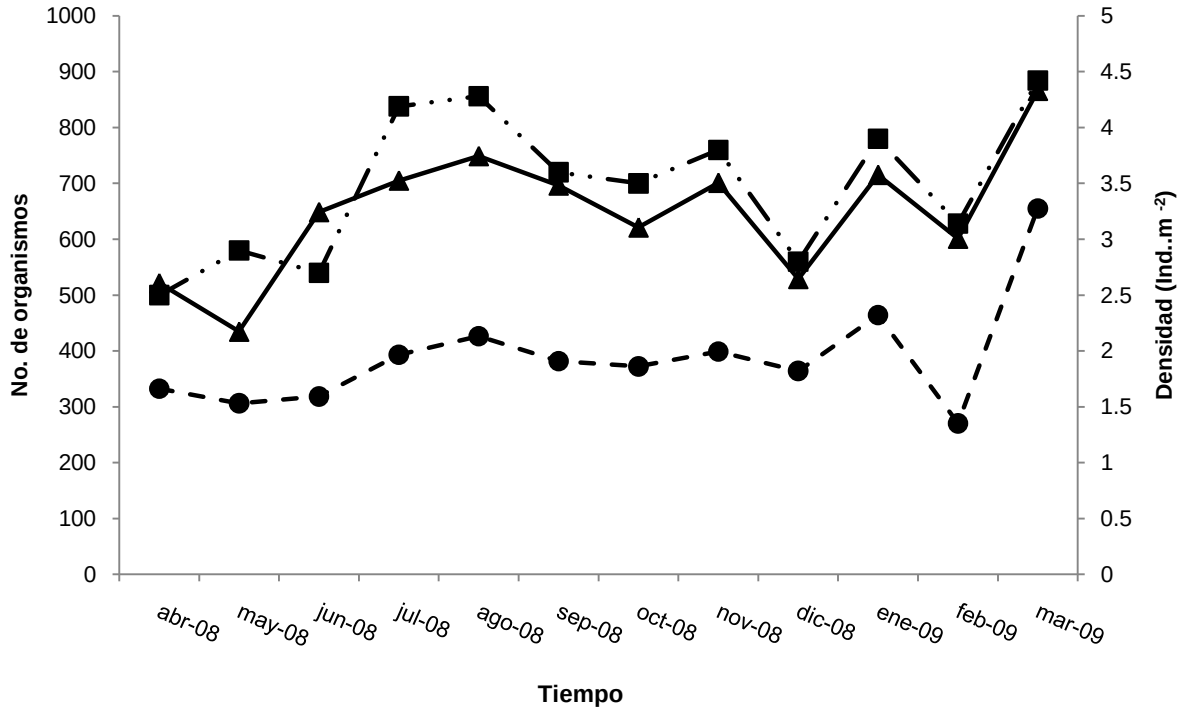
La abundancia mensual en la Isla Montosa de acuerdo con el modelo de Zippin (n=7 muestras, g.l=6) fluctuó entre 165 y 450 individuos y entre 55 y 234 individuos, para el modelo de Seber -LeCren (n=2 g.l= 1). Así mismo, *D. mexicanum* estuvo presente en cada uno de los meses muestreados, con ascenso de la abundancia en agosto y noviembre del 2008 y un máximo en febrero del 2009. Los meses en los que se observó mínima abundancia fueron junio y julio del 2008 (Fig. 5b).

De manera similar que en la Entrega, las estimaciones de la abundancia con el modelo de Zippin presentan las desviaciones estándar más grandes, sin embargo, las desviaciones estándar no son tan amplias como en la Entrega (Anexo I). Con respecto las desviaciones estándar de las estimaciones obtenidas con el modelo de Seber-LeCren al igual que en la Entrega, también son muy pequeñas.

Se observa que la oscilación en los valores de abundancia mensual calculada con ambos modelos conserva un comportamiento muy similar a lo largo del periodo de muestreo, tanto en la Entrega como en la Isla Montosa, sin embargo el análisis de varianza indicó que la diferencia en la abundancia mensual calculada con cada modelo es significativa ($F_{6.9}$=420.10, < 0.05). Así mismo los valores de la abundancia entre localidades ($F_{6.9}$=1217.7, <0.05) y en el tiempo ($F_{16.2}$=17.6, < 0.05) mostraron diferencias significativas.

Con fines comparativos con otros trabajos se calculó la densidad media mensual y total de *Diadema mexicanum* durante el periodo de estudio, la cual en la Entrega fue de 3.4 ± 0.66 ind.m^{-2} y fluctuó entre 2.5 y 4.4 ind.m^{-2}. Así mismo, la variación de la densidad media mensual siguió un comportamiento muy similar a la abundancia estimada con los modelos de Zippin y Seber y LeCren (fig. 5a). Para la Isla Montosa la densidad media estimada fue de 1.2 ± 0.4 ind.m^{-2}, fluctuando entre 0.68 y 2.1 ind.m^{-2} (Anexo V). Del mismo modo que en la Entrega, la fluctuación de la densidad sigue las mismas oscilaciones que la abundancia estimada con ambos modelos (Fig. 5b). Por otro lado, la densidad mostró ser significativamente diferente entre ambas localidades ($F_{29.2}$= 106.4, <0.05).

a)



b)

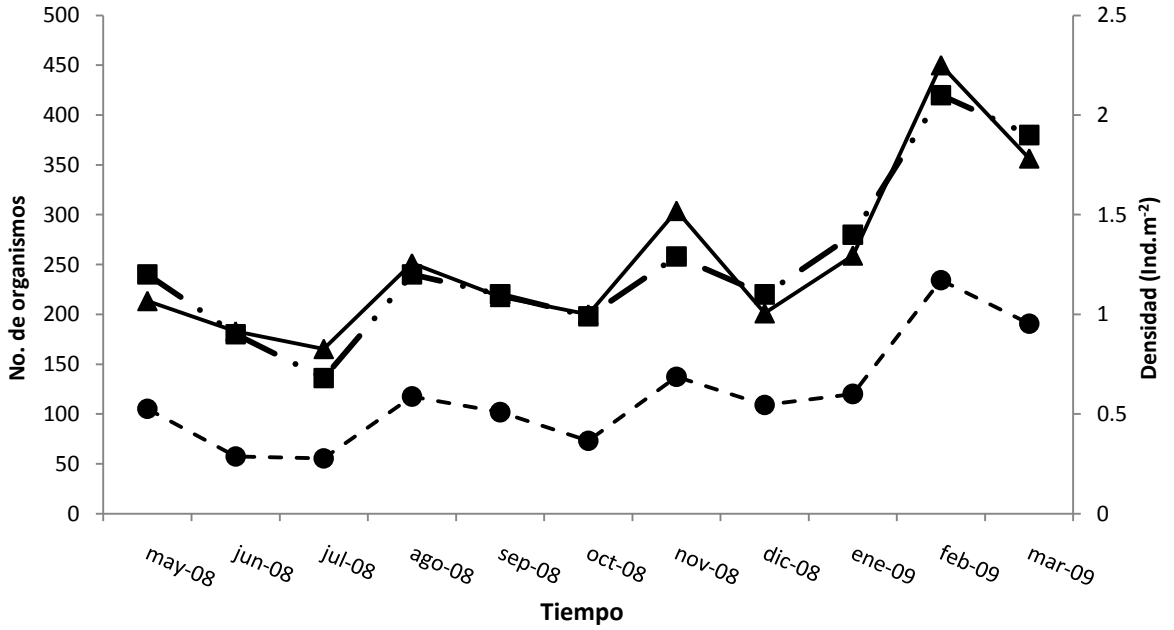


Figura 5.- Abundancia de *D. mexicanum* estimada por los método de Zippin (Línea sólida y triángulos) y Seber – Le Creen (Línea punteada con círculos negros) y densidad mensual (Línea punteada con cuadros negros) en a) la Entrega y b) la Isla Montosa. Bahías de Huatulco, 2008-2009.

6.2. Distribución Espacial.

El análisis del tipo de distribución espacial mensual y total de *Diadema mexicanum*, de acuerdo con el índice de Morisita ($\sigma^2 > \mu$) para la Entrega y la Isla Montosa, mostró que la población tuvo una distribución espacial del tipo agregada durante todo el periodo de muestreo. El modelo de distribución Binomial Negativa (X^2) confirmó que la distribución espacial fue del tipo agregado y el modelo de distribución Poisson (X^2) indicó que el tipo de distribución no fue aleatorio (Tabla I). La distribución espacial agregada de *D. mexicanum* en las localidades muestreadas indica que existe una interacción positiva entre los individuos de esta especie.

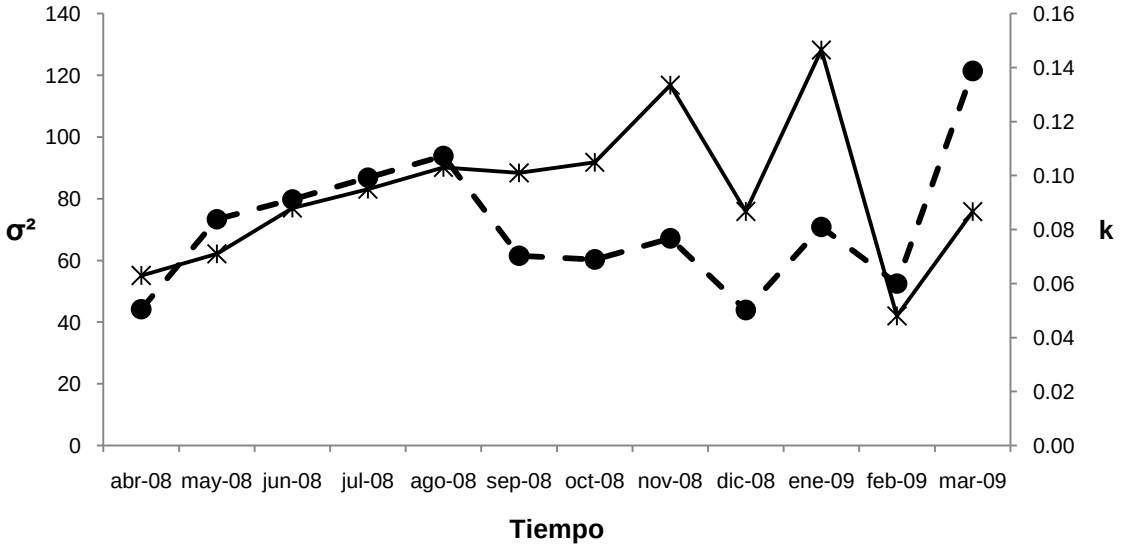
Tabla I.- Valores del Índice de Morisita = $\sigma^2 > \mu$, Poisson = λ y Binomial Negativa = k para la Entrega y la Isla Montosa.

Localidad	Entrega			Isla Montosa		
Meses	$\sigma^2 > \mu$	λ	k	$\sigma^2 > \mu$	λ	k
abr-08	17.5	2.53	0.063	-	-	-
may-08	24.7	2.97	0.071	7.79	0.96	0.100
jun-08	24.5	3.26	0.088	15.91	0.91	0.108
jul-08	20.7	4.19	0.095	6.42	1.36	0.204
ago-08	21.9	4.29	0.103	8.60	1.29	0.206
sep-08	16.9	3.65	0.101	7.60	1.10	0.211
oct-08	17.2	3.51	0.105	5.53	0.99	0.126
nov-08	17.3	3.88	0.134	7.87	1.29	0.258
dic-08	16.2	2.71	0.087	4.79	1.11	0.234
ene-09	18.2	3.90	0.146	7.96	1.44	0.229
feb-09	16.7	3.14	0.048	8.82	2.11	0.226
mar-09	27.5	4.42	0.087	6.47	1.93	0.297

En términos del parámetro k, para la Entrega (Fig. 6a), se puede observar que *D. mexicanum* presentó un comportamiento moderadamente agregado en el periodo de mayo a agosto. Esta agregación se hace un poco más intensa de septiembre a octubre. Los valores más altos de k corresponden a los meses de noviembre 2008 y enero 2009, lo cual indica que los organismos se encuentran menos agregados. Los valores más bajos se observan en abril 2008 y febrero 2009, lo que significa que los organismos se encuentran más agregados en estos meses. Un comportamiento similar se observa en la fluctuación de la varianza obtenida con el índice de Morisita.

En la Isla Montosa, el valor del parámetro k es bajo en los meses de mayo y junio 2008, lo cual indica que los organismos se encontraban muy agregados. De julio a septiembre 2008 el grado de agregación disminuye, para posteriormente aumentar considerablemente en octubre del mismo año. Finalmente se observa el valor más alto de k en enero, mostrando el grado de agregación más bajo, con una tendencia a disminuir de febrero a marzo 2009 (Fig.6b). La oscilación de la varianza calculada con el índice de Morisita en la mayoría de los casos coincide con la del parámetro k.

a)



b)

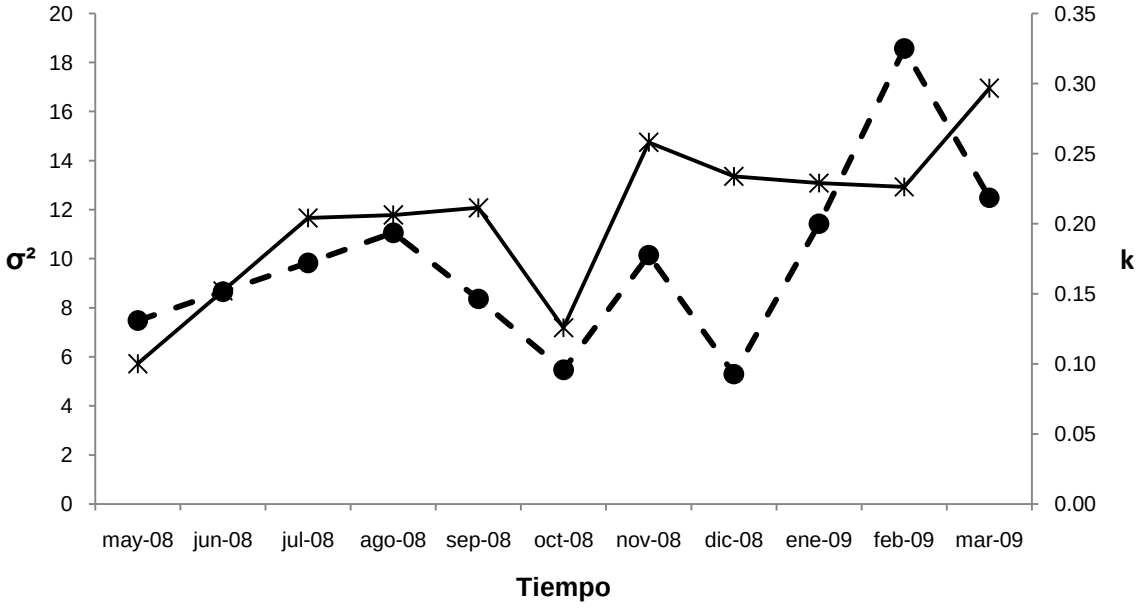


Figura. 6.- Comportamiento del grado de agregación de *D. mexicanum*: Índice de Morisita (línea punteada con círculos) y el parámetro k (línea sólida con asteriscos) en a) la Entrega y b) la Isla Montosa.

6.3. Mortalidad

Modelo de Berry

De la variabilidad mensual en la abundancia de *D. mexicaum* en la Entrega, se tomó el intervalo de agosto a octubre del 2008, con el cual se estimó una tasa M de 0.09 mensual, a partir de la abundancia calculada con el modelo de Zippin. Con el modelo de Seber –LeCren se obtuvo una tasa de mortalidad natural de 0.06 mensual (tabla II).

De la variabilidad mensual en la abundancia de *D. mexicanum* en la Isla Montosa, se tomaron dos intervalos, el primero comprendió de mayo a julio del 2008 y el segundo intervalo comprendió de agosto a octubre del mismo año. Considerando ambos intervalos se estimó una tasa de mortalidad natural de 0.11 mensual, con el modelo de Zippin. Para el modelo de Seber - Le Cren la tasa de mortalidad natural mensual estimada fue de 0.27 (tabla II).

Las tasas de mortalidad calculadas con ambos modelos de abundancia resultaron ser más altas en la Isla Montosa con respecto a la Entrega.

Tabla II.- Tasa de mortalidad natural mensual = M, coeficiente de correlación = R, coeficiente de determinación= R^2, y nivel de significancia del modelo = nivel de p.

Localidad / Modelo	M mensual	R	R^2	Nivel de p
La Entrega				
Zippin	0.09	0.85	0.972	<0.05
Seber - LeCren	0.06	0.93	0.88	<0.05
La Isla Montosa				
Zippin	0.11	0.98	0.97	<0.05
Seber - LeCren	0.25	0.92	0.85	<0.05

6.4. Variables ambientales

Respecto a las variables ambientales en la Entrega, la temperatura media de fondo durante el periodo de muestreo fue de 26.58 ± 2.24 ºC, el valor mínimo (23.5 ºC) se observó en el mes de marzo 2009 y el valor máximo (29.8 ºC) en el mes de agosto 2008. La salinidad media fue de 32.1 ± 1.5, con un valor mínimo (29.3) en el mes de junio y máximo (34.4) en el mes de diciembre 2008. El valor medio de pH fue de 8.7 ± 0.26 y osciló entre 8.3 como mínimo en los meses de abril y mayo 2008 y 9.1 como máximo en el mes de noviembre 2008 (Fig. 7a).

En la Isla Montosa el valor medio de la temperatura de fondo fue de 29.10 ± 2.26 ºC, el valor mínimo (23.1 ºC) se observó mes de noviembre y el valor máximo (29.7 ºC) en el mes de agosto. La salinidad media fue de 32.5 ± 2.6, con un valor mínimo (28) en el mes de julio 2008 y máximo (35.3) en el mes de diciembre 2008. El valor medio de pH fue de 8.9 ± 0.30 con valor mínimo (8.6) en los meses de octubre 2008, enero y marzo y máximo (9.7) en el mes de febrero 2009 (Fig. 7b).

La época de lluvias en la región de las Bahías de Huatulco durante el periodo de muestreo se presentó de marzo a septiembre 2008, con precipitación pluvial media anual de 109.69 mm y valor máximo en el mes de julio.

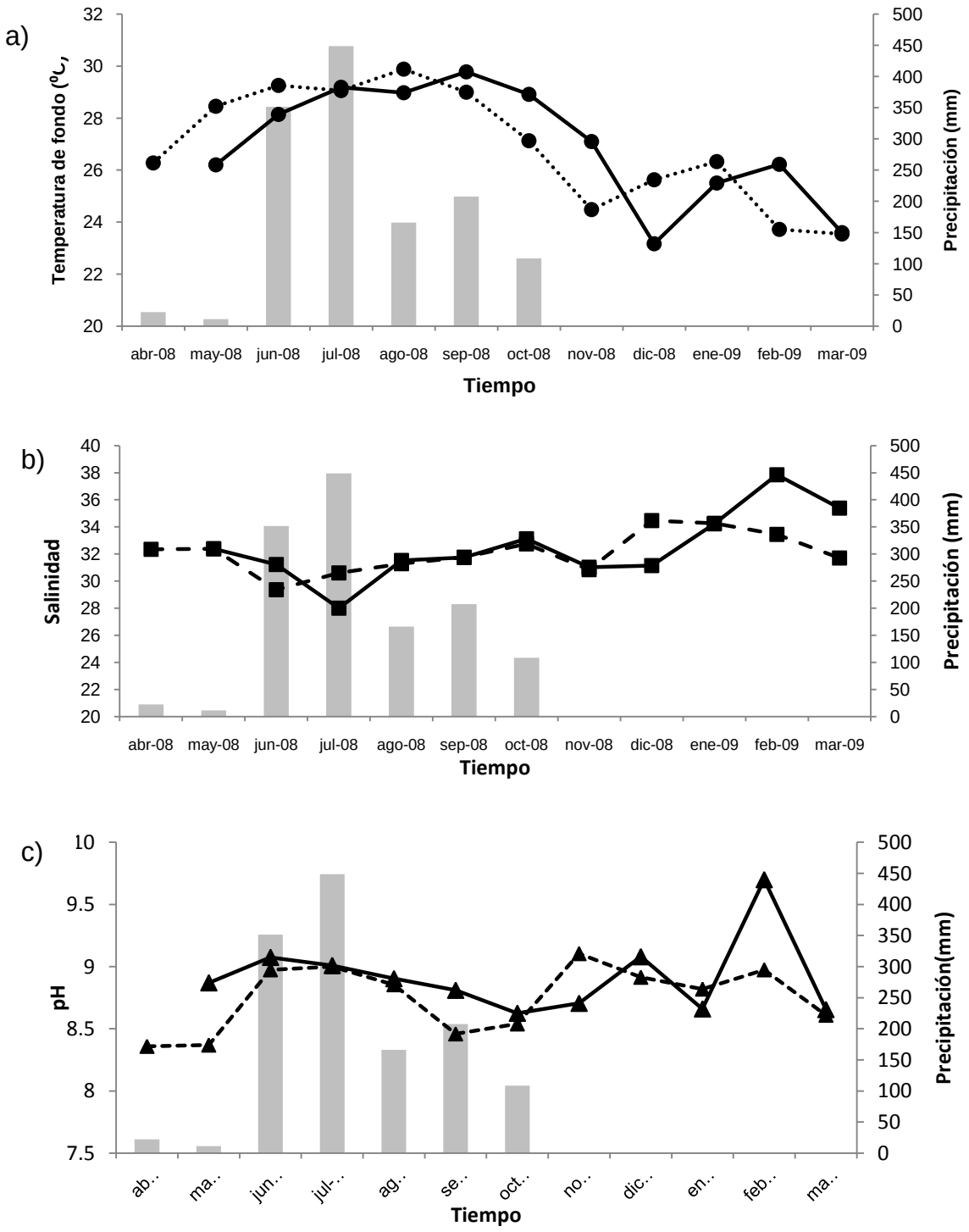


Figura 7.- Variación mensual de a) la precipitación pluvial (barras en gris) y la temperatura de fondo de la Entrega (punto y línea punteada) e Isla montosa (punto y línea sólida), b) la salinidad en la Entrega (cuadros y línea punteada) e Isla Montosa (cuadro y línea sólida) y c) el pH en la Entrega (triangulo y línea punteada) e Isla Montosa (triangulo y línea sólida), Bahías de Huatulco, 2008-2009.

6.5. Modelo de regresión lineal múltiple

En la Entrega el análisis de regresión lineal múltiple a 4 pasos (Nt = -1124.8 - 0. 90 salinidad + 0.72 TF + 0.470 pH - 0.82 PT), indicó que la variación total explicada sobre la abundancia de *Diadema mexicanum* calculada con el método de Zippin, en términos de las variables ambientales seleccionadas (salinidad, TF, PT y pH) fue de 82.67 %, con un valor de correlación múltiple de 0.90 y un nivel de p múltiple < 0.05. La varianza total explicada incrementó 42.6 % en el primer paso al adicionar el predictor salinidad. La contribución parcial de los predictores TF, pH y PT para explicar la variación en la abundancia de *D. mexicanum*, resultó de 19.9, 12.8 y 7.27 %, respectivamente.

En la Entrega, el análisis de regresión múltiple a 2 pasos (Nt = 1142.1 - 0.77 salinidad - 0.40 PT) indicó que la variación total explicada sobre la abundancia de *D. mexicanum* calculada con el método de Seber y LeCren, en términos de las variables ambientales seleccionadas (salinidad y PT) fue de 69.84 %, con un valor de correlación múltiple de 0.83 y un nivel de p múltiple < 0.05. La varianza total explicada incrementó 54.14 % en el primer paso al adicionar el predictor salinidad. La contribución parcial del predictor PT para explicar la variación en la abundancia de *D. mexicanum* fue de 15. 69 %. Las variables pH y TF presentaron las correlaciones parciales más bajas (r = 0.001 y 0. 44, respectivamente) e incrementaron en menor grado la variación total explicada.

Para la Isla Montosa, el análisis de regresión lineal múltiple a 2 pasos (Nt = -2.12 + 0.58 salinidad – 0.41 TF), indicó que la variación total explicada sobre la abundancia de *Diadema mexicanum* calculada con el método de Zippin, en términos de las variables ambientales seleccionadas (salinidad y TF) fue de 79.5 %, con un valor de correlación múltiple de 0.89 y un nivel de p múltiple <0.05. La varianza total explicada incrementó 68.56 % en el primer paso al adicionar la variable salinidad. La contribución parcial del predictor TF para explicar la variación en la abundancia de *D. mexicanum* fue de 10.98 %. Las variables PT y pH presentaron las correlaciones parciales más bajas (r = 0.34 y

0.45, respectivamente) e incrementaron en menor grado la variación total explicada.

En la Isla Montosa, el análisis de regresión lineal múltiple a 2 pasos (Nt =-33.81 + 0.58 salinidad – 0.42 TF) indicó que la variación total explicada sobre la abundancia de *Diadema mexicanum* calculada con el método de Seber y LeCren, en términos de las variables ambientales seleccionadas (salinidad y TF) fue de 79. 72%, con un valor de correlación múltiple de 0.89 y un nivel de p múltiple <0.05. La varianza total explicada incrementó 68.23 % en el primer paso al adicionar la variable salinidad. La contribución parcial del predictor TF para explicar la variación en la abundancia de *D. mexicanum* fue de 11.49 %. Las variables PT y pH presentaron las correlaciones parciales más bajas (r =, 0.03, y 0.42, respectivamente) e incrementaron en menor grado la variación total explicada.

6.6. Crecimiento poblacional

En la Entrega, de acuerdo con el modelo Nt= 1600/ (1+ e($^{(0.82-0.096*t)}$)) y utilizando la abundancia mensual muestreada del erizo de mar *Diadema mexicanum*, se estimó un intervalo de confianza (IC) para r que va de 0.0944 ≤ 0.0960 ≤ 0.0975, de 1593 ≤ 1600 ≤ 1610 para K y de 0.827 ≤ 0.840 ≤ 0.858 para N_0 (Anexo II). Para la Isla Montosa de acuerdo con el modelo Nt= (840/ (1+ e $^{(2.2-0.21*t)}$)), los intervalos de confianza para r fueron de 0.207 ≤ 0.210 ≤ 0.218, 834 ≤ 840 ≤ 849 para K y 2.262 ≤ 2.28 ≤ 2.288 para N_0 (Anexo III), los intervalos de confianza resultaron estadísticamente confiables ya que no mostraron sesgos con relación a la distribución X^2. El comportamiento de la curva de crecimiento poblacional de *D. mexicanum* en La Entrega fue significativamente diferente al de La Isla Montosa (Kruskal-Wallis H = 37.103, g. l. = 29, P <0.001) (Fig. 8).

La tasa de crecimiento poblacional de acuerdo al modelo logístico y calculada con los datos de capacidad de carga (K) y tasa intrínseca de crecimiento (r) obtenidas de las curvas de crecimiento y los valores promedio

mensuales de Nt fue de 37.9 individuos/individuo.mes para la Entrega y de 36.8 individuos/individuo.mes para la Isla Montosa.

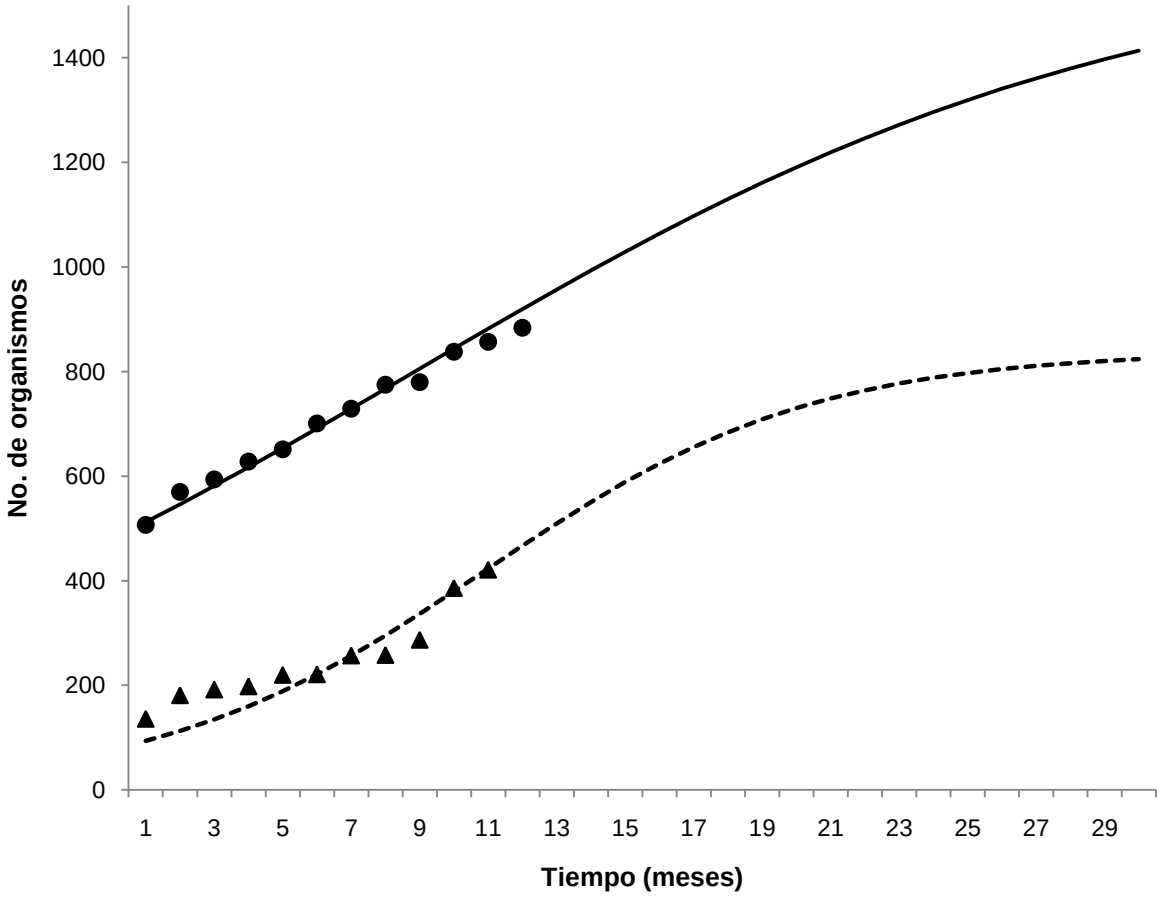


Figura 8.- Curvas de crecimiento poblacional de *Diadema mexicanum* estimadas con el modelo de la curva logística: línea sólida la Entrega y punteada la Isla Montosa (Verhulst 1838) y abundancia observada: puntos la Entrega y triángulos la Isla Montosa.

7. DISCUSIONES

De acuerdo con el modelo de Seber–LeCren y Zippin, la Entrega es la localidad en la que la población de *D .mexicanum* es más abundante. Una diferencia importante entre las dos localidades muestreadas es la extensión del arrecife, cuya dimensión es menor a una hectárea en la Isla Montosa y aproximadamente 7 hectáreas en la Entrega, haciendo que esta última posea uno de los arrecifes más extensos en la región de las Bahías de Huatulco (Leyte-Morales 2001). Otra diferencia muy marcada entre las dos localidades, es la proporción del arrecife constituida por fragmentos de coral muerto, la cual en la Entrega tiene dimensiones conspicuamente mayores (23%) que en Isla Montosa (~10%) (Leyte-Morales 2001, Herrera-Escalante *et al*. 2005). Una característica importante de este tipo de sustrato es que es apropiado para la proliferación de macroalgas, las cuales a su vez, constituyen el alimento principal de *D. mexicanum* (Glynn y Leyte-Morales 1997).

Así mismo la Isla Montosa presenta la tasa de sedimentación más elevada (653.31 Kg m^{-2} $año^{-1}$), en comparación con la Entrega (14.33 Kg m^{-2} $año^{-1}$) (Granja-Fernández y López-Pérez 2008) y se encuentra más expuesta a un oleaje de alta energía, mientras que el arrecife en la Entrega se desarrolla en una bahía relativamente protegida del oleaje directo. Clemente y Hernández (2008) propusieron que un factor importante que limita la densidad de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en algunas localidades de las Islas Canarias, es el porcentaje de arena o sedimento presente en dichas localidades, observando que altas tasas de sedimentación en ambientes arrecifales y rocosos inhiben el reclutamiento y crecimiento algal, creando ambientes desolados para la actividad de ramoneo de los erizos. Así mismo, sugieren que el efecto combinado de oleaje y el sedimento sobre el sustrato, pueden debilitar la adhesión de los erizos, al mismo tiempo que limitan e incluso impiden su movilidad.

Los valores mensuales de la abundancia de *D. mexicanum* en la Entrega, estimados con los dos modelos propuestos, presenta un primer incremento de junio a agosto del 2008, lo cual coincide con la temporada de lluvia en la región (mayo-noviembre), cuando la salinidad disminuye y la temperatura del mar aumenta. Así mismo, el incremento en la abundancia, coincide con los valores más altos del índice gonadosomático de la especie en el área, calculados por diversos estudios de los cuales los datos aún no se han publicado. Dichos valores comienzan a incrementarse en los meses de febrero, marzo y abril, alcanzan un máximo en junio y julio y posteriormente comienzan a disminuir a partir de agosto, hasta alcanzar su valor mínimo en noviembre y se incrementan de nuevo partir de diciembre (Benítez-Villalobos, datos sin publicar).

En ambas localidades, se observó una notable tendencia de aumento en los valores de la abundancia a finales del 2008 y principios del 2009. Este comportamiento en ambas localidades posiblemente ocurra como una consecuencia de la influencia de las surgencias del Golfo de Tehuantepec provocadas por los denominados “Nortes” o “Tehuanos”, lo cual tiene impacto de noviembre a abril, aportando nutrientes endógenos a la zona, elevando la productividad primaria, lo que se traduce en un incremento importante en la disponibilidad de energía para los organismos herbívoros, en consecuencia incrementos en reproducción y tamaño poblacional (Fernández-Álamo y Färber-Lorda 2006, Pennington *et al*. 2006).

En cuanto a la densidad, los valores promedio estimados en ambas localidades fueron menores a los obtenidos en trabajos anteriores (Hernández-Ballesteros 2002, Herrera-Escalante *et a*l. 2005, Zamorano y Leyte-Morales 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008), evidenciando un descenso continuo en la densidad, desde el 2002 principalmente para la Entrega. A nivel del Pacífico Oriental Tropical, la Isla Uva en el Golfo de Chiriquí, Panamá es la localidad con la densidad poblacional más alta reportada (50- 150 ind. m^{-2}) seguida de la Isla de Coco, Costa Rica (0.05-11.4 ind.m^{-2}) y la Entrega e Isla Montosa en Bahías de Huatulco, México (0.36- 7.5 ind.m^2), observándose densidades relativamente

bajas (0.1-2.7 ind.m²) para el resto de las localidades. Estas diferencias en las densidades no parecen seguir un patrón latitudinal definido, sino más bien son el resultado de las características particulares de cada una de las localidades estudiadas (Ver anexo IV).

El hecho de que la Isla Montosa sea una localidad relativamente más expuesta al oleaje directo y sometida a altas tasas de sedimentación, propicia condiciones de mayor estrés ambiental para la sobrevivencia de los erizos, esto se ve reflejado en la alta tasa de mortalidad estimada en esta localidad, en comparación con la Entrega.

A nivel del Pacífico Oriental Tropical, no se han estimado tasas de mortalidad de *Diadema mexicanum*, por lo que para este trabajo se utilizaron como referencia tasas de mortalidad natural estimadas para otras especies del mismo género con fines comparativos. Randall *et al*. (1964) estimaron una tasa de mortalidad de 0.10 para *Diadema antillarum* en las Islas Vírgenes, así mismo, Lewis (1966) estimó una tasa de mortalidad de 0.11 para la misma especie en Barbados. Por su parte, Ebert (1982) estimó una tasa de mortalidad de 0.15 para *D. paucispinum* en Hawai. Cabe mencionar que dichas tasas de mortalidad natural fueron estimadas utilizando como datos de entrada a las estimaciones de parámetros de crecimiento. Estas tasas (0.10-0.15), son relativamente similares a las estimadas en el presente estudio (0.06-0.25), (principalmente para la Entrega), en el cual se utilizó a la abundancia como dato de entrada en el modelo de mortalidad, por lo que podría afirmarse que las estimaciones de la tasa de mortalidad natural obtenidas con el modelo de Berry para las poblaciones de *D. mexicanum* en las Bahías de Huatulco son congruentes con los resultados obtenidos con otros modelos.

Algunos factores ambientales que controlan la variabilidad en la abundancia de los erizos del género *Diadema* incluyen cambios estacionales en la salinidad, y aporte fluviales, los cuales generalmente afectan positivamente a la abundancia. De manera opuesta, los ambientes con cantidades altas de

sedimento la afectan de manera negativa (Dumas *et al*. 2007, Muthiga y McClanahan 2007, Clemente y Hernánsez 2008).

Con base en el modelo de regresión lineal múltiple, en la Isla Montosa la variable que afectó de forma negativa a la abundancia fue la temperatura de fondo mientras que la salinidad mostró tener un efecto positivo. Las estimaciones más bajas tanto de abundancia como de densidad se presentaron durante la temporada de lluvias, lo cual coincide con los valores de temperatura más altos y más bajos de salinidad. En general los equinoideos tienen poca o nula capacidad de regulación iónica por lo que evitan ambientes con bajos valores de salinidad (Hyman 1993), además, se ha reportado que en asteroideos, la exposición a bajas salinidades provoca una disminución en la eficiencia de la actividad, alimentación, adsorción y crecimiento, debido a que las condiciones hipo-osmóticas provocan una deficiencia en el consumo y utilización del alimento, ya que, por un lado, al bajar la tasa de alimentación hay una reducción en la energía disponible para el metabolismo y por otro, se incrementa la energía requerida para compensar la regulación osmótica a nivel celular, lo cual tiene un costo fisiológico importante (Forcucci y Lawrence 1986). Las exposiciones por largos periodos de tiempo a condiciones hipo-osmóticas pueden ser fatales para algunas especies de equinoideos (Irlandi *et al*. 1997, Campbell y Russell 2003). El comportamiento descrito de la temperatura y salinidad, se invierte en la temporada de secas, coincidiendo con el incremento tanto de la abundancia, como de la densidad a final del año de muestreo, evidenciando que valores bajos de temperatura y relativamente altos de salinidad, favorecen a la población de *D. mexicanum* en esta localidad.

En contraste, en la Entrega, las variables ambientales que más influenciaron de forma negativa a la abundancia fueron la salinidad y la precipitación. El arrecife de la Entrega se desarrolla en una bahía relativamente protegida, donde la comunidad béntica recibe un impacto más importante de la salinidad, a tal grado que esta tiene influencia en la regulación de la abundancia, afectándola de manera negativa. Por otro lado el aporte de sedimento se incrementa durante la

época de lluvia (Granja-Fernández y López-Pérez 2008), lo que puede estar afectando de manera negativa a la abundancia, ya que como se ha documentado, los erizos del género *Diadema* no toleran los ambientes con altos niveles de sedimentación (Dumas *et al* 2007, Clemente y Hernández 2008).

El aparente efecto inverso de la salinidad en ambas localidades podría estar reflejando una compleja interacción de varios factores, como la geomorfología del arrecife, corrientes, oleaje, sedimentación y actividad antropogénica (López-Pérez *et al*. 2002), los cuales, en sinergia con interacciones complejas como competencia y depredación, propician escenarios diferentes en cada localidad. El problema de múltiples factores ambientales ocurriendo en hábitats arrecifales interrelacionados, hace difícil elucidar los resultados de la variación de la abundancia de las especies, esto es de particular importancia en erizos, cuyas densidades pueden variar en arrecifes cercanos, en los cuales se esperaría que las condiciones ambientales fueran similares (Dumas *et al*. 2007, McClanahan y Muthiga 2007).

La distribución espacial o el arreglo espacial de los individuos de la población de *Diadema mexicanum* resultó ser del tipo agregado en las localidades de la Entrega y la Isla Montosa. Este tipo de arreglo espacial generalmente ocurre cuando el ambiente es heterogéneo o existe una interacción positiva entre los organismos (Ludwig y Reynold 1988, Krebs 1999). Los factores que determinan el arreglo espacial de las poblaciones pueden estar intrínsecamente relacionados a la población misma, como es el caso de la reproducción, conducta social y factores coactivos que resultan de una interacción intraespecífica (e.g. competencia). También influyen agentes extrínsecos a la población, como factores vectoriales que resultan de la acción de fuerzas ambientales (viento, corrientes e intensidad de luz, entre otros) (Ludwig y Reynold 1988).

La conducta de agregación ha sido documentada para varias especies de equinodermos (Randall *et al*.1964, Pearse y Arch 1969, Bauer 1976, Levitan 1988, Hamel *et al.* 1995, Campbell *et al.* 2001, Alvarado 2008). Tres posibles

hipótesis se ha propuesto para explicar el beneficio que este tipo de conducta proporciona a las poblaciones de equinodermos: 1) optimización en la alimentación (la localización, marcaje y defensa de las áreas de alimentación), 2) una mejor resistencia a los ataques de los depredadores y 3) optimización en el éxito reproductivo (Campbell *et al*. 2001).

Se ha señalado que las poblaciones del género *Diadema* forman agregaciones evidenciando verdaderos patrones de conducta social (Randall *et al*.1964, Pearse y Arch 1969, Levitan 1988). Tal agregación no parece ser una simple respuesta pasiva a limitaciones ambientales, ya que áreas adyacentes con sustrato y condiciones de alimentación idénticas pueden no estar ocupadas (Pearse y Arch 1969). Sonnenholzner y Lawrence (2001), observaron que en las costas de Ecuador, *D. mexicanum* puede ser encontrado en grandes agrupaciones de hasta 50 individuos, siendo más frecuentes los grupos de 12-15 animales en fondos irregulares rocosos y entre fragmentos de coral. Así mismo Zamorano y Leyte-Morales (2005), reportaron que las mayores abundancias de *D. mexicanum* se observan en la parte profunda del arrecife de la Entrega, mientras que Herrera-Escalante *et al*. (2005), encontraron que *D. mexicanum* forma pequeñas agrupaciones (3 a 8 individuos) distribuidas aleatoriamente en las comunidades arrecifales de las bahías de Huatulco, incluyendo a la Isla Montosa. Sin embargo, en la Entrega, esta especie de erizo muestra una distribución estratificada de estas agrupaciones, alcanzando densidades altas de más de 11 individuos por metro cuadrado en la parte profunda del arrecife.

Pearse y Arch (1969) proponen que las grandes agrupaciones al descubierto de *D. setosum* y *D. savignyi* en áreas desprotegida de los arrecifes en Papua Nueva Guinea, son el resultado de poblaciones con un tamaño poblacional grande, en las que el número de individuos excede el número de refugios disponibles, y la probabilidad de encuentro entre organismos para formar un “grupo” es mayor a la probabilidad de encontrar un refugio adecuado en el arrecife. Lo cual aparentemente coincide con lo observado en la Entrega, siendo

la localidad con grandes agrupaciones en la parte profunda del arrecife, y una densidad poblacional mayor y significativamente diferente a la Isla Montosa y a las otras localidades de las Bahías de Huatulco (Herrera-Escalante *et al*. 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008). Por otro lado, la baja complejidad estructural de los corales del género *Pocillopora*, ofrecen pocas grietas y oquedades que puedan ser utilizadas como refugio, propiciando que *D. mexicanum* forme grandes agrupaciones en áreas abiertas del arrecife, constituidas principalmente por coral muerto.

En este sentido, el tipo de distribución espacial de *D. mexicanum*, además de ser una respuesta a la heterogeneidad del sustrato, probablemente también responde a una interacción positiva entre organismos, como es la conducta de agregación de protección mutua contra los depredadores. Por otro lado, el tipo de distribución espacial agregada persiste en todos los meses del periodo de estudio, tanto en la Entrega como en la Isla Montosa. La relación entre la densidad mensual y el grado de agregación no fue significativa en ninguna de las localidades ($r= 0.61$, $r^2= 0.31$ $p=0.34$, Entrega y $r= 0.51$, $r^2=26$, $p=0.10$, Isla Montosa), sin embargo los valores del parámetro k fueron más bajo en la Entrega que en la Isla Montosa, lo cual sugiere que la agregación es más intensa en la Entrega, donde la densidad es mayor, en comparación con la Isla Montosa. La fluctuación de la intensidad en la agregación cambia ligeramente en algunos meses, coincidiendo con las variaciones de la época reproductiva, así pues, se observa que la agregación se hace un poco más intensa en los meses de desove y disminuye inmediatamente después de este evento. Esta relación entre el desove y la agregación también fue reportado por Bauer (1976) para las poblaciones de *D. antillarum* en los Cayos de Florida, proponiendo que este comportamiento posiblemente favorece una fertilización exitosa, lo cual tiene un efecto benéfico en todo el proceso de la reproducción (Lessios 1981b).

De acuerdo con el modelo logístico de crecimiento poblacional, la velocidad de crecimiento de una población depende principalmente de su densidad (Krebs 1999). Como ya se ha documentado, la Entrega es la localidad que posee la

densidad poblacional de *D. mexicanum* más alta dentro del conjunto de las Bahías de Huatulco, mientras que en la Isla Montosa se observa una densidad poblacional más baja (Herrera-Escalante *et al*. 2005, Zamorano y Leyte-Morales 2005, Benítez-Villalobos *et al.* 2008). La densidad poblacional tiene un efecto positivo en la tasa de crecimiento poblacional mientras no se alcance el punto de inflexión en la curva de crecimiento poblacional (K/2), lo que significa que si hay más individuos, existe un mayor éxito reproductivo y un mayor crecimiento poblacional, resultando que el crecimiento poblacional sea denso-dependiente. Según los resultados obtenidos en el presente trabajo, en ninguna de las dos localidades la tasa de crecimiento poblacional ha alcanzado el punto de inflexión, por lo cual su comportamiento es denso-dependiente, en consecuencia al existir una mayor densidad poblacional en la Entrega, la tasa de crecimiento poblacional es mayor que en Isla Montosa.

La capacidad de carga del sistema resultó ser mayor en la Entrega que en la Isla Montosa, probablemente debido a la marcada diferencia en la extensión del arrecife y a la disponibilidad de alimento y sustrato (principalmente fragmentos de coral muerto) en la Entrega. Si se considera que entre los factores que determinan la capacidad de carga de una población, se encuentran principalmente la disponibilidad de alimento y el acceso a sitios de refugio para los organismos (Krebs 1994), esto posiblemente explique el hecho de que a pesar de que la Entrega y la Isla Montosa son comunidades geográficamente muy próximas, las curvas de crecimiento poblacional resultaron ser diferentemente significativas.

A pesar de que la Entrega y la Isla Montosa son localidades relativamente cercanas, la dinámica poblacional de *D. mexicanum* es diferente en término de sus parámetros poblacionales obtenidos por el presente estudio. La población de erizos en la Entrega, al juzgar por una tasa de mortalidad baja, una capacidad de carga mayor y una tasa de crecimiento más alta, se desarrolla en un ambiente con condiciones favorables de alimento y espacio y niveles relativamente bajos de estrés ambiental. En contraste, la población en la Isla

Montosa está sujeta a condiciones no tan favorables, debido a una menor disponibilidad de espacio determinada por el tamaño del arrecife, capacidad de carga menor y una tasa de crecimiento más baja. La tasa de mortalidad de *D. mexicanum* en esta localidad es más alta como consecuencia de un mayor estrés ambiental.

8. CONCLUSIONES

- De acuerdo con los resultados obtenidos (La Entrega: K= 1600, r= 0.09 y No= 0.84, Isla Montosa: K= 840, r= 0.21 y No= 2.28) en ninguna de las dos localidades la tasa de crecimiento poblacional ha alcanzado el punto de inflexión, por lo cual su comportamiento es denso-dependiente, en consecuencia al existir una mayor densidad poblacional en la Entrega, la tasa de crecimiento poblacional es mayor que en Isla Montosa.
- En la Entrega, de acuerdo con el modelo de Zippin la abundancia mensual de *D. mexicanum* fluctuó entre 434 y 865 individuos. Con el modelo de Seber - LeCren, la abundancia mensual fluctuó entre 270 y 655 individuos. La abundancia mensual en la Isla Montosa fluctuó entre 165 y 450 individuos de acuerdo con el modelo de Zippin y entre 55 y 234 individuos, para el modelo de Seber -LeCren.
- Las tasas de mortalidad fueron menores en la Entrega que en la Isla Montosa independientemente del modelo utilizado para estimar la abundancia.
- Las estimaciones de la tasa de mortalidad natural obtenidas con el modelo de Berry para las poblaciones de *Diadema mexicanum* en las Bahías de Huatulco son congruentes con los resultados obtenidos con otros modelos para otras especies del género *Diadema*.
- Con base en el modelo de regresión lineal múltiple, las variables ambientales que influenciaron de forma negativa a la abundancia calculada con los modelos de Seber–LeCren y Zippin en la Entrega fueron: la salinidad y la precipitación, mientras que el pH y la temperatura de fondo no revelaron mayor efecto. En la Isla Montosa la variable ambiental que afectó de forma negativa a la abundancia fue la temperatura de fondo (TF), mientras que la salinidad la afectó de forma positiva.
- El tipo de distribución espacial mensual y total de *Diadema mexicanum*, para la Entrega y la Isla Montosa durante el periodo de muestreo fue del tipo agregado.

- La fluctuación de la intensidad en esta agregación cambia ligeramente en algunos meses, haciéndose más intensa en la época de desove, sugiriendo que el grado de agregación de las poblaciones de *D. mexicanum* responden también a una conducta reproductiva.
- De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, tanto la abundancia, como las tasas de mortalidad y la capacidad de carga mayor en la Entrega, están indicando una mayor disponibilidad de recursos, estrés ambiental bajo y sustrato adecuado para *D mexicanum,* en contraste con la Isla Montosa

9.- LITERATURA

Alvarado J. J., C. Fernández. 2005. Equinodermos del parque marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Rev*. *Biol. Trop. Vol* 53(Suppl, 3): 275-284.

Alvarado J.J., A. Chiriboga. 2008. Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla de Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Rev*. *Biol. Trop. Vol* 56(Suppl, 2): 99-111.

Alvarado J. J. 2008 Seasonal occurrence and aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Echinodermata: Echinoidea) in Bahia Culebra Costa Rica. *Pacific Science* vol.62No 4: 579-592.

Atrill, M. J., F. Kelmo. 2007. Opportunistic responses of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) populations following the 1997-98 El Niño event in Bahia, Brazil. *Estu. Cost. Shel. Scie*. (73):243-248.

Bak R. P. M 1993. Sea urchin bioerosion on the coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs* 13: 99-103.

Benítez-Villalobos F., M. T. Domínguez, R. A. López-Pérez. 2008. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahias de Huatulco, Western México. *Rev*. *Biol. Trop. Vol*. 56 (Suppl, 3): 255-263.

Bauer J. C. 1976. Growth, aggregation and maturation in the echinoid, *Diadema antillarum*. *Bull. Mar. Sci.*, vol.26, No 2: 273-277.

Brusca R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona, Tucson, Arizona. 513 pp.

Carpenter, R. C 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs.* 56 (4): 345-363.

Campbell A. C., S. Coppard, C. D´Abreo, R. Tudor-Thomas. 2001. Escape and aggregation responses of three echinoderms to conspecific stimuli. *Biological Bulletin,* 201: 175-185.

Campbell J., M .P. Russell. 2003. Acclimatation and growth response of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* to fluctuating salinity. Proceeding of the international conference on sea urchin fisheries and aquaculture Ed. J. Lawrence: 110- 117

CARICOMP (2001) Methods Manual: Levels I and II. CARICOMP Data Management Center, Center for Marine Sciences. Kingston, Jamaica: University of the West Indies, Mona.

Castillo-Ocampo G., P. Moreno-Casasola, M. E. Medina, P. C. Zamora 1997. Flora de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar* 3 (1): 2-13

Caso, M. E. 1979. Los equinodermos de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. 6(1): 197-368. An. Cen. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México.

Cervantes-Hernández P. 1999. Relaciones stock-reclutamiento del camarón *Farfantepenaeus duorarum* en el banco de Campeche. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 37 pp.

Cintra-Buenrostro C., H. Reyes-Bonilla 1998. Los equinodermos (Echinodermata) del arrecife de Cabo Pulmo, Pacífico de México. *Rev. Biol. Trop.* 46 (2) 341-344.

Clark H. L. 1940. XXI. Notes on Echinoderms from the West Coast of Central America. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. *Zoologica* 25: 331-352.

Clemente S., J. C. Hernández, K. Toledo, A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema aff. antillarum* in barren grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina*. 71(4): 0214-8358.

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 (3): 229-254.

Coppard S. E., A. C. Campbell 2006. Taxonomic significance of test morphology in the echinoid genera Diadema Gray, 1825 and Echinothrix Peters, 1853 (Echinodermata). *Zoosystema* 28 (1): 93-112.

Dumas P. M. Kulbicki, S. Chifflet, R. Fichez, J. Ferraris. 2007. Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific) *Exp. Mar. Bio. Ecol*. 344: 88-100.

Eakin, C. M. 1996. Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Nino at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs* 15, 109–119

Eakin C. M. 2001 A tale of two events: carbonate budgets and the influence of two warming disturbances and the influence of two warming disturbances and intervening variability, Uva Island, Panamá. *Bull. Mar*. *Sci*. (1): 171-186.

Ebert T. A. 2007. Growth and survival of postsettlement Sea Urchin. p 95-134. *In* J.M. Lawrence (ed.). Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Edmunds P. J., R. C. Carpenter. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *PNAS USA* 98: 5067-5071.

Espino-Barr E., R. R. Cibrián, A. García-Boa. 1996 Estructura y densidad de la población del erzo tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. *INP. SEMARNAP*. *Ciencia Pesquera No 2*:60-67.

Edgar G. J, S Banks, J. M. Fariña, M. Calvopiña, C. Martínez. 2004. Regional biogeography of sallow reef fish and macro-invertebrate communities in Galapagos Archipielago. *Journal of Biology* 31: 1107-1124.

Fernández-Álamo M.A. y J. Färber-Lorda 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanograph*y. 69: 118-359.

Forcucci D., J. M. Lawrence 1986. Effect of low salinity on the activity, feeding, growth and absorption efficiency of *Luidia clathrata* 0 chinodermata: Asteroidea) *Marine Biology*. 92: 315-321.

García, A.1989. Mortalidad natural del camarón blanco *Penaeus setiferus* (Linaeus, 1967) 3n la sonda de Campeche. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM. 16(2); 263-272.

García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México. 246 pp.

Glynn P. W. 1988. El Niño-Souththern Oscillation 1982-1983: Nearshore population, community and ecosystem responses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 309-345.

Glynn P. W., J.E.N Vero, G.M. Wellington 1996. Clipperton Atoll (easten Pacific): Oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15: 71-99.

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

Granja-Fernández M. R., R. A. López- Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Rev*. *Biol. Trop*. Vol. 56 (Suppl, 3):1179-1187.

Guzmán, H. M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop*., 36: 191-207.

HairJ F, R. E Anderson, R. L Tatham, W. C. Black. 1999. Análisis Multivariante. Vol 1, 5ta ed. Prentice Hall. Madrid España. 799pp.

Hamel J. F , A. Mercier 1995 Prespawning behavior, spawning and development of the brooding starfish Leptasterias polaris. *Biological Bulletin*. Vol.188: 32-45.

Hendler, G., E. J. Miller, D. L. Pawson, M. P Kier. 1995. Sea Star, sea urchins, and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution. 389pp.

Hernández J. C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema* aff. *Antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de la Laguna, Tenerife, Islas Canarias. 241pp.

Hernández-Ballesteros L. M. 2002. Aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales zooxantelados (Anthozoa : Scleractinia) en el arrecife de la Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis para de maestría. Universidad del Mar. 60pp.

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 (Supl. 3): 263-273.

Hendrickx, M. E. (1995). Estomatópodos, Langostas, Anomuros, Camarones, Cangrejos y Equinodermos. En Guia FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacifico Centro – Oriental 355-646 pp. FAO. Roma, Italia.

Hickman, C. P. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galapagos. Sugar Spring, Lexingoton. 83p.

Holguin-Quiñónez 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 (4):749-757

Hooker, Y., F. A. Solís-Marín, M. Lleellish. 2005. Equinodermos de las Islas Lobos de Afuera (Lambayeque, Perú). *Rev. Peru. Biol.* 12 (1), 77-82.

Hyman L. H. 1993. The Invertebrate: Echinodermata. The coelomate bilateria. IV, CBS Publishers & distributors. Indian 763pp.

Irlandi E., S. Maciá, J. Serafy. 1997. Salinity reduction from freshwater canal discharge: effects on mortality and feeding of an urchin (*Lytechinus variegatus*) and a gastropod (*Lithopoma tectum*) *Bull. Mar. Sci*. 61(3): 869–879.

Knowlton N. 2001. Sea urchin recovery from mass mortality: New hope for Caribbean coral reefs? 98 (9) : 4822-4825

Krebs J. C. 1999. Ecological Methodology. University of British Columbia 620pp.

Krebs J .C. 1994. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. HarpersCollins College Publishers .Fourth edition. 801pp.

Lawrence J. M., J. Sonnenholzner. 2004. Distribution and abundance of asteroids, echinoids and holothuroids in Galápagos. Echinoderms: Müchan- Heinzeller & Nebelsick (eds) 239-244.

Lessios, H. A. 1981a. Divergence in allopatry: molecular and morphological differentiation betwem sea urchin separated by the Isthmus of Panama. *Evolution* 55 (5): 955-975.

Lessios, H. A. 1981b. Reproductive periodicity of the echinoid *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol*. 50:47–61.

Lessios H. A., D. R. Robertson, J. D. Cubit 1984 Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science,* New Series (226) : 335-337.

Lessios H. A., B. D. Kedding, J. S. Pearse. 2001a. Population structure and speciation in tropical seas: Global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55(5): 955-975.

Lessios H. A., M. J. Garrrido, B .D. Kessing. 2001b. Demographic history of *Diadema anitillarum*, a Keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proc.R.Soc.Lond*. B. 268: 2347-2353.

Levitan D. R. 1988. Asynchronous spawining and aggregation behavior in the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi): 1881-186 en R.Burke, editor. Echinoderm biology. Proceeding of the sixth international Echinoderm Conference. A. A. Balkema, Rotterdam, the Nethernands.

Lewis J. B. 1996. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* philippi . *Bul. Mar. Sci.* 16 (1): 151-158.

Leyte-Morales G. E. 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de maestría. Universidad del Mar. 94pp.

López-Pérez R. A, L. M. M. Hernández-Ballesteros y T. Herrera-Escalante 2002. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar* (16): 33-38.

López-Uriarte E., E. Ríos-Jara, C. M. Galván-Villa, E. Juárez-Carrillo, I. Enciso-Padilla, E. G. Robles-Jarero, M. Pérez-Peña 2009 Macroinvertebrados bénticos del litoral somero de Punta La Rosada, Bahía Chamela, Jalisco *Scientia-CUCBA* 11(1-2):57-68.

Ludwig J. A., J. F. Reynold. 1988. A primer on methods and computing (ed) John Willey & Sons : 337.

McClanahan T. R. y N. A. Muthiga 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, 166: 269-276.

McClanahan T. R., S. H. Shafir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362-370.

McClanahan T. R., N. A Muthiga 2007 Ecology of *Echinometra*. p. 297-317. *In* J.M. Lawrence (ed.). Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Muthiga N. A. 2003. Coexistence and reproductive isolation of the sympatric echinoids *Diadema savignyi* Michelin and *Diadema setosum* (Leske) on Kenyan coral reefs. *Marine Biol*ogy 143: 669-677.

Muthiga N. A., T. R. McClanahan. 2007. Ecology of *Diadema*, p. 205-219. *In* J.M. Lawrence (ed.). Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Mortensen T. 1940. A monograph of the Echinoidea. Aulodonta. (Lepidocentroida and Stirodonta).. Vol III (1): 369 pp.

Neira R., J. R. Cantera 2005. Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop*. 53 (3): 195-206.

Pearse, J., S. W. Arch. 1969. The aggregation behavior of *Diadema* (Echinodermata, Echinoidea). *Micronesia* 5:165–171.

Pennington 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.

Ramos-Cruz S, B. Sánchez-Meraz, F Carrasco-Ayuso, P Cervantes-Hernández. 2006. Estimación de la tasa de mortalidad natural de *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes 1900) y *Litopenaeus vannamei* (Boone 1931) en la zona costera del Golfo de Tehuantec, México. *Rev. Biol. Mar. Oce*. 41 (2): 221-229.

Randall J. E., R. E. Schroeder, W. A. Starck. 1964. Notes on the biology of the echinoid *Diadema amtillarum*. *Carib. J. Sci.* 4: 421-433.

Reyes-Bonilla H. 1995. Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) from Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Rev. Inv. Cient*. 340-361.

Reyes-Bonilla H., G. E. Leyte-Morales, 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of México. *Rev. de Biol. Trop*. 46:679-681.

Reyes-Bonilla, H., J. D. Carriquiry, G. E. Leyte-Morales, A. L. Cupul-Magana. 2002. Effects of the El Nino-Southern Oscillation and the Anti-El Nino event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of Mexico. *Coral Reefs*. 21: 368-372.

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. Mar Limnol.* UNAM 15: 73-96.

Seber G. A. F, E. D. Le Cren 1967.estimating population parameter from catches large relative to the population. *Jour. Ani. Ecol*. Vol. 36, No3: 631-643.

Smith R. L. 1991. Elements of ecology. New York, Harpper Collins Publisher 617pp.

Solís-Marín F. 1997. Sistemática y Distribución de los Equinodermos de la Bahía de la Paz. *Ciencias Marinas*, 23, 002:249-263.

Sonnenholzner J., J. M. Lawrence 2001. A brief survey of the echinoderms communities of the central and southern marine-costal wetlands of the continental coast off Ecuador. IX congreso latinoamericano sobre ciencias del mar San Andrés Islas. Colombia.

Trasvina A., E. D. Barton. 1997, Los "Nortes" del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. Contribuciones a la Oceanografía física en México. Monografía No 3. Unión geofísica Méxicana. : 25-46.

Tuya F., J. A. Martin, A. Luque. 2004. Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Island, central East Atlantic Ocean) *Helgol. Mar. Res* 58:26.

Valdez M. F, C. R. Villalobos 1978 Distribución especial, correlación con el sustrato y grado de agregamiento en *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea). *Rev.Biol.Trop.* 26 (1): 237-245.

Zamorano-de Haro P. 2004. Evaluación de la Comunidad Actual de Moluscos y Equinodermos Asociados al Coral *Pocillopora damicornis* y Comparación con la Comunidad de 1994, en el arrecife de La

Entrega, Huatulco. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel, Oaxaca, México. 68pp

Zamorano P., G. E. Leyte-Morales. 2005. Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife la Entrega, Oaxaca. *Cicimar Oceánides*, 20(1,2): 65-72.

Zamorano P., G. E. Leyte-Morales. 2009. Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Biol. Invest. Mar. Cost* . 38(2)7-28.

Zippin C. 1958. The removal method of population estimation. Jour. Wil. Mana. Vol. 22, No. 1 : 82-90.

Anexo I a) Valores máximos y mínimos obtenidos en cada estimación mensual de la abundancia (Nt) estimada con los métodos de Zippin y Seber-LeCren en la Entrega.

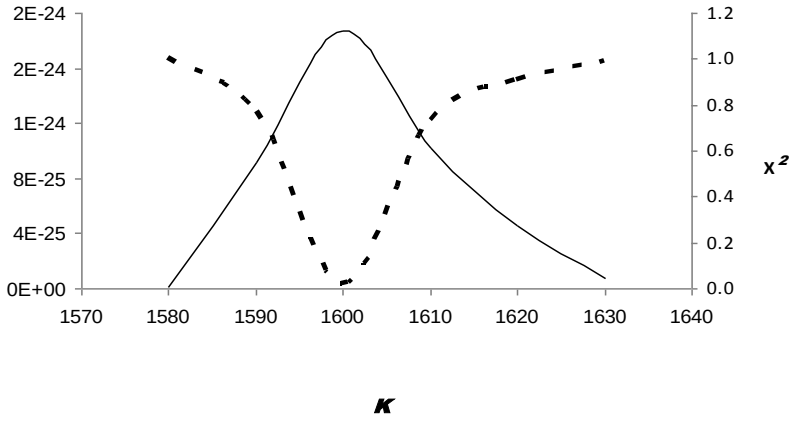
	Zippin			**Seber-LeCren**		
Meses	Nt	Máximo	Mínimo	Nt	Máximo	Mínimo
abr-08	521	633	410	333	336	330
may-08	480	542	417	347	350	344
jun-08	705	1275	136	319	322	315
jul-08	705	1275	136	393	397	390
ago-08	749	1168	330	427	430	423
sep-08	696	1177	216	382	385	378
oct-08	621	835	407	372	376	369
nov-08	701	889	514	460	464	456
dic-08	529	613	445	364	368	361
ene-09	715	931	500	464	468	460
feb-09	601	882	320	270	273	267
mar-09	866	970	761	655	660	650

b) Valores máximos y mínimos obtenidos en cada estimación mensual de la abundancia (Nt) estimada con los métodos de Zippin y Seber-LeCren en la Isla Montosa.

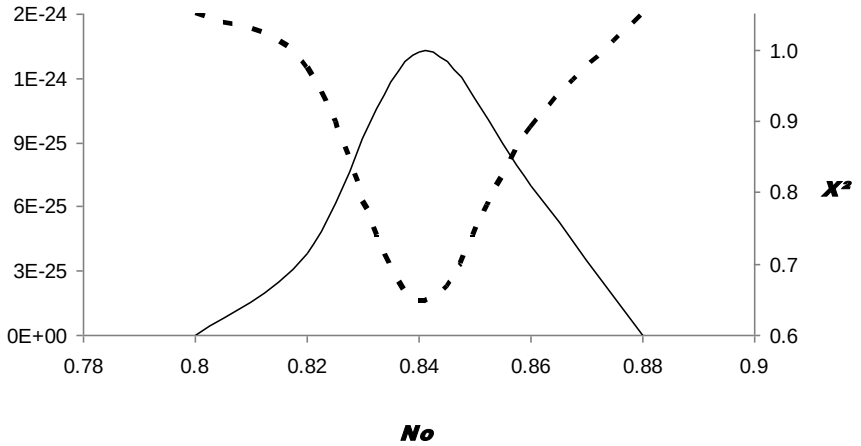
	Zippin			**Seber-LeCren**		
Meses	Nt	Máximo	Mínimo	Nt	Máximo	Mínimo
may-08	213	260	167	213	107	104
jun-08	183	195	171	183	59	56
jul-08	165	222	109	165	57	54
ago-08	251	301	202	251	120	116
sep-08	218	273	162	218	104	100
oct-08	200	228	172	200	75	72
nov-08	304	391	217	304	140	135
dic-08	201	230	173	201	111	107
ene-09	259	295	223	259	122	118
feb-09	415	521	309	415	221	215
mar-09	356	422	291	356	193	188

Anexo II.- Intervalos de confianza para los parámetros K (a), No (b) y r (c) para la Entrega. Perfil de máxima verosimilitud (línea punteada) y distribución X^2 (línea sólida).

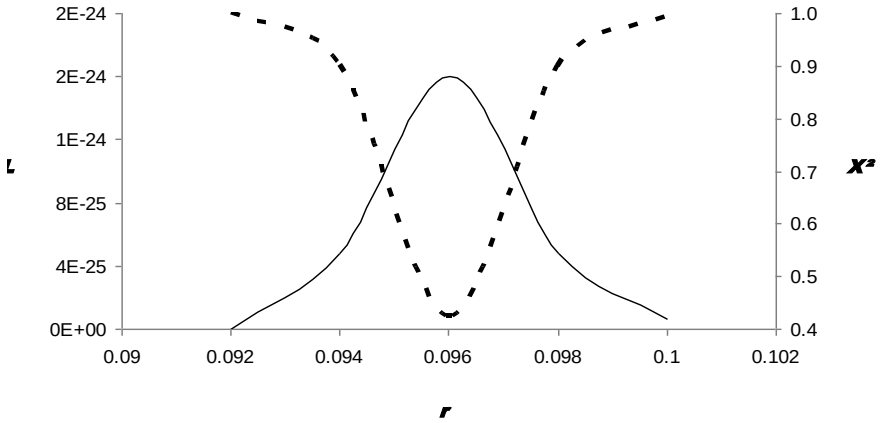
a)



b)

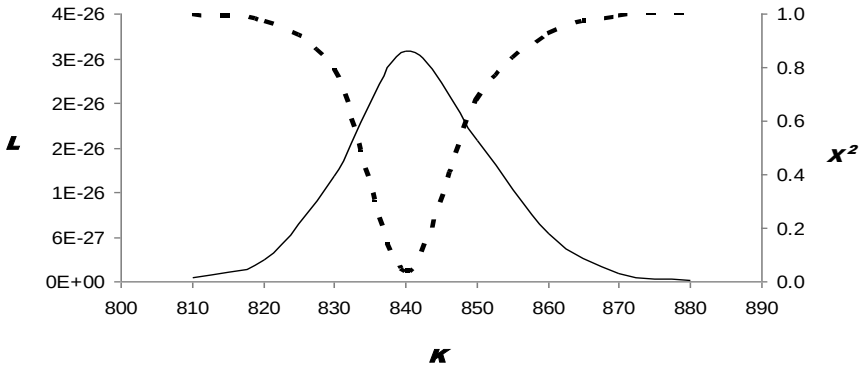


c)

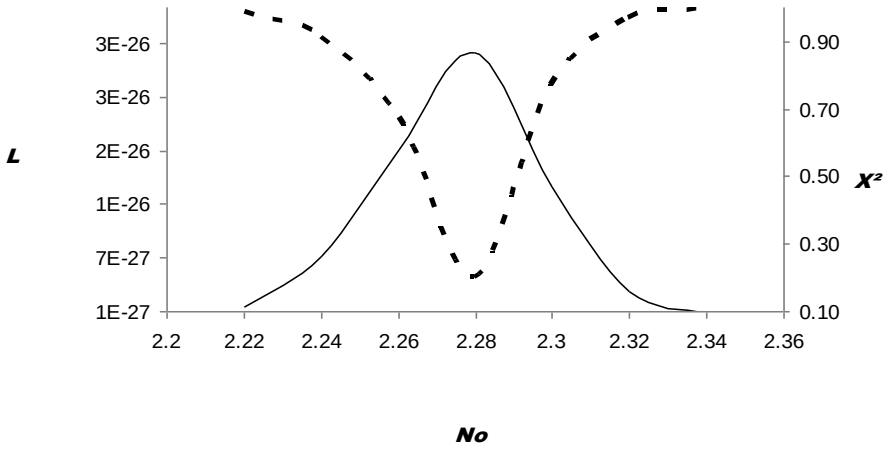


Anexo III.- Intervalos de confianza para los parámetros K (a), No (b) y r (c) para la Isla Montosa. Perfil de máxima verosimilitud (línea punteada) y distribución X^2 (línea sólida).

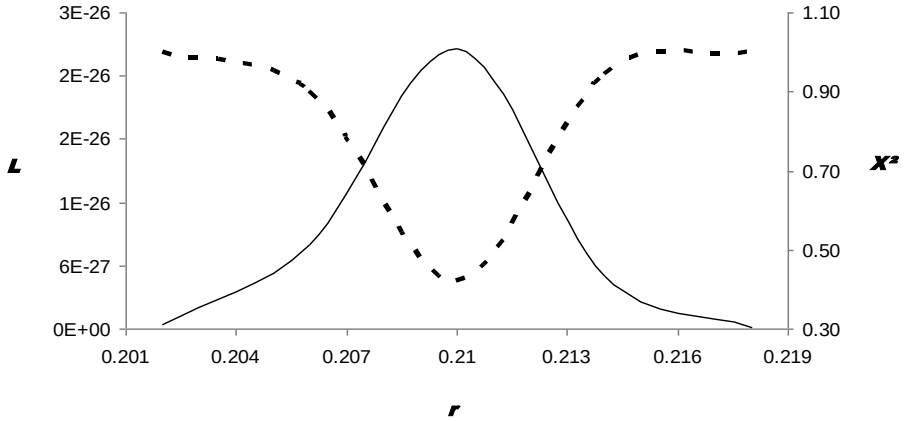
a)



b)



c)



Anexo IV.- Densidad poblacional (Ind.m²) de *Diadema mexicanum* en el Pacífico Oriental Tropical.

Localidad	Densidad Ind.m²	Fuente
Costa de Jalisco, México	0.45	López-Uribe *et al.* 2009
Zihuatanejo, Guerrero Méx	1.4	Zamorano y Leyte-Morales 2009
La Entrega Oaxaca, Mex	7.4, 6.8,5.96 ,4.17, 3.4	Hernández-Ballesteros 2002, Herrera-Escalante *et al.* 2005, Zamorano y Leyte-Morales 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008, este trabajo, respectivamente.
La Isla Montosa Oaxaca, Mex	2.9, 0.36, 1.2	Herrera-Escalante *et al.* 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008, este trabajo, respectivamente
Isla Cacaluta	1.3 y 0.48	Herrera-Escalante *et al.* 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008 respectivamente
San Agustín	1.02 y 0.26	Herrera-Escalante *et al*. 2005, Benítez-Villalobos *et al*. 2008, respectivamente.
Jicaral-Chachacual	0.90	Herrera-Escalante *et al.* 2005
Costa de Colima, Mex	1.70	Espino-Barr *et al.* 1996
Isla del Caño, Costa Rica	1.15	Guzmán 1988
Parque Nacional Marino Ballena, Costa Rica	0.04-1.03	Alvarado y Fernández 2005
Isla Uva, Panamá	1.89	Eakin 1996
Isla Coco, Costa Rica	11.4, 0.05-6.35	Guzmán y Cortez 1992, Alvarado y Chiriboga 2008
Islas Galápagos Colombia	0.008-0.3 0.01-2.27	Lawrence y Sonnenholzner 2004 Vargas-Ángel 2003
Punta los Frailes, Ecuador	0.73	Sonnenholzner y Lawrence 2001

Anexo V.- Abundancia muestreada y densidad (ind.m^2) de *D. mexicanum* en a) la Entrega y b) Isla Montosa.

a)

Meses	Abundancia	DE	Densidad	DE
abr-08	507	31.4	2.5	1.5
may-08	594	40.7	2.9	2.3
jun-08	651	34.7	2.7	1.9
jul-08	838	31.3	4.19	1.5
ago-08	857	69.4	4.28	3.4
sep-08	729	41.5	3.6	2
oct-08	701	34.7	3.5	1.7
nov-08	775	42.8	3.8	2.1
dic-08	570	48.0	2.8	2.3
ene-09	780	48.3	3.9	2.4
feb-09	628	43.4	3.14	2.1
mar-09	884	111.0	4.42	5.5

b)

Meses	Abundancia	DE	Densidad	DE
may-08	192	20.3	1.2	0.9
jun-08	181	25.1	0.9	1.2
jul-08	136	10.1	0.68	0.5
ago-08	257	15.1	1.2	0.75
sep-08	220	10.9	1.1	0.54
oct-08	198	15.7	0.99	0.78
nov-08	258	20.4	1.29	1
dic-08	221	14.4	1.1	0.07
ene-09	287	17.0	1.4	0.8
feb-09	421	22.8	2.1	1.1
mar-09	386	20.2	1.9	1