



UNIVERSIDAD DEL MAR

Campus Puerto Ángel

Cambios en las poblaciones de *Diadema mexicanum* en cuatro
comunidades arrecifales de Oaxaca después de un evento de mortandad
masiva

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestra en Ciencias: Ecología Marina

Presenta

Biól. Mar. Mónica Juárez Briseño

Director

Dr. Francisco Benítez Villalobos

Puerto Ángel, Oaxaca, 2024

*Especialmente a la Momy pequeña que soñaba con ser bióloga marina y que
ahora sigue soñando con nuevos proyectos cerca del mar*

A ti mami por creer en esa niña inquieta y siempre alimentar sus ambiciones

A ti papi por saturar de información y buenos ejemplos a esa niña incesante

A ti hermanita porque a pesar de la distancia confías en la niña grande

Familia los amo



AGRADECIMIENTOS

Cada proyecto tiene un comienzo y un fin, el éxito está en afrontar los miedos, ser persistente y superar las metas.

Agradezco el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

Gracias a la Universidad del Mar por mi formación profesional, he sido testigo de su calidad.

Parte del trabajo de campo fue financiado por el Proyecto “Patrones reproductivos de tres especies de equinodermos asociados a arrecifes en la costa de Oaxaca” apoyado por PROMEP (2IR0707) a Francisco Benítez-Villalobos.

Este documento se realizó dentro del proyecto “Monitoreo de las poblaciones de *Diadema mexicanum* en las Bahías de Huatulco y comunidades coralinas aledañas a Puerto Ángel” (Clave: CUP21R1001) financiado por la Universidad del Mar.

Agradezco a mi apreciado director de tesis y amigo, el Dr. Francisco Benítez Villalobos por su confianza, consejos, apoyo y empatía a lo largo de mi formación académica.

Dr. Francisco Benítez y M. C. Julia Díaz en conjunto, por su atención, agradables momentos y experiencias divertidas.

M. C. Gerardo Esteban Leyte agradezco toda su dedicación en este proyecto, he sido afortunada de conocerlo, tenerlo como catedrático y de recibir sus sabios consejos.

Estimado Dr. Antonio López gracias por su valiosa contribución en el documento, sus acertados comentarios y su compromiso.

Infinitas gracias al Dr. Pedro Cervantes por su tiempo y paciencia al asesorarme en los análisis de este proyecto.

Al Dr. Francisco Solís y el Dr. Juan José Alvarado por tomarse el tiempo de revisar este trabajo y brindarme información extra para mejorarlo.

Agradezco enormemente el tiempo, ánimo y apoyo de cada una de las personas que formaron parte de este proceso.

Aprecio y recuerdo con mucho cariño los momentos de café y amigos que se convirtieron en pláticas de tesis. Definitivamente fueron la mejor combinación durante la pandemia.

Familiares y amigos, gracias por su permanencia y por volverse una constante en mis logros.

RESUMEN

En la costa de Oaxaca, México, las densidades de las poblaciones del erizo de mar *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 se habían mantenido relativamente constantes (de 0.4 a 7 ind·m⁻²); no obstante, el 13 de mayo del 2009 se registró un evento de mortandad masiva en Bahía La Entrega. A la fecha no existen trabajos publicados que se refieran al estado de recuperación de la población. En el presente trabajo se describen los parámetros poblacionales de *D. mexicanum* después del evento de mortandad masiva en bahía La Entrega (LE), isla Montosa (IM), isla Cacaluta (IC) y San Agustín (SA). Para estimar la densidad poblacional del erizo, se colocaron transectos perpendiculares a la línea de costa, desde la zona más profunda del arrecife (a 15 m aproximadamente) y se ocuparon cuadrantes de 1x2 m. Para caracterizar la distribución espacial se implementó el análisis estadístico Mann-Whitney para muestras independientes y se aplicó el índice de Morisita. El contraste de densidad (ind·m⁻²) y distribución espacial se llevó a cabo con un análisis “PERMANOVA” con los factores: periodos y localidades. Para estandarizar las medidas en un rango de variación probabilística se implementó un modelo neuronal de clasificación. Para evidenciar la recuperación de las poblaciones se recurrió al modelo neuronal por series de tiempo y posteriormente se llevó a cabo la prueba de Z para calcular el porcentaje de las densidades recuperadas. Durante 2009-2011 las densidades promedio fueron: 0.18±0.19, 0.29±0.27, 0.29±0.14 y 0.54±0.48 ind·m⁻² en La Entrega, isla Cacaluta, San Agustín e isla Montosa, respectivamente, con una distribución principalmente agregada. Las densidades previas al evento de mortandad masiva en los sitios SA e IC no presentaron diferencias significativas; igual que después del evento de mortandad masiva, junto con IC y LE. Al comparar las densidades previas y posteriores al evento, se encontraron diferencias significativas en cada localidad. En IM la densidad media posterior al evento superó el valor previo, mientras que en LE se recuperó menos del 4%, en IC cerca de la mitad y en SA más del 80%. La densidad poblacional más elevada se observó en LE previo al 2009, mientras que en las demás localidades las densidades fueron menores a 1 ind·m⁻². No obstante, las densidades fueron consistentes con las registradas a lo largo del Pacífico Tropical Oriental. La disminución en la densidad poblacional de *D. mexicanum* fue drástica en LE y en menor medida en SA e IC y sus efectos perduraron hasta finales del 2010. La recuperación de las poblaciones podría estar influenciada por las condiciones de cada localidad, así como del aprovechamiento que realiza el erizo de los recursos. La población de *D. mexicanum* en IM no mostró evidencia de haber experimentado un efecto negativo por el evento, por lo que se considera que sus características permitieron que la población se mantuviera saludable. En cuanto a la distribución de *D. mexicanum*, se evidenció que puede mantenerse agregada a pesar de presentar densidades inferiores a 1 ind·m⁻². Se propone realizar estudios que evalúen la respuesta de las comunidades a más de una década de haber ocurrido el evento de mortandad y así conocer la recuperación de los erizos y el estado de los arrecifes.

Palabras clave: Arrecifes, densidad poblacional, distribución espacial, erizo de mar, Pacífico Tropical Oriental.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS -----	II
RESUMEN -----	III
ÍNDICE DE FIGURAS -----	V
ÍNDICE DE TABLAS -----	VI
INTRODUCCIÓN -----	1 -
ANTECEDENTES -----	4 -
Eventos de mortandad masiva y su relación con la cobertura de algas-----	4 -
Condiciones previas al evento de mortandad masiva de <i>Diadema mexicanum</i> -----	5 -
Condiciones posteriores al evento de mortandad masiva de <i>Diadema mexicanum</i> -----	6 -
JUSTIFICACIÓN -----	8 -
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN -----	8 -
HIPÓTESIS -----	8 -
OBJETIVOS -----	8 -
Objetivo general-----	8 -
Objetivos particulares-----	9 -
ÁREA DE ESTUDIO -----	9 -
MATERIAL Y MÉTODOS -----	11 -
Trabajo de campo-----	11 -
Análisis de datos-----	12 -
RESULTADOS -----	16 -
Densidad y distribución espacial de <i>Diadema mexicanum</i> en las localidades de muestreo durante el periodo 2009-2011-----	16 -
Variación temporal en la densidad de <i>Diadema mexicanum</i> durante los periodos de 2006-2007 y 2009-2011-----	18 -
Variación espacial en la densidad de <i>Diadema mexicanum</i> entre 2006-2007 y 2009-2011-----	19 -
Cambios en la densidad poblacional y la distribución espacial de <i>Diadema mexicanum</i> después del evento de mortandad masiva-----	23 -
DISCUSIÓN -----	26 -
CONCLUSIONES -----	34 -
REFERENCIAS -----	36 -

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Efectos posteriores a un evento de mortandad masiva de erizo de mar..... - 3 -
- Figura 2.** Ubicación geográfica de los sitios de muestreo: Isla Montosa, La Entrega, Isla Cacaluta y San Agustín - 10 -
- Figura 3.** a) Diagrama del trabajo de campo en 2009-2011, para el muestreo de *D. mexicanum*; b) Ubicación de transectos perpendiculares a la costa para el muestreo de erizos de mar en bahía La Entrega. - 11 -
- Figura 4.** Modelo neuronal de clasificación. En la figura, el triángulo y los cuadrados representan neuronas. Las s-1, s-2, s-3 son las sinapsis y las a-1, a-2 y a-3, son las capas de aprendizaje activadas. - 14 -
- Figura 5.** Densidad mensual (ind·m⁻²) (línea sólida) y promedio (línea punteada) de los sitios de muestreo en 2009-2011: a) Isla Montosa, b) La Entrega, c) Isla Cacaluta, d) San Agustín..... - 16 -
- Figura 6.** Tendencias mensuales de probabilidad de la densidad de *D. mexicanum* en el periodo previo al evento de mortandad en Bahías de Huatulco. - 18 -
- Figura 7.** Tendencias mensuales de probabilidad softmax de la densidad poblacional de *D. mexicanum* durante el periodo 2009-2011 para Bahías de Huatulco. - 19 -
- Figura 8.** Tendencias de probabilidad softmax de la densidad poblacional de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA) en un área de 20 m², durante el muestreo de 2006-2007. - 20 -
- Figura 9.** Tendencias de probabilidad softmax de la densidad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA) del 2009 al 2011. - 21 -
- Figura 10.** Mapa perceptual de posicionamiento de las localidades de muestreo (rombos) antes del evento de mortandad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA). - 22 -

Figura 11. Mapa perceptual de posicionamiento de los sitios de muestreo (rombos) después del evento de mortandad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA). - 22 -

Figura 12. Densidad mensual (línea sólida) de Isla Montosa en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previa al evento de mortandad masiva. - 23 -

Figura 13. Densidad mensual (ind·m-2) (línea sólida) en la bahía La Entrega en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previa al evento de mortandad masiva. - 24 -

Figura 14. Densidad mensual (línea sólida) de Isla Cacaluta en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previo al evento de mortandad masiva. - 24 -

Figura 15. Densidad mensual (ind·m-2) (línea sólida) de *D. mexicanum* en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) de 2008-2007 en San Agustín. - 25 -

Figura 16. Tendencia global de distribución agregada o aleatoria de *D. mexicanum*, en todas las localidades de estudio con respecto a la densidad poblacional. - 26 -

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Diseño experimental del proyecto sobre las poblaciones de *Diadema mexicanum* en isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), isla Cacaluta (IC) y San Agustín (SA)... - 12 -

Tabla II. Patrón de distribución espacial de los individuos de *D. mexicanum* obtenido con el índice Morisita en los sitios de muestreo: isla Montosa, bahía La Entrega, isla Cacaluta y San Agustín durante el periodo 2009-2011. - 17 -

Tabla III. Densidades poblacionales (ind·m-2) reportadas en las localidades de muestreo y las densidades medias calculadas, previo al evento de mortandad masiva del erizo. - 27 -

Tabla IV. Densidades poblacionales (ind·m-2) reportadas en las localidades de muestreo después del evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* y las densidades medias calculadas en el presente trabajo. - 28 -

INTRODUCCIÓN

Los equinodermos constituyen uno de los grupos de invertebrados más conocidos, son exclusivamente marinos y generalmente bentónicos de aguas poco profundas. Actualmente el grupo se clasifica en cinco clases: Crinoidea (lirios de mar), Asteroidea (estrellas de mar), Ophiuroidea (ofiuros), Holothuroidea (pepinos de mar) y Echinoidea (erizos de mar). Dentro de los equinoideos se ubica la familia Diadematidae que a su vez se conforma de diez géneros (Mortensen 1940, Ruppert & Barnes 1996, Kroh & Hansson 2012).

El género *Diadema* Gary, 1855 destaca por presentar especies de erizos ampliamente extendidas, abundantes y ecológicamente importantes, los cuales se encuentran asociados a raíces de manglar, pastos marinos, fondos rocosos y arenosos tropicales poco profundos, así como a arrecifes de coral (Sammarco *et al.* 1974, Birkeland 1989, Lessios *et al.* 2001, Tuya *et al.* 2005). El género lo integran ocho especies (Coppard & Campbell, 2006, Rodríguez *et al.* 2013), usualmente eurípagas, las cuales desempeñan un papel importante en arrecifes de coral al ser controladores de la biomasa, estructura y distribución de las macroalgas y tapetes algales (Birkeland 1989, Phinney *et al.* 2001, Solandt & Halley 2001). Al ser herbívoros generalistas, pueden influir de manera importante en la diversidad de las macroalgas y a su vez aumentar la diversidad de microhábitats (Paine & Vadas 1969, Dawes 1986, Graham *et al.* 2009). Autores como Hay & Taylor (1985), Carpenter (1988), Mc Clanahan *et al.* (1996) y Hernández *et al.* (2007) han documentado una correlación inversa entre la abundancia de algas y los equinoideos, especialmente los del género *Diadema*.

La especie *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863, se distribuye en el Pacífico Tropical Oriental (PTO), desde el Golfo de California, México (Cintra-Buenrostro *et al.* 1998) hasta Perú (Hooker *et al.* 2005), incluyendo las islas oceánicas de Revillagigedo, Clipperton, Coco, Malpelo y Galápagos (Maluf 1991, Reyes-Bonilla 1995, Glynn *et al.* 1996, Hickman 1998, Neira-Ortíz & Cantera 2005, Alvarado & Chiriboga 2008, Cohen-Rengifo 2008), desde la zona intermareal hasta aproximadamente 113 m de profundidad (Lessios 2005). En los arrecifes de coral donde habitan, las poblaciones de este erizo son muy importantes por el fuerte ramoneo que ejercen (Mc Clanahan *et al.* 1996, Muthiga & Mc Clanahan 2007), por lo que su estructura poblacional depende de las interacciones competitivas con otros peces y algunos invertebrados herbívoros (Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez 2015).

La interacción de *D. mexicanum* con la comunidad coralina puede ser positiva, al ejercer control sobre las macroalgas (Sammarco 1982, Mc Clanahan *et al.* 1996, Edmunds & Carpenter 2001, Lessios *et al.* 2001, Atrill & Kelmo 2007), modulando su nivel de competencia con el coral y al mismo tiempo compite con los peces herbívoros, con lo cual contribuye a modelar la estructura íctica arrecifal (Benítez-Villalobos & Valencia Méndez 2015). La interacción se vuelve negativa cuando existen densidades excesivamente altas de este erizo, ya que constituye un agente bioerosionador y un incremento elevado en sus abundancias intensifica el nivel de erosión, perjudicando así la salud y supervivencia de los corales (Carpenter 1990 a-b, Eakin 1996, 2001, Lessios *et al.* 2001, Herrera-Escalante *et al.* 2005).

Respecto a la dinámica de las poblaciones de erizos del género *Diadema*, existen registros de eventos de mortandad masiva durante los cuales, las poblaciones pueden sufrir mortalidades de hasta un 87-100%, como sucedió de enero de 1983 a febrero de 1984 en el Caribe y el Atlántico occidental con poblaciones de *D. antillarum* a causa de la bacteria patógena *Clostridium perfringens* (Lessios 1988, Veillon & Zuber 1898).

Cuando ocurre un evento de mortandad masiva de erizos pueden presentarse cinco escenarios (Fig. 1): 1) Se reduce la cobertura de coral, 2) se afecta de manera significativa el reclutamiento de coral, 3) aumenta rápida y significativamente la biomasa de algas, 4) se modifica la composición específica pasando de algas incrustantes pequeñas a extensa cobertura de macroalgas y 5) aumenta la intensidad de ramoneo por peces herbívoros (Vicente & Goenaga 1984, Liddell & Ohlhorst 1986, Carpenter 1988, Hughes 1989, Carpenter 1990, Levitan 1995). De este modo la herbivoría se vuelve un proceso clave en la resiliencia de los arrecifes, lo cual puede manifestarse como el cambio de fase o ensamblaje alternativo, que se caracteriza por la hiperabundancia de algas carnosas u otras especies oportunistas (Hughes *et al.* 2007).

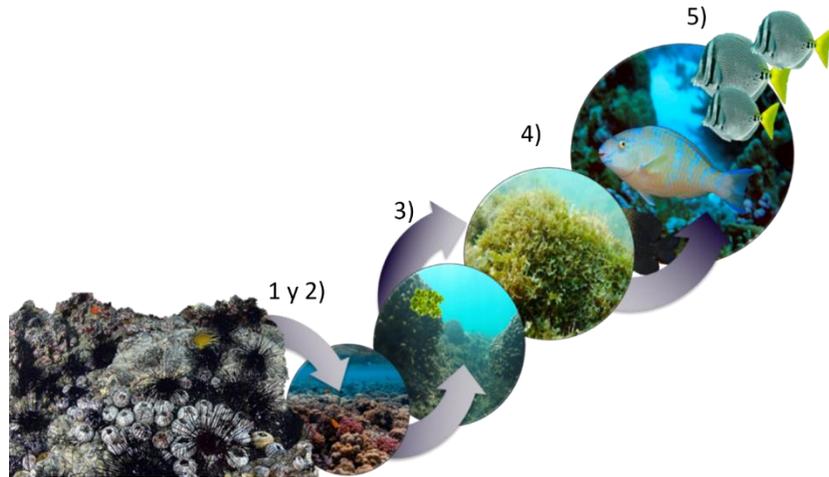


Figura 1. Efectos posteriores a un evento de mortandad masiva de erizo de mar

A lo largo del PTO, la densidad de *D. mexicanum* generalmente es baja ($\sim 1 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$), con valores entre 0.008 y $9.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ (Alvarado *et al.* 2016 a-b) aunque en condiciones de eventos ENSO las densidades pueden incrementar hasta $150 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$, debido al incremento en la disponibilidad de hábitat luego de mortandades por blanqueamiento coralino y probablemente un aumento en el reclutamiento de erizos. En la Isla Uva, Panamá, se observó que existían densidades relativamente bajas ($< 3 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) en periodos previos a El Niño, y posteriormente se incrementaron a $50-80 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$, las cuales paulatinamente han disminuido con el tiempo (Glynn 1988, 1990, Eakin 2001) hasta alcanzar valores cercanos a $1 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ (Eakin 2001).

En Oaxaca, México las densidades de *D. mexicanum* se habían mantenido relativamente constantes (Herrera-Escalante *et al.* 2005, Benítez-Villalobos *et al.* 2008, López-Pérez *et al.* 2008). No obstante, el 13 de mayo 2009 se registró un evento de mortandad masiva en Bahía La Entrega, la cual pasó de ser la localidad con la mayor abundancia de este erizo de mar, a la casi ausencia total de organismos. Durante el evento se observó en el sitio una gran cantidad de espinas sueltas y cientos de testas vacías, a causa de una posible enfermedad (Benítez-Villalobos *et al.* 2009). Este patógeno resultó ser similar a la descrita por Bak *et al.* (1984) para la mortandad masiva de *D. antillarum* en el Caribe a principios de la década de los años ochenta.

La densidad de *D. mexicanum* permaneció relativamente constante desde la década de los años noventa hasta mayo 2009 y desde entonces no existen trabajos publicados que se refieran al estado de recuperación de la población de *D. mexicanum* en el arrecife de La Entrega. Por lo tanto, este trabajo pretende conocer los parámetros poblacionales de densidad y distribución de *Diadema mexicanum* inmediatamente después de haber ocurrido el evento de mortandad masiva.

ANTECEDENTES

Eventos de mortandad masiva y su relación con la cobertura de algas

En las últimas décadas se ha documentado un aumento en las enfermedades de varios *taxa* marinos, incluidos erizos y estrellas de mar, moluscos, tortugas, corales y mamíferos (Zann *et al.* 1990, Harvell *et al.* 1999, Ward & Lafferty 2004, Ward & Lafferty 2004, Kim *et al.* 2005, Mydlarz *et al.* 2006, Mumby *et al.* 2007, Jackson 2008, Bates *et al.* 2009). Los eventos de mortandad masiva de erizos se han registrado principalmente en zonas con grandes extensiones de arrecife como el Gran Caribe y la Gran Barrera Arrecifal Australiana, así como en menor medida en bosques de kelpos de Canadá (Lessios *et al.* 1983, Lessios *et al.* 1984 a-b, Scheibling & Stephenson 1984).

Se ha observado que los brotes de enfermedad amebiana (paramoebiasis) pueden aumentar a lo largo de la costa con eventos de tormentas severas e incremento de temperatura. Esos brotes pueden ser cruciales en el control de los erizos de mar, debido a que causan mortalidad masiva y a su vez cambios en la cobertura de algas (Miller 1985, Scheibling 1986, Scheibling & Lauzon-Guay 2010, Feehan & Scheibling 2014). La ameba *Paramoeba brachiphila* aislado de ejemplares de *Diadema africanum* moribundos y muertos, fue la principal causa de mortalidad de los erizos de mar en las Islas Canarias (Hernández *et al.* 2020).

Estudios como los de Hunte & Younglao (1988), Hughes (1994), Lessios (1995), Bellwood *et al.* (2004), Mumby *et al.* (2006), Hughes *et al.* 2007, Schutte *et al.* (2010), Adam *et al.* (2011) y Pomory *et al.* (2014) han documentado la forma en cómo el colapso de poblaciones de erizos de mar constituye una importante causa subyacente del dominio de algas en muchos arrecifes del Caribe, pues en varios periodos posteriores, el hábitat ha sido dominado por macroalgas.

A pesar de los diversos estudios acerca del tema, el agente causante de enfermedades de algunos equinodermos sigue siendo desconocido (Lessios *et al.* 1984b, Clemente *et al.* 2014, Miner *et al.* 2018). Incluso no se ha determinado el papel de las enfermedades bacterianas o macroparasitarias en la mediación de cambios de fase, porque existen múltiples factores bióticos y abióticos que inciden en las interacciones y cambios del ecosistema. Sin embargo, puede existir alternancia cíclica entre estados de los ecosistemas en los que la mortalidad masiva recurrente de erizos de mar permite que las algas se recuperen cada 10 o 20 años (Scheibling *et al.* 2013).

Durante las últimas décadas en los arrecifes del Caribe, se ha observado la disminución en la cobertura de coral vivo, a causa de estresores como huracanes, brotes de enfermedades, eutrofización y eventos de blanqueamiento térmico (Trowbridge *et al.* 2011, Kuempel & Altieri 2017). Kuempel & Altieri (2017) evaluaron las relaciones entre las poblaciones herbívoras con la cobertura de coral y macroalgas, así como la presión de herbivoría en arrecifes perturbados, la cual resultó suficientemente fuerte para evitar el dominio de macroalgas o un cambio de fase, siendo la presión de herbivorismo la más fuerte en los arrecifes más degradados y negativamente correlacionada con la abundancia de macroalgas.

Condiciones previas al evento de mortandad masiva de *Diadema mexicanum*

Debido a la amplia distribución e importancia ecológica de *D. mexicanum*, se han generado ya varios estudios ecológicos de la especie en las costas mexicanas, sin embargo, este número sigue siendo bajo en contraste con la cantidad de trabajos que existen para su especie hermana *D. antillarum* en el Caribe y el Atlántico (Lessios *et al.* 1983, 1984 a-b, 2001, Lessios 1988, 1995, Alvarado *et al.* 2015).

Benitez-Villalobos (2001) caracterizó la comunidad de equinodermos en La Entrega desde 1994, registrando la presencia de *D. mexicanum*. Hernández-Ballesteros (2002) estudió la erosión en el arrecife de La Entrega causada por *D. mexicanum*, reportando una densidad media de 7.5 ind·m⁻² y resaltando que las densidades poblacionales más altas (11.6 ind·m⁻²) se registraron a profundidades de 6-8 m. Años más tarde Herrera-Escalante *et al.* (2005) llevaron a cabo otro trabajo en el que también se evaluó a *D. mexicanum* como un agente bioerosionador en cinco localidades de Bahías de Huatulco (San Agustín, Jicaral,

Chachacual, Isla Cacaluta, La Entrega e Isla Montosa), de las cuales Bahía La Entrega presentó la densidad más alta con $6.8 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y un tamaño poblacional de $513.03 \text{ ind}\cdot\text{km}^{-2}$.

De octubre del 2002 a agosto del 2003 Zamorano & Leyte-Morales (2005) evaluaron la densidad poblacional de cuatro equinoideos (*D. mexicanum*, *Eucidaris thouarsii*, *Echinometra vanbrunti* y *Toxopneustes roseus*) en el arrecife de La Entrega. En el trabajo *D. mexicanum* destacó con la densidad anual más alta ($5.96 \pm 0.85 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y se encontraron diferencias en la densidad de las especies de acuerdo con la profundidad, pero no a lo largo del tiempo.

De enero 2006 a febrero 2007 (excepto abril, julio y agosto) Benítez-Villalobos *et al.* (2008) estudiaron las densidades poblacionales de *D. mexicanum* en Isla Montosa, La Entrega, Isla Cacaluta y San Agustín, en Bahías de Huatulco. Los autores encontraron que la densidad media del erizo se mantuvo constante a lo largo de los muestreos en todas las localidades, siendo San Agustín en ese tiempo, la localidad con la menor densidad ($0.26 \pm 0.13 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y La Entrega el sitio con mayor densidad de erizos ($4.17 \pm 1.4 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$).

En este contexto, de abril del 2008 a marzo del 2009 Díaz-Martínez *et al.* (2015) estimaron la densidad y abundancia, la mortalidad natural y el patrón de distribución de las poblaciones de *D. mexicanum* en Isla Montosa y La Entrega. En el estudio se calculó la tasa mensual de mortalidad del erizo, y obtuvieron que la bahía La Entrega contaba con mejores condiciones para la población que Isla Montosa.

Condiciones posteriores al evento de mortandad masiva de *Diadema mexicanum*

En cuanto al evento de mortandad masiva de *Diadema mexicanum* en bahía La Entrega, Oaxaca existen pocas publicaciones relacionadas. A meses de haber ocurrido el evento de mortandad, Benítez-Villalobos *et al.* (2009) reportaron la reducción de la población local en bahía La Entrega hasta casi su completa desaparición en esa localidad, así como el efecto de la enfermedad en otras localidades.

López-Yllescas (2012) evaluó el posible efecto de la mortandad de *D. mexicanum* en los grupos funcionales de macroalgas comparando dos sitios: Bahía La Entrega por su alto grado de perturbación en la densidad poblacional de *D. mexicanum* y San Agustín por no presentar

perturbación significativa a causa del evento. La autora reportó para La Entrega una densidad media poblacional de $0.54 \pm 0.57 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ y una correlación negativa de moderada a baja de dicha densidad con las algas calcáreas ($r = -0.51$), costrosas ($r = -0.48$) y tapetes de cianofitas ($r = -0.38$).

Silva-Cruz (2013) evaluó parámetros poblacionales de *D. mexicanum* en bahía La Entrega de mayo del 2009 a septiembre del 2011, con lo que reportó los valores mínimos de abundancia (de 1 a 6 individuos) en el periodo de mayo a octubre 2009 y en el mes de enero del 2011, junto con los valores máximos (de 62 a 80 individuos) en mayo del 2010. En cuanto a la distribución espacial, el autor reportó variaciones a lo largo del muestreo. En los meses de enero, marzo y abril del 2011 observó una distribución aleatoria, mientras que en enero y febrero del 2010, febrero del 2011 y de junio a octubre del 2011 la distribución fue agregada. Con datos del mismo periodo, Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos (2015) estimaron la densidad poblacional, mortalidad natural y distribución espacial de *D. mexicanum* en San Agustín e isla Montosa, considerando que fueron localidades que prácticamente no resultaron afectadas por el evento.

A cinco meses del evento de mortandad masiva Méndez-Aquino (2013), registró el reclutamiento de *D. mexicanum* con el fin de evaluar el posible efecto diferencial de la enfermedad hacia los individuos adultos de la población y las larvas. En el estudio se registró un total de 30 reclutas en la bahía de La Entrega y una abundancia promedio de 1.6 reclutas por mes, con valores máximos de reclutamiento en los meses de junio 2010 ($1.27 \pm 0.18 \text{ reclutas} \cdot \text{m}^{-2}$) y menor intensidad en los meses de diciembre 2010 y marzo 2011 ($0.54 \pm 0.18 \text{ reclutas} \cdot \text{m}^{-2}$). La autora manifestó que el reclutamiento probablemente ocurrió como consecuencia de las temporadas reproductivas previas de otros sitios menos afectados, así como la dispersión de las larvas y su permanencia de aproximadamente 42 días en la columna de agua.

Finalmente, en 2015 Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez compararon la estructura y diversidad de la comunidad de peces arrecifales en bahía La Entrega antes y después de la mortandad masiva de los erizos. Ellos evidenciaron diferencias significativas en la comunidad íctica, mostrando después del evento un aumento en la abundancia de peces con hábitos de alimentación similares a los del erizo.

JUSTIFICACIÓN

Después de un evento de mortandad masiva, la estructura de las poblaciones se ve afectada, de manera significativa, y si se trata de una especie clave como *D. mexicanum*, esos efectos se reflejan también en el hábitat donde se encuentran, lo que conlleva a cambios en el sitio donde ocurre el evento y sitios aledaños. En ese sentido resulta necesario el registro histórico poblacional de *D. mexicanum* en bahía La Entrega, Isla Montosa, Isla Cacaluta y San Agustín para conocer el estado de esas poblaciones del erizo después de haber experimentado mortandad masiva y al mismo tiempo se generará información que puede ser usada para vislumbrar el efecto inmediato que generó su mortandad en el arrecife.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Considerando las características previas al evento de mortandad ¿Cómo se han modificado los parámetros poblacionales de *Diadema mexicanum* en bahía La Entrega, Isla Montosa, Isla Cacaluta y San Agustín después del evento de mortandad masiva del erizo?

HIPÓTESIS

De acuerdo con la información generada antes del evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* respecto a los patrones de densidad poblacional y distribución espacial en bahía La Entrega, Isla Montosa, Isla Cacaluta y San Agustín, se espera que la densidad sea significativamente inferior y con fluctuaciones intensas a lo largo del año, mientras que la distribución espacial en parches, característica del erizo, habrá cambiado a aleatoria debido a las bajas densidades en todos los sitios.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar el estado de la población de *Diadema mexicanum* en cuatro localidades de Bahías de Huatulco, México (Isla Montosa, La Entrega, Isla Cacaluta y San Agustín), inmediatamente después de haber ocurrido el evento de mortandad masiva, para evaluar si dicho evento provocó cambios en su estructura poblacional.

Objetivos particulares

Caracterizar la densidad y distribución espacial de *Diadema mexicanum* en Isla Montosa, La Entrega, Isla Cacaluta y San Agustín en el periodo 2009-2011.

Identificar las variaciones espacio-temporales (a lo largo del periodo de muestreo y entre localidades) de la densidad y distribución de *Diadema mexicanum*.

Evaluar la magnitud del cambio en los parámetros poblacionales estudiados, considerando las características previas al evento de mortandad masiva.

Evidenciar si existe una tendencia a la recuperación de las poblaciones estudiadas en el periodo correspondiente al muestreo.

ÁREA DE ESTUDIO

La costa del Estado de Oaxaca, México, se encuentra ubicada dentro de la zona intertropical del Pacífico Tropical Oriental, la cual abarca un área en la que el agua de mayor temperatura superficial se extiende entre los 10 y 20° N de latitud (Fiedler & Talley 2006). El clima que presenta la región corresponde al cálido subhúmedo con lluvias abundantes en verano, escasas lluvias invernales y una temperatura media anual de 26.9 °C (García 1973).

En cuanto a las condiciones oceanográficas, el agua tropical superficial con altas temperaturas (28 a 29°C) y salinidad media (34 ppm) abarca regularmente la costa de Oaxaca; mientras que durante el invierno las características oceanográficas están determinadas por eventos locales de viento, calentamiento solar y de lluvia. Durante el verano las condiciones tropicales de la Corriente Costera de Costa Rica son el aporte principal de las condiciones oceánicas hacia esta región (García 1973, Fiedler & Talley 2006).

Dentro del Parque Nacional Huatulco (PNH) (CONANP 2003), se ubican Isla Cacaluta (15° 43' 08" N, 96° 09' 43" O) y bahía San Agustín (15° 41' 09" N, 96° 14' 05" O), mientras que Isla Montosa (15° 45' 48" N, 96° 04' 56" O) y bahía La Entrega, (15° 44' 34" N, 96° 07' 35" O) se encuentran adyacentes al PNH (Fig.2). Dichas zonas mantienen arrecifes coralinos someros a escasos 10 m de profundidad, los cuales sirven de refugio para un gran número de organismos marinos como crustáceos, moluscos, equinodermos y la comunidad arrecifal en

conjunto. Isla Montosa está conformada por un borde rocoso y una playa arenosa (Meraz *et al.* 2018).

Bahía La Entrega se distingue por poseer un área de arrecife coralino que empieza a una profundidad de 1 m y se extiende a más de 15 m de profundidad (Zamorano & Leyte-Morales 2005). La bahía se caracteriza por comenzar con una zona arenosa cuya anchura varía de 20 a 40 m y de 2 a 3 m de profundidad en la que se presenta un manto de rodolitos que se une con grandes colonias de coral, las cuales se elevan sobre el fondo arenoso disminuyendo la profundidad hasta 1 m y una profundidad máxima de 8 m (Leyte-Morales 2001).

Isla Cacaluta es una isla rocosa que se encuentra restringida a actividades humanas al encontrarse dentro del polígono del PNH, mientras que bahía San Agustín presenta una extensa playa arenosa de notable relevancia turística que alberga una importante zona arrecifal (Meraz *et al.* 2018).

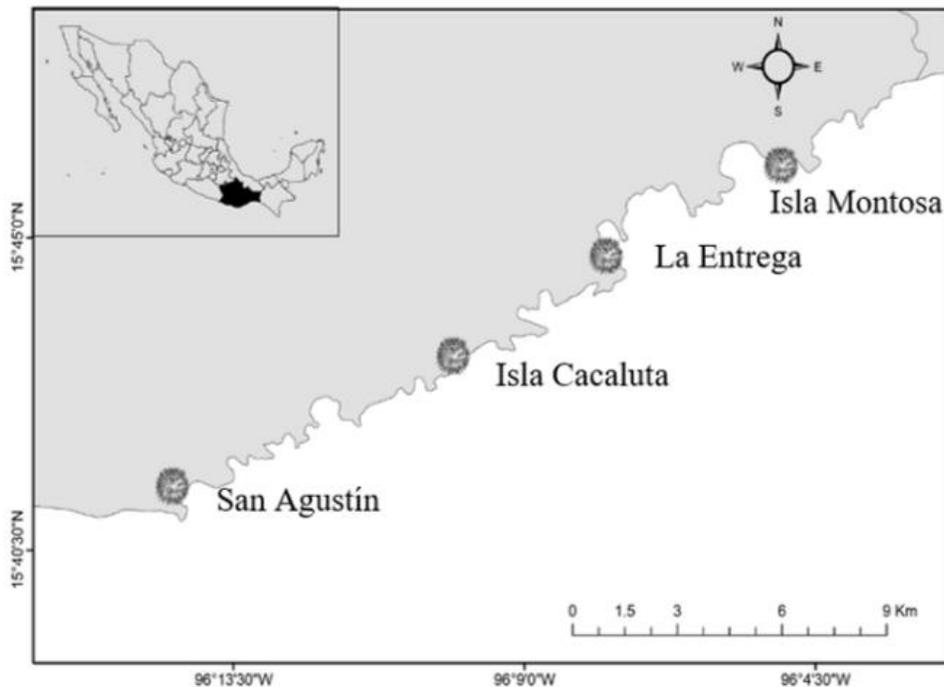
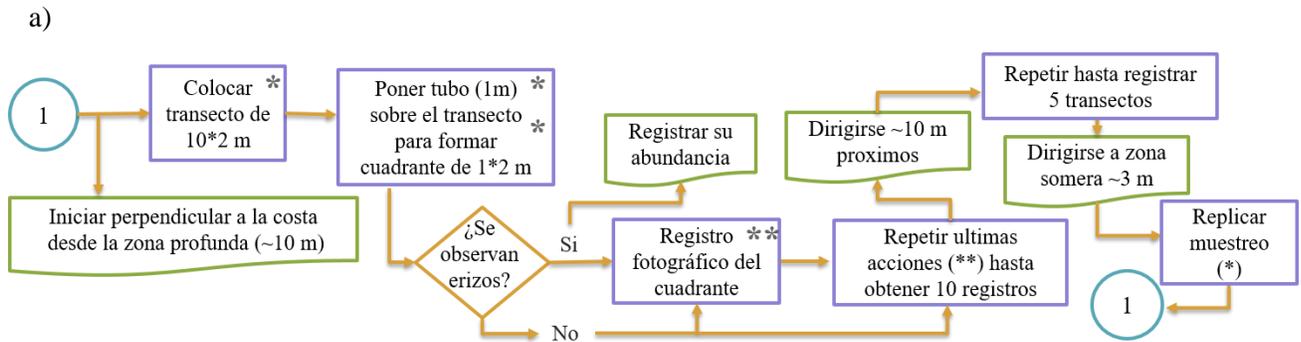


Figura 2. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo: Isla Montosa, La Entrega, Isla Cacaluta y San Agustín

MATERIAL Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Para estimar la densidad poblacional de *D. mexicanum*, se colocaron 10 transectos de 10 x 2 m perpendiculares a la línea de costa, comenzando desde la zona más profunda a la más somera del arrecife, separados entre ellos al menos a cada 10 m a un intervalo batimétrico de 3-15 m (profundidad a la que se encuentra el arrecife). Se ocuparon 10 cuadrantes de 1x2 m por cada transecto para contabilizar y registrar los erizos de cada cuadrante (Fig. 3).



b)



Figura 3. a) Diagrama del trabajo de campo en 2009-2011, para el muestreo de *D. mexicanum*; b) Ubicación de transectos perpendiculares a la costa para el muestreo de erizos de mar en bahía La Entrega.

Sin embargo, fue necesario considerar que para la densidad poblacional de *D. mexicanum* en 2006-2007 el muestreo se realizó en un área de 90 m², dado que se utilizaron 9 transectos de 10 x 1 m perpendiculares a la línea de costa y 10 cuadrantes de 1x1 m por cada transecto.

Análisis de datos

A partir de los registros obtenidos de abundancia de *D. mexicanum* se construyó el siguiente diseño experimental (Tabla I) y se calcularon los estadísticos descriptivos necesarios, en el software Excel para el análisis exploratorio.

Tabla I. Diseño experimental del proyecto sobre las poblaciones de *Diadema mexicanum* en isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), isla Cacaluta (IC) y San Agustín (SA).

Sitio		Fecha	Distribución	Densidad
IM	1	ij	ij	ij
	.	ij	ij	ij
	50	ij	ij	ij
LE	1	ij	ij	ij
	.	ij	ij	ij
	50	ij	ij	ij
IC	1	ij	ij	ij
	.	ij	ij	ij
	50	ij	ij	ij
SA	1	ij	ij	ij
	.	ij	ij	ij
	50	ij	ij	ij

Para verificar si los datos se ajustaban a una distribución gaussiana, se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov con nivel de significancia igual a 0.05. Al no cumplir con este supuesto, se utilizó el análisis estadístico no paramétrico Mann-Whitney para muestras independientes.

Para caracterizar la distribución espacial de la población de *D. mexicanum* se aplicó el índice de Morisita. Se confirmó estadísticamente si su distribución era uniforme, agregada o aleatoria.

Para comparar la densidad (ind.m^{-2}) y distribución espacial de *D. mexicanum* entre los periodos y localidades en el software Primer 7, se llevó a cabo el análisis de la varianza multivariado con permutaciones “PERMANOVA” por sus siglas en inglés (Permutational multivariate analysis of variance) como prueba alternativa no paramétrica de la varianza (ANOVA). No se recurrió a ninguna transformación de los datos y se utilizó la distancia euclidiana para construir la matriz de semejanza. Se hicieron 1000 permutaciones considerando dos factores: periodo (antes y después del evento) y localidades.

Asimismo, para reforzar la investigación y debido a que en algunos meses se obtuvieron pocos registros o la ausencia de datos, se tomó la decisión de implementar un modelo neuronal de clasificación (Haykin 1994) en el software Statistica 7.0 para estandarizar a todas las medidas dentro de un rango de variación probabilística entre 0.00 y 1.00.

Las tendencias de probabilidad por medida fueron generadas para cada población del erizo de mar. Estructuralmente, una medida de densidad se consideró más baja cuando se registró una tendencia descendente probabilística (desde 1.00 hasta 0.00). Se consideró el caso contrario, cuando en la medida de densidad registró una tendencia ascendente probabilística (desde 0.00 hasta 1.00). Durante el proceso de ordenación, la estimación de parámetros del modelo neuronal se optimizó con el método de mínimos cuadrados.

En el modelo neuronal de clasificación, se utilizaron como variables independientes los registros de densidad y como variables cualitativas las localidades y meses de muestreo, así como la distribución de los organismos.

Todos los modelos neuronales de clasificación se estructuraron utilizando tres capas de aprendizaje para procesar los registros de densidad observados (Fig. 4).

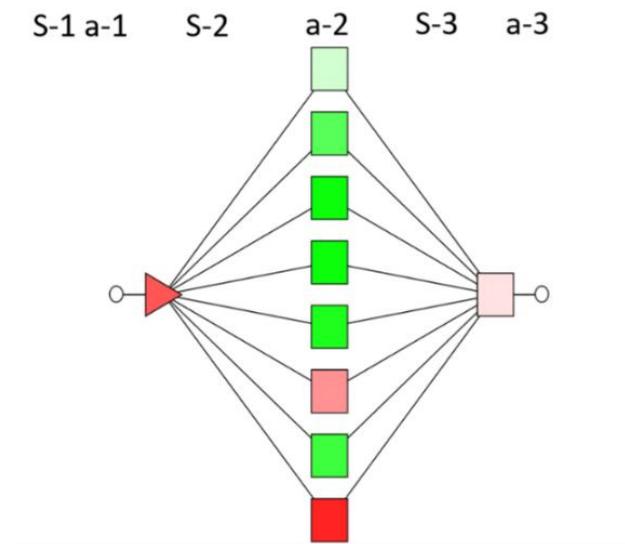


Figura 4. Modelo neuronal de clasificación. El triángulo y los cuadrados representan neuronas. Las s-1, s-2, s-3 son las sinapsis y las a-1, a-2 y a-3, son las capas de aprendizaje activadas.

Para el caso del análisis de distribución y densidad de las poblaciones de erizo, se obtuvo en la primera capa de aprendizaje una neurona, la segunda capa de aprendizaje estuvo compuesta por un número de neuronas generadas por el programa y la tercera capa de aprendizaje presentó una neurona de tipo Softmax. De modo que, con la última ecuación, se estimaron las tendencias probabilísticas de cada medida para cada población de *D. mexicanum*.

Se optimizó el modelo neuronal de clasificación al dejarlo correr de 15 a 60 minutos y obtener cinco tendencias probabilísticas. Posteriormente, se analizaron de acuerdo con el número de veces que se repitieron hasta que se estabilizaron en la última corrida. Así se estableció la elección final de las tendencias probabilísticas de cada medida de densidad. La combinación de modelos lineales y no lineales fue determinada automáticamente en cinco tiempos de aprendizaje mediante el software Statistica 7.0.

De acuerdo con las tendencias de probabilidad calculadas con los datos obtenidos de distribución del periodo posterior al evento de mortandad masiva, se estimaron las probabilidades de distribución poblacional. Estructuralmente, se consideró una distribución

aleatoria cuando se registró una tendencia descendente probabilística (desde 1.00 hasta 0.00) y se consideró una distribución agregada, cuando en la medida de distribución registró una tendencia ascendente probabilística (desde 0.00 hasta 1.00).

Para evidenciar si existe recuperación de las poblaciones estudiadas se recurrió al modelo neuronal por series de tiempo para obtener las posibles densidades de los meses que carecían de registro y así calcular la densidad promedio del 2009-2011. Posteriormente se llevó a cabo la prueba de Z en la que se utilizaron los tamaños de las muestras (n_1 y n_2), de 2006-2007 y 2009-2011 respectivamente, se calculó la media (μ) y varianza (σ^2) poblacional de cada periodo y se ejecutó el estadístico de prueba:

$$Z_c = (\mu_1 - \mu_2) / \sqrt{((\sigma^2_1 / n_1) + (\sigma^2_2 / n_2))}$$

Donde μ_1 , σ^2_1 , n_1 se refieren al periodo de 2006-2007; μ_2 , σ^2_2 , n_2 al periodo de 2009-2011.

Se aplicó la hipótesis:

$$H_0: \mu_1 - \mu_2 = 0; H_a: \mu_1 - \mu_2 \neq 0$$

Con su respectiva solución:

$$Z_\alpha = (50 - \alpha/2) / 100$$

Se utilizó la tabla de Z para encontrar el nivel de probabilidad y se consideró la decisión:

Cuando $Z_c < Z_\alpha$ se acepta H_0 y se rechaza H_a . Por lo tanto, las densidades son similares y la población no fue afectada por el evento de mortandad masiva.

Cuando $Z_c > Z_\alpha$ se acepta H_a y se rechaza H_0 . Por ello, las densidades son diferentes, la población fue afectada por el evento de mortandad masiva y esto ha intervenido en su recuperación.

Finalmente, para saber el porcentaje de la densidad que recuperó respecto a la densidad previa al evento de mortandad masiva, se realizó la siguiente operación:

$$\frac{\mu_2 * 100}{\mu_1}$$

RESULTADOS

Densidad y distribución espacial de *Diadema mexicanum* en las localidades de muestreo durante el periodo 2009-2011

Durante 2009-2011 se lograron obtener 73 bases de registro, de ellas 19 pertenecieron a Isla Montosa (IM), 21 a bahía La Entrega (LE), 16 a Isla Cacaluta (IC) y 17 a bahía San Agustín (SA). En Isla Montosa la densidad mensual osciló de 0.07 a 2.54 ind·m⁻² y la densidad promedio fue de 0.54±0.48 ind·m⁻². En bahía La Entrega la densidad mensual fue de 0.01 a 0.95 ind·m⁻² y en promedio de 0.18±0.19 ind·m⁻²; para Isla Cacaluta la densidad fue de 0.12 a 1.04 ind·m⁻² con densidad promedio de 0.29±0.27 ind·m⁻²; similar a San Agustín con 0.29±0.14 ind·m⁻² y densidad mensual de 0.12 a 0.58 ind·m⁻² (Fig. 5).

Al comparar la densidad poblacional del periodo 2009-2011, se observó un incremento en Isla Montosa durante abril del 2010, mientras que en bahía La Entrega e Isla Cacaluta el aumento ocurrió en mayo del mismo año. Por otra parte, las densidades más reducidas se presentaron en julio del 2009 para IM; mayo y agosto del 2009 en LE; diciembre del 2010 en IC y diciembre del 2010 en SA (Fig. 5).

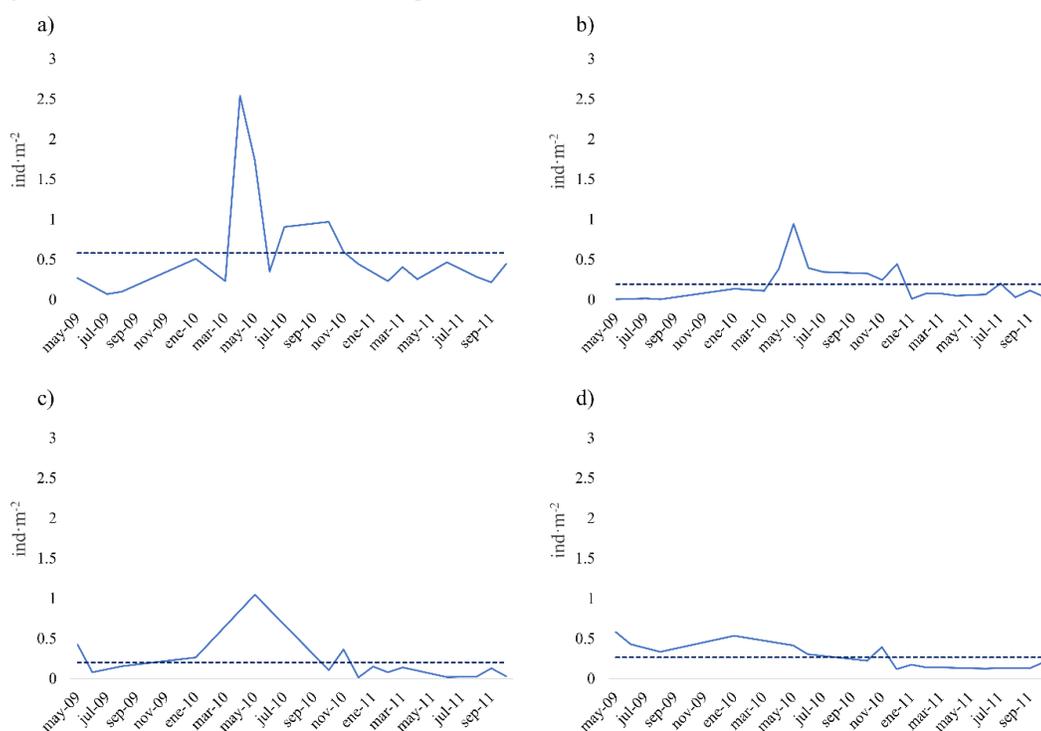


Figura 5. Densidad mensual (ind·m⁻²) (línea sólida) y promedio (línea punteada) de los sitios de muestreo en 2009-2011: a) Isla Montosa, b) La Entrega, c) Isla Cacaluta, d) San Agustín.

A través del índice de Morisita se comprobó que la distribución de las poblaciones de *D. mexicanum* en su mayoría se mantuvieron con un patrón de distribución agregada (Tabla II).

Tabla II. Patrón de distribución espacial de los individuos de *D. mexicanum* obtenido con el índice Morisita en los sitios de muestreo: isla Montosa, bahía La Entrega, isla Cacaluta y San Agustín durante el periodo 2009-2011.

	Isla Montosa	La Entrega	Isla Cacaluta	San Agustín
may-09	agregada	aleatoria	agregada	agregada
jun-09			agregada	agregada
jul-09	aleatoria	aleatoria		
ago-09	agregada	aleatoria	agregada	agregada
ene-10	agregada	agregada	agregada	agregada
mar-10	agregada	agregada		
abr-10	aleatoria	agregada		
may-10	agregada	agregada	agregada	agregada
jun-10	agregada	agregada		agregada
jul-10	agregada	agregada		
oct-10	agregada	agregada	aleatoria	agregada
nov-10	agregada	agregada	agregada	agregada
dic-10	agregada	agregada	aleatoria	aleatoria
ene-11		aleatoria	aleatoria	aleatoria
feb-11	aleatoria	aleatoria	agregada	agregada
mar-11	agregada	aleatoria	aleatoria	agregada
abr-11	aleatoria	aleatoria		
jun-11	agregada	agregada	aleatoria	agregada
jul-11		agregada		aleatoria
ago-11	aleatoria	agregada	aleatoria	aleatoria
sep-11	aleatoria	aleatoria	aleatoria	aleatoria
oct-11	agregada	aleatoria	aleatoria	agregada

Variación temporal en la densidad de *Diadema mexicanum* durante los periodos de 2006-2007 y 2009-2011

En 2006-2007, las tendencias de probabilidad de observar más de 3 ind·m⁻² en los sitios de muestreo se mantuvieron ascendentes para los meses de febrero (0.09 a 0.11), marzo (0.04 a 0.30), mayo (0.11 a 0.20), septiembre (0.05 a 0.11) y noviembre (0.04 a 0.26); mientras que para los meses de enero (0.18 a 0.001), junio (0.17 a 0.005), octubre (0.10 a 0.01) y diciembre (0.23 a 0.01) las tendencias de probabilidad fueron descendentes (Fig. 6).

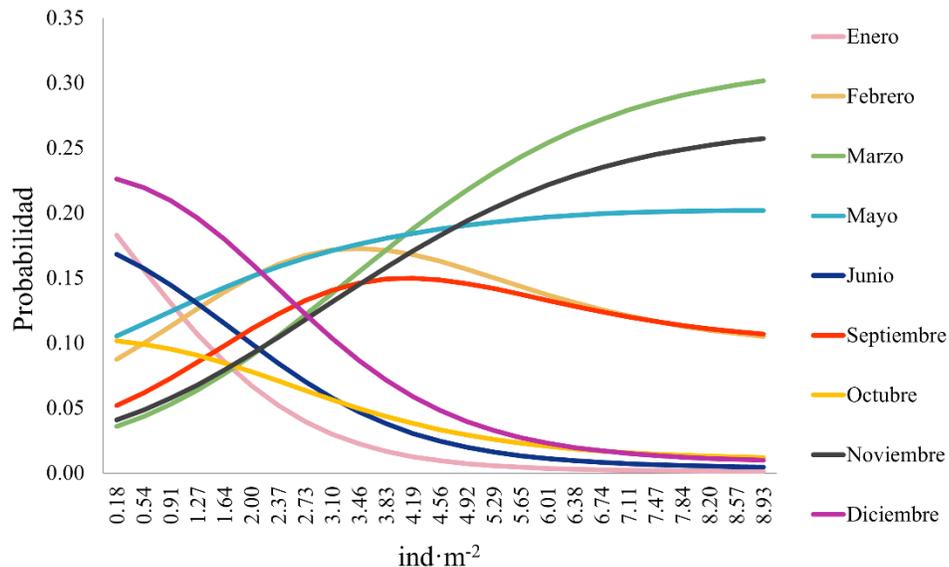


Figura 6. Tendencias mensuales de probabilidad de la densidad de *D. mexicanum* en el periodo previo al evento de mortandad en Bahías de Huatulco.

Para el periodo de muestreo del 2009-2011, se obtuvieron tendencias de probabilidad ascendentes de registrar densidades aproximadas a 0.5 ind·m⁻² hasta 0.8 ind·m⁻² en los meses de enero (0.14 a 0.16), mayo (0.03 a 0.19), junio (0.12 a 0.15), octubre (0.08 a 0.13) y diciembre (0.06 a 0.07). En la mayoría de los meses, con excepción de mayo (0.19 a 0.84), las tendencias de probabilidad fueron descendentes de presentar 1 o más ind·m⁻² (Fig. 7).

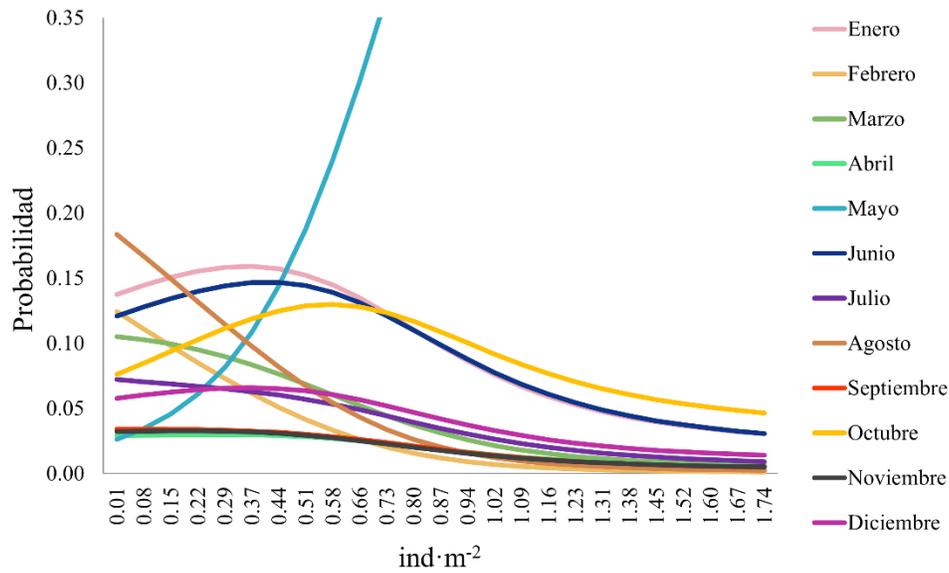


Figura 7. Tendencias mensuales de probabilidad softmax de la densidad poblacional de *D. mexicanum* durante el periodo 2009-2011 para Bahías de Huatulco.

Variación espacial en la densidad de *Diadema mexicanum* entre 2006-2007 y 2009-2011

Se obtuvieron las tendencias de probabilidad de los registros de densidad poblacional del 2006-2007 y se evaluó el cambio en los parámetros poblacionales estudiados. Para IM la tendencia de probabilidad fue descendente (de 0.24 a 2×10^{-6}) de observar hasta $0.83 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$, en la LE la tendencia de probabilidad fue ascendente (3×10^{-3} a 0.99) de observar hasta $8.93 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$. En IC y SA las tendencias de probabilidad fueron descendentes, (0.07 a 2×10^{-4} y 0.67 a 0.00) de registrar hasta 0.99 y $0.47 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ respectivamente (Fig. 8).

En el análisis de la varianza multivariado con permutaciones “PERMANOVA” se obtuvo que previamente al evento de mortandad masiva los sitios SA e IC no presentaron diferencias significativas ($p_{\text{perm}} = 0.061$).

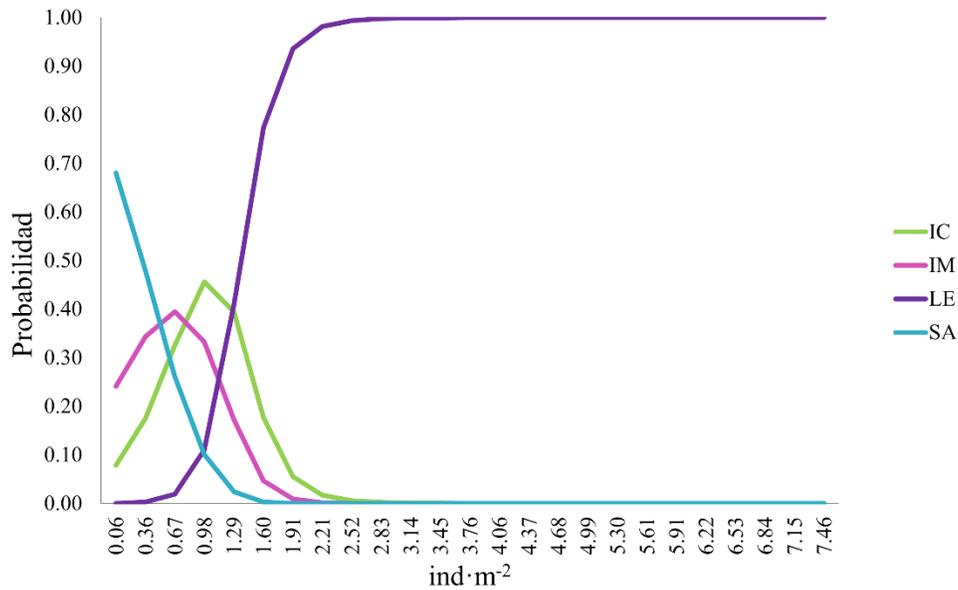


Figura 8. Tendencias de probabilidad softmax de la densidad poblacional de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA) en un área de 20 m², durante el muestreo de 2006-2007.

En los registros de densidad poblacional del 2009-2011, se observó una tendencia de probabilidad ascendente en IM (0.14 a 0.87) de registrar hasta 2.54 ind·m⁻². Mientras que para los demás sitios las tendencias de probabilidad se mantuvieron descendentes, LE mostró una tendencia de 0.32 a 0.01. En IC la tendencia de probabilidad fue de 0.34 a 0.04, mientras que en SA fue de 0.20 a 0.08 (Fig. 9). Con el análisis “PERMANOVA” se registró que después del evento de mortandad masiva las densidades entre SA e IC no presentaron diferencias significativas ($p_{perm} = 0.094$) al igual que entre IC y LE ($p_{perm} = 0.75$).

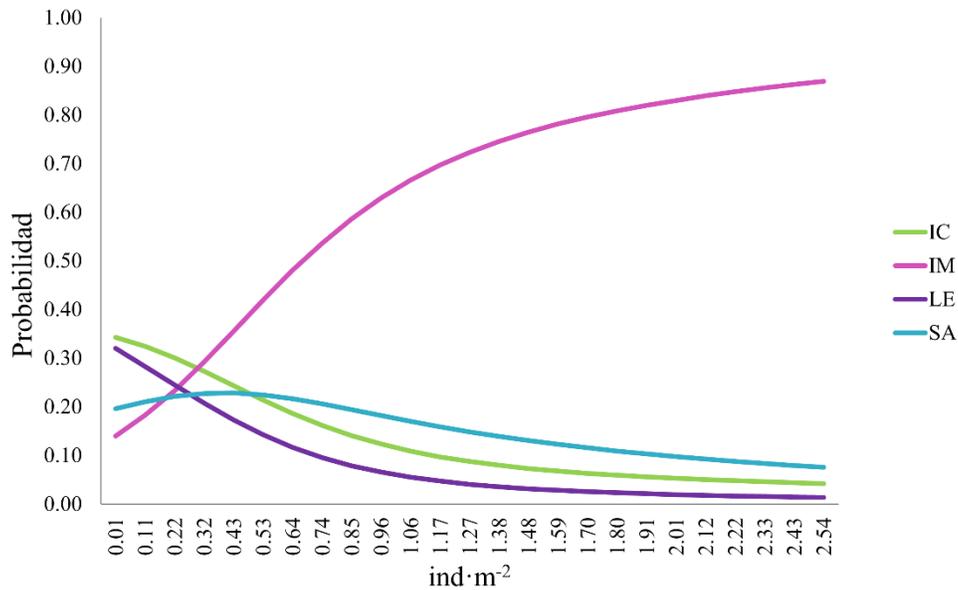


Figura 9. Tendencias de probabilidad softmax de la densidad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA) del 2009 al 2011.

Acorde con el análisis de PERMANOVA, se encontraron diferencias significativas entre las densidades previas y después del evento de mortandad masiva de cada sitio, las cuales fueron comprobadas con los valores de p permutada: IM=0.001, LE=0.001; IC=0.021, SA=0.003. De acuerdo con el mapa perceptual de posicionamiento, se pudo observar que Isla Montosa no mantiene una relación negativa con el evento de mortandad masiva, dado que después del evento la densidad del erizo permaneció elevada. Para las localidades de San Agustín e Isla Cacaluta, las densidades resultaron bajas después del evento de mortandad masiva, mientras que en bahía la Entrega, después del evento, la densidad poblacional del erizo resultó directamente afectada y no relacionada con los demás sitios, tanto antes como después del evento (Fig. 10 y 11).

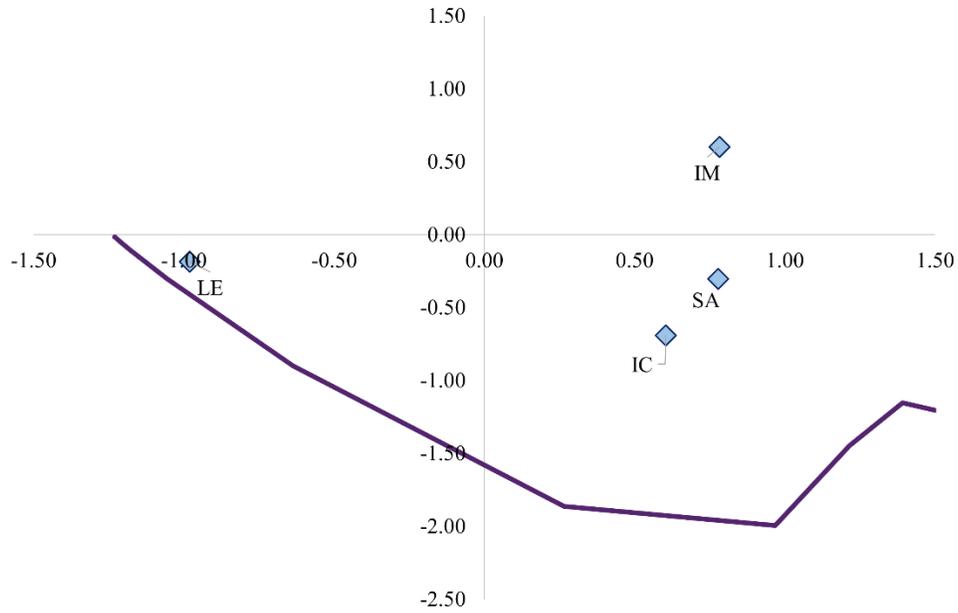


Figura 10. Mapa perceptual de posicionamiento de las localidades de muestreo (rombos) antes del evento de mortandad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA).

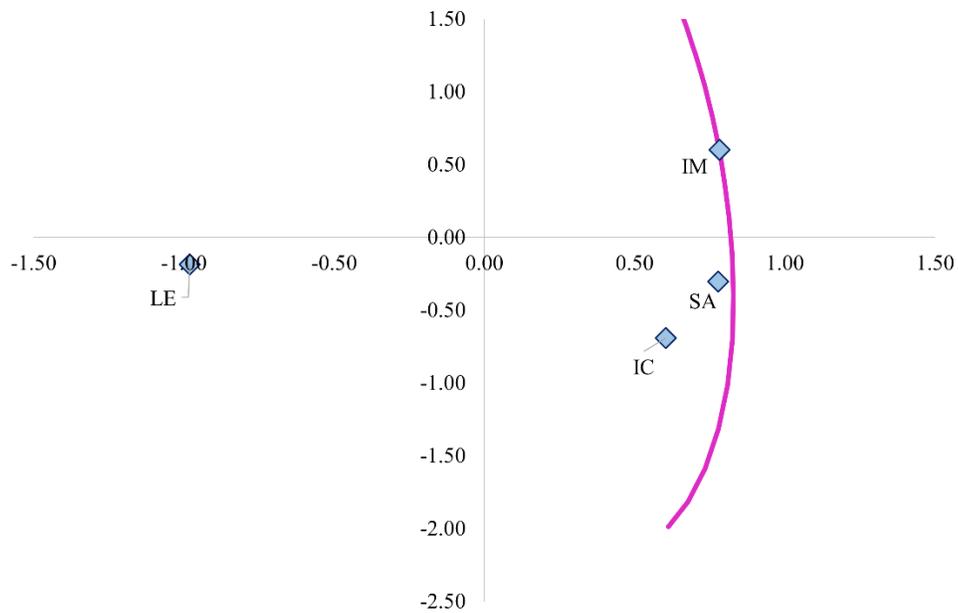


Figura 11. Mapa perceptual de posicionamiento de los sitios de muestreo (rombos) después del evento de mortandad de *D. mexicanum* en isla Cacaluta (IC), isla Montosa (IM), bahía La Entrega (LE), y San Agustín (SA).

Cambios en la densidad poblacional y la distribución espacial de *Diadema mexicanum* después del evento de mortandad masiva

La densidad media en Isla Montosa en el período 2009-2011 superó el valor de la densidad media del 2006-2007 ($Z_c = -0.80$) y en la localidad se registró más del doble de la densidad previa al evento de mortandad (Fig.12).

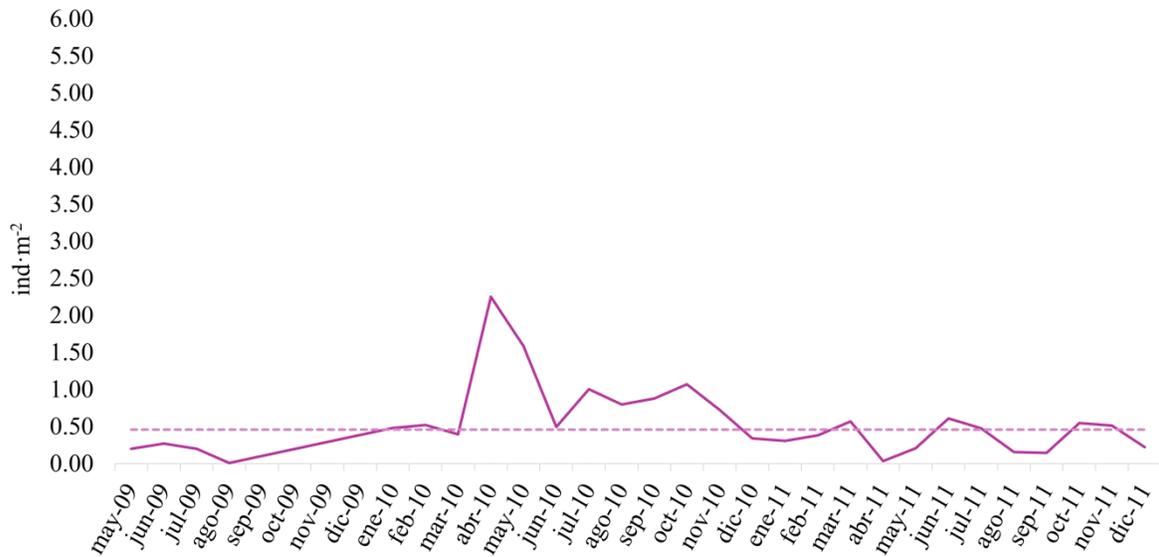


Figura 12. Densidad mensual (línea sólida) de Isla Montosa en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previa al evento de mortandad masiva.

La densidad media del 2009-2011 en bahía La Entrega no alcanzó el valor de la densidad media del 2006-2007 ($Z_c = 5.08$), sin embargo, después del evento de mortandad masiva, en la localidad se recuperó el 3.57% de la densidad previa (Fig.13).

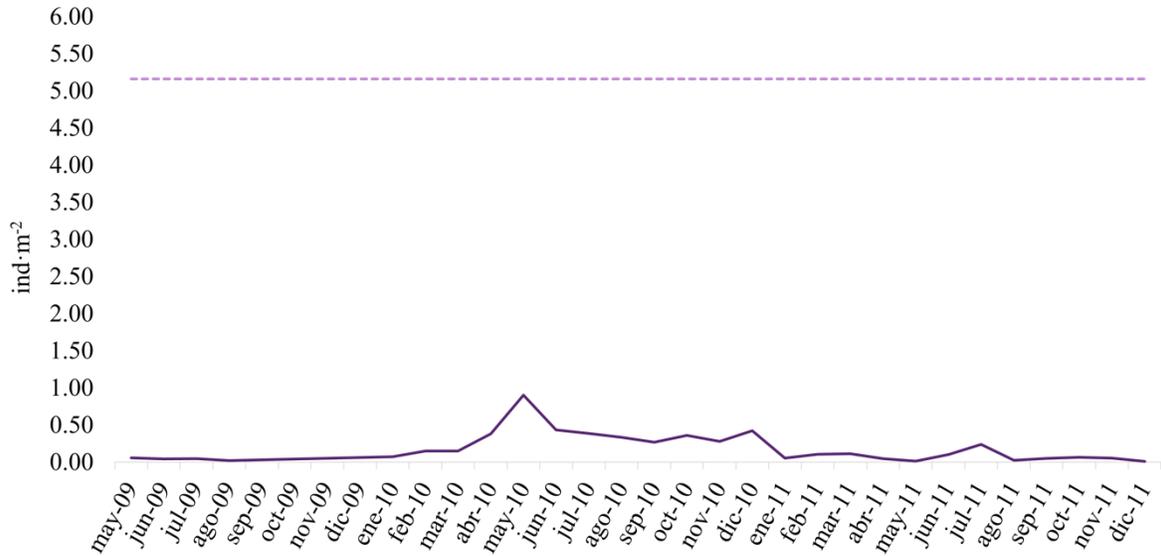


Figura 13. Densidad mensual (ind·m⁻²) (línea sólida) en la bahía La Entrega en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previa al evento de mortandad masiva.

La densidad media en Isla Cacaluta del 2009-2011 fue menor que el valor calculado para 2006-2007 ($Z_c = 3.66$) no obstante, en la localidad se ha recuperado cerca de la mitad (48.94%) de la densidad promedio que se tenía antes de ocurrir el evento (Fig.14).

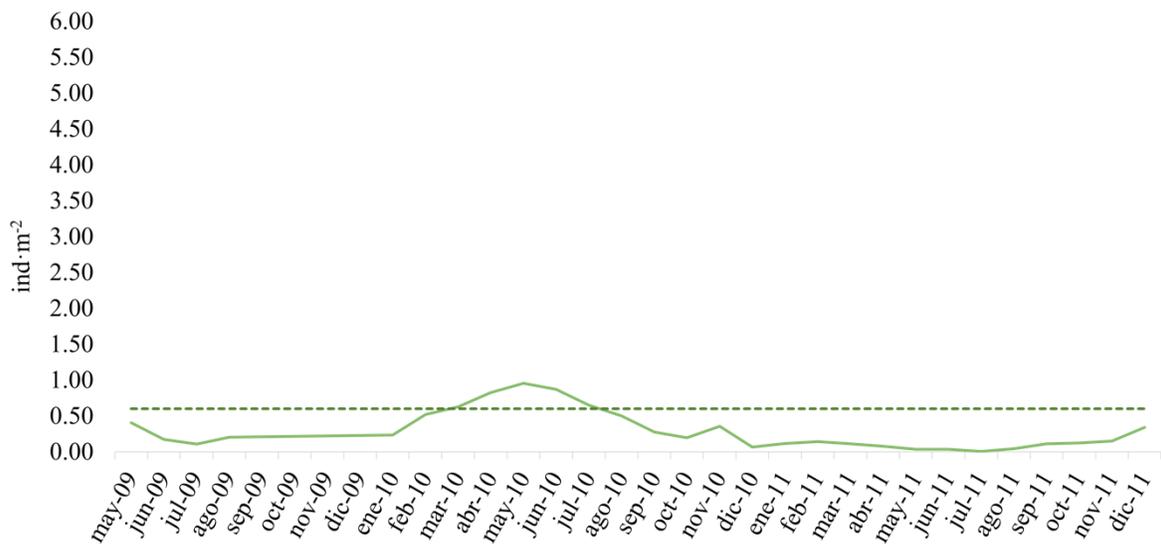


Figura 14. Densidad mensual (línea sólida) de Isla Cacaluta en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) previo al evento de mortandad masiva.

En 2009-2011 la densidad media del erizo en San Agustín resultó cercana al valor registrado en 2006-2007 ($Z_c = 5.08$) por lo que en la localidad se ha recuperado el 88.5% de la densidad promedio previa al evento de mortandad (Fig.15).

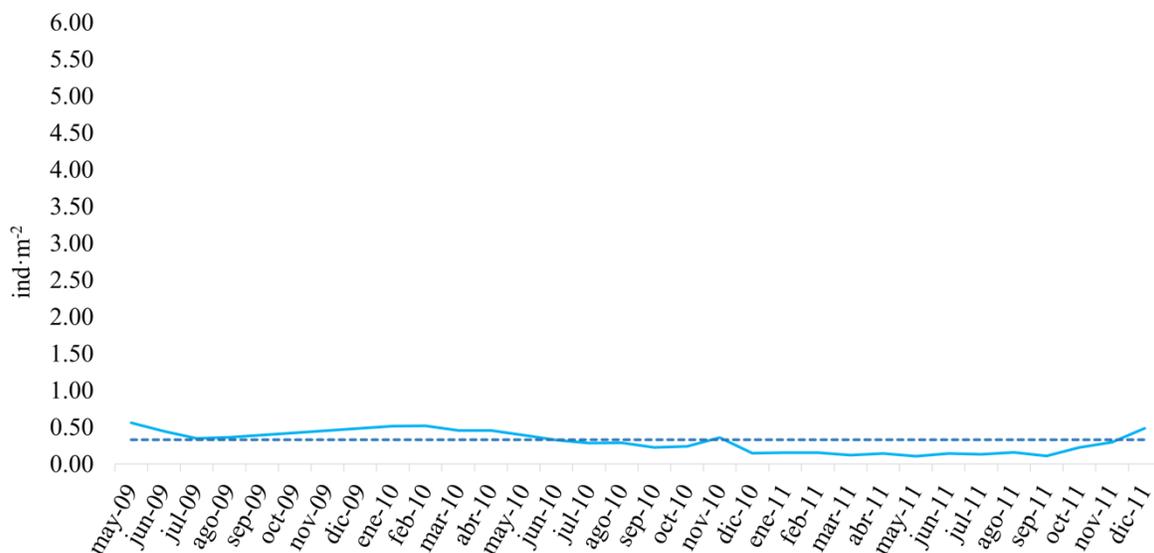


Figura 15. Densidad mensual (ind·m⁻²) (línea sólida) de *D. mexicanum* en 2009-2011 y la densidad promedio (línea punteada) de 2008-2007 en San Agustín.

En cuanto a la distribución espacial de *D. mexicanum* en las localidades de muestreo, se calculó la tendencia de probabilidad de presentar distribución agregada o aleatoria a partir de los registros de densidad y distribución del 2009-2011. De este modo, las poblaciones de *D. mexicanum* presentaron una tendencia de probabilidad descendente (0.71 a 0.02) de mantener una distribución aleatoria y una tendencia de probabilidad ascendente (0.29 a 0.98) de mantener una distribución agregada cuando la densidad es mayor a 0.61 ind·m⁻² (Fig. 16).

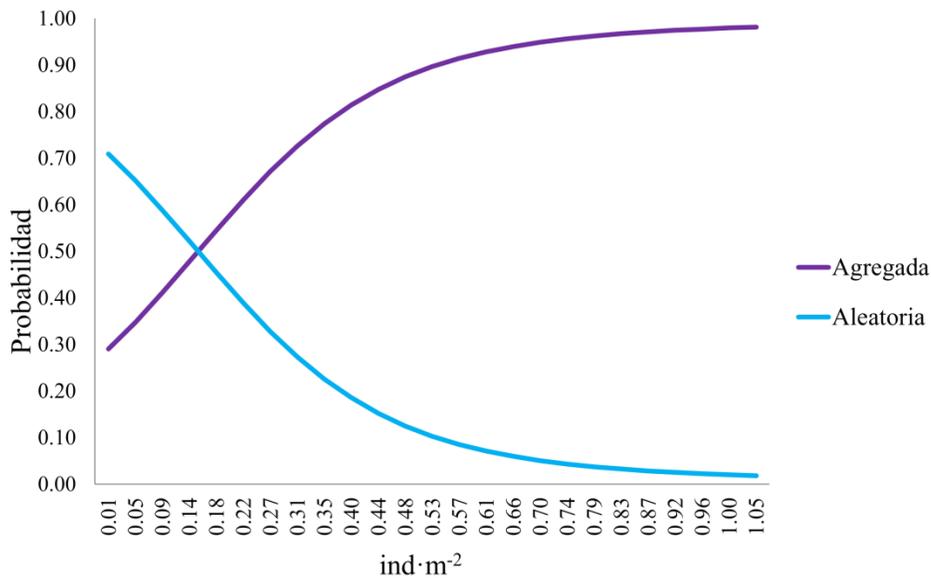


Figura 16. Tendencia global de distribución agregada o aleatoria de *D. mexicanum*, en todas las localidades de estudio con respecto a la densidad poblacional.

DISCUSIÓN

Los diademátidos se pueden encontrar en densidades de 0.001 hasta 30 ind·m⁻² (Birkeland 1989) y en el caso de la densidad de *D. mexicanum*, puede ser entre 0.008 y 9.5 ind·m⁻², aunque en condiciones particulares su densidad puede disminuir a cero o incrementar hasta a 150 ind·m⁻² (Benítez-Villalobos 2009, Alvarado *et al.* 2015) como respuesta a perturbaciones drásticas de los parámetros ambientales, disponibilidad de refugio, alimento, depredadores, enfermedades (Zamorano & Leyte-Morales 2009).

Existen diversas investigaciones sobre eventos de mortandad masiva de erizos, en las que se caracteriza a las poblaciones y se mantienen registros continuos de sus parámetros poblacionales (Williams *et al.* 1986, Huges *et al.* 1987, Carpenter 1990, Lessios 1988, 2005, Arias Barreto *et al.* 2018) sin embargo, para las poblaciones de *D. mexicanum* se ha publicado poco después del evento de mortandad masiva del 2009 (Tabla IV).

En Oaxaca, previo al 2009, la densidad del erizo *D. mexicanum* se mantuvo relativamente constante (>0.33 ind·m⁻²) (Herrera-Escalante *et al.* 2005, Benítez-Villalobos *et al.* 2008, López-Pérez *et al.* 2008). Durante ese tiempo la densidad poblacional más elevada se

registraba en LE (de 3.4 a 7.5 ind·m⁻²), mientras que en los demás sitios las densidades fueron menores a 1 ind·m⁻². No obstante, las densidades fueron congruentes con las registradas a lo largo del PTO. En Jalisco se han reportado densidades de 0.45 ind·m⁻² (López-Urriarte *et al.* 2009) y en Punta los Frailes, Ecuador, Sonnenholzner & Lawrence (2001) registraron una densidad de 0.73 ind·m⁻², mientras que, en Isla del Coco, Costa Rica, se han observado de 0.05 a 11.4 ind·m⁻² (Guzmán & Cortez 1992, Alvarado *et al.* 2012, 2016 a-b).

Los resultados de este trabajo muestran que existió una disminución drástica en la densidad poblacional de LE y en menor medida de SA e IC. La densidad media calculada para el 2006-2007 de LE fue menor a las reportadas por Hernández-Ballesteros (2002), Herrera-Escalante *et al.* (2005), Zamorano & Leyte-Morales (2005) pero mayor a las encontradas por Benítez-Villalobos *et al.* (2008) y Díaz-Martínez (2015) (Tabla III).

Por otro lado, la densidad calculada en SA fue menor a la observada por Herrera-Escalante *et al.* (2005) y ligeramente mayor a la encontrada por Benítez-Villalobos *et al.* (2008), mientras que la densidad obtenida para IC fue mayor a la reportada en trabajos anteriores (Benítez-Villalobos *et al.* 2008, López-Pérez *et al.* 2008). En IM, la densidad del erizo resultó más elevada que la calculada por Benítez-Villalobos *et al.* (2008) pero no superior a la reportada por Díaz-Martínez (2015) y Herrera-Escalante *et al.* (2005) (Tabla. III).

Tabla III. Densidades poblacionales (ind·m⁻²) reportadas en las localidades de muestreo y las densidades medias calculadas, previo al evento de mortandad masiva del erizo.

Referencia	Hernández-Ballesteros 2002	Herrera-Escalante <i>et al.</i> 2005	Zamorano & Leyte-Morales 2005	López-Pérez <i>et al.</i> 2008	Benítez-Villalobos <i>et al.</i> 2008	Díaz-Martínez 2015	Este trabajo
IM	-	2.9	-	-	0.36	1.2	0.46
LE	7.5	6.8	5.96	-	4.17	3.4	5.16
IC	-	-	-	0.46	0.48	-	0.6
SA	-	1.02	-	-	0.26	-	0.33

Las densidades obtenidas en los sitios de muestreo durante 2009-2011 resultaron menores a las registradas por otros autores (Benítez-Villalobos 2009, López-Yllescas 2012). En IC, la densidad del erizo no ha sido calculada después del 2009, sin embargo, la estimada en dicho

periodo resultó menor a las registradas por López-Pérez *et al.* (2008), Benítez-Villalobos *et al.* (2008), e incluso menor a la obtenida en 2006-2007 (Tabla IV).

Tabla IV. Densidades poblacionales ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) reportadas en las localidades de muestreo después del evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* y las densidades medias calculadas en el presente trabajo.

Referencia	Benítez-Villalobos 2009	López-Yllescas 2012	Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos 2015	Este trabajo
IM	-	-	1.29	0.58
LE	0	0.54	-	0.19
IC	-	-	-	0.2
SA	-	0.49	0.64	0.26

La disminución de las densidades poblacionales podría indicar que el evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* no solo afectó a LE, sino también a las localidades aledañas, tal como lo mencionó Benítez-Villalobos (2009). En contraste, la población de IM fue la única que presentó un incremento con respecto a la densidad media estimada en 2006-2007. La población de SA recuperó más de la mitad de la densidad media previa al evento, la de IC cerca de la mitad y LE menos del 4% (Fig. 12-15). Dicha diferencia en la recuperación de las poblaciones podría estar influenciada por las condiciones particulares de cada localidad (hábitat disponible, ubicación geográfica y dinámica de la zona). Principalmente la cantidad de coral muerto y la tasa de sedimentación, así como la disposición de lugares para alojarse, de manera que su densidad depende de la disponibilidad de recursos y con ello que el sitio sea rocoso, tenga coral vivo y/o muerto (Mortensen 1940, Bauer 1980, Alvarado *et al.* 2014).

De acuerdo con Alvarado *et al.* (2012) y Eakin (2001), *D. mexicanum* se alimenta principalmente de las algas que crecen sobre coral muerto, por lo que tiene preferencia por arrecifes con gran cantidad de ese tipo de sustrato. En ese sentido, en el arrecife de IM existe mayor porcentaje de coral muerto y en consecuencia mayor disponibilidad de alimento para los erizos, lo que lo vuelve un sitio propicio para la población de *D. mexicanum* (Rojas-Montiel 2013).

Al incrementarse la complejidad estructural física de un hábitat, aumenta significativamente la cantidad de erizos de mar (Clemente & Hernández 2008). Leyte-Morales (2001) y López-López (2011) describieron a IM con un ambiente heterogéneo y complejo, integrado por siete especies de coral, gran cantidad de coral muerto y rocas; lo que posiblemente, ha propiciado el incremento de *D. mexicanum* desde 2006-2007 a 2009-2011. Además de que IM es una zona dinámica, en la que los altos niveles de sedimentación ($653.31 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), principalmente durante el periodo de lluvias se ven contrarrestados por la turbulencia del agua, la cual permite la remoción del sedimento (Granja-Fernández & López-Pérez 2008) optimizando así el ramoneo y desplazamiento de los erizos. Adicionalmente, la influencia del turismo es menor, debido a que solo tiene acceso por vía marina.

En cuanto a SA, Granja-Fernández & López-Pérez (2008) describieron al sitio como de menor sedimentación que IM y poco dinámico, constituyendo un ambiente homogéneo, conformado principalmente por *Pocillopora* spp., lo que seguramente hace que tenga menor densidad de erizos que IM, pero no menos que LE.

En el análisis PERMANOVA se observó que las densidades de SA e IC no presentaron diferencias significativas, tanto previamente como después del evento de mortandad masiva. Lo cual podría estar relacionado a que los diademátidos son típicamente más abundantes en hábitats protegidos que en áreas directamente expuestas al impacto de las olas (Foster 1987), por lo que la recuperación de *D. mexicanum* y falta de diferencias entre ambos sitios podría deberse a que SA e IC son sitios que se encuentran más protegidos del oleaje.

Después de la mortandad masiva, la densidad de *D. mexicanum* disminuyó en LE tanto como en IC, por lo que no hubo evidencia de diferencias significativas entre estas localidades. En ese sentido, SA, IC y LE compartían densidades menores a $0.3 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ (Tabla IV), lo cual podría estar relacionado con la cercanía de los sitios, así como a sus condiciones particulares como disponibilidad de alimento, sedimentación y complejidad estructural.

En el contexto temporal, en las figuras 12, 13 y 14 del 2009-2011 se observaron en IM, LE e IC incrementos de densidad poblacional de *D. mexicanum* durante la temporada de surgencias del 2009-2010. Además, se cuantificó un incremento marcado en mayo del 2010. El incremento de las densidades en mayo puede estar relacionado con la reproducción de la especie, ya que en otras localidades se han observado periodos de mayor intensidad

reproductiva de mayo a septiembre (Espino-Barr *et al.* 1996). En estudios realizados en Panamá y México se determinó el periodo reproductivo de *D. mexicanum* desde abril a noviembre (Alvarado *et al.* 2004) y de manera puntual para Oaxaca, el periodo de madurez en ambos sexos va de abril a agosto, mientras que el desove de julio a octubre (Benítez-Villalobos *et al.* 2015).

Para el 2010, se observaron densidades fluctuantes desde octubre a diciembre, mientras que en los meses siguientes se evidenció mayor estabilidad en las densidades poblacionales (Fig. 5). Tal como lo mencionaron Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos (2015) para IM y SA, hay fluctuaciones menos amplias de densidad a partir de los primeros meses del 2011. Esto permite suponer que en todas las localidades el efecto de la mortandad perduró hasta finales del 2010. Además, se han registrado eventos de mortandad de diademátidos prolongados *eg*: el evento de *D. antillarum* del Caribe y del Atlántico occidental que persistió desde enero de 1983 hasta febrero de 1984 (Arias-Barreto *et al.* 2018).

En ambos periodos de muestreo se lograron observar tendencias mensuales ascendentes de probabilidad en los meses de marzo, mayo, junio, septiembre, octubre y noviembre. Por lo que dicho incremento en las densidades de los erizos podría estar relacionado con la temporada de lluvias, tal como lo mencionaron Zamorano & Leyte-Morales (2009) con poblaciones de *D. mexicanum* en Zihuatanejo y Acapulco, donde reportaron el incremento considerable de las densidades del erizo durante la época de lluvias, en respuesta a cambios en la temperatura, salinidad, contenido de oxígeno disuelto y transparencia del agua.

En el presente estudio se observó que los erizos constantemente se mantienen agregados, además de que su densidad y grado de agregación se incrementan durante la temporada reproductiva. De acuerdo con los estudios en la región de Bahías de Huatulco sobre *Diadema mexicanum*, en los que se evalúa su reproducción respecto al desarrollo gonadal (Benítez-Villalobos *et al.* 2015), así como de parámetros poblacionales: densidad, distribución y mortandad relacionados con parámetros ambientales (Benítez-Villalobos *et al.* 2008, Díaz-Martínez *et al.* 2015) se ha registrado que los erizos tienden a agregarse más durante la temporada reproductiva, cuando ocurre la maduración y el desove (mayo a septiembre), lo que coincide con la temporada de lluvias, como se observó en las poblaciones de Guerrero (Zamorano & Leyte-Morales 2009).

Por lo tanto, en esta investigación se evidenció que los erizos se mantuvieron agregados en la mayoría de los meses después del evento de mortandad masiva (Tabla II). Considerando las tendencias de probabilidad obtenidas para la distribución espacial del erizo se pudo observar que en densidades mayores a $0.61 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, los erizos mantienen una probabilidad alta de mantenerse agregados, incluso hasta densidades de $0.15 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, de lo contrario presentan mayor probabilidad de permanecer de manera aleatoria (Fig.12). Díaz-Martínez (2010) registró en IM y LE una distribución agregada en todos los meses con oscilaciones en la intensidad de agregación; de manera que la especie puede mantener su distribución agregada a pesar de presentar densidades menores a las obtenidas previamente al evento, incluso cuando las densidades son inferiores a $1 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$.

Consecuentemente, se ha observado en bahía La Entrega y localidades aledañas cambios importantes en la comunidad íctica como posible causa de la desaparición del erizo. Entre esos cambios se ha registrado el incremento en la abundancia de peces carnívoros y a su vez una mayor incidencia de especies que de acuerdo con la literatura se alimentan de *D. mexicanum* como *Sufflamen verres*, *Bodianus diplotaenia*, *Arothron meleagris* *Canthigaster punctatissima*, *Holacanthus passer* (Alvarado com. pers. 2022, Benítez-Villalobos *et al.* 2015a). Lo anterior aparentemente provoca que los erizos utilicen la formación de grupos como estrategia de protección para evitar su depredación.

De acuerdo con Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos (2015) las poblaciones de *D. mexicanum* presentaron una distribución agregada, tal como se ha reportado para otras especies del género *Diadema* (Levitan 1988c, Maciá *et al.* 2007, Díaz-Martínez 2010).

Posiblemente la distribución agregada de *D. mexicanum* sirva como estrategia de protección contra los depredadores, dado que en observaciones en campo se han visto agrupaciones heterogéneas agregadas en las que los erizos de menor talla se mantienen en el centro de los grupos (Benítez-Villalobos com. pers. 2022). Pearse & Arch (1969) y McClanahan (1988) mencionan que las agregaciones de los erizos funcionan como unidades sociales protectoras para evitar a algunos depredadores como los peces balistidos, carángidos, diodóntidos, lábridos, ostrácidos, pomadasidos, espáridos y tetradóntidos, así como algunos gasterópodos y langostas (Randall *et al.* 1964).

La comparación de las densidades previas y después del evento de mortandad masiva evidenció diferencias significativas, lo cual resulta pertinente después de conocer los cambios de densidad, así como la recuperación de cada población. De manera visual, a partir de los mapas perceptuales (Fig. 10 y 11) se logró conocer la correspondencia de cada sitio con respecto a las densidades obtenidas en ambos periodos, lo cual muestra que el evento de mortandad masiva no repercutió de la misma manera en las poblaciones de *D. mexicanum*, puesto que las características de cada localidad son particulares.

De manera particular, la población del erizo en IM no tuvo un efecto negativo, por lo que su correspondencia es mayor con los resultados del segundo periodo (Fig.11). En cambio, para LE su correspondencia es muy alta en el primer periodo, debido a que la población de *D. mexicanum* mantenía una densidad superior a la de los otros sitios, mientras que en el segundo periodo su correspondencia fue la más baja.

Las localidades de IC y SA se observaron cercanos entre ellos en ambos gráficos (Fig. 10 y 11), lo cual podría estar relacionado con la similitud de sus densidades. Sin embargo, SA se encontró más correspondido con las densidades posteriores al evento que IC, lo que evidencia que la recuperación del erizo en SA fue más rápida que en IC. Lo observado en la segunda figura coincide con lo presentado por Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos (2015), quienes mencionaron que IM y SA se vieron menos afectadas por el evento de mortandad que LE, debido a la complejidad estructural física de cada hábitat.

De acuerdo con Bauer (1980) y Mortensen (1940) la especie es capaz de aprovechar una gran variedad de condiciones y su dieta está determinada más por la disponibilidad de alimento en los sitios, que por sus preferencias alimenticias (Alvarado *et al.* 2014). En ese sentido y de acuerdo con los resultados, posiblemente las diferencias de densidades y de recuperación de cada población de *D. mexicanum* estén vinculadas con la complejidad del hábitat, así como del aprovechamiento que realiza el erizo de los recursos; ya que las densidades más altas se observaron en IM con respecto a SA (Granja-Fernández & López-Pérez 2008). Sin embargo, para poder corroborar esa relación, haría falta evaluar el tipo de sustrato que prevalece en cada localidad y su efecto sobre la recuperación de las poblaciones del erizo.

Dentro de los diademátidos, *Diadema antillarum* ha recibido mayor atención desde el evento de mortandad masiva de 1983, lo que ha permitido una extensa investigación sobre sus procesos de recuperación y de cambio de fase en los arrecifes (Hughes 1994, Aronson *et al.* 2004, Bellwood *et al.* 2004). Mientras que para *D. mexicanum* han sido escasos los estudios; teniendo en cuenta que después de un evento de mortandad masiva de erizos, se observan cambios en las comunidades como: modificaciones en la cobertura de coral y/o cambios graduales en la cobertura de algas (López-Pérez *et al.* 2015).

La mortandad masiva de *D. mexicanum* tiene más de una década de haber ocurrido en LE y solo se ha realizado un estudio en relación con la cobertura de algas en el sitio (López-Yllescas 2012). Además de que no existen trabajos que describan la estructura de la comunidad de algas antes del evento de mortandad. Lo anterior tiene como consecuencia que no se pueda precisar claramente si existió un cambio de fases o si la población del erizo se ha recuperado exitosamente. Después de 20 años del evento de mortandad masiva de *D. antillarum*, Lessios (2005) encontró una recuperación insignificante de su densidad, sugiriendo que la población tardaría mucho en recuperarse.

La abundancia y los efectos de los equinoideos adultos son más estables que los de los peces herbívoros o los microherbívoros (Carpenter 1986), lo que probablemente provoca que las poblaciones de *D. mexicanum* en La Entrega, isla Cacaluta y San Agustín tarden en recuperar la densidad previa al evento, tal como se propuso después de tres años de la mortalidad masiva de *D. antillarum*. (Hughes *et al.* 1987). Varios meses después del evento de mortandad de *D. mexicanum* se inició un estudio de la comunidad íctica en La Entrega, Dos Hermanas e Isla Montosa, en el que se reportó inestabilidad en la comunidad íctica con incremento gradual de peces herbívoros, carnívoros y planctívoros (Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez 2015). No obstante, faltan estudios que revelen la estructura íctica actual y el impacto del evento de mortandad en otras comunidades.

En esta investigación, los modelos de redes neuronales permitieron generar tendencias de probabilidad que facilitaron la visualización global de los datos, aun cuando se contaba con muchos registros de cero. Así mismo permitieron calcular datos que no fueron tomados *in situ* (meses en los que no se hizo muestreo), lo cual los convirtió en una herramienta importante para los análisis estadísticos y respaldo de la información bibliográfica.

Igualmente, el uso de modelos neuronales resultó enriquecedor en la simulación de tendencias de probabilidad, las cuales ayudaron a conocer las densidades poblacionales más y menos probables, así como las distribuciones espaciales del erizo con más y menos probabilidad, para finalmente calcular el porcentaje de recuperación de cada población de *D. mexicanum*. Posiblemente si se contara con suficientes datos para asegurar su confiabilidad, los modelos de redes neuronales podrían enriquecer estudios de este tipo si se simulara al menos un año de muestreo. Adicionalmente, es esencial evaluar la repuesta de las comunidades a más de una década de haber ocurrido el evento de mortandad, para conocer la recuperación de los erizos y el estado de los arrecifes. Además de complementar con trabajos que evalúen, contrasten y refuercen la información de parámetros poblacionales del erizo *in situ*, junto con su reproducción. Así como el tipo de sustrato que prevalece en cada lugar, para conocer el aprovechamiento y la influencia que tiene el hábitat en la recuperación de las poblaciones del erizo.

CONCLUSIONES

Los registros de densidad poblacional de *D. mexicanum* previos al 2009, fueron consistentes con los reportados a lo largo del PTO. La densidad más elevada fue en LE con 5.16 ind·m⁻², mientras que en los demás sitios las densidades fueron menores a 1 ind·m⁻². La más baja fue en SA con 0.33 ind·m⁻² después en IM e IC con 0.46 y 0.60 ind·m⁻² respectivamente. En este trabajo se realizó la comparación de las densidades previas y después de la mortandad, las cuales permitieron encontrar diferencias significativas en cada uno de los sitios de muestreo. De modo que con esta investigación se pudieron observar cambios de las poblaciones de *D. mexicanum* como repuesta al evento de mortandad masiva del 2009, indicando así que el evento afectó a LE y sitios aledaños. Para 2009-2011 la densidad media más alta se registró en IM con 0.58 ind·m⁻², seguida de SA, IC y LE con 0.26, 0.20 y 0.19 ind·m⁻² respectivamente. De igual forma, se lograron identificar incrementos de densidad poblacional en los meses de abril y mayo del 2010 y disminución en el número de organismos en mayo, julio y agosto del 2009, así como en diciembre del 2010. Lo que permite suponer que en todos los sitios el efecto de la mortandad perduró hasta finales del 2010. No obstante, el estado de recuperación de las poblaciones fue particular en cada sitio: IM y SA recobraron más del 50% de la densidad promedio del 2006-2007 con 120.09 y 88.5% respectivamente; a diferencia de IC

y LE con 48.94 y 3.57% respectivamente. Por lo que, el evento de mortandad masiva no repercutió de la misma manera en las poblaciones, lo cual podría estar relacionado con la complejidad del hábitat de cada localidad, la cantidad de coral muerto y sedimentación, así como del aprovechamiento de los recursos que realizan los erizos. La población de IM sobresalió por no presentar efecto negativo por el evento, además de vislumbrar como un sitio propicio para *D. mexicanum*. Al realizar el análisis de distribución con el índice de Morisita se observó un patrón de distribución agregada en las poblaciones del erizo, la cual fue comprobada por una tendencia de probabilidad ascendente en densidades mayores a 0.61 ind·m⁻². De modo que la especie puede mantener su distribución agregada incluso cuando las densidades son inferiores a 1 ind·m⁻² como posible estrategia de protección contra los depredadores, además incrementar su grado de agregación durante la temporada reproductiva. Cabe destacar que en esta investigación los modelos de redes neuronales facilitaron la visualización global de los datos y por ende los convirtió en una herramienta importante para los análisis estadísticos y respaldo de la información bibliográfica. No obstante, sería conveniente proponer estudios que evalúen la repuesta de las comunidades y así conocer la recuperación de los erizos y el estado actual de su hábitat con dicha herramienta, dado que para las poblaciones de *D. mexicanum* se ha publicado muy poco después del evento de mortandad masiva del 2009.

REFERENCIAS

Alvarado J.J., J. Cortés, H.M. Guzmán & H. Reyes-Bonilla. 2016 a. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reef. *Marine Ecology*.

Alvarado J.J., J. Cortés, H.M. Guzman & H. Reyes-Bonilla. 2016 b. Distribution, size and diet of *Diadema mexicanum* (Echinoidea) along the Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Aquatic Biology* 24: 151-161.

Alvarado, J.J. & Chiriboga, A. 2008. Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Revista de Biología Tropical*, 56(2): 99-111.

Alvarado, J.J. 2004. Abundancia del erizo de mar *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867) (Echinoidea: Diadematidae) en aguas del Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 52: 911-913.

Alvarado, J.J., J. Cortés, & H. Reyes-Bonilla. 2012. Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Revista de Biología Tropical*. 60, 121-132.

Alvarado, J.J., H. Reyes-Bonilla & F. Benítez-Villalobos. 2015. *Diadema mexicanum*, erizo de mar clave en los arrecifes coralinos del Pacífico Tropical Oriental: lo que sabemos y perspectivas futuras (Diadematoida: Diadematidae). *Revista de Biología Tropical*. 63 (2): 135-157.

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., M.J.E Capay & E.D Ruter van Steveninck. 1984. Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 105-108.

Bates A.E., B.J. Hilton & C.D.G. Harley. 2009. Effects of temperature, season and locality on wasting disease in the keystone predatory sea star *Pisaster ochraceus*. *Dis Aquat Org* 86:245–251.

Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folke & M. Nystro'm. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827–833.

Benítez-Villalobos F., E. Castillo-Lorenzano & G.S. González-Espinoza. 2008a. Listado taxonómico de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Echinoidea) de la costa de Oaxaca en el Pacífico sur mexicano. *Revista de Biología Tropical*. 56 (3): 75-81.

Benítez-Villalobos, F. & O. Valencia-Méndez. 2015. Consecuencias de la mortandad masiva del erizo *Diadema mexicanum* (Diadematoida: Diadematidae) sobre la comunidad íctica arrecifal en bahía La Entrega, Huatulco, México. *Revista de Biología Tropical*. 63 (2): 159-171.

Benítez-Villalobos, F. 2001. Comparación de la comunidad de equinodermos, asociados a arrecifes, en dos localidades de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*, 5(13):19-24.

Benítez-Villalobos, F., J.P. Díaz-Martínez & M. Martínez-García. 2009. Mass mortality of the sea urchin *Diadema mexicanum* in La Entrega at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Coral Reefs*. 28: 1017.

Benítez-Villalobos, F., M.T. Domínguez, M.T. Gómez & R.A. López Pérez. 2008b. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 56 (3): 255-263.

Benítez-Villalobos, F., O.H. Avila-Poveda, J.P. Díaz-Martínez & A.R. Bravo-Ruiz. 2015. Gonad development stages and reproductive traits of *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) from Oaxaca, Mexico. 59, (4): 237–249.

Carpenter, R.C. 1990a. Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*. 104: 67-77.

Carpenter, R.C. 1990b. Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology*. 104: 79-86.

Cohen-Rengifo, M.A. 2008. Equinodermos del santuario de fauna y flora Malpelo, Pacífico Colombiano. Tesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.

Daniel, W.W. 2005. 4a Ed. Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa, México, 755pp.

Díaz-Martínez, J.P., F. Benítez-Villalobos & A. López-Serrano. 2014. Density, spatial distribution and mortality rate of the sea urchin *Diadema mexicanum* (Diadematoida: Diadematidae) at two reefs of Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 63 (2): 173-182.

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

Edmunds, P.J. & R.C. Carpenter. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile coral on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Science*.98(9): 5067-5071.

Espino-Barr, E., R. Cibrián-Rodríguez, & A. García-Boa. 1996. Estructura y densidad de la población del erizo tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. *Ciencia Pesquera*, 12:60-67.

Feehan, C.J., & R.E. Scheibling. 2014. Effects of sea urchin disease on coastal marine ecosystems. *Marine Biology*, 161, 1467–1485.

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

Glynn, P.W., J.E.N. Veron, & G.M. Wellington. 1996. Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15:71-99.

Granja-Fernández, M.R. & R.A. López-Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. 56 (3): 1179-1187.

Hair, J.F., W.C. Black, B.J. Babin & R.E. Anderson. 2010. *Multivariate data analysis*. 7a. Ed. Pearson, 758.

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

Hernández J.C., C. Sangil & J. Lorenzo-Morales. 2020. Uncommon southwest swells trigger sea urchin disease outbreaks in Eastern Atlantic archipelagos. *Nature Notes. Ecology and Evolution*. 7963-7970.

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 de maestría, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México.

- 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. *Revista de Biología Tropical*. 53(3): 263-273.
- Hickman, C.P. 1998. A field guide to Sea Stars and other Echinoderms of Galápagos. Lexington: Sugar Spring Press.
- Hooker, Y., F.A. Solís-Marín & M. Llellish. 2005. Equinodermos de las Islas Lobos de Afuera (Lambayeque, Perú). *Rev. Peru. Biol.* 12(1): 77-82.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Hughes, T.P., D.C. Reed & M. Boyle. 1987. Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *J Exp Mar Biol Ecol*, 113: 39-59.
- Hughes, T.P., N.A.J. Graham, J.B.C. Jackson, P.J. Mumby & R.S. Steneck. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol Evolut* 25: 633–642.
- Kuempel, C.D. & A.H. Altieri. 2017. The emergent role of small-bodied herbivores in preempting phase shifts on degraded coral reefs. *Cientific Reports*. 7:39670
- Lessios H.A., D.R. Robertson & J.D. Cubit. 1984a. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 226(4672): 335-337.
- Lessios H.A., J.D. Cubit, D.R. Robertson, M.J. Shulman, M.R. Parker, S.D. Garrity & S.C. Levings. 1984b. Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. *Coral Reefs*. 3: 173-182.
- Lessios, H.A. 1988a. Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19: 371-393.
- Lessios, H.A. 1988b. Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panamá. *Marine Biology*. 99: 515-526.
- Lessios, H.A. 1995. *Diadema antillarum* 10 years after mass mortality: still rare, despite help from a competitor. *Proc. R. Soc. Lond.* 259: 331-337.
- Lessios, H.A. 2005. *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs*.24: 125-127.
- Lessios, H.A., P.W. Glynn & D.R. Robertson. 1983. Mass mortalities of coral reef organisms. *Science*. 222(4625): 715.

Levitan, D.R. 1988c. Asynchronous spawning and aggregative behavior in the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi). En R. D. Burke, P. V. Mladenov, P. Lambert y R. L. Parsley (Eds.), Echinoderm biology, Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference. Rotterdam, Netherlands: A. A. Balkema. 181- 186.

Levitan, D.R. 1988a. Algal-urchin biomass responses following mass mortality of *Diadema antillarum* Philippi at Saint John, U.S. Virgin Islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119: 167-178.

Levitan, D.R. 1989. Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology.* 70(5): 1414-1424.

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

Liddell, W.D., & S.L. Ohlhorst. 1986. Changes in the benthic community composition following the mass mortality of *Diadema antillarum* at Jamaica. *J Exp Mar Biol Ecol*, 95: 271–278.

Lluch-Cota S.E, S. Alvarez-Borrego, E.M. Santamaría-del Ángel, F.E. Muller-Karger & S. Hernández-Vázquez. 1997. El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: variación espaciotemporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Ciencias Marinas.* 23: 329-340.

López-López, D.A. 2011. Bioerosión provocada por el erizo *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 en localidades de Oaxaca y Guerrero, México. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, México. 54pp.

López-Pérez, R.A., F. Benítez-Villalobos, A.M. López-Ortiz, I. López Pérez-Maldonado, M.R. Granja-Fernández, M.T. & Domínguez-Gómez. 2008. La comunidad arrecifal en isla Cacaluta. In Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca de Cacaluta, J. M. Domínguez-Licon (ed.). Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca. 243-255.

López-Yllescas, M. 2012. Relación entre la densidad poblacional de *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 y la cobertura de algas en dos arrecifes coralinos del Pacífico Sur Mexicano, después de un evento de mortandad masiva. Tesis de maestría, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México.

Maciá, S., M.P. Robinson, & A. Nalevanko. 2007. Experimental dispersal of recovering *Diadema antillarum* increases grazing intensity and reduces macroalgal abundance on a coral reef. *Marine Ecology Progress Series.* 348: 173–182.

- Maluf, L.Y. 1991. Echinoderm Fauna of the Galápagos Islands. In M. J. James (Ed.), Galápagos Marine Invertebrates: Taxonomy, Biogeography, and Evolution in Darwin's Islands. New York: Plenum Press. 345-367.
- Mendenhall, W. & J.E. Reinmuth. 1978. Estadística para administración y economía. México. Grupo Editorial Iberoamérica. 542-543.
- Méndez-Aquino, C.E. 2013. Reclutamiento de *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 después de un evento de mortandad masiva en bahía La Entrega e Isla Montosa, Huatulco, Oaxaca. Tesis, Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Meraz, J., E.J. Ramírez, M. Mendoza & G. Sandoval. 2018. Una primera descripción de las islas en la costa de Oaxaca. Ciencia y Mar. XXI (61): 3-14.
- Miller, R. J. 1985. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. Mar Biol 84: 275–286.
- Mortensen, T. 1940. A monograph of the Echinoidea. Aulodonta. (Lepidocentroida and Stirodonta). 3(1): 369 pp.
- Mumby, P.J. 2006. The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. Ecol Appl 16: 747–769.
- Muthiga, N.A. & T.R. McClanahan. 2007. Ecology of *Diadema*. Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. Elsevier Science B.V. 205-225.
- Neira-Ortíz, R. & J.R. Cantera. 2005. Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. Revista de Biología Tropical, 53(3): 195-206.
- Phinney, J.T., F. Muller-Karger, P. Dustan & J. Sobel. 2001. Using remote sensing to reassess the mass mortality of *Diadema antillarum* 1983–1984. Conserv. Biol. 15: 881–885.
- Rojas-Montiel, B., & F. Benítez-Villalobos. 2015. Ecología poblacional de *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 86: 123-130.
- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes. 1996. Zoología de los invertebrados. 6a. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México, 1114pp.
- Sammarco, P.W., J.C. Levington & J.C. Ogden. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. J. Mar. Res. 32: 47-53.

- Scheibling, R.E. & R.L. Stephenson, 1984. Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 78(2), 153-164.
- Scheibling, R.E., C.J. Feehan & J.S. Lauzon-Guay. 2013. Climate change, disease and the dynamics of a kelp-bed eco- system in Nova Scotia. *Universidad de La Laguna*. 361-387.
- Scheibling, R.E. 1986. Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia*. 68:186–198.
- Scheibling, R.E., C. J. Feehan & J.S. Lauzon-Guay. 2010. Disease outbreaks associated with recent hurricanes cause mass mortality of sea urchins in Nova Scotia. *Mar Ecol Prog Ser* 408: 109–116.
- Silva Cruz, J. 2013. Parámetros poblacionales de *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 posterior al evento de mortalidad masiva (mayo 2009) en la comunidad arrecifal de la Entrega, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca.
- Solandt, J.L. & A.C. Halley, 2001. Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi at Discovery Bay, Jamaica. *Caribb. J. Sci.* 37 (3–4), 227–238.
- Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*. 69: 476-498.
- 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. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38, 7-28.
- Zann, L., J. Brodie & V. Vuki. 1990. History and dynamics of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* (L.) in the Suva area, Fiji. *Coral Reefs* 9:135–144.