



Ecología

Ecología poblacional de *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de bahías de Huatulco, Oaxaca, México

Population ecology of Diadema mexicanum (Echinodermata: Echinoidea) in two reef communities from Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico

Barbara Rojas-Montiel^{a,*} y Francisco Benítez-Villalobos^b

^aPosgrado en Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada,
Carretera Ensenada-Tijuana Núm. 3918, Zona Playitas, 22860 Ensenada, Baja California, México

^bInstituto de Recursos, Universidad del Mar, Ciudad Universitaria s/n, Campus Puerto Ángel, 70902 San Pedro Pochutla, Oaxaca, México

Recibido el 25 de octubre de 2013; aceptado el 7 de noviembre de 2014

Resumen

En 2009 ocurrió un evento de mortandad masiva de *Diadema mexicanum* en La Entrega, bahías de Huatulco y mortalidad parcial en comunidades arrecifales cercanas. En este trabajo se estimó durante el periodo de mayo 2009 a octubre 2011 la densidad poblacional, mortalidad natural y distribución espacial de *D. mexicanum* en 2 localidades afectadas, San Agustín e isla Montosa. Además, se evaluó la relación existente entre la densidad poblacional y la temperatura, pH y precipitación pluvial. La densidad media ($\pm$ DE) fue de 0.64 ± 0.42 ind.m⁻² en San Agustín y de 1.29 ± 1.24 ind.m⁻² en isla Montosa. Se calculó una tasa de mortalidad de 0.219 para San Agustín y 0.605 para isla Montosa. En ambas localidades la distribución fue agregada en todos los meses excepto en 5 de ellos, que fue aleatoria. En San Agustín la precipitación se relacionó significativamente con la densidad y en isla Montosa ninguna variable mostró una relación significativa. Isla Montosa presenta una mayor disponibilidad de recursos y sustrato más adecuado para la población de *D. mexicanum* que San Agustín, sin embargo, su población presentó mayor inestabilidad, probablemente debido a su cercanía con La Entrega, que ocasionó que su nivel de mortandad fuera mayor.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Equinodermos; Erizos de mar; Distribución espacial; Mortandad masiva; Densidad poblacional

Abstract

In 2009 there was a report on an event of mass mortality of *Diadema mexicanum* in La Entrega, Bahías de Huatulco, and partial mortality in adjacent reef communities. In this study we estimated population density of *D. mexicanum*, as well as natural mortality and spatial distribution in 2 affected localities (San Agustín and Isla Montosa) during a subsequent period (May 2009-October 2011). Additionally we evaluated the relation between population density and temperature, pH and pluvial precipitation. Mean density ($\pm$ SD) was 0.64 ± 0.42 ind.m⁻² in San Agustín, and 1.29 ± 1.24 ind.m⁻² in Isla Montosa. Mortality rate was 0.219 in San Agustín, and 0.605 in Isla Montosa. For both localities spatial distribution was aggregated during the whole period except in 5 months when it was random. In San Agustín pluvial precipitation was significantly related to density, whereas in Isla Montosa there were not significant relations. Isla Montosa has a larger availability of resources and a more suitable substrate for *D. mexicanum* population than San Agustín, however, the sea urchin population in this locality showed more instability, probably because it is closer to La Entrega and the level of the die-off was higher.

All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Echinoderms; Sea urchins; Spatial distribution; Mass mortality; Population density

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: barbara.rojas89@gmail.com (B. Rojas-Montiel).

Introducción

Los erizos del género *Diadema* son erizos regulares que se consideran dentro de los equinodermos más ampliamente distribuidos, abundantes y ecológicamente importantes de aguas someras de los mares tropicales; encontrándose, principalmente, en hábitats de arrecifes someros, ya sea sobre arena, escombros o coral (Benítez-Villalobos, Domínguez y Gómez y López-Pérez, 2008; Muthiga y McClanahan, 2007). Los erizos del género *Diadema* son muy importantes, ya que sus densidades poblacionales altas y sus hábitos alimenticios son capaces de modificar directamente la distribución, abundancia relativa y composición de especies en los ecosistemas de algas y corales (Benítez-Villalobos et al., 2008; Carpenter, 1988, 1990; Herrera-Escalante, López-Pérez y Leyte-Morales, 2005; Levitan, 1988a; Sammarco, Levington y Ogden, 1974).

Algunos autores mencionan a la especie *Diadema mexicanum* como un importante bioerosionador de los arrecifes y de gran relevancia en su restructuración y modelado (Alvarado y Chiriboga, 2008; Alvarado, Cortés y Reyes-Bonilla, 2012; Benítez-Villalobos et al., 2008; Herrera-Escalante et al., 2005). Se ha mencionado que una pérdida o disminución drástica de estos erizos conllevaría un desarrollo excesivo de las macroalgas que cubrirían y asfixiarían el coral, como ocurrió en el Caribe después del evento de mortandad masiva de *D. antillarum* a inicios de los años 80 (Lessios, 2005). Por otro lado, las altas densidades de *Diadema* provocan la bioerosión de los corales, por lo que es importante conocer cuál es el límite o la densidad que permita a los erizos contribuir al buen estado de los arrecifes (Alvarado y Chiriboga, 2008; Alvarado et al., 2012).

Los estudios realizados en bahías de Huatulco, Oaxaca, se han enfocado en su mayoría al sistema arrecifal de La Entrega, por ser uno de los más grandes y con mayor presencia de *D. mexicanum*, aunque algunos autores han incluido en su estudio a comunidades arrecifales cercanas (Benítez-Villalobos et al., 2008; Herrera-Escalante et al., 2005; Zamorano y Leyte-Morales, 2005). No obstante, en dichos trabajos únicamente se registra la densidad poblacional de esta especie y/o la bioerosión que ocasiona. En general, existen pocos estudios enfocados en la ecología de la población de este erizo en el Pacífico tropical mexicano (Díaz-Martínez, Benítez-Villalobos y López-Serrano, en prensa; Espino-Barr, Cibrián y García-Boa, 1996). Benítez-Villalobos, Díaz-Martínez y Martínez-García (2009) registraron un evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* en la localidad de La Entrega, la cual pasó de ser la localidad con la mayor abundancia de este erizo de mar, a no presentar ningún organismo. Los autores concluyeron que esta mortandad se debió a una enfermedad, la cual se extendió a otras localidades cercanas en las que se pudieron observar organismos enfermos que presentaban signos similares a los descritos por Bak, Carpay y De Ruyster Van Steveninck (1984) durante el evento de mortandad masiva de *D. antillarum*, ocurrido durante los años 80 en los arrecifes del Caribe. El evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* sin duda tuvo un efecto significativo en la ecología de los erizos de las localidades afectadas, no obstante, aún no se ha publicado información acerca de los posibles cambios en la dinámica de las poblaciones afectadas por dicho evento.

El objetivo del presente estudio fue estimar la densidad, mortalidad natural y distribución espacial del erizo de mar *D. mexicanum*, además de evaluar la relación existente entre la abundancia mensual y los valores de diferentes variables oceanográficas en las localidades de San Agustín e isla Montosa, bahías de Huatulco, Oaxaca, México, de mayo de 2009 a octubre de 2011.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en 2 comunidades coralinas de bahías de Huatulco, Oaxaca: San Agustín (15°41'09" N, 96°14'05" O) e isla Montosa (15°45'48" N, 96°04'56" O) (fig. 1). El ecosistema arrecifal de bahías de Huatulco es reconocido como uno de los sistemas coralinos más importantes en el Pacífico mexicano (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998). Los arrecifes coralinos de este sistema se extienden en bahías independientes, por lo que todos están físicamente aislados entre sí y se desarrollan en sitios someros, adyacentes a la costa sin formar una laguna entre la cresta del arrecife y la tierra (Leyte-Morales, 2001).

Trabajo de campo. Para la recolecta de datos, se realizaron muestreos mensuales de mayo de 2009 a octubre de 2011, colocando 10 transectos de 10 m de largo cada uno, perpendiculares a la línea de costa y separados entre ellos por aproximadamente

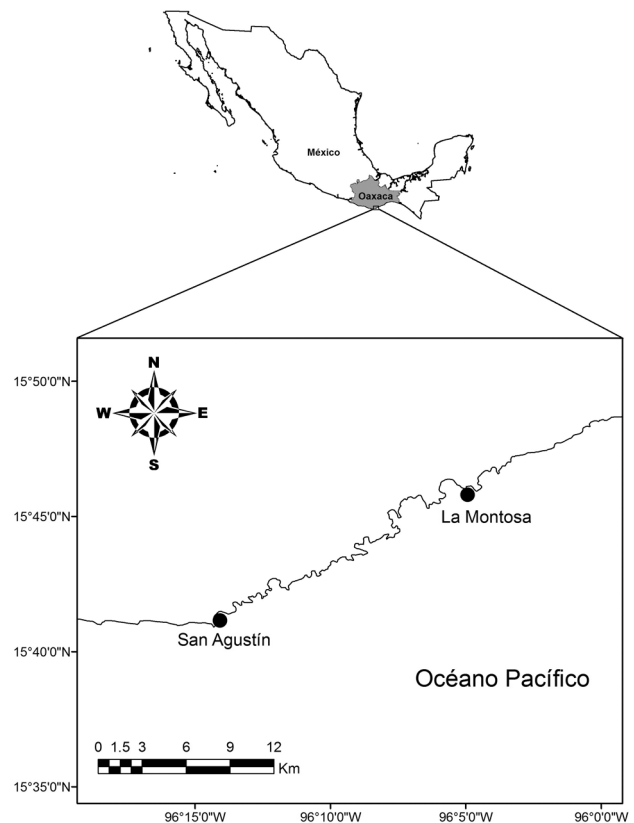


Figura 1. Localización de los sitios de estudio: San Agustín e isla Montosa, bahías de Huatulco, Oaxaca.

10 m. Se aseguró que los transectos quedaran colocados desde la parte somera hasta la parte profunda del arrecife. En cada transecto se inspeccionó 1 m a cada lado del mismo utilizando una varilla de PVC como referencia, dividiendo dicho transecto en 10 cuadrantes adyacentes de 1×2 m. Finalmente, se contabilizaron y registraron todos los erizos encontrados en cada uno de los cuadrantes (CARICOMP, 2001).

Análisis estadístico, densidad

Los datos se analizaron mediante un modelo lineal generalizado; estos modelos se utilizan en casos en los que las varianzas no son constantes y los errores no presentan una distribución normal. Los datos de un conteo en el que la variable de respuesta es un número entero y se encuentra una gran cantidad de 0 es uno de estos casos, ya que la varianza puede incrementar linealmente con la media (Crawley, 2007).

Distribución espacial

Para estimar el patrón de distribución espacial de *D. mexicanum* se utilizó el índice de Morisita (1959). Para comprobar si la distribución es aleatoria, se utilizó el modelo de distribución de Poisson. Por otra parte, para probar si la distribución es o no agregada, se utilizó el modelo de distribución binomial negativa (Ludwig y Reynolds, 1988).

Mortalidad

Para estimar la tasa de mortalidad natural (M) de los organismos, se utilizó el modelo de Berry modificado (Díaz-Martínez et al., en prensa; Ramos-Cruz, Sánchez-Meraz, Carrasco-Ayuso y Cervantes-Hernández, 2006). El algoritmo matemático para el cálculo de la mortalidad con este modelo es el siguiente:

$$\ln(N_t) = \alpha + \beta(t)$$

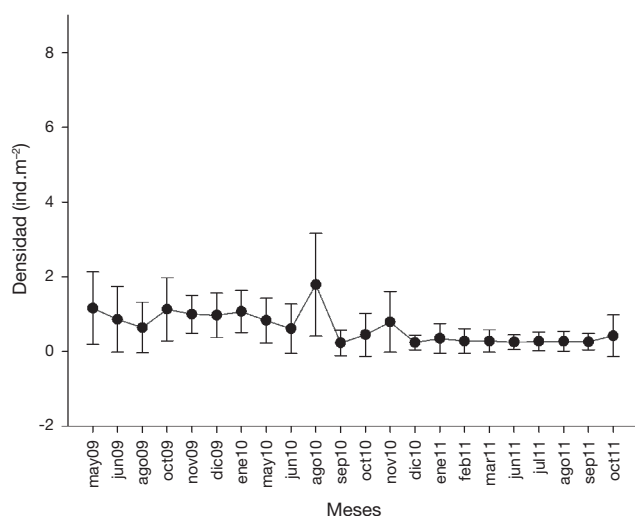


Figura 2. Densidad promedio mensual de *D. mexicanum* en la localidad de San Agustín durante el periodo de mayo de 2009 a octubre de 2011.

donde: α = ordenada al origen, β = pendiente de la regresión o valor de la tasa de mortalidad total (Z parcial), t = intervalo de tiempo en el cual existe una disminución en la abundancia.

Variables oceanográficas. Para cuantificar la relación entre las variables oceanográficas de pH, temperatura superficial del mar (TS), precipitación pluvial mensual (PT) y la variación mensual de la densidad poblacional, se utilizó el modelo de regresión lineal múltiple paso a paso, representado a continuación:

$$N_t = \alpha + \beta_1 TS + \beta_2 pH + \beta_3 PT$$

donde: N_t = densidad mensual, α = ordenada al origen en el modelo de regresión, β_i = coeficientes que representan la contribución de cada una de las variables independientes en la predicción de la variable dependiente.

Resultados

Densidad. En San Agustín la densidad media ($\pm$ DE) estimada fue de 0.64 ± 0.42 ind.m⁻², y se mantuvo relativamente constante durante el periodo de mayo 2009 a octubre 2011, con fluctuaciones entre 0.23 y 1.79 ind.m⁻² como se puede observar en la figura 2. Únicamente se muestra un aumento en la densidad durante el mes de agosto de 2010.

Por otra parte, en isla Montosa la densidad media ($\pm$ DE) fue de 1.29 ± 1.24 ind.m⁻², aproximadamente el doble que en San Agustín, con fluctuaciones mucho mayores que en el caso anterior, entre 0.14 y 5.08 ind.m⁻². Se pueden apreciar 2 periodos (abril-mayo de 2010 y julio-septiembre de 2010), en los cuales la densidad se incrementa de manera importante y, a partir de septiembre 2010 comienza a disminuir hasta alcanzar valores similares a los del inicio del muestreo (fig. 3).

El modelo lineal generalizado mostró que hay diferencia significativa tanto entre las densidades encontradas en ambas localidades como en las encontradas en los diferentes meses comprendidos entre mayo 2009 y octubre 2011, siendo mayo,

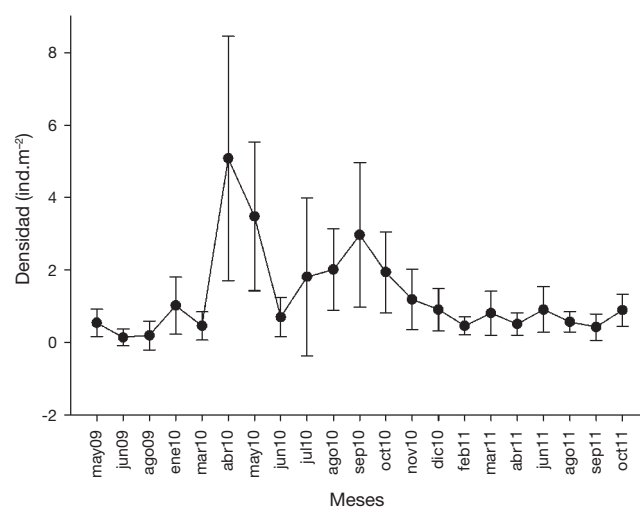


Figura 3. Densidad promedio mensual de *D. mexicanum* en la localidad de isla Montosa durante el periodo de mayo de 2009 a octubre de 2011.

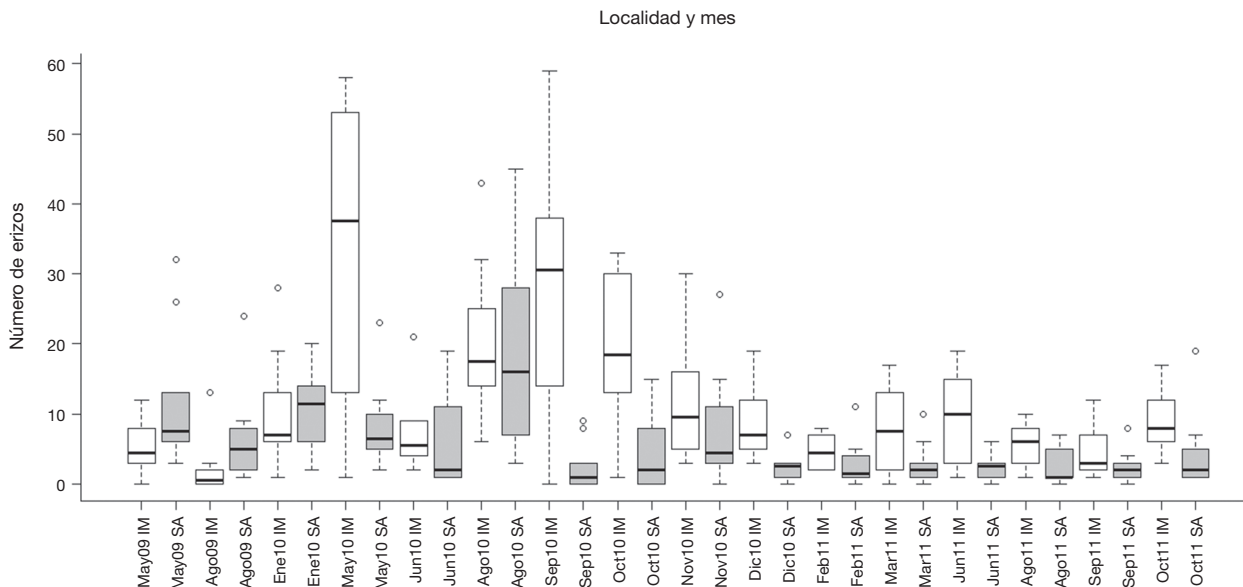


Figura 4. Diferencias en el número de erizos (*D. mexicanum*) encontrados en ambas localidades durante el periodo de mayo de 2009 a octubre de 2011. Las cajas blancas representan la localidad de isla Montosa, mientras que las grises representan a San Agustín.

agosto, septiembre y octubre de 2010 aquellos que presentan mayor diferencia ($p < 0.001$) (fig. 4).

Distribución espacial

En San Agustín la población tuvo una distribución espacial de tipo agregada en 17 de los 22 meses, mientras que en los 5 meses restantes se presentó una distribución aleatoria (septiembre y diciembre de 2010 y de julio a septiembre de 2011).

De la misma forma, para el caso de isla Montosa el análisis mostró que la población tuvo una distribución espacial de tipo agregada en 16 de los 21 meses. Al igual que en San Agustín, en los 5 meses restantes la distribución fue aleatoria. No obstante, los únicos meses en los cuales tanto San Agustín como isla Montosa coincidieron en este tipo de distribución fueron agosto y septiembre de 2011. Los demás meses con distribución aleatoria fueron julio de 2009, febrero y abril de 2011.

En términos del parámetro k , los meses que presentaron valores más altos en la localidad de San Agustín fueron mayo y agosto de 2009 (0.266 y 0.342, respectivamente), y mayo y octubre de 2010 (0.393 y 0.299, respectivamente). Estos valores indican que durante dichos meses, los organismos de la población se encontraron poco agregados. Por otra parte, los valores más bajos se presentaron en los meses de octubre de 2009 y junio de 2011, así como en el periodo de noviembre de 2010 a febrero de 2011, lo que indica mayor agregación en dichos meses (tabla 1).

En la localidad de isla Montosa se presentaron valores más altos de k que en la localidad de San Agustín, lo que indica que la población de esta localidad se encuentra menos agregada que la población de San Agustín en la mayoría de los meses. Además, las fluctuaciones en dichos valores fueron mayores que para la localidad anterior: se pueden observar meses con valores muy altos del parámetro k , como mayo y diciembre de 2010

(0.487 y 0.524, respectivamente) y junio de 2011 (0.688), indicando muy poca agregación de los organismos. Sin embargo, el mes de agosto de 2009 muestra un valor muy bajo de k (0.054), mostrando un nivel alto de agregación durante ese mes (tabla 1).

Tabla 1

Valores de agregación (k) y densidad promedio (ind.m⁻²) para cada uno de los meses comprendidos entre mayo de 2009 y octubre de 2011 en las localidades de San Agustín (SA) e isla Montosa (IM)

Mes	Localidad	Densidad	k	Localidad	Densidad	k
may-09	SA	1.16	0.266	IM	0.54	0.159
jun-09	SA	0.86	0.165	IM	-	-
jul-09	SA	-	-	IM	0.14	NA
ago-09	SA	0.64	0.342	IM	0.2	0.054
oct-09	SA	1.13	0.107	IM	-	-
nov-09	SA	1	0.214	IM	-	-
dic-09	SA	0.97	0.237	IM	-	-
ene-10	SA	1.07	0.218	IM	1.02	0.351
mar-10	SA	-	-	IM	0.46	0.132
abr-10	SA	-	-	IM	5.08	0.385
may-10	SA	0.83	0.393	IM	3.48	0.487
jun-10	SA	0.61	0.192	IM	0.7	0.320
jul-10	SA	-	-	IM	1.81	0.179
ago-10	SA	1.79	0.202	IM	2.01	0.246
sep-10	SA	0.23	NA	IM	2.97	0.375
oct-10	SA	0.45	0.299	IM	1.94	0.347
nov-10	SA	0.79	0.149	IM	1.19	0.389
dic-10	SA	0.24	NA	IM	0.91	0.524
ene-11	SA	0.35	0.138	IM	-	-
feb-11	SA	0.28	0.110	IM	0.46	NA
mar-11	SA	0.28	0.243	IM	0.81	0.374
abr-11	SA	-	-	IM	0.51	NA
jun-11	SA	0.25	0.069	IM	0.91	0.688
jul-11	SA	0.27	NA	IM	-	-
ago-11	SA	0.27	NA	IM	0.57	NA
sep-11	SA	0.26	NA	IM	0.43	NA
oct-11	SA	0.42	0.128	IM	0.89	0.259

NA indica que no se encontró distribución agregada y los guiones indican que no se realizó muestreo durante ese mes en dicha localidad.

Mortalidad

Para la localidad de San Agustín, a partir de 3 intervalos de disminución mensual continua en la abundancia de *D. mexicanum* (mayo-agosto 2009, enero-junio 2010, y enero-junio 2011), se estimó una tasa de mortalidad natural promedio de 0.219 ($p < 0.05$).

En isla Montosa se estimó una tasa de mortalidad natural promedio de 0.605 ($p < 0.05$), considerando 3 intervalos: abril-junio 2010, septiembre de 2010 a febrero de 2011, y junio-septiembre 2011.

Variables oceanográficas

En la localidad de San Agustín la temperatura superficial promedio del mar durante el periodo de muestreo fue de 28.1 ± 2.04 °C y el valor medio de pH fue de 8.53 ± 0.71 (fig. 5A). En el caso de isla Montosa, la temperatura superficial promedio fue de 27.83 ± 2.2 °C y el valor promedio de pH fue de 8.59 ± 0.74 (fig. 5B).

La temporada de lluvias en la región de las bahías de Huatulco abarcó el periodo de mayo a diciembre en el 2009, y de mayo

a octubre en el 2010 y 2011. La precipitación pluvial promedio del periodo de estudio fue de 85.091 mm, con el valor máximo en agosto de 2010 (640.1 mm) y valores de 0 en los meses de enero, marzo, abril, noviembre y diciembre de 2010 y el periodo de enero a abril de 2011 (fig. 5).

En el caso de San Agustín, el análisis de regresión lineal múltiple se resolvió en un paso, resultando en el siguiente modelo:

$$\text{Densidad} = -253.734 + (0.148 * \text{Precipitación})$$

Este modelo mostró que la varianza total explicada sobre la densidad poblacional de *D. mexicanum* en términos de las variables oceanográficas fue de 41.7% ($R^2 = 0.417$, $R = 0.646$, p múltiple < 0.05), con un valor de correlación de 64.6%. La única variable que entró al modelo fue la precipitación, la cual mostró explicar un 28.4% de la varianza total. El resto de las variables en conjunto explicaron el 13.3% restante de la varianza y, por tanto, no entraron al modelo. En el caso de isla Montosa, el modelo mostró que ninguna variable explicaba la abundancia de *D. mexicanum* en dicha localidad.

Discusión

Los resultados muestran que existe un aumento considerable con respecto a la densidad poblacional registrada anteriormente para la localidad de San Agustín por Benítez-Villalobos et al. (2008), aunque aún no se alcanzan las densidades poblacionales documentadas por Herrera-Escalante et al. (2005) (tabla 2). A pesar de esto, la densidad encontrada en esta localidad es bastante menor a la encontrada en isla Montosa, lo cual coincide con trabajos anteriores, en los cuales San Agustín se ha registrado como la localidad con menor densidad (Benítez-Villalobos et al., 2008; Herrera-Escalante et al., 2005). En isla Montosa la densidad encontrada fue mayor a la documentada por Benítez-Villalobos et al. (2008), aunque nuevamente, no se alcanzan las densidades poblacionales documentadas por Herrera-Escalante et al. (2005) (tabla 2).

La cobertura coralina de San Agustín es mayor que la de isla Montosa (Leyte-Morales, 2001) y, sin embargo, sus densidades resultan menores. Esto no corresponde totalmente con lo propuesto por Zamorano y Leyte-Morales (2009), quienes establecen que existe una correlación positiva de la densidad de *D. mexicanum* con la cobertura coralina. Por otra parte, los resultados coinciden con otros trabajos en los cuales se asocia una

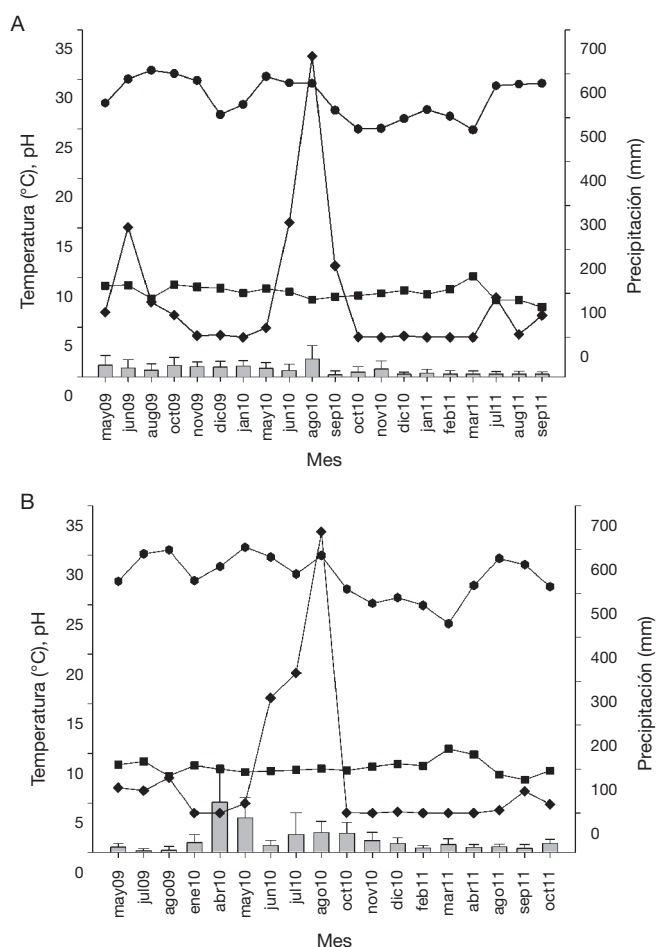


Figura 5. Variación mensual de la densidad poblacional de *D. mexicanum* (barras) y los valores de precipitación (rombos); pH (cuadrados) y temperatura (círculos); en San Agustín (A) e isla Montosa (B).

Tabla 2

Comparación de las densidades poblacionales (ind.m^{-2}) registradas anteriormente para San Agustín e isla Montosa y las documentadas en el presente trabajo

Localidad	Densidad (ind.m^{-2})			
	Herrera-Escalante et al., 2005	Benítez-Villalobos et al., 2008	Díaz-Martínez et al. (en prensa)	Este trabajo
Isla Montosa	2.9	0.36	1.2	1.29
San Agustín	1.02	0.26	-	0.64

alta densidad de *D. mexicanum* con una disminución de la cobertura por mortalidad del coral, debido a la preferencia de este erizo por arrecifes con gran cantidad de coral muerto, puesto que se alimentan de las algas que crecen sobre él (Alvarado et al., 2012; Eakin, 2001).

Otro factor que podría explicar las diferencias encontradas en la densidad, es la complejidad del hábitat. Clemente y Hernández (2008) señalan que al incrementar la complejidad estructural física de un hábitat aumenta significativamente la proporción de erizos de mar, tal como se observa en el presente estudio, donde el arrecife de San Agustín muestra un ambiente muy homogéneo, conformado casi en su totalidad por *Pocillopora* spp, mientras que el arrecife de isla Montosa presenta un ambiente más heterogéneo y complejo, al estar conformado por 7 especies de coral y gran cantidad de coral muerto y rocas (Leyte-Morales, 2001; López-López, 2011).

El evento de mortandad de *D. mexicanum* afectó a un menor número de organismos en estas comunidades que en la comunidad arrecifal de La Entrega; no obstante, se aprecia una disminución en la densidad de ambas localidades durante los primeros meses del estudio (figs. 2 y 3), correspondientes a los meses inmediatos al evento de mortandad de La Entrega, por lo que la disminución podría deberse a este suceso. Las fluctuaciones muy marcadas de densidad que se observan en los meses siguientes, principalmente en el caso de isla Montosa, posiblemente se deban a un periodo de inestabilidad de la población, el cual duró hasta los primeros meses del 2011, periodo a partir del cual las fluctuaciones fueron más atenuadas, indicando una posible estabilización de la densidad.

Comparando con los últimos datos registrados para otros sitios del Pacífico oriental tropical, la densidad de San Agustín resulta ser menor que las demás localidades, con excepción de isla Cacaluta, bahías de Huatulco; e isla del Caño e isla del Coco, Costa Rica. Por otra parte, isla Montosa presenta una densidad muy similar a la registrada para las costas de Guerrero y Colima, islas Galápagos y el Parque Nacional Marino Ballena de Costa Rica (tabla 3). Cabe destacar que La Entrega es el arrecife en el que se registraba mayor densidad, sin embargo, los últimos datos documentados (Díaz-Martínez et al., en prensa) fueron tomados antes del evento de mortandad que causó una drástica disminución de su población (Benítez-Villalobos et al., 2009).

No existe información publicada acerca de la distribución espacial de *D. mexicanum* en estas localidades, sin embargo, se ha observado comportamiento de agregación tanto en esta especie como en otras del género *Diadema* (Levitan, 1988b;

Maciá, Robinson y Nalevanko, 2007), por lo que se esperaría que la población presentara este tipo de distribución a lo largo de todo el periodo de estudio. El hecho de que esto no ocurra podría ser resultado de la poca cantidad de organismos observados durante ciertos meses, principalmente en la localidad de San Agustín. Además, la inestabilidad reflejada en las fluctuaciones del grado de agregación (k) podría ser también resultado del evento de mortandad que sufrió la región poco antes del periodo de muestreo (tabla 1).

Shepherd, Toral-Granda y Edgar (2003) mencionan que la distribución de *D. mexicanum*, al ser una especie altamente dependiente de grietas y escondites, posiblemente esté influenciada mayormente por las características del hábitat. Sin embargo, Alvarado (2008) menciona que en los diademátidos tropicales estas agregaciones representan actividades sociales y no parecen ser simples respuestas a limitantes ambientales. Este parece ser el caso en las localidades de estudio, puesto que el arrecife de isla Montosa presenta un ambiente mucho más heterogéneo y propicio que el de San Agustín y, sin embargo, no muestra una mayor agregación como habría de esperarse.

Asimismo, es poco probable que la distribución esté relacionada con la reproducción, ya que ciertos meses en los cuales se encontró una distribución aleatoria coinciden con la época reproductiva (mayo a septiembre) mencionada por Espino-Barr et al. (1996) y es justamente durante esta época cuando se esperaría que el erizo tuviera una distribución agregada, de acuerdo con otros autores que han mencionado este comportamiento en otras especies de erizos (*D. antillarum*: Bauer, 1976; *Strongylocentrotus franciscanus*: Levitan, Sewell y Chia, 1992). Además, se encontraron tanto valores muy altos como valores muy bajos de k durante el periodo reproductivo, lo cual no proporciona evidencia de diferencias entre la época reproductiva y el resto de los meses. Esto coincide con un estudio realizado por Levitan (1988b) con *D. antillarum* y con el realizado por McCarthy y Young (2002) con *Lytechinus variegatus*, en los cuales se menciona que no hay relación aparente entre el alistamiento reproductivo y la agregación.

Por otro lado, Pearse y Arch (1969) sugieren que las grandes agregaciones formadas por *D. savignyi* y *D. setosum* funcionan como unidades de protección social y se forman cuando las densidades de la población son tan altas que las grietas y escondites son limitados, no obstante, tampoco se aprecia una relación positiva entre la densidad y el grado de agregación en este estudio, ya que los valores de k son, en general, menores

Tabla 3
Últimos datos reportados de densidad de *D. mexicanum* en otras localidades del Pacífico oriental tropical

Localidad	Densidad (Ind.m ⁻²)	Fuente
Costa de Guerrero	1.45	Zamorano y Leyte-Morales, 2009
Costa de Colima	1.7	Espino-Barr et al., 1996
La Entrega, bahías de Huatulco	3.4	Díaz-Martínez et al. (en prensa)
Isla Cacaluta, bahías de Huatulco	0.48	Benítez-Villalobos et al., 2008
Isla del Coco, Costa Rica	0.45	Alvarado et al., 2012
Isla del Caño, Costa Rica	0.28	Alvarado et al., 2012
Parque Nacional Marino Ballena, Costa Rica	0.04-1.03	Alvarado y Fernández, 2005
Bahía Culebra, Costa Rica	2.19	Alvarado et al., 2012
Islas Galápagos, Ecuador	1	Shepherd et al., 2003

en San Agustín, indicando mayor agregación que en isla Montosa, a pesar de que esta última presenta una mayor densidad poblacional.

En lo que respecta a la mortalidad, se estimó una tasa de mortalidad natural para la población de isla Montosa muy alta y superior a la estimada para San Agustín. Una de las condiciones que podría causar esta diferencia es la tasa de sedimentación, ya que afecta a la comunidad béntica reduciendo el espacio disponible para el forrajeo y el movimiento, además de alterar la topografía del sustrato (Granja-Fernández y López-Pérez, 2008; Rogers, 1990), y se ha registrado que la tasa de sedimentación de ambas localidades es significativamente diferente, teniendo San Agustín una tasa de 133.30 kg.m⁻² al año, mientras que isla Montosa presenta una tasa mucho mayor (653.31 kg.m⁻² al año), debido a su relativa cercanía con el río Copalita (Granja-Fernández y López-Pérez, 2008).

La tasa de mortalidad estimada para San Agustín resulta ser similar a las estimadas para otras especies del mismo género: 0.36 para *D. antillarum* (Karlson y Levitan, 1990) y 0.29 para *D. setosum* (Ebert, 1982). Por otra parte, la tasa estimada para isla Montosa resulta mucho mayor, lo que evidencia nuevamente la inestabilidad a la que se encuentra sometida la población.

En cuanto a las variables oceanográficas, para la localidad de isla Montosa no se encontró relación de la densidad de *D. mexicanum* con ninguna variable. Dumas, Kulbicki, Chifflet, Fichez y Ferraris (2007) señalan que hay ocasiones en las que la abundancia de erizos en los arrecifes exhibe patrones espaciales complejos que no pueden ser relacionados con gradientes ambientales. Cuando esto sucede, es probable que muchos de estos factores estén ocurriendo como gradientes interrelacionados, lo cual vuelve difícil elucidar la distribución resultante de las especies. Esto podría explicar los resultados obtenidos en esta localidad.

Por otra parte, para la localidad de San Agustín únicamente la precipitación mostró una relación directa con la abundancia ($R = 0.646$). El aumento de la abundancia y la densidad de *D. mexicanum* durante la temporada de lluvias ha sido registrado anteriormente por Zamorano y Leyte-Morales (2009), quienes explicaron este incremento en la densidad como una respuesta al estrés que experimentan los erizos al verse sometidos a cambios drásticos de parámetros ambientales, debido al incremento de la temperatura y un decremento tanto de la salinidad como del contenido de oxígeno del agua y de la transparencia. Es posible que la población de San Agustín, al habitar en una zona poco dinámica, se vea más afectada por la combinación de estos factores y, por ello, aumente su abundancia como respuesta al estrés. La población de isla Montosa, en cambio, habita en una zona mucho más dinámica y, por esto, el posible efecto letal de sus altos niveles de sedimentación durante el periodo de lluvias se ve reducido por la influencia de la turbulencia del agua en la remoción del sedimento (Granja-Fernández y López-Pérez, 2008).

Diversos autores han mencionado a otros factores como controladores de la abundancia y densidad de erizos, tales como salinidad, turbidez, rugosidad del sustrato, fuerza del oleaje, contenido de oxígeno y fluctuaciones de mareas (Alves, Chicharo, Serrão y Abreu, 2001; Bauer, 1976; Clemente y Hernán-

dez, 2008; Espino-Barr et al., 1996; Muthiga y McClanahan, 2007; Zamorano y Leyte-Morales, 2009), por lo que sería necesario realizar estudios posteriores con dichos factores para comprobar si están relacionados o no con la abundancia de *D. mexicanum* en las localidades de San Agustín e isla Montosa.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de la tesis de licenciatura de BRM y se realizó dentro del proyecto “Monitoreo de las poblaciones de *Diadema mexicanum* en las bahías de Huatulco y comunidades coralinas aledañas a Puerto Ángel” (CUP 21R1001), fue financiado por la Universidad del Mar.

Referencias

- Alvarado, J. J. y Fernández, C. (2005). Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53, 275–284.
- Alvarado, J. J. (2008). Seasonal occurrence and aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Echinodermata: Echinoidea) in Bahía Culebra, Costa Rica. *Pacific Science*, 62, 579–592.
- Alvarado, J. J. y 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, 99–111.
- Alvarado, J. J., Cortés, J. y Reyes-Bonilla, H. (2012). Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Revista de Biología Tropical*, 60, 121–132.
- Alves, F. M. A., Chicharo, L. M., Serrão, E. y Abreu, A. D. (2001). Algal cover and urchin spatial distribution in Madeira Island (NE Atlantic). *Scientia Marina*, 65, 383–392.
- Bak, R. P. M., Carpay, M. J. E. y De Ruyter Van Steveninck, E. D. (1984). Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Marine Ecology Progress Series*, 17, 105–108.
- Bauer, J. C. (1976). Growth, aggregation and maturation in the Echinoid, *Diadema antillarum*. *Bulletin of Marine Science*, 26, 273–277.
- Benítez-Villalobos, F., Díaz-Martínez, J. P. y Martínez-García, M. (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., Domínguez y Gómez, M. T. y López-Pérez, R. A. (2008). Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56, 255–263.
- CARICOMP (Caribbean Coastal Marine Productivity) (2001). Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. Kingston: University of the West Indies Mona.
- Carpenter, R. C. (1988). Mass-mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85, 511–514.
- Carpenter, R. C. (1990). Mass-mortality of *Diadema antillarum*: I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*, 104, 67–77.
- Clemente, S. y Hernández, J. C. (2008). Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* (Echinoidea: Diademata) populations and macroalgal cover (Canary Islands-Eastern Atlantic Ocean). *Revista de Biología Tropical*, 56, 229–254.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. Chichester: John Wiley and Sons, Ltd.
- Díaz-Martínez, J. P., Benítez-Villalobos, F. y López-Serrano, A. (en prensa). Density, spatial distribution and mortality rate of *Diadema mexicanum*

- (Diadematoidea: Diademataidae) at two reefs of Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical*.
- Dumas, P., Kulbicki, M., Chifflet, S., Fichez, R. y Ferraris, J. (2007). Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344, 88–100.
- Eakin, C. M. (2001). A tale of two ENSO events: carbonate budgets and the influence of two warming disturbances and intervening variability, Uva Island, Panama. *Bulletin of Marine Science*, 69, 171–186.
- Ebert, T. A. (1982). Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecological Monographs*, 52, 353–394.
- Espino-Barr, E., Cibrián, R. R. y García-Boa, A. (1996). Estructura y densidad de la población del erizo tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. INP. Semarnap. *Ciencia Pesquera*, 12, 60–67.
- Glynn, P. W. y Leyte-Morales, G. E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45, 1033–1047.
- Granja-Fernández, M. R. y López-Pérez, R. A. (2008). Sedimentación en comunidades arrecifales de bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56, 1179–1187.
- Herrera-Escalante, T., López-Pérez, R. A. y Leyte-Morales, G. E. (2005). Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 53, 263–273.
- Karlson, R. H. y Levitan, D. R. (1990). Recruitment-limitation in open populations of *Diadema antillarum*: an evaluation. *Oecologia*, 82, 40–44.
- Lessios, H. A. (2005). *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs*, 24, 125–127.
- Levitan, D. R. (1988a). Algal-urchin biomass responses following mass mortality of *Diadema antillarum* Philippi at Saint John, U. S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119, 167–178.
- Levitan, D. R. (1988b). 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* (pp. 181–186). Rotterdam, Netherlands: A. A. Balkema.
- Levitan D. R., Sewell, M. A. y Chia, F. S. (1992). How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology*, 73, 248–254.
- 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 de Maestría). Universidad del Mar.
- 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.
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. F. (1988). *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: Wiley Interscience Publications.
- Maciá, S., Robinson, M. P. y Nalevanko, A. (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.
- McCarthy, D. A. y Young, C. M. (2002). Gametogenesis and reproductive behavior in the echinoid *Lytechinus variegatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 157–168.
- Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology)*, 2, 215–235.
- Muthiga, N. A. y McClanahan, T. R. (2007). Ecology of *Diadema*. En J. M. Lawrence (Ed.), *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology* (pp. 205–225). Oxford: Elsevier Science B.V.
- Pearse, J. S. y Arch, S. W. (1969). The aggregation behavior of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea). *Micronesia*, 5, 165–171.
- Ramos-Cruz, S., Sánchez-Meraz, B., Carrasco-Ayuso, F. y Cervantes-Hernández, P. (2006). Estimación de la tasa de mortalidad natural de *Farfantepenaeus scaliforniensis* (Holmes, 1900) y *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) en la zona costera del Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 41, 221–229.
- Reyes-Bonilla, H. y Leyte-Morales, G. E. (1998). Corals and coral reefs of the Puerto Ángel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 46, 679–681.
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reefs organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62, 185–202.
- Sammarco, P. W., Levinton, J. S., y Ogden, J. C. (1974). Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *Journal of Marine Research*, 32, 47–53.
- Shepherd, S. A., Toral-Granda, V. y Edgar, G. J. (2003). Estimating the abundance of clustered and cryptic marine macro-invertebrates in the Galápagos with particular reference to sea cucumbers. *Noticias de Galápagos*, 62, 36–39.
- Zamorano, P. y Leyte-Morales, G. E. (2005). Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. *CICIMAR Océánides*, 20, 65–72.
- Zamorano, P. y Leyte-Morales, G. E. (2009). Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38, 7–28.