



Instituto de
Investigaciones
Oceanológicas

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

Instituto de Investigaciones Oceanológicas

Posgrado en Oceanografía Costera

**Densidad y comportamiento de cobertura del erizo
Toxopneustes roseus asociado a cambios medioambientales y
depredadores en Islas Marietas, Nayarit**

Lic. En Biología Marina Carlos Alberto Molina Rodriguez

Director de Tesis: Dr. Eugenio de J. Carpizo Ituarte

Sinodales:

Dr. Francisco Benítez Villalobos

Dr. J. Martín Hernández Ayón

Dr. Pedro Medina Rosas

Enero, 2016

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

**DENSIDAD Y COMPORTAMIENTO DE COBERTURA DEL ERIZO
Toxopneustes roseus ASOCIADO A CAMBIOS MEDIOAMBIENTALES Y
DEPREDADORES EN ISLAS MARIETAS, NAYARIT**

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL
GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

CARLOS ALBERTO MOLINA RODRIGUEZ

Aprobada por:



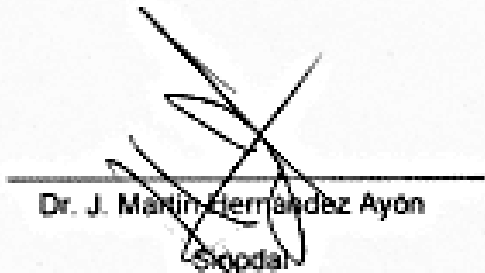
Dr. Eugenio de Jesús Carpizo Ituarte

Director de Tesis



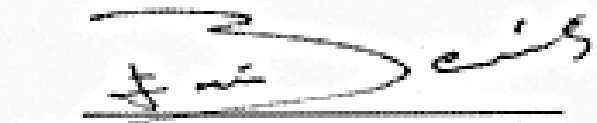
Dr. Pedro Medina Rosas

Sinodal



Dr. J. Martín Hernández Ayón

Sinodal



Dr. Francisco Benítez Villalobos

Sinodal

Dedicatoria

A todas aquellas personas que de manera directa o indirecta intervinieron en el desarrollo y florecimiento de éste proyecto, en especial a mis padres Cenovia y Agustín por ser la espina dorsal de mi crecimiento, gracias por estar siempre ahí.

A Doris y a sus carcajadas que siempre retumban en mis células, en mis sueños y en mi memoria.

A Jared, Ingrid, Carla y Paloma quienes me devuelven al mundo de Fantasía y a los bosques entre los mundos.

La utopía está en el horizonte. Camino dos pasos, ella se aleja dos pasos y el horizonte se corre diez pasos más allá. ¿Entonces para qué sirve la utopía?

Para eso, sirve para caminar.

E. Galeano



Agradecimientos

A Eugenio Carpizo Ituarte, por toda esta experiencia de vida, la confianza brindada desde siempre y por la amistad.

Al Profe. Eduardo Santa-María del Ángel, por las toneladas de paciencia, ayuda y todos los consejos brindados.

A mis compañeros de laboratorio, Jimena, Julia, Maritza, Viri y Alejandro, por su amistad, en especial a Samantha, por cada paso que dimos juntos y por convertirse en mi hermana y acompañante en ésta montaña rusa.

A mis profesores y compañeros del posgrado en oceanografía costera por la compañía, el aprendizaje, las desveladas y todas las experiencias que hicieron ameno éste camino, en especial a Eli y Paulette por cada abrazo, sonrisa, baile, tortilla, shoot, alebrije e “instinto perro” compartido.

A los investigadores y alumnos del Centro universitario de la Costa- UdG, por todo el aprendizaje adquirido; en especial a Sergio, Betty, Maribel, Mayra y Diego.

Al campamento tortuguero “Boca de Tomates” por toda esa magia compartida.

Al proyecto “Genes de respuesta al estrés como bioindicadores para evaluar el efecto del cambio global en organismos estructuradores del bentos en el Pacífico Mexicano”, Proyecto Ciencia Básica Conacyt 2012, No. 181597, responsable: Dr. Eugenio de J. Carpizo Ituarte.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico en el periodo de realización de la maestría.

CONTENIDO

Índice.....	I
Lista de Figuras.....	III
Índice de Tablas.....	V
Resumen.....	VI
Abstract.....	VII
Prefacio.....	VIII

ÍNDICE

CAPÍTULO I. Densidad de *Toxopneustes roseus* en respuesta a la variabilidad ambiental y abundancia de peces depredadores

1.	Introducción: Los equinoideos como clave en la ecología de los arrecifes.....	1
	1.2 Ecología de equinoideos.....	3
	1.3 Depredación de erizos.....	4
2.	Antecedentes.....	6
	2.1 Generalidades de <i>Toxopneustes roseus</i>	6
	2.2 Distribución y ecología.....	7
	2.3 Depredación sobre <i>T. Roseus</i>	8
3.	Objetivos.....	10
4.	Justificación.....	11
5.	Área de Estudio.....	11
6.	Metodología.....	14
	6.1 Trabajo de campo.....	14
	6.2 Procesamiento de datos satelitales.....	14
	6.3 Años promedio y aproximaciones a la climatología.....	16
	6.4 Análisis estadístico.....	16
7.	Resultados.....	17
	7.1 Variables oceanográficas.....	17
	7.2 Aproximación a la climatología y año promedio.....	18
	7.2.1 Temperatura superficial TSM.....	18
	7.2.2 Clorofila satelital.....	21
	7.2.3 Coeficiente de atenuación y profundidad de la zona eufótica.....	24
	7.3 Heterogeneidad horizontal de grupos funcionales bentónicos.....	26
	7.4 Abundancia de peces en Cueva del Muerto.....	27
	7.5 Densidad de <i>T. roseus</i>	29
8.	Discusión.....	34

CAPÍTULO II. Ecología del Comportamiento de cobertura de *T. roseus* en Islas Marietas

9. Introducción: Ecología del comportamiento.....	44
9.1 Comportamiento de cobertura o recubrimiento.....	45
10. Antecedentes.....	46
11. Objetivos.....	47
12. Metodología.....	48
13. Resultados.....	49
13.1 Índice de cobertura.....	51
13.2 Preferencia de sustratos.....	52
13.3 Relación del comportamiento de cobertura con las variables ecológicas.....	55
14. Discusión.....	57
15. Conclusiones	60
16. Referencias.....	61
17. Anexos.....	70

Lista de Figuras

Figura 1. Depredación de erizos de mar en distintos ambientes.....	5
Figura 2. <i>Toxopneustes roseus</i> en comunidades coralinas someras de Islas Marietas, Nayarit.....	6
Figura 3. Vista aboral y lateral del erizo <i>Toxopneustes roseus</i> (Agassiz, 1863).....	7
Figura 4. Vista lateral de las especies de peces depredadores.....	9
Figura 5. Localización del Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit y las localidades de muestreo.....	13
Figura 6a. Series de tiempo mensuales de TSM para la localidad Túnel Amarradero, Cueva del Muerto y las estaciones oceanográficas, generadas a partir de los datos del sensor AVHRR.....	17
Figura 6b. Series de tiempo mensuales de TSM para la localidad Túnel Amarradero, Cueva del Muerto y las estaciones oceanográficas, generadas a partir de los datos del sensor Modis on Aqua.....	18
Figura 7. Año promedio de la temperatura superficial TSM para Islas Marietas.....	19
Figura 8. Climatología y variabilidad mensual de TSM para Islas Marietas de 1982 a 2005.....	20
Figura 9. Variabilidad anual de TSM y su transformación a anomalías estandarizadas para Islas Marietas...	21
Figura 10. Año promedio para la Chl_{sat} en Islas Marietas.....	22
Figura 11. Aproximación a la climatología y variabilidad mensual de Chl_{sat} para Islas Marietas.....	23
Figura 12. Variabilidad anual de Chl_{sat} y su transformación a anomalías estandarizada.....	24
Figura 13. Aproximación a la climatología y variabilidad mensual del Coeficiente de atenuación.....	25
Figura 14. Variabilidad mensual de la profundidad de la zona eufótica.....	26
Figura 15. Heterogeneidad horizontal de los principales grupos funcionales bentónicos.....	27
Figura 16. Densidad de <i>T. roseus</i> de manera estacional para ambas localidades.....	30
Figura 17. Densidad de <i>T. roseus</i> respecto a la variabilidad ambiental en ambas localidades.....	31
Figura 18. Dendogramas de similitud y análisis de factor.....	33

Figura 19. Valores de las anomalías de la TSM en años Niño (rojo) y Niña (azul) para el periodo comprendido entre 1950 y 2015.....	36
Figura 20. Imágenes de TSM y Chl_{sat} del satélite Modis on Aqua durante el periodo de muestreo.....	37
Figura 21. Comportamiento de cobertura en distintas especies de equinoideos.....	45
Figura 22. Clasificación del Índice de cobertura propuesto por Dumont y colaboradores (2007).....	49
Figura 23. <i>T. rosesus</i> exhibiendo un comportamiento aleatorio en la selección de materiales.....	50
Figura 24. Índice de cobertura en Túnel amarradero y su frecuencia para los organismos sobre el arrecife y en la parte del fondo.....	51
Figura 25. Índice de cobertura en Cueva del muerto y su frecuencia para los organismos sobre el arrecife y en la parte del fondo.....	52
Figura 26. Preferencia de sustratos observada en los erizos monitoreados en las localidades de Cueva del muerto y Túnel Amarradero, sobre el fondo y sobre el arrecife.....	54
Figura 27. Análisis de regresión entre el índice de cobertura y las variables ecológicas.....	55
Figura 28. Análisis de Factor entre las variables: Índice de cobertura (CBI), Disponibilidad de materiales (Disp), Abundancia de peces depredadores (Fish), Temperatura superficial (TSM) y Coeficiente de atenuación vertical (K_d).....	56
Figura 29. Diferenciación en el comportamiento de cobertura en respuesta a la posición vertical/horizontal posiblemente asociado a la inversión de energía.....	59

Lista de Tablas

Tabla 1.- Abundancia total, mensual, valores máximos y frecuencia de peces depredadores en la localidad de Cueva del muerto.....	28
Tabla 2.- Abundancia total, mensual, valores máximos y frecuencia de peces depredadores en la localidad de Túnel Amarradero.....	29
Tabla 3. Densidad de <i>Toxopneustes roseus</i> en distintas localidades a lo largo de su distribución geográfica. Modificado de Abadía-Chanona 2013.....	42
Tabla 4. Selectividad de material de cobertura de <i>Toxopneustes roseus</i> en Islas Marietas.....	50

Resumen

Palabras Clave: *Toxopneustes roseus*, anomalías ambientales, ENSO, densidad, comportamiento de cobertura.

Los erizos de mar tienen una relevancia ecológica en los ecosistemas marinos debido a que la variación en su densidad puede alterar la composición y abundancia relativa de los grupos funcionales bentónicos. El erizo *Toxopneustes roseus* es el segundo erizo más abundante en las comunidades de arrecifes rocosos del Parque Nacional Islas Marietas en el Pacífico Central Mexicano. Se alimenta principalmente de algas costrosas y coral muerto, por lo que lo es una especie distinta a nivel funcional en comparación con sus congéneres. Al igual que otros equinoideos, tiene la capacidad de cubrir su testa con piedras, conchas, restos de coral o algas utilizando sus espinas y pedicelarios. Este comportamiento presenta distintas funciones que varían entre especies, entre las que se encuentra el camuflaje o protección ante depredadores, el almacenamiento de alimento, mecanismo de estabilidad en respuesta al oleaje e incluso la evasión ante la radiación UV en especies fotosensibles. Este comportamiento está relacionado además con la disponibilidad de los materiales. El presente estudio tiene como objetivo evaluar la variación ambiental, grupos funcionales del bentos y la abundancia de peces depredadores sobre la densidad y comportamiento de cobertura del erizo *T. roseus*. Se realizaron muestreos bimensuales durante un período de cinco años (2011-2015) en dos sitios, Cueva del Muerto en Isla Larga y Túnel Amarradero en Isla Redonda. Se efectuaron transectos 25x2m para la abundancia de erizos; los depredadores potenciales (*Balistes polylepis*, *Pseudobalistes naufragium*, *Sufflamen verres* y *Bodianus diplotaenia*) fueron censados en transectos 25x4m, los grupos funcionales bentónicos se midieron en términos de porcentaje de cobertura obtenidos mediante videotransectos, y se construyeron series de tiempo para la temperatura superficial del mar (TSM), concentración de clorofila (Chl_{sat}) y el coeficiente de atenuación vertical (Kd) mediante herramientas satelitales. El comportamiento de cobertura se clasificó de acuerdo a al porcentaje de material sobre la testa, donde: 0) ningún material, 1) material cubriendo de 0 a 50%, 2) > 50%, y 3) completamente cubierto. El comportamiento difirió entre los sitios en respuesta a 1) la posición de erizo en el arrecife (fondo/arenal), 2) la abundancia de peces y 3) la orientación horizontal/vertical de cada individuo. La densidad promedio ($\pm DE$) varió de 0.016 ± 0.014 a 0.996 ± 0.535 ind m^{-2} . La preferencia de sustratos reveló una asociación positiva con sustratos abióticos como la arena y escorbro coralino. Las densidades más altas (2012) se relacionaron con: 1) Anomalías positivas de Chl_{sat} en respuesta a eventos ENSO, lo que indica que las anomalías climáticas actuales constituyen un efecto directo sobre las poblaciones bentónicas y 2) Una baja abundancia de peces depredadores. Finalmente, la densidad del erizo *T. roseus* en Islas Marietas es la más elevada que se ha reportado a lo largo de toda la distribución geográfica de la especie.

Abstract

Key words: *Toxopneustes roseus*, environmental anomalies, ENSO, density, covering behavior.

Sea urchins have an ecological relevance in marine ecosystems because their density can alter composition and relative abundances of benthic functional groups. The pink sea urchin *Toxopneustes roseus* is the second most abundant urchin in rocky reefs communities of Islas Marietas National Park in Mexican Central Pacific. This specie feeds mainly on crustose coralline algae and dead coral, and is density-dependent to substrate types and specific benthic groups that respond to natural variations as well as anthropogenic disturbances. Like other echinoids, they have the ability to cover their body surface with rocks, shells, coral rubble or algae using their spines and pedicellariae. This covering behavior may act as camouflage and protection from predators, feeding, stability in respond to wave surge and some even consider it may be a mechanism to prevent UV radiation in photosensitive species and this behavior is related to the availability of covering items. The present study aims to evaluate the environmental variation, benthic functional groups and fish predators on the density and covering behavior of the pink sea urchin *T. roseus*. Data were collected bimonthly over a 5-year period during 2011 to 2015 at two sites, Cueva del Muerto in Isla Larga and Túnel Amarradero in Isla Redonda. 25x2m transects were surveyed for sea urchin abundances; the potential fish predators (*Balistes polylepis*, *Pseudobalistes naufragium*, *Sufflamen verres* and *Bodianus diplotaenia*) were surveyed in 25x4m transects, benthic functional groups were measured by coverage percentages obtained by videotransects and time series were constructed for superficial temperature (SST) , chlorophyll (Chl_{sat}) and vertical attenuation coefficient (K_d) through satellite tools. The covering behavior was classified according to the coverage ratio, where: 0) no material, 1) material covering 0-50% of the body surface, 2) >50% of the body surface, and 3) completely covered. The covering behavior differed among sites in response to the urchin position in the coral reef, fish abundance and the vertical/orientation of each individual urchin. Density (\pm DE) varied from a mean of 0.16 ± 0.014 a 0.996 ± 0.535 ind m⁻² with most of the sea urchins occurring in sand beds areas of Isla Redonda. The highest densities were associated with high Chl_{sat} concentration in 2011 in response to ENSO events, indicating that the current climatic anomalies cause a direct effect on the variation of benthic populations and changing community structure. Also the density of *T. roseus* in Marietas Islands was the most high over the distribution in the eastern Pacific Ocean.

Prefacio

El planeta tierra ha pasado por distintos periodos significativos de cambios medioambientales a escala geológica. Aunque pasó por un periodo estable de duración aproximada de 10, 000 años llamada Holoceno, las alteraciones antropogénicas que iniciaron con la Revolución industrial han impulsado una nueva era de cambios ambientales que los geólogos han denominado “Antropoceno” (Crutzen, 2002; Rockström et al., 2009). Particularmente los ambientes costeros, por su relación directa con los asentamientos humanos se encuentran bajo una presión incesante impulsada por distintas alteraciones, entre las que se encuentra el calentamiento global, la pérdida de biodiversidad, la sobrepesca, modificaciones al ciclo del nitrógeno y fósforo, la acidificación del océano y la contaminación; aunque generalmente estas alteraciones son descritas y cuantificadas de manera individual, funcionan de manera acoplada entre sí de manera sinérgica, agravando los efectos producidos y reduciendo la resiliencia de los ecosistemas (Valiela, 2009; Rockström et al., 2009; Ling et al., 2009).

Las proyecciones a futuro sugieren que las alteraciones antropogénicas impulsarán cambios en la estructura comunitaria de los ecosistemas marinos (Harris y Tyrrell, 2001; Feely et al., 2009; Hoegh-Guldberg y Bruno, 2010; Branch et al., 2013) y los ecosistemas arrecifales tropicales no son la excepción. En su mayoría, la comunidad científica coincide en que los actuales cambios en las condiciones climáticas se están produciendo a un ritmo mucho más rápido que en el pasado histórico, sobrepasando la capacidad de algunos organismos para adaptarse. Sin embargo la investigación en estos ecosistemas se ha centrado en grupos como los corales y peces, aunque otros grupos como los invertebrados bentónicos brindan servicios cruciales como la regulación de la calidad del agua, el reciclaje de nutrientes y la herbivoría. (Przeslawski, 2008; Edmunds et al., 2014). El grupo de los equinoideos o erizos de mar es considerado una pieza fundamental en la ecología de arrecifes, ya que son los principales herbívoros que controlan la abundancia de las macroalgas, facilitando así el mantenimiento de los corales y por otro lado promueven la disponibilidad del carbonato de Calcio a través de la bioerisión. No obstante un cambio en su

densidad poblacional puede producir efectos negativos, impulsando modificaciones en la estructura comunitaria, por lo que la estabilidad de sus poblaciones es crucial para los ecosistemas en los que habitan (Sellers et al., 2009; Herrera-Escalante, 2011; Flukes, 2014; Bekkby, 2015).

En las Islas Marietas, Nayarit, el erizo rosado *Toxopneustes roseus* es una de las especies más abundantes de equinoideos, cuya relevancia ecológica recae en su aportación de carbonatos a la columna de agua, ya que se alimenta principalmente de algas costrosas y calcáreas, a diferencia de sus congéneres, haciéndolo particularmente distinto a nivel funcional para la comunidad arrecifal. Sin embargo, hasta ahora el conocimiento sobre su ecología en arrecifes coralinos tropicales, comportamiento o su respuesta ante anomalías climáticas es bastante limitado, por lo que el objetivo de este trabajo fue determinar su densidad y comportamiento en las Islas Marietas en respuesta a: 1) la variabilidad ambiental valorada por medio de herramientas satelitales, 2) la abundancia de peces potenciales depredadores y 3) la composición de grupos funcionales bentónicos. Esto en el contexto del cambio climático abordado desde un enfoque de ecología de comunidades para entender la manera en que estos organismos están respondiendo ante estas alteraciones.



CAPÍTULO I: Densidad de *Toxopneustes roseus* en respuesta a la variabilidad ambiental y abundancia de depredadores

1. Introducción: Los equinoideos como clave en la ecología de los arrecifes

El filo de los equinodermos presenta una gran relevancia ecológica dentro de los ambientes marinos, incluyendo arrecifes, bosques de macroalgas y ecosistemas profundos, ya que son eslabones indispensables en las redes tróficas al ser depredadores, herbívoros o detritívoros (Brusca y Brusca 2003). Cuenta con alrededor de 7,000 especies vivientes distribuidas en las clases Asteroidea, Ophiuroidea, Holothuroidea, Crinoidea y Echinoidea, en ésta última se encuentran los erizos, galletas y bizcochos de mar, todas exclusivamente marinas (Barnes, 2001).

En ambientes arrecifales, los erizos de mar son considerados especies clave, ya que tienen una influencia directa en la composición y estructura comunitaria, son controladores importantes de la biomasa de algas mediante su consumo por pastoreo, ya sean algas foliosas, costrosas o calcáreas, por lo que la densidad poblacional de los erizos es de gran relevancia ecológica para las comunidades marinas. Cuando los erizos disminuyen la densidad de macroalgas, esto tiene un efecto directo sobre especies asociadas a este tipo de vegetación, como invertebrados de pequeño tamaño, principalmente moluscos bentónicos e incluso algunos grupos de peces (Estes y Duggins, 1995; Sala, 1997; Alves, 2001; Andrew, 2006; Mapstone et al., 2007). Sin embargo, no todas las especies de erizos tienen el mismo potencial de alteración mediante pastoreo, es decir, algunas especies de erizos con hábitos alimenticios específicos afectan a grupos en particular y la intensidad de alteración puede variar entre especies (Andrew, 1993; Fletcher, 1987). Así mismo, el efecto del pastoreo puede mediar la competencia por espacio entre los corales y los grupos algales, disminuyendo la mortalidad coralina, beneficiando así el mantenimiento del ecosistema arrecifal (Coyer 1993; McClanahan et al 1996).

Cuando se presenta un incremento o disminución considerable en la densidad de erizos, y debido al potencial de modificación por pastoreo, las comunidades marinas presentan un cambio de régimen o fase, es decir pasan a estar dominadas por grupos funcionales distintos, por ejemplo en ambientes rocosos se ha documentado recientemente la expansión de los denominados “blanquizales de erizos” (Sea urchin barrens), ambientes antes dominados por bosques de macroalgas (Kelp), las cuales decrecen proporcionalmente al incremento de erizos con efectos catastróficos a nivel comunitario (Flukes et al., 2012; Ling et al., 2015). En contraste, en ecosistemas arrecifales los cambios de fase se presentan ante una disminución de los organismos herbívoros, lo cual se traduce en un incremento de las algas carnosas con efectos negativos sobre la cobertura coralina, donde las pesquerías, así como la agricultura pueden incrementar la incidencia de este tipo de régimen (Hughes et al., 2003). Los mecanismos que regulan un cambio de fase impulsados por las poblaciones de erizos descritos por Paine y Vadas (1969) y Bernstein et al. (1981), incluyen 1) el aumento de la abundancia de erizos en respuesta a la reducción de depredadores, 2) la saturación de los sitios de refugio donde evitan la depredación, 3) los mecanismos de evasión, principalmente por la formación de agregaciones, y 4) el desplazamiento de las agregaciones. Sin embargo, esta descripción excluye el peso de las variables ambientales; más recientemente Ling et al (2009) documentó que además de los aspectos ecológicos de los erizos, un cambio de fase puede ser impulsado por la sinergia entre distintos factores, entre los que se incluyen alteraciones antropogénicas como la sobrepesca y el calentamiento global.

Otro aspecto relevante es el rol de los erizos como agentes bioerosionadores mediante el movimiento de sus espinas, el cual produce abrasión sobre los corales y rocas, proporcionando carbonato disponible en la columna de agua, sin embargo, densidades altas de erizos pueden causar efectos negativos cuando la erosión causada es mayor que la acreción por parte de los corales. El potencial bioerosivo depende de múltiples factores como la especie del erizo, el tamaño del organismo y su densidad poblacional (Brown-Saracino, 2007; Herrera-Escalante et al., 2005, Perry et al., 2014).

1.2 Ecología de equinoideos

La distribución espacial y densidad de los erizos en ambientes arrecifales está dada por la combinación de distintos factores. Desde el punto de físico se incluye el hidrodinamismo, la profundidad, la complejidad topográfica y la heterogeneidad a pequeña escala, todas ellas con una influencia selectiva dependiendo de la capacidad de las distintas especies de erizos para adherirse a los sustratos disponibles y relacionado con la protección y el refugio (Dumas et al., 2007; Hereu et al., 2005; Tuya et al., 2007; Weil et al., 2005).

Por otro lado, la estacionalidad mediante la intensidad de la temperatura/luz, las condiciones oceanográficas como la disponibilidad de nutrientes y estratificación de la columna de agua. Éstas tienen una influencia directa en los factores biológicos que regulan a los erizos; por ejemplo la cobertura algal, la cual constituye el principal alimento de los erizos. Así, la variabilidad del alimento juega un papel determinante y su abundancia tiene influencia directa tanto en la distribución espacial como en la densidad de especies de erizo (Ogden et al, 1989; Benedetti-Cecchi et al., 1998). Por otro lado, se ha reportado que eventos climatológicos, por ejemplo ENSO (El Niño-Southern Oscillation) pueden producir condiciones oceanográficas idóneas que promueven el éxito en eventos de reclutamiento de algunas especies de erizos, lo que resulta en un incremento en la densidad poblacional (Glynn, 1990).

Un pulso en la productividad fitoplanctónica, asociado a la disponibilidad de alimento, puede incrementar el éxito en el reclutamiento de los erizos (Cardona et al., 2013). De esta manera, el reclutamiento puede tener relevancia en el aumento de la densidad poblacional de algunas especies. Pearse y Hines (1987) registraron un aumento de 25 veces en la densidad después de un periodo de 2 años tras un evento importante de reclutamiento en poblaciones del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* en las costas de California. Algunos estudios ecológicos han utilizado modelos aditivos para analizar el peso de las variables ambientales y biológicas que expliquen mejor la abundancia y densidad de equinoideos en ambientes arrecifales encontrando que las variables como la temperatura superficial del mar (TSM), la cobertura coralina y la heterogeneidad de fondo,

explicaron cerca del 50% de la abundancia de los erizos, y dentro de las variables biológicas, la abundancia de peces depredadores presentó la mayor influencia (Rojero, 2011).

Por otro lado, se conoce que eventos de mortandad masiva asociados a la incidencia de patógenos como amebas y virus, pueden disminuir la densidad poblacional de erizos hasta en un 97%, produciendo cambios significativos en la composición y estructura arrecifal, lo cual ha contribuido a los cambios de fase en arrecifes coralinos tropicales. Este tipo de eventos ha sido documentado y se ha sugerido que el aumento en la incidencia de patógenos puede estar relacionado con el cambio climático, principalmente ligado al aumento de temperaturas (Carpenter, 1985; Jones y Scheibling, 1985; Clemente et al., 2014; Lessios, 2015).

1.3 Depredación de erizos

Desde el punto de vista ecológico, las interacciones biológicas son indispensables en la regulación de las poblaciones, por ejemplo, la depredación es una importante fuerza evolutiva y uno de los principales factores de control ecológico de las comunidades marinas. Los depredadores pueden controlar la densidad y distribución espacial de erizos mediante su consumo, ya sea en ecosistemas arrecifales, bosques de macroalgas (“Kelp”) o ambientes rocosos (Fig. 1), por lo que su abundancia tiene un efecto directo en toda la comunidad. De este modo, la regulación pesquera y el establecimiento de áreas marinas protegidas juegan un papel crucial para la estabilidad de las comunidades. Éste tipo de efecto es conocido como “Top-down”, refiriéndose a que los cambios en los altos niveles de la cadena trófica se ven reflejados en los niveles inferiores. (Hagen et al., 2002; Guidetti & Dulcic, 2007; Keats et al., 1986; Shears et al., 2002). En arrecifes rocosos, Sonnenholzner et al. (2007) analizaron el efecto de la abundancia de peces en comunidades de Islas Galápagos y encontraron que los sitios de alta actividad pesquera en especies depredadores de erizo, como la langosta *Panulirus penicillatus* y el pez *Bodianus diplotaenia* fueron los sitios de mayor abundancia de erizos, lo cual se vio reflejado en la composición de los grupos bentónicos.

No obstante, las poblaciones de depredadores presentan de manera natural variación en su estructura de tallas y abundancia dependiendo de las condiciones ambientales, el reclutamiento o la disponibilidad de recursos, de manera general, la reducción en la talla o el número de depredadores (nutrias de mar, langostas y peces) en repuesta a la actividad pesquera, da como resultado un aumento del número de erizos, causando éstos últimos sobrepastoreo y produciendo efectos negativos sobre los ecosistemas, e impulsando en ocasiones los cambios de fase (Estes y Duggins, 1995; Ling et al., 2009; Hamilton et al., 2014).



Figura 1. Depredación de erizos de mar en distintos ambientes por parte de 1) la langosta espinosa *Jasus edwardsii*, imagen de Nick Shears tomada de www.protectplanetoccean.org/, 2) peces lutjanidos tomada de <http://www.nationalgeographic.com> y 3) nutria marina *Enhydra lutris* tomada de Vancouver Aquarium.

La explotación pesquera implica además modificaciones en las interacciones depredador-presa cuando se trata de una relación tamaño-dependiente, ya que la mayoría de pesquerías extraen selectivamente a los depredadores más grandes, reduciendo las tallas promedio de sus poblaciones (Hamilton y Caselle, 2015). No obstante la vulnerabilidad de la presa puede depender de distintos factores, como las tasas de consumo por parte de los depredadores, los patrones de selección de presas, así como la evasión de la depredación por parte de la presa, por ejemplo, se ha documentado que algunas especies de erizos pueden detectar estímulos químicos en la columna de agua que promueven la eficacia en la evasión de la depredación (Snyder y Snyder 1970; Bernstein et al., 1981; Mann et al., 1984; Schmitt y Holbrook, 1984; Sala, 1997).

2 Antecedentes

2.1 Generalidades de *Toxopneustes roseus*

El conocimiento ecológico sobre ésta especie es limitado y hasta cierto punto reciente; es un erizo submareal que habita comúnmente mantos de rodolitos o ambientes arrecifales someros hasta profundidades de 60 m; suele estar asociado a fondos arenosos y puede encontrarse de manera solitaria o formar agregaciones (James, 1998, 2000) (Fig. 2). Presenta un cuerpo robusto y de espinas cortas, presenta coloración rosácea a violeta, siendo más intensa en los pedicelarios, los cuales son globulados y tienen de forma de flor compuesta por tres valvas que forman un triángulo (Coppard, 2010) (Fig. 3).



Taxonomía

Reino: Animalia.

Filo: Echinodermata.

Clase: Echinoidea.

Orden: Camaradonta

Familia: Toxopneustidae

Género: *Toxopneustes*

Especie: *Toxopneustes roseus* A. Agassiz

1863

Figura 2. *Toxopneustes roseus* en comunidades coralinas someras de Islas Marietas, Nayarit. Fotografía de Pedro Medina Rosas, 2015.

2.2 Distribución y ecología

El erizo *T. roseus* presenta una amplia distribución latitudinal en el Pacífico Este, desde Bahía Tortugas en Baja California, México, incluyendo la isla Isabel y las Revillagigedo, en isla del Coco, Costa Rica; Malpelo en Colombia, las Galápagos en Ecuador e isla de Lobos de Afuera en Perú. (Alvarado et al., 2010; Cohen-Rengifo et al., 2009; James, 2000; Honey-Escandón et al.; 2008; Rios-Jara et al., 2008; Solís-Marín, 1997; Sonnenholzner et al., 2012).

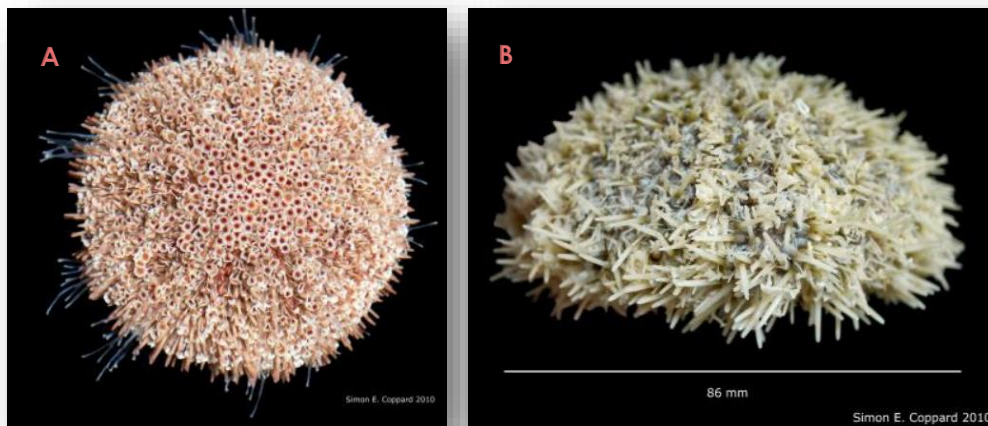


Figura 3. Vista aboral (A) y lateral (B) del erizo *Toxopneustes roseus* (Agassiz, 1863) tomada de Coppard, 2010.

Se alimenta principalmente de algas calcáreas no geniculadas o costrosas e incluso coral muerto, por lo que la ingesta de carbonato es alta (Benitez-Villalobos y Abadía-Chanona 2015; James, 1998, 2000). La precipitación pluvial tiene una relación directa pero no determinante con la densidad de *T. roseus* y se sugiere que la disponibilidad de sedimentos por la presencia de ríos puede ser determinante para su dinámica poblacional en ambientes costeros (Benitez-Villalobos y Abadía-Chanona 2015).

2.3 Depredación sobre *T. roseus*

Se han reportado cuatro especies de peces como depredadores potenciales (James (2000) y Rojero (2011)), las cuales incluyen erizos dentro de sus hábitos alimenticios y se presentan en el área de estudio. A continuación se presenta una breve descripción de cada una:

Balistes polylepis (Steindachner, 1876) (Fig. 4-a) Se distribuye de California, Estados Unidos hasta Chile, es frecuente en aguas cálidas sobre rocas, corales, y las zonas arenosas adyacentes, desde la costa hasta el talud continental, los juveniles son de hábitos pelágicos. En el verano forman grandes cardúmenes cerca del fondo con fines reproductivos y de anidación. Las hembras quedan al cuidado de los nidos pero pueden abandonarlos si son atacadas o molestadas. Se alimentan de peces, poliquetos, crustáceos, moluscos, estrellas, erizos, pepinos y otros invertebrados. *B. polylepis* es capturado con redes de arrastre, cerco, líneas y anzuelos, tiene importancia comercial y amplio mercado, su carne es de buena calidad y sin espinas. Se pesca todo el año en el estado de Nayarit (Ulloa-Ramirez et al., 2008).

Pseudobalistes naufragium (Jordan y Starks, 1985) (Fig. 4-b) Se distribuye de Bahía de Santa María, Baja California hasta Chile, es común en aguas cálidas, arrecifes coralinos, rocas y bancos arenosos en aguas hasta 35 m. De hábitos solitarios, se ocultan en cuevas, oquedades y grietas. Se alimenta de erizos de mar, pequeños poliquetos, crustáceos, pepinos, anémonas, a menudo remueve sobre la arena para descubrir a la presa. Se captura con red de arrastre, enmalle, palangre y anzuela. Tiene importancia económica en las costas de Nayarit, en menor grado que sus congéneres balístidos (Ulloa-Ramirez et al., 2008).

Bodianus diplotaenia (Gill, 1962) (Fig. 4-c) Se distribuye de Baja California hasta Chile incluyendo el archipiélago de las Revillagigedo, habita en zonas rocosas y coralinas, algunas veces en fondos arenosos donde abunda la vegetación, es común entre los 5 y 18 m de profundidad, los machos son territoriales. Se alimenta de cangrejos, camarones, anémonas, erizos, ofiuroideos y otros invertebrados. Es capturado ocasionalmente con red de enmalle, líneas, anzuelo y arpón en la pesca artesanal ribereña así como pesca deportiva (Ulloa-Ramirez et al., 2008).

Sufflamen verres (Gilbert & Starks, 1904) (Fig. 4-d) Se distribuye en el Pacífico Este, desde isla Cedros, Baja California hasta las costas de Salinas en Ecuador, incluyendo las Islas Galápagos, es habitante común de arrecifes coralinos someros y ambientes rocosos costeros hasta profundidades de 36 m. Se alimenta de erizos de mar así como de crustáceos y moluscos de pequeño tamaño. Tiene la habilidad de remover sedimento para descubrir a sus presas así como voltear a los erizos hacia la posición oral para efectuar la depredación (Ulloa-Ramirez et al., 2008).



Figura 4. Vista lateral de las especies seleccionadas como depredadores potenciales: a) *Balistes polylepis*, b) *Pseudobalistes naufragium*, c) *Bodianus diplotaenia* y d) *Sufflamen verres*, fotografías de tomadas de <http://coleccion.cicimar.ipn.mx/> y de Jimenez-Prado P/fishbase.com

3 Objetivos

General:

Caracterizar y evaluar el efecto de la variabilidad ambiental y abundancia de peces depredadores sobre la densidad del erizo *Toxopneustes roseus* en las comunidades coralinas de Islas Marietas, Nayarit.

Específicos:

- Construir aproximaciones a las climatologías y años promedio de Clorofila_{sat}, temperatura superficial (TSM) y Coeficiente de Atenuación Vertical (Kd) en el área de estudio con base en datos obtenidos a partir de sensores satelitales.
- Caracterizar las localidades de muestreo en función de la abundancia de grupos funcionales bentónicos mediante el análisis de videotransectos.
- Evaluar la variación en la abundancia de peces depredadores del erizo *T. roseus*
- Determinar si existen diferencias en la densidad de *T. roseus* de manera espacial (localidades) y temporal (estacional y anualmente).
- Evaluar la densidad de *T. roseus* en respuesta a las variables ambientales así como a la abundancia de peces depredadores.
- Determinar si la densidad de *T. roseus* responde a algún patrón de variabilidad ambiental.

4 Justificación

Se han realizado pocos estudios sobre la importancia ecológica del erizo *T. roseus* en comunidades coralinas tropicales del Pacífico central mexicano y a pesar de ser la segunda especie de erizo más abundante en Islas Marietas (observaciones personales), hasta la fecha no existe ningún trabajo sobre su ecología que analice la respuesta poblacional ante la variabilidad ambiental o la abundancia de depredadores en Bahía de Banderas; por otro lado, a pesar de que el área de estudio es un área protegida, se sabe que está bajo una constante alteración antropogénica derivada de las actividades turísticas, así como actividad pesquera poco regulada, ya que los reportes pesqueros no suelen incluir a las especies acompañantes al no ser la pesquería objetivo, subestimando el impacto real de la pesquería en las comunidades coralinas de Islas Marietas. Por lo anterior, el presente estudio representa un avance en el conocimiento ecológico de la especie *T. roseus*, así como una herramienta potencialmente útil para la evaluación de las poblaciones de equinoideos en respuesta a la variabilidad ambiental mediante herramientas satelitales, lo cual resulta indispensable para el establecimiento de una línea base que nos permita responder mediante estrategias de manejo ante el panorama del cambio climático, así como la respuesta de las poblaciones de erizos ante eventos climatológicos ENSO y sus efectos a nivel comunitario en ecosistemas arrecifales.

5 Área de estudio

El Parque Nacional Islas Marietas se sitúa en la costa sur del estado de Nayarit, en el municipio de Bahía de Banderas. Está conformado por Isla Redonda e Isla Larga, así como dos islotes en la parte oriental de Isla Larga, y una porción marina en el extremo noreste de las islas. Las aguas adyacentes a las islas se consideran costeras de tipo somero y se encuentran mayormente sobre la plataforma continental. Se ubica geográficamente entre los 20° 15' y 20° 47' de latitud Norte y los 105° 15' y 105° 42' de longitud Oeste (Fig. 5). La temperatura superficial promedio en el área es de ~27°C (Palacios-Hernández et al., 2010) y es periódicamente influenciada por anomalías térmicas

por eventos ENSO, tanto Niño (+3 °C TSM) como la Niña (-4 °C TSM) causando eventos de blanqueamiento y mortalidad coralina (CONANP, 2007).

Las corrientes dominantes el área son: la Corriente de California, con dirección Sur, que alcanza los 20° N durante el invierno; la Corriente Norecuatorial, la cual se mueve hacia el Sur antes de tomar rumbo al Oeste; y la Corriente Costera de Costa Rica, en dirección Noroeste entre los 9° y 12° N (Wyrtki, 1965). La transparencia promedio del agua varía entre 3 a casi 7 m, siendo el mínimo de 2 m en Septiembre y el máximo de 9 m en Diciembre. La salinidad varía de 30.2 0/00 en verano, hasta 360/00 durante el invierno debido a los aportes de agua dulce por parte de ríos y arroyos cercanos durante la temporada de lluvias (CONANP, 2007).

Las colonias coralinas se encuentran distribuidas principalmente en la parte este de ambas islas y en algunas caletas de la parte oeste de la Isla Larga, la cual presenta mayor riqueza de corales que Isla Redonda. Para el trabajo de campo se seleccionaron dos localidades de muestreo, una perteneciente a Isla Redonda conocido como Túnel Amarradero (TAM) (20°42'2.47''N, 105°33'53.65''W) el cual presenta profundidades de 6 a 12 m, donde dominan camas de escombros coralino con arenales y en menor proporción se encuentran parches arrecifales dominados por especies como *Porites* sp. y *Pavona* sp. la otra localidad conocida como Cueva del Muerto (CDM) (20°41'51.67'', 105°34'57.64''W) en Isla Larga presenta profundidades de 2 a 8 m y se caracteriza por una mayor presencia de parches coralinos dominados por *Porites* sp y *Pocillopora* sp, asociadas a algas costrosas, calcáreas e hidrocorales y en menor grado macroalgas arrecifales como *Halimeda* sp. (Cupul-Magaña et al., 2000; CONANP, 2007)

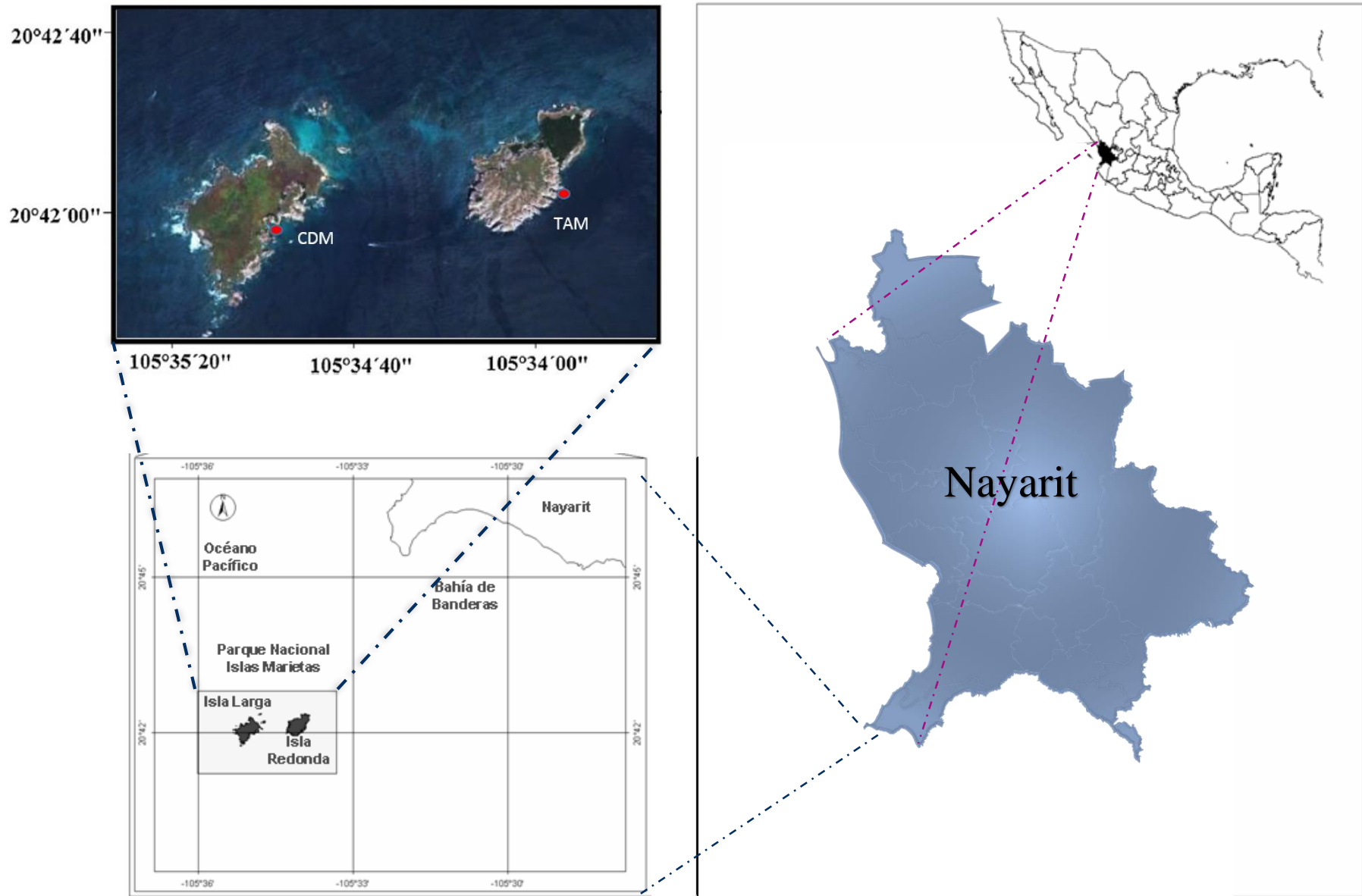


Figura 5. Localización del Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit y las localidades de muestreo, Túnel Amarradero (TAM) en Isla Redonda y Cueva del Muerto (CDM) en Isla Larga. Modificado de CONANP, 2007

6 Metodología

6.1 Trabajo de Campo

Se realizaron muestreos bimensuales de febrero 2011 a febrero 2015 en dos localidades (TAM y CDM), los cuales forman parte del Proyecto PIFI2010-14MSU0010Z-10 dirigido por el Dr. Amílcar Cupul Magaña del Centro Universitario de la Costa (CUC) de la Universidad de Guadalajara. Se efectuaron 5 transectos por localidad en cada muestreo con equipo autónomo SCUBA, con un total de 225 transectos de banda, de 25 m de longitud y 4 m de ancho para el censo visual de peces, y de 25 x 2 m para la abundancia de *T. roseus*. De enero 2014 a enero 2015 se tomaron videotransectos con una cámara GoPro sobre cada uno de los transectos a una altura de 40cm de distancia al sustrato para determinar la heterogeneidad horizontal (WWF 2006; AGRRA 5.4, 2010). La identificación taxonómica de las especies de peces se basó en los criterios de Allen y Robertson (1994) y Fischer et al. (1995).

Analisis de datos: Los videotransectos fueron procesados congelando la imagen a intervalos de tiempo determinados (muestras), bajo una capa de 50 puntos aleatorios. El intervalo de tiempo entre cada muestra se calculó dividiendo el tiempo total del videotransecto entre el número determinado de cuadros de imagen (40 muestras por video) registrando la cobertura de los grupos funcionales presentes de acuerdo a las siguientes categorías: corales duros, corales blandos, algas calcáreas, turf o césped algal, escombros coralinos y arena (WWF 2006). Ver anexo 1.

6.2 Procesamiento de Datos satelitales

Para la extracción de datos satelitales de temperatura, clorofila y coeficiente de atenuación, se utilizaron las coordenadas de las dos localidades de muestreo, Cueva del Muerto y Túnel Amarradero, asimismo se seleccionaron estaciones a 1, 6 y 16 km de distancia en dirección sur, esto con la finalidad de identificar si las localidades presentaban condiciones oceanográficas

similares al resto de la bahía y desechar la presencia de un efecto insular (valores similares a los de aguas costeras continentales)

La serie de tiempo para la temperatura superficial (TSM) se generó a partir de composiciones mensuales a una resolución nominal de 4 km por pixel, las cuales fueron descargadas de (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>) utilizando 2 sensores, Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) de 1982-2009 y Modis on Aqua de 2002 a 2015 para obtener una sola serie de tiempo de 33 años. Para unir los datos obtenidos de ambos sensores, ya que se presenta un sesgo como resultado de la hora del día en que los sensores tomaban la lectura, se procedió a transformar la serie más corta mediante un modelo de regresión lineal con el software Minitab 15.0. Dicho modelo utiliza los datos en que ambos sensores coinciden en el tiempo para generar la ecuación que se utiliza para corregir los datos del sensor Modis como si fuesen del AVHRR.

$$AVHRR = 3.94 + 0.854 * MODIS$$

En el caso de la Clorofila satelital (Chl_{sat}) se obtuvieron composiciones mensuales a una resolución nominal de 4 km por pixel, utilizando otros 2 sensores, Seawifs (1997-2010) y Modis on Aqua (2002-2015) para construir una serie de tiempo de 18 años, los datos fueron corregidos también con el modelo de regresión lineal a partir de la siguiente ecuación:

$$Seawifs = 0.584 + 0.626 * MODIS$$

Por último, se obtuvieron composiciones mensuales del coeficiente de atenuación vertical (K_d) a la misma escala y resolución que las variables anteriores, se utilizaron datos del sensor Modis on Aqua (2002-2015) y Seawifs (1997-2010) para obtener una serie de 18 años, para eliminar el sesgo del sensor, se utilizó un modelo de regresión lineal con la formula siguiente:

$$Seawifs = 0.0163 + 1.45 * MODIS$$

Se considera que el límite inferior de la zona eufótica está donde llega el 1% de la irradiancia superficial, y de acuerdo a la Ley de Lambert-Beer, la zona eufótica tiene 4.6 profundidades ópticas, por lo que la profundidad óptica de la capa eufótica puede ser estimada mediante algoritmos a través

del K_d obtenido a partir de sensores satelitales, de esta forma los datos obtenidos fueron utilizados para la estimación de la profundidad de la zona eufótica (Kirk, 1994).

6.3 Años promedio y aproximaciones a la climatología

La generación de los años promedio para cada una de las variables consistió en promediar los datos de todos los enero de la serie de tiempo, después el de todos los febreros y así sucesivamente para cada uno de los meses hasta completar el año, posteriormente el año promedio se repitió hasta igualar la serie de tiempo de las composiciones mensuales originales con el fin de obtener una aproximación a la climatología del área de estudio. Se realizaron gráficos de la serie de tiempo para cada variable acompañado de la climatología para determinar la variabilidad de cada una, y posteriormente, los datos fueron transformados a anomalías estandarizadas “z” lo cual permite comparar diferentes variables o conjuntos de datos que están relacionados pero que no son estrictamente comparables, es decir que están sujetos a variaciones estacionales. Finalmente fueron graficados con el programa Sigma Plot ver.12.0®

6.4 Análisis estadístico

Para comparar los datos de densidad de erizos de manera anual y estacional y debido a que los datos no cumplieron el supuesto de normalidad, se realizaron análisis no paramétricos de varianza de 1 vía (ANOVA)- Kruskal Wallis basada en rangos con el programa Sigma Plot ver. 12.0®. Para el análisis anterior los datos fueron clasificados en: primavera (marzo-mayo), verano-otoño (junio-octubre) e invierno (noviembre-febrero). Posteriormente se realizaron dendogramas de similitud basados en la correlación de Pearson y análisis de factor para determinar la relación entre la densidad de *T. roseus* con las variables ambientales y la abundancia de peces depredadores.

7 Resultados

7.1 Variables oceanográficas

Las series de tiempo para TSM para todas las estaciones, es decir, las localidades y las estaciones a 1, 6 y 16 km de distancia en dirección sur de las islas, mostraron que los datos puntuales de ambas localidades presentan el mismo patrón de variabilidad entre sí y el resto de Bahía de Banderas (Fig. 6), por lo que se desechó la idea de que pudiera presentarse un efecto de insularidad en la variables oceanográficas a escala espacial: por ésta razón se decidió trabajar únicamente con los datos satelitales puntuales de la localidad de Túnel Amarradero para todas las variables oceanográficas.

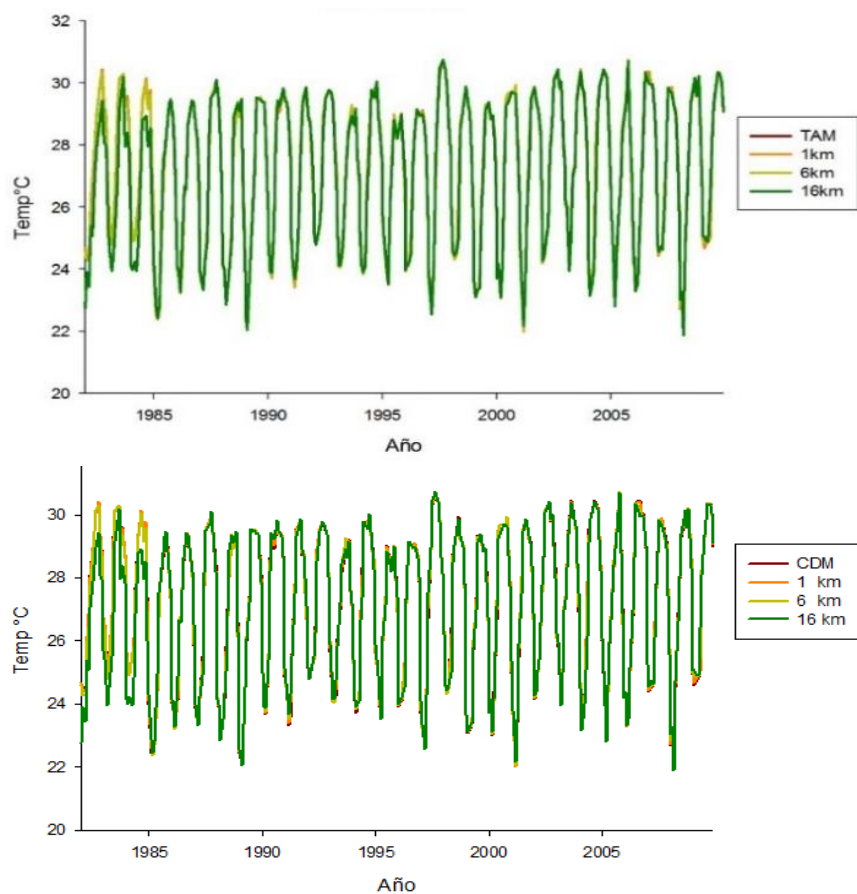


Figura 6a. Series de tiempo mensuales de SST para la localidad Túnel Amarradero (TAM), Cueva del Muerto (CDM) y las estaciones oceanográficas en dirección sur, generadas a partir de los datos obtenidos del sensor AVHRR.

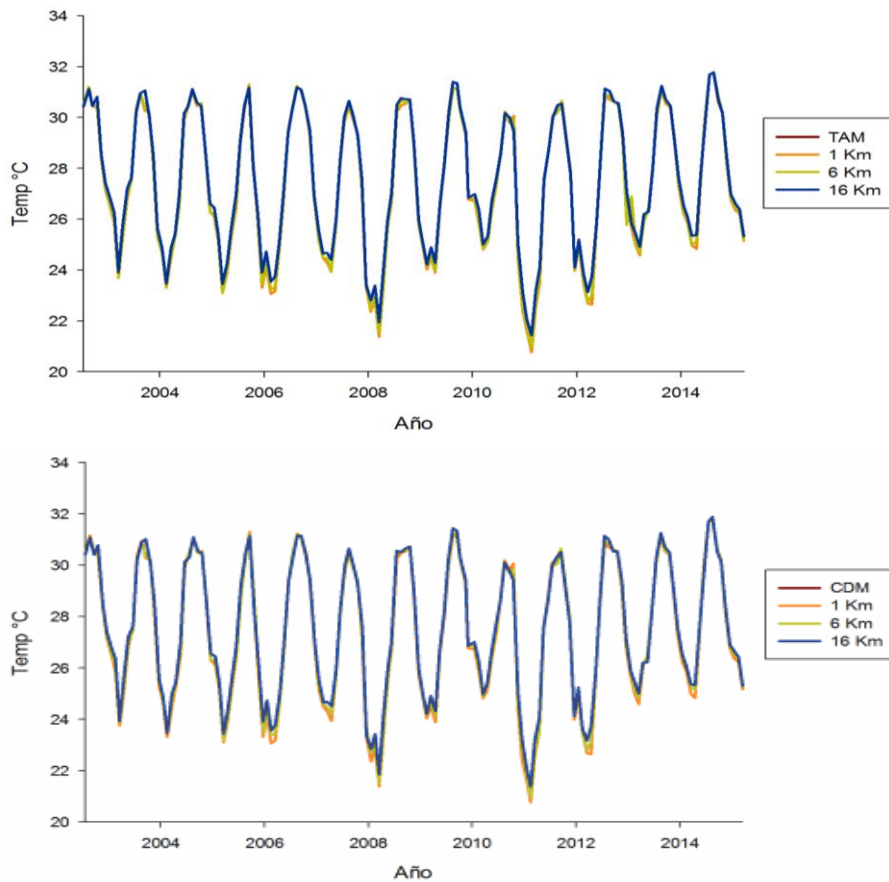


Figura 6b. Series de tiempo mensuales de SST para la localidad Túnel Amarradero (TAM), Cueva del Muerto (CDM) y las estaciones oceanográficas en dirección sur, generadas a partir de los datos obtenidos del sensor Modis on Aqua.

7.2 Aproximación a la climatología y año promedio

7.2.1 Temperatura Superficial del agua (TSM)

En términos generales, el año promedio de TSM para el área de estudio mostró una variación dominada por la estacionalidad, con un intervalo de ~ 24 a casi $\sim 30^{\circ}\text{C}$. De enero hasta abril las temperaturas se mantuvieron por debajo de los 26°C siendo el mes de marzo en el que se registró las temperaturas más bajas promedio. A partir de abril las temperaturas comenzaron a incrementar alcanzando el valor máximo durante el mes de agosto. En los meses consecuentes la temperatura comenzó a descender de manera gradual hasta el invierno (Fig. 7).

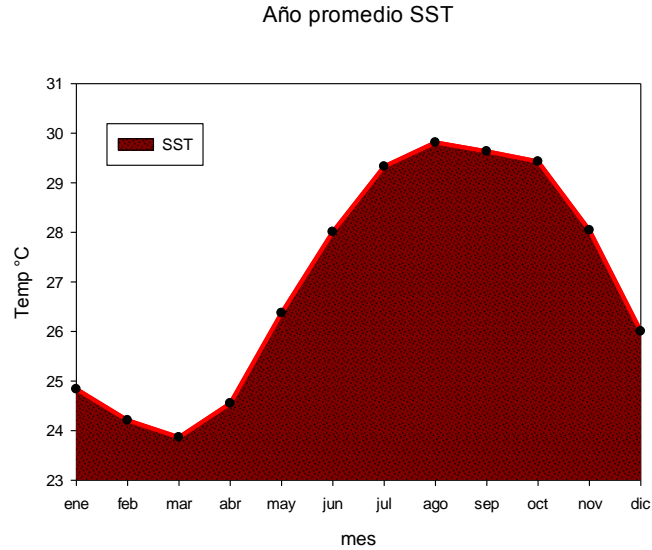


Figura 7. Año promedio de la temperatura superficial (TSM) para Islas Marietas, cada punto representa el promedio mensual de la serie completa, es decir el valor promedio en un lapso de 33 años (1982-2015).

La variación de la TSM respecto a la aproximación a la climatología (fig. 8) reveló que: 1) En los años 1985, 1989, 2001, 2008 y 2011 se registraron la temperaturas mensuales promedio más bajas de la serie de tiempo con valores menores a los 22.5 °C, de acuerdo al Oceanic Niño Index (ONI) de la NOAA; éstos años fueron clasificados como “años niña” en diferentes categorías, únicamente el evento Niña 1989 fue considerado un evento fuerte, destacando que en 2011, donde se reportan las temperaturas más bajas en 32 años, fue catalogado como “niña-moderado”. De acuerdo con este índice; 2) Las temperaturas más elevadas se registraron en los años 1997, 2005, 2014, siendo éste último el más caliente en 32 años con temperaturas promedio mensuales por arriba de los 30.5 °C; 3) Durante el periodo de muestreo 2011-2014 se observó una tendencia en el aumento de la TSM, mientras que las bajas temperaturas estuvieron muy por debajo de la climatología, es decir, los meses en que normalmente la TSM debería llegar a 23 °C, las temperaturas en los últimos 3 años solo alcanzaron los 24.5 °C.

Climatología vs Variabilidad mensual SST

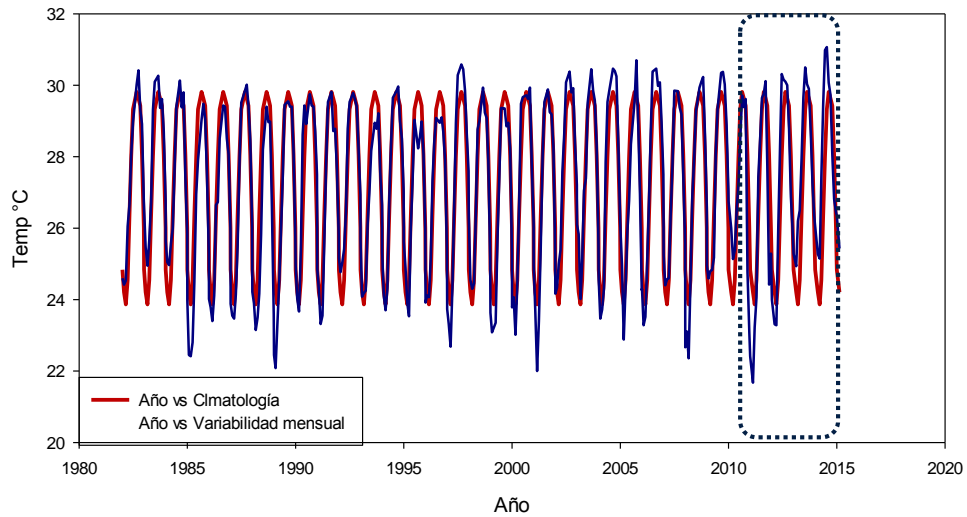


Figura 8. Aproximación a la climatología (rojo) y variabilidad mensual (azul) de TSM para Islas Marietas de 1982 a 2015 generado a partir de promedios mensuales; el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

El promedio anual y su transformación a anomalías (z) reveló que la TSM presentó una variación irregular, oscilando en el rango de ± 2 desviaciones estándar de la media estadística, sin embargo 1985 y 2014, años Niña y Niño respectivamente, presentaron anomalías por fuera de este rango, por lo que estos años fueron los más extremos en cuanto a anomalías de la TSM en el área de estudio. Por otro lado, aunque menos fuerte, 2011, 1999 y 1988 se destacaron por presentar anomalías negativas por abajo de -1 desviación estándar; por último el incremento gradual de la TSM desde principios del 2012 hasta 2014 se vuelve evidente, mostrando que los muestreos en campo se realizaron durante una ventana de tiempo caracterizada por éste incremento progresivo (Fig.9).

Variabilidad anual vs anomalías de SST

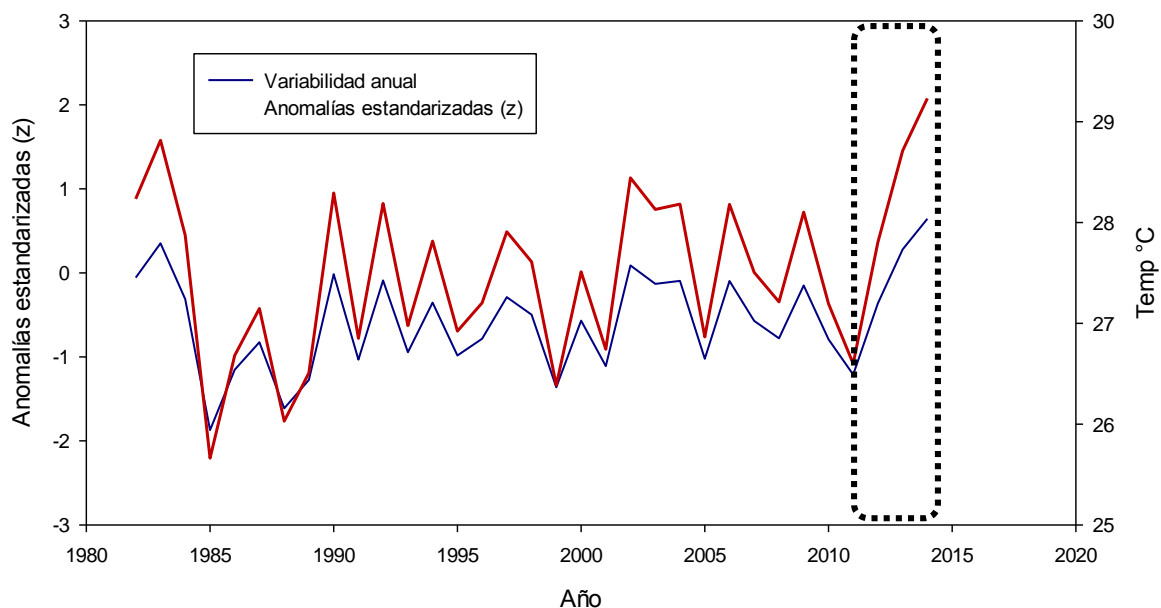


Figura 9. Variabilidad anual de TSM (rojo) y su transformación a anomalías estandarizadas (azul) de 1982 a 2015 para Islas Marietas; el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

7.2.2 Clorofila Satelital

El año promedio de la Chl_{sat} mostró una tendencia bimodal, con un máximo de 5.3 mg m^{-3} durante la primavera y alcanzando su valor más alto durante el mes de abril, a partir de entonces la concentración de clorofila disminuyó drásticamente a valores por debajo de 2 mg m^{-3} hasta el mes de septiembre cuando volvió a incrementar; en términos generales el año promedio de Chl_{sat} presentó valores opuestos al año promedio de TSM, es decir, los meses de febrero, marzo y abril que fueron los más fríos presentaron las concentraciones de clorofila más elevadas, mientras que los meses cálidos presentaron condiciones más oligotróficas. A pesar del segundo incremento durante el otoño, la concentración de Chl_{sat} fue baja durante todo el año en contraste con la primavera (Fig. 10).

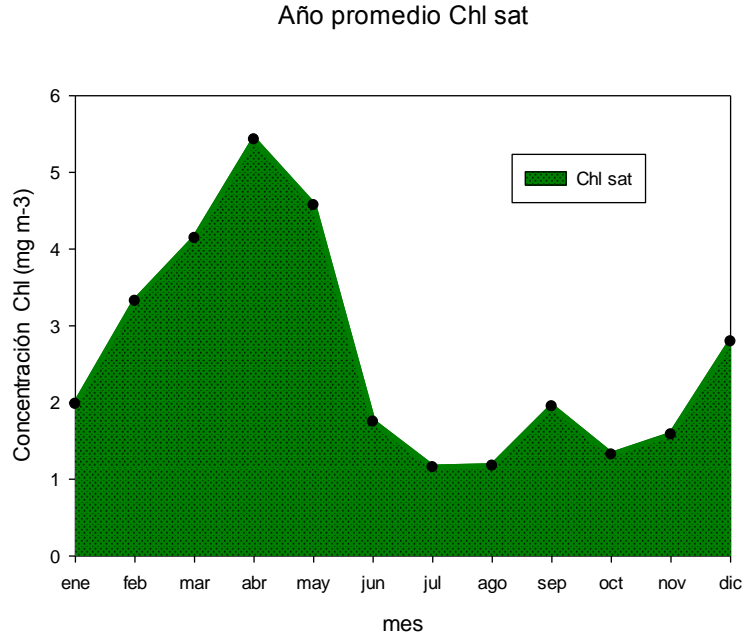


Figura 10. Año promedio para la Clorofila satelital para Islas Marietas, cada punto representa el promedio mensual de la serie completa, es decir el valor promedio en un lapso de 33 años (1982-2015).

La variación mensual de la Chl_{sat} respecto a la aproximación de la climatología (Fig. 11) reveló: 1) concentraciones de Chl por arriba de 12 mg m^{-3} en los años 2000, 2008 y 2011, siendo el 2008 el año con los valores más altos en toda la serie de tiempo con concentraciones superiores a 16 mg m^{-3} ; 2) Se acentuó un valle en la serie de tiempo entre los años 2002-2005 con valores de Chl_{sat} por debajo de la climatología con concentraciones correspondientes a 4 mg m^{-3} ; 3) El año 2011 que registró la TSM más baja fue uno de los años con mayor concentración de Chl_{sat} , se puede observar que se presentaron 2 picos máximos de concentración en el mismo año a diferencia del resto donde esta tendencia es más irregular; 4) A partir del 2011 se observó un descenso continuo en la concentración de la clorofila inversamente proporcional al incremento de la TSM.

Climatología vs Variabilidad mensual de Chl sat

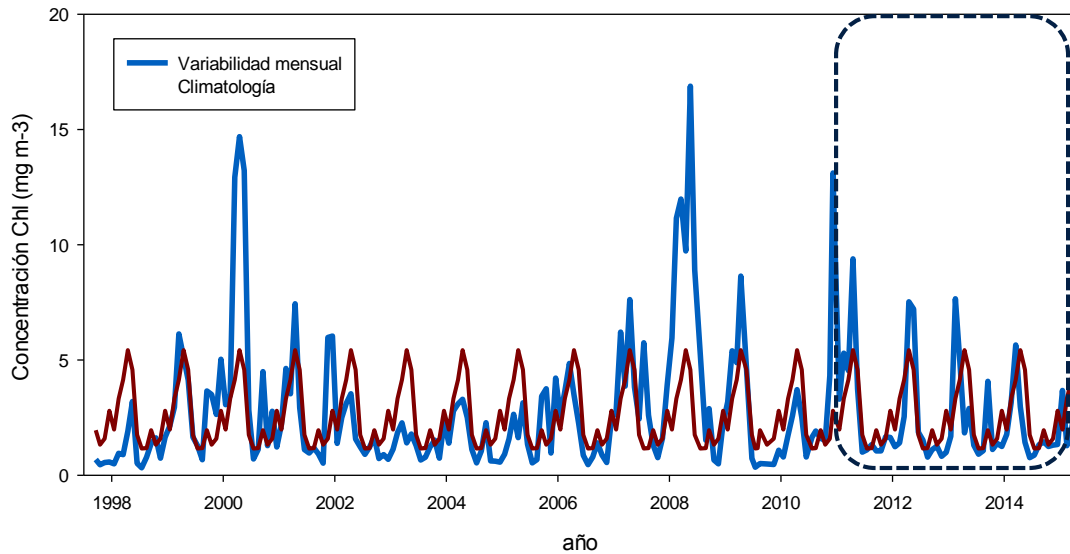


Figura 11. Aproximación a la climatología (rojo) y variabilidad de Clorofila satelital (azul) para Islas Marietas de 1998 a 2015; generado a partir de promedios mensuales, el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

El promedio anual y su transformación a anomalías (z) reveló que la Chl_{sat} presentó una variación irregular, oscilando en el rango de -2 a $+5$ desviaciones estándar de la media estadística, es decir, las anomalías positivas fueron mucho más frecuentes e intensas en comparación a la negativas. Los años 2010-11, 2000 y 2008 presentaron anomalías por arriba de 3, 4 y 5 desviaciones estándar respectivamente, lo que constituye los eventos más extremos en la variabilidad de la clorofila en el área de estudio; así mismo no se observó ningún patrón aparente en los pulsos de clorofila, salvo la disminución progresiva desde el último pulso del 2010-11 correspondiente al periodo de muestreo (Fig. 12).

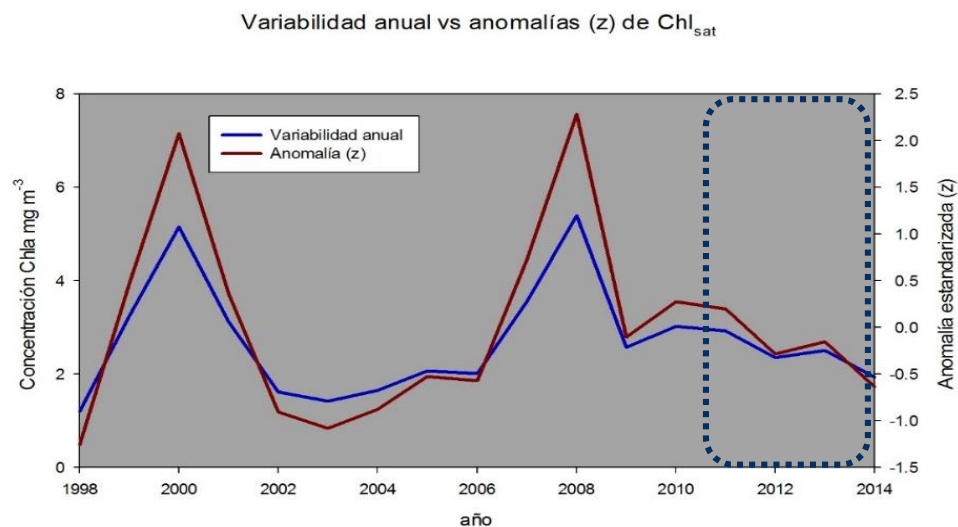


Figura 12. Variabilidad anual de la concentración de Chl_{sat} (azul) y su transformación a anomalías estandarizadas (rojo) de 1998 a 2015 para Islas Marietas; el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

7.2.3 Coeficiente de atenuación y Profundidad de la zona eufótica

La variación mensual del Coeficiente de Atenuación respecto a la aproximación de la climatología del mismo (Fig. 13), reveló una clara relación con la concentración de Chl_{sat} , es decir, los años en que el K_d presentó los valores más altos coincidieron con las pulsaciones extremas de clorofila en los años 2000, 2008 y 2011, mientras que el resto de la serie de tiempo se caracterizó por ser más constante, incluso en algunos años, como el periodo comprendido entre 2002 y 2005 se observaron condiciones oligotróficas con valores por debajo de los habituales. De nueva cuenta resalta que el periodo de muestreo (2011-2015) mostró condiciones específicas de variabilidad, siendo 2011 el año con los valores de K_d más elevados indicando que en éste año la cantidad de material particulado fue muy elevada en relación a las condiciones de los últimos 18 años, por lo que se podría inferir que el periodo de muestreo de este estudio coincidió con condiciones oceanográficas extremas para el área de estudio.

Climatología vs variabilidad mensual del Coeficiente de atenuación

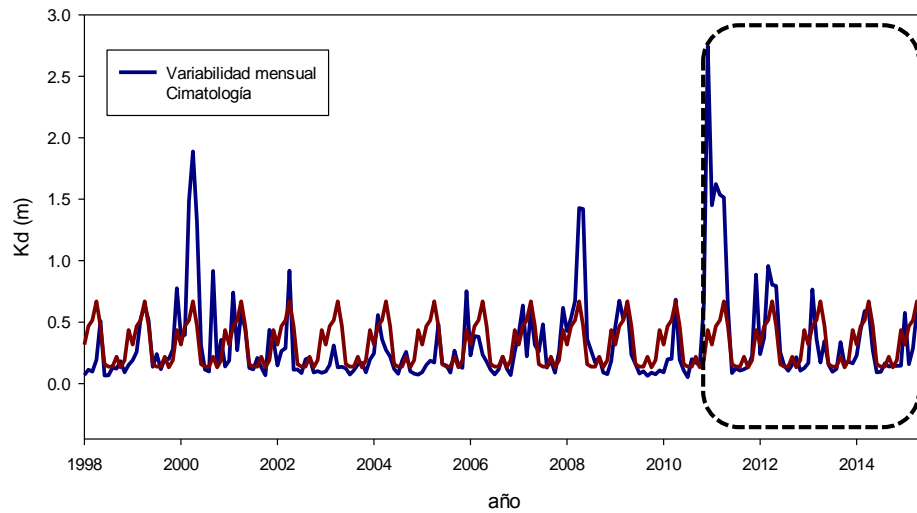


Figura 13. Aproximación a la climatología (rojo) y variabilidad (azul) del Coeficiente de atenuación vertical, generadas a partir de promedios mensuales de 1998 a 2015 para Islas Marietas, el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

La variación mensual de la profundidad de la zona eufótica y su transformación a anomalías reveló:

- 1) Una alta variabilidad en la profundidad de la capa, que osciló entre 10 y hasta casi 90 m. Fue más frecuente que el límite inferior de la capa fótica se encuentre entre los 40 y 60m de profundidad, por lo que la condición dominante es la oligotrofia; 2) La profundidad de la capa fótica respondió a la variabilidad de las condiciones oceanográficas, como la concentración de la clorofila y la TSM, los años fríos en que las concentraciones de Chl_{sat} y K_d fueron altos, la capa fótica se redujo notablemente a profundidades comprendidas entre los 20 y 30 m, que es donde se encuentra la mayoría de comunidades coralinas en Islas Marietas. Estas características representan condiciones mesotróficas ante anomalías negativas en las condiciones oceanográficas. 3) En el 2010 se registró la mayor profundidad de la zona fótica de la serie de tiempo, pero justo al siguiente año, las condiciones se revirtieron siendo el 2011 el año con la capa más somera incluso por arriba de los 10 m de profundidad (Fig. 14).

Variabilidad mensual de la profundidad de ZE vs anomalías (z)

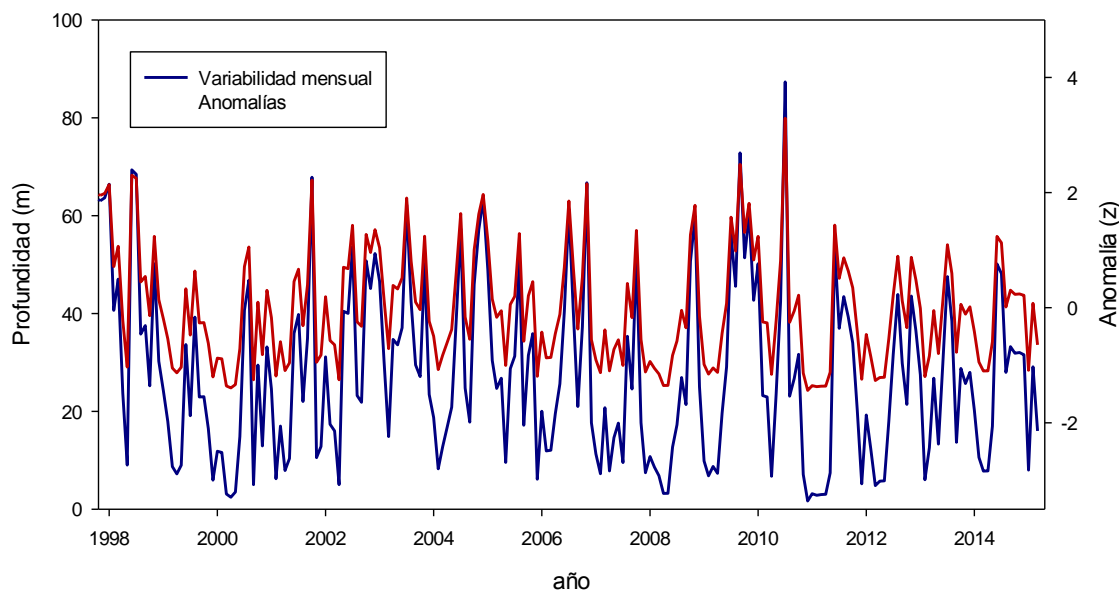


Figura 14. Variabilidad mensual (azul) de la profundidad de la zona eufótica para Islas Marietas y su transformación a anomalías estandarizadas z (rojo) generado a partir de composiciones mensuales para Islas Marietas de 1998 a 2015; el recuadro punteado indica el lapso de muestreo en campo para el presente trabajo.

7.3 Heterogeneidad horizontal de grupos funcionales bentónicos

Para la caracterización de la heterogeneidad horizontal de las localidades de muestreo, se analizaron un total de 35 videotransectos para la localidad de Cueva del Muerto correspondientes a 1400 muestras o cortes de imagen, y 30 videotransectos para localidad de Túnel Amarradero, correspondientes a 1200 muestras, a partir de las cuales se obtuvo la cobertura de los grupos funcionales en términos de porcentaje con una periodicidad bimensual. Los resultados para Cueva del Muerto revelaron que el césped algal o “turf” y las algas calcáreas fueron los grupos dominantes; en conjunto constituyeron cerca el 75% de la cobertura total. La cobertura coralina, incluyendo corales blandos y duros, alcanzó un 20% y el resto de la cobertura <10% estuvo compuesto por escombros coralinos y arena. En la localidad Túnel Amarradero los grupos funcionales dominantes fueron el “turf” y la arena con una cobertura en conjunto entre 45 y hasta aproximadamente 65% en

algunos meses, seguidos del escombros coralino y las algas calcáreas, los cuales representaron un 30% de la cobertura. En esta localidad los corales representaron únicamente el 5% de la cobertura total (Fig.15).

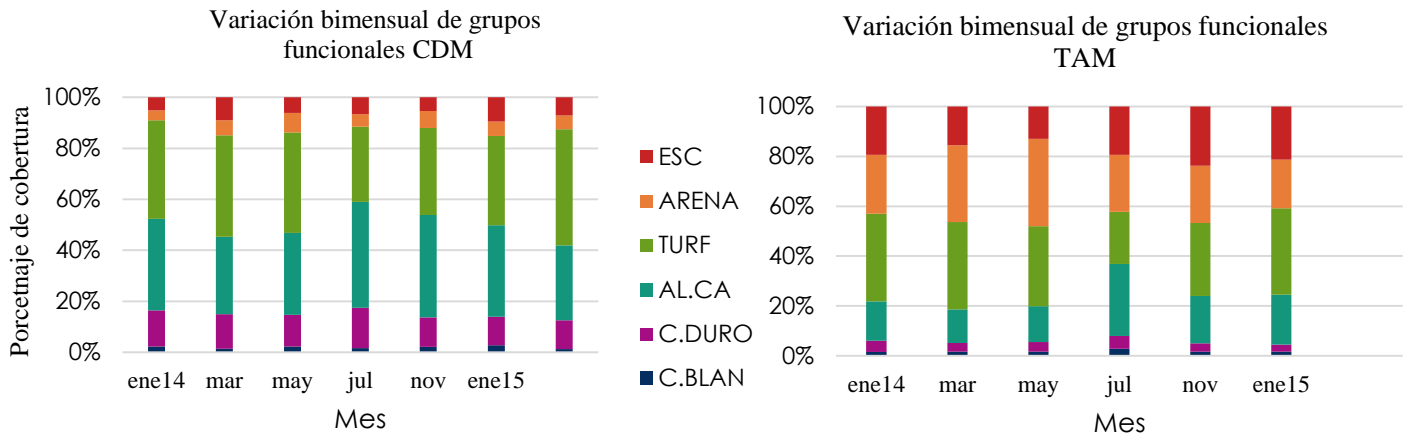


Figura 15. Heterogeneidad horizontal expresada en cobertura (%) de los principales grupos funcionales bentónicos en Túnel Amarradero (TAM) y Cueva del muerto (CDM). ESC = escombros, AL.CA = algas calcáreas, C.DURO = corales duros, C.BLAN = corales blandos. El resto de las etiquetas refieren el nombre completo.

7.4 Abundancia de Peces

No se registró ninguna diferencia estadística a lo largo del tiempo de acuerdo al análisis de Kruskal-Wallis basado en rangos para ambas localidades ($H = 25.877$, $g.l = 23$, $P = 0.307$). En la localidad de Cueva del muerto se observaron un total de 340 ejemplares de las especies seleccionadas durante todo el periodo de muestreo (octubre 2011- enero 2015). La especie más abundante fue *Bodianus diplotaenia*, la cual presentó una variación de 0 a 23 individuos de abundancia total mensual. Se registraron 271 organismos de ésta especie, lo cual constituyó el 80% de la ocurrencia total de las especies de peces depredadoras; la abundancia más alta se registró para la primavera de 2012, aunque no se registró ningún patrón de variación. Durante el mes de noviembre del 2014 se registró una ausencia total de ésta especie en la localidad. La segunda especie más abundante

fue *Pseudobalistes naufragium*, la cual presentó una variación de 0 a 4 individuos de abundancia total mensual. No se observó ninguna tendencia en su variación y su abundancia representó el 10% de la ocurrencia total. La tercer especie más abundante fue *Sufflamen verres*, se registraron un total de 32 organismos con una abundancia total mensual que varió en 0 y 4 individuos por muestreo. Su abundancia representó el 9% de la ocurrencia total. Finalmente la especie menos abundante fue *Balistes polylepis*, para la cual solo se registraron 2 individuos durante todo el periodo de muestreo y su abundancia representó solo el 1% de ocurrencia total de peces depredadores para esta localidad (Tabla 1).

Tabla 1.- Abundancia total (A), mensual (M), valores máximos (VM) y frecuencia en término de porcentaje (F) de peces depredadores en la localidad de Cueva del Muerto (CDM) de octubre 2011 a enero 2015.

Especie	A	M	VM	F (%)
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	271	2.356	23	80
<i>Balistes polylepis</i> (Steindachner, 1876)	2	0.017	1	1
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks, 1904)	32	0.278	5	9
<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Jordan y Starks, 1985)	35	0.304	4	10

Para la localidad Túnel Amarradero se observaron un total de 282 organismos para el periodo de muestreo (octubre 2011- enero 2015), al igual que en Cueva del Muerto la especie más abundante fue *Bodianus diplotaenia*, la cual presentó una variación de 3 a 14 individuos de abundancia total mensual. Se registraron 203 organismos de ésta especie, lo cual constituyó el 72% de la ocurrencia total. En ésta localidad, las especies *Pseudobalistes naufragium* y *Sufflamen verres* presentaron la misma ocurrencia total (11%) correspondiente a 32 organismos registrados para todo el periodo de

monitoreo. Ambas especies presentaron una variación de 0 a 5 individuos de abundancia total mensual y no se observó ninguna tendencia en su variación. La especie menos abundante fue *Balistes polylepis* con un total de 15 individuos durante todo el periodo de muestreo y su abundancia representó solo el 5% de ocurrencia total de peces depredadores para esta localidad (Tabla 2).

Tabla 2.- Abundancia total (A), mensual (M), valores máximos (VM) y frecuencia en término de porcentaje (F) de peces depredadores en la localidad de Túnel Amarradero (TAM)) de octubre 2011 a enero 2015.

Especie	A	M	VM	F (%)
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	203	1.765	14	72
<i>Balistes polylepis</i> (Steindachner, 1876)	15	0.130	5	5
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks, 1904)	32	0.278	5	11
<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Jordan y Starks, 1985)	32	0.278	5	11

7.5 Densidad del erizo *Toxopneustes roseus*

En total fueron cuantificados 424 individuos a lo largo del estudio en la localidad de Cueva del Muerto DM. La densidad promedio (\pm DE) mensual varió a lo largo del tiempo de 0.16 ± 0.014 a 0.176 ± 0.118 ind. m². Las densidades más altas (>0.150 ind. m²) fueron reportadas para la primavera de 2011 y los veranos de 2011 y 2012. El año en que se registraron las densidades menores fue 2013, cuando la densidad más elevada fue de 0.036 ± 0.054 ind. m². Sin embargo, aunque en algunas temporadas se puede observar un leve incremento en la densidad, no se encontraron diferencias estadísticas temporales para éste sitio (Fig.16).

Para la localidad de TAM se cuantificaron 1585 individuos a lo largo del estudio, la densidad promedio mensual varió a lo largo del tiempo de 0.08 ± 0.009 a 0.996 ± 0.535 ind. m². La densidad promedio mensual estuvo por arriba de 0.2 ind m², es decir por encima de los valores máximos

reportados para CDM. Los valores más altos de 0.416 ± 0.376 y 0.772 ± 0.479 ind. m^2 se reportaron para el invierno 2011 y primavera del 2012. En ésta última se registraron densidades de hasta 1.58 ind m^2 en uno de los transectos. Hubo un incremento en la densidad durante todo el 2011, que alcanzó su máximo durante la primavera del 2012. A partir de entonces la densidad decreció a los valores promedio (menores a 0.4 ind. m^2). El análisis de varianza reveló que no existen diferencias temporales significativas para éste sitio (Fig. 16).

Se presentaron diferencias significativas (comparaciones múltiples, $P < 0.05$) entre las densidades reportadas en 2012 en la localidad de Túnel Amarradero contra las densidades de 2013 y 2014 de Cueva del Muerto. De igual forma, se presentaron diferencias entre ambas localidades para el año 2013. De manera estacional, es decir comparando las densidades promedio entre primavera, verano-otoño e inviernos para ambas localidades, se encontró que la densidad correspondiente a la primavera de 2012 en Túnel Amarradero fue estadísticamente diferente a casi todas temporadas de CDM (comparaciones múltiples, $P = < 0.001$), excepto la primavera del 2011, verano-otoño 2012 e invierno 2014.

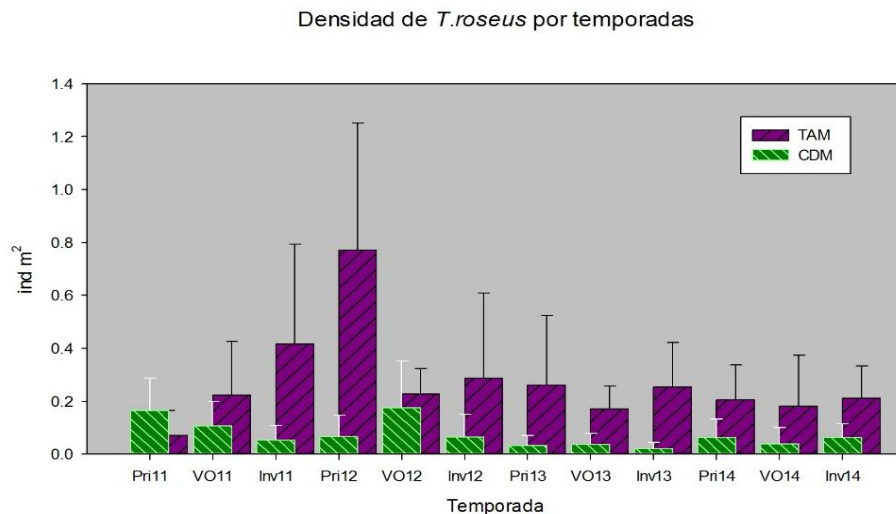


Figura 16. Densidad promedio de *T. roseus* por temporadas: Pri= Primavera, VO= Verano-Otoño, Inv= Invierno. (El número de cada temporada representa el año de muestreo) para las localidades Cueva del Muerto (CDM) en color verde y Túnel Amarradero (TAM) en violeta. Las barras de error representan la desviación estándar para cada muestra.

Al integrar las variables ambientales junto a los valores de las densidades se observó que: 1) Las densidades más altas se registraron durante los primeros meses del año, es decir, aquellos meses caracterizados por la disminución en la TSM y un incremento en la concentración de Chl_{sat} y el coeficiente de atenuación K_d ; 2) A pesar de que la variación en las variables ambientales fue baja, se pudo observar una disminución en la concentración de Clorofila y del K_d , que coincidieron con la disminución progresiva de la densidad de *T. roseus* en ambas localidades; 3) El incremento en la densidad durante la primavera de 2012 en la localidad de TAM no se explica con los valores de la Chl_{sat} y K_d , ya que fueron similares a los valores obtenidos en los años siguientes, sin embargo se decidió incluir en la gráfica los valores de las variables ambientales correspondientes al año anterior, ya que la aproximación a la climatología reveló que la primavera del 2011 presentó valores extremos en la concentración de Chl_{sat} , de ésta manera se observó que el incremento en densidad de erizos registrado, ocurrió justo un año después de éste evento anómalo en las condiciones ambientales (Fig.17).

Densidad de *T. roseus* vs anomalías de condiciones oceanográficas

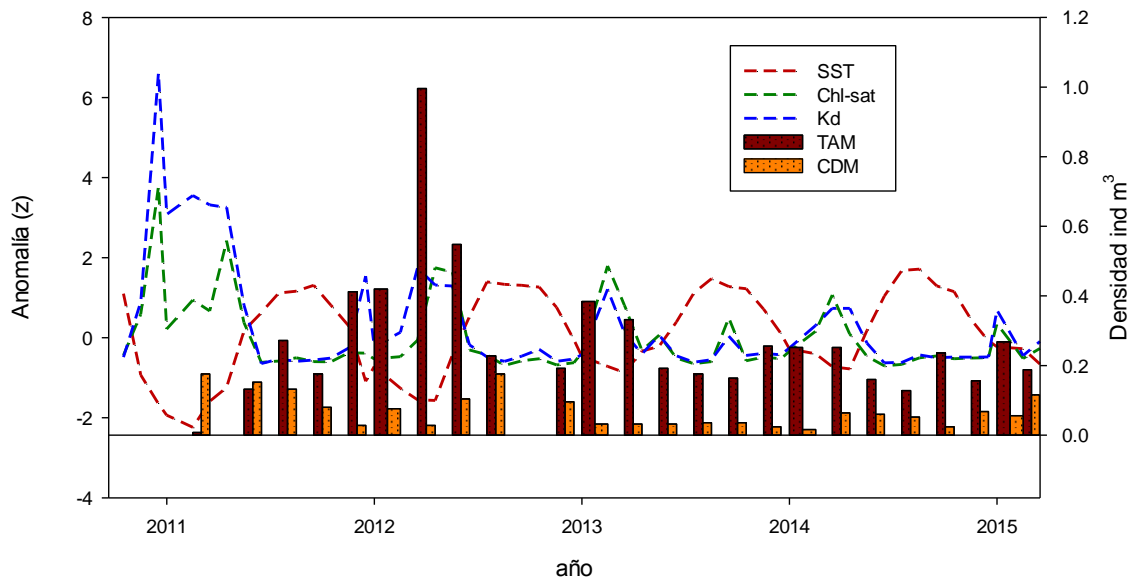


Figura 17. Densidad mensual promedio de *T. roseus* para las localidades Cueva del Muerto (CDM) en color naranja y Túnel Amarradero (TAM) en café. Las líneas punteadas representan el valor de las variables oceanográficas en términos de anomalías estandarizadas (z) desde finales de 2010 a

inicios de 2015; Temperatura superficial (TSM) en color rojo, Clorofila satelital (Chl_{sat}) en verde y el Coeficiente de atenuación vertical (Kd) en azul.

Los dendogramas de similitud y análisis de factor (Fig. 18) revelaron que la densidad de *T. roseus* en la localidad TAM está asociada a la abundancia de peces y en menor medida a las variables ambientales, pero dentro de éstas, la concentración de Chl_{sat} fue la variable con mayor influencia. En el análisis de factor se puede observar una relación inversa entre las variables ambientales, TSM en contraste con Chl_{sat} y Kd, mientras que la densidad de *T. roseus* y la abundancia de peces quedaron justo en el medio de la influencia de estas variables. Por su parte, en la localidad de Cueva del muerto la densidad de *T. roseus* mostró una mayor afinidad a la concentración de Chl_{sat} , que al resto de las variables. Estos análisis revelaron por un lado, que la densidad de *T. roseus* respondió de manera simultánea a las variables ecológicas, tanto a la abundancia de depredadores como a la variabilidad de las condiciones oceanográficas; sin embargo, la variable de mayor peso fue diferente entre localidades.

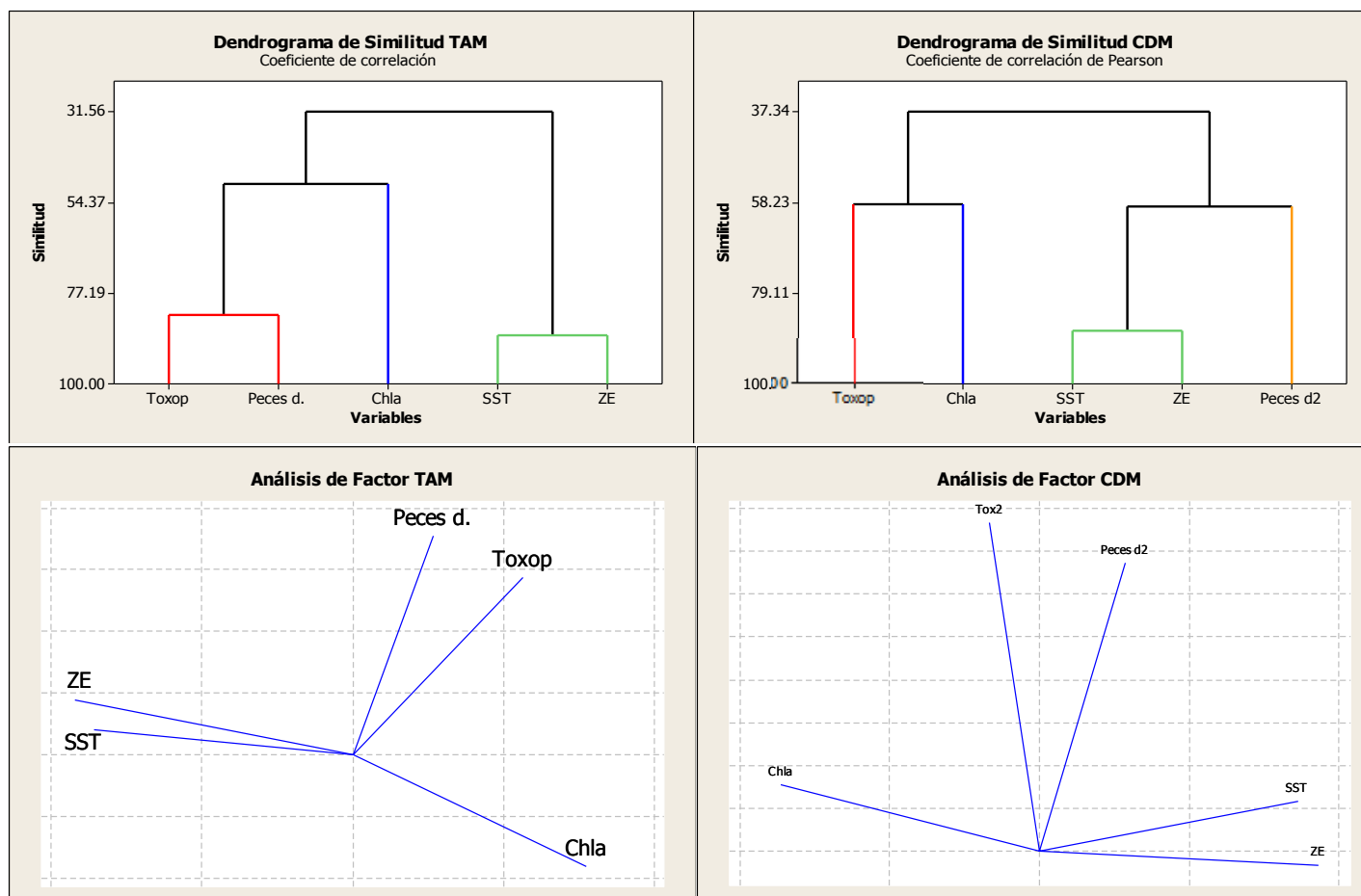


Figura 18. Dendrogramas de similitud basados la correlación de Pearson (parte superior) entre las variabes: Toxop= Densidad del erizo *T.roseus*, Peces d.= Abundancia de peces depredadores, TSM= Temperatura superficial, Chla= Concentración de Clorofila satelital y ZE= Coeficiente de atenuación vertical. En la parte inferior análisis de factor correspondientes a la localidad de Túnel amarradero (TAM) y Cueva del muerto (CDM) las abreviaturas de las variables son iguales que en los dendrogramas de similitud.

8. Discusión

Las variables ambientales registradas para Islas Marietas presentaron tres fases definidas. Durante la primera se presenta una mayor concentración de nutrientes en la columna de agua y una mayor producción primaria que corresponde al final del invierno y primera mitad de la primavera, lo cual coincide con lo postulado por Godinez et al (2010), quienes describen que durante los meses de noviembre a marzo la región se caracteriza por la presencia de Eddies que proporcionan una fuente importante de variabilidad que produce condiciones de surgencia en Cabo Corrientes (Fig. 19). La segunda fase, es un estado transitorio entre las condiciones de invierno-primavera y las condiciones verano, la cual se presenta durante el mes de mayo a inicios de junio, donde la TSM y la concentración de clorofila presentan valores medios que corresponden a la pendiente de la curva, incremento en la TSM y disminución en la clorofila. Finalmente, la tercera fase inicia en el verano, se caracteriza por un aumento de la TSM y la disminución de la concentración de clorofila, presentando condiciones de oligotrofia y una mayor profundidad de la zona eufótica, lo que coincide con lo descrito por Fiedler (1992), Kessler (2006) y Godinez et al (2010) quienes señalan que durante el verano ésta zona es influenciada por la Corriente Costera de Costa Rica (CCC), la cual aporta una mayor influencia de agua cálidas a la Corriente Costera Mexicana (CCM).

Las climatologías de las variables ambientales para Islas Marietas, sugieren que están afectadas por anomalías tanto positivas como negativas, que varían en cuanto a su frecuencia e intensidad. A partir del año 2000 las anomalías positivas de TSM y la disminución de la concentración de clorofila se han vuelto mucho más frecuentes de lo que eran a finales del siglo pasado, mientras que las anomalías negativas se han tornado más extremas. Cai et al. (2014) estimaron un aumento en la frecuencia de eventos anómalos, en particular fenómenos ENSO en respuesta al aumento de la temperatura superficial proyectada sobre el Pacífico Ecuatorial, el cual se produce más rápido que en las aguas circundantes, facilitando así una mayor ocurrencia de convección atmosférica en la región del Pacífico Ecuatorial Oriental. Lo anterior coincide con lo descrito por Godinez et al (2010) quienes señalan que la variación en las condiciones oceanográficas para esta zona, está dada por: 1) la influencia estacional de CCM y la Corriente de California; 2) el componente interanual

producido por fenómenos ENSO y 3) los componentes de mesoescala causada por la intensidad de los Eddies.

Por otro lado, La climatología de la TSM reveló además que a partir de 1996 dichas anomalías (positivas y negativas) se han presentado de manera ininterrumpida año tras año en la región y aunque algunas coinciden con la ocurrencia de eventos climatológicos ENSO, no se pueden considerar como una causa condicionante, ya que las climatologías revelaron anomalías de similar intensidad incluso en años no considerados eventos ENSO significativos. De acuerdo a Wang y Fiedler (2006) de 1950 a 2003 se han presentado 8 eventos Niño significativos correspondientes a los años 1957–1958, 1965–1966, 1972–1973, 1982–1983, 1986–1987, 1991–1992, 1997–1998, 2002–2003; y ocho eventos Niña en 1955–1956, 1964–1965, 1970–1971, 1973–1974, 1975–1976, 1984–1985, 1988–1989 y 1999–2000, mientras que en años recientes destaca el Niño 2009-2010, 2014-2015 y La Niña 2010-2011 (Kim et al., 2011; NOAA, 2015; Ver Fig.19); en contraste, las climatologías presentadas indican que en los años, 2001-2002 y 2008-2009 las anomalías negativas promedio de TSM son similares a las de años Niña, mientras que 2003-2004, 2004-2005 y 2005-2006 presentaron anomalías positivas promedio similares a las de años Niño, es decir, a escala local se presentan anomalías ambientales similares a las observadas durante eventos ENSO que podrían estar provocando modificaciones ecológicas equivalentes.

Por otra parte, se encontró una diferencia de +0.6 °C en la TSM promedio actual de Islas Marietas con respecto a 1994, de acuerdo a lo descrito por De La Lanza y Cáceres (1994), quienes reportaron una TSM promedio de 26.4°C, mientras que en éste trabajo se encontró que posterior a 1994 la temperatura promedio fue de 27.0°C. Si bien ésta diferencia puede deberse a las técnicas de medición, este incremento coincide con la tasa de cambio global de TSM propuesta por Pachauri (2007) quien estima que de manera global, la temperatura del océano está incrementando aproximadamente 0.2°C por década. Además, si tomamos en cuenta los valores máximos y mínimos reportados encontramos una diferencia mayor. De acuerdo a De La Lanza y Cáceres (1994), la TSM varía de 23.3°C en marzo, hasta alcanzar un máximo de 30 °C durante el mes de septiembre, en cambio, en los últimos 20 años los valores máx/min han variado de 21.674°C a 31.068°C (promedios

mensuales), es decir, una diferencia de -1.625°C para las temperaturas mínimas y de $+1.068^{\circ}\text{C}$ en las máximas, indicando que las anomalías térmicas tanto positivas como negativas están incrementando y constituyen un cambio mucho mayor que el incremento promedio total.

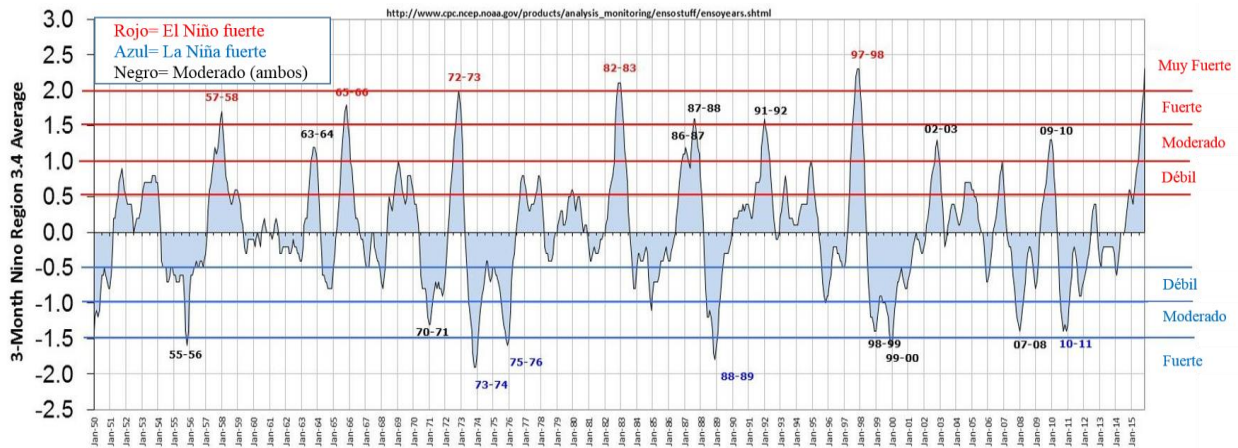


Figura 19. Valores de las anomalías de la TSM en años Niño (rojo) y Niña (azul) para el periodo comprendido entre 1950 y 2015; El umbral se subdivide en Débil (con una anomalía de 0,5 a 0,9), Moderada (1,0 a 1,4), Fuerte (1,5 a 1,9) y Muy Fuerte ($\geq 2,0$) (Modificado de Oceanic Niño Index, 2015).

Así mismo, las climatologías revelaron que el periodo de muestreo de éste trabajo (2011-2015) se efectuó durante una etapa climatológica caracterizada por el aumento de TSM y la disminución de Chl_{sat} en Islas Marietas y en general para Bahía de Banderas (Fig.20). Por un lado, los muestreos iniciaron justo después del Niña 2010-2011, año en que se reportaron anomalías positivas extremas en la concentración de clorofila, y a partir del cual se observa un continuo descenso en la concentración de la misma; por el contrario, la TSM durante este periodo se caracterizó por un incremento progresivo, siendo el 2014 cuando se reportó las temperaturas más calientes de toda la serie de tiempo. Lo anterior coincide con Johnson y Parsons (2015) quienes describen la integración global de las anomalías de TSM en 2014 como la más elevada al menos desde 1950, lo cual refleja un continuo aumento de la energía térmica de los océanos como respuesta al cambio climático. Por

su parte, Xue et al. (2015) señalan que la TSM tiene la capacidad de regulación del clima y su variabilidad mediante la modulación de los flujos de aire y las anomalías de precipitación tropicales, en particular en variaciones lentas asociadas a eventos ENSO, e incluso con fenómenos de mayor escala temporal como la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) lo que pone de manifiesto la relevancia de dicho récord.

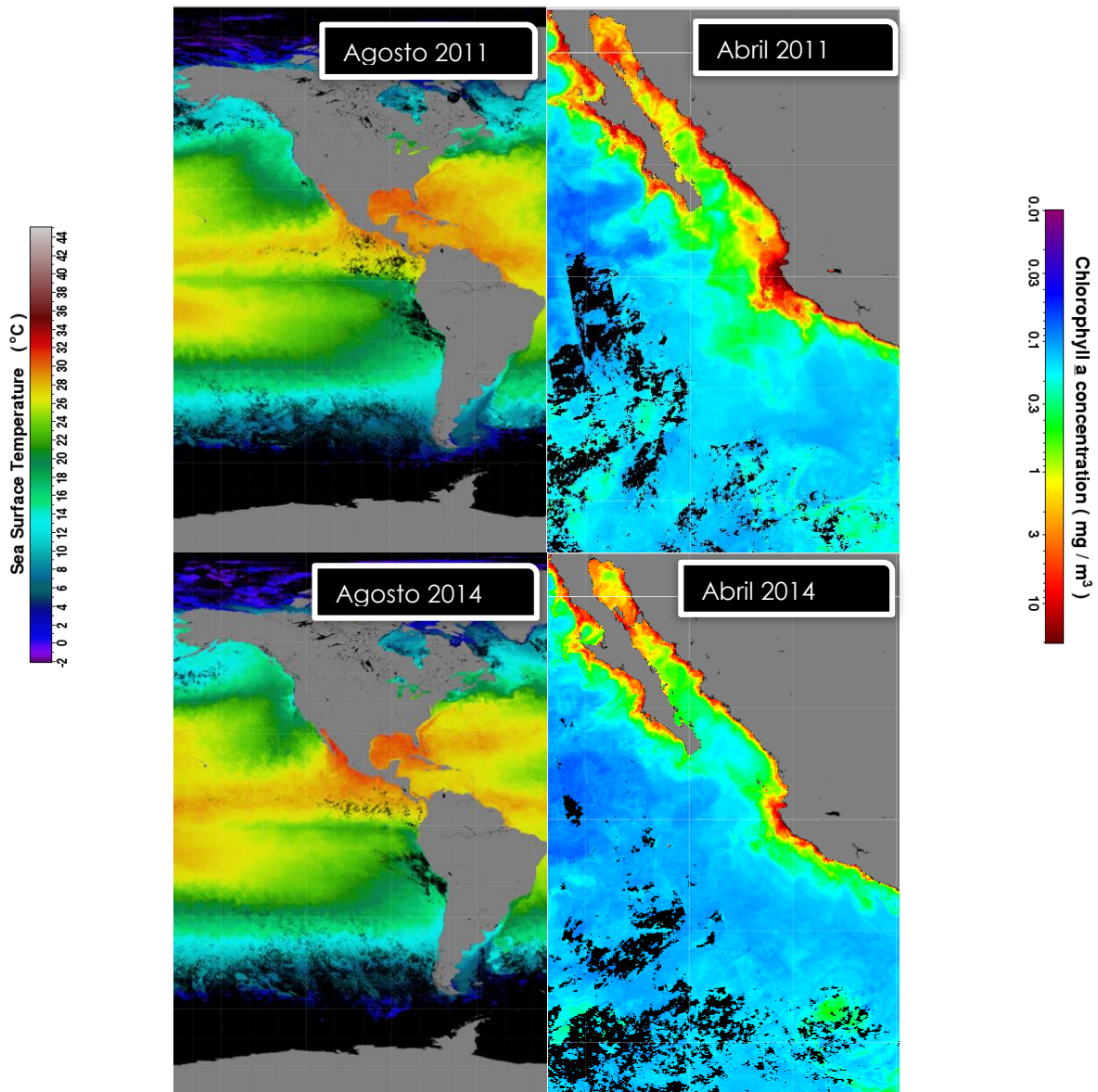


Figura 20. Imágenes de TSM y Chl_{sat} del satélite Modis on Aqua, contrastando las condiciones oceanográficas registradas al inicio y al final del periodo de muestreo del presente trabajo.

Este panorama oceanográfico lleva a cuestionar sobre ¿Cuáles son los efectos de estas anomalías en los ecosistemas arrecifales para ésta región? De acuerdo a Hughes et al. (2003), el umbral de blanqueamiento de los corales es de +1°C con respecto a la temperatura máxima del verano, por lo que éstas anomalías constituyen un alto riesgo para las comunidades coralinas. Lo anterior coincide con los registros de eventos de blanqueamiento coralino para el Pacífico Tropical, en respuesta a anomalías térmicas provocadas por los años Niño 1982-1983 y 1997-1998, las cuales causaron mortalidades coralinas mayores al 90% de la cobertura total provocando cambios en la estructura comunitaria, (Glynn, 1985, 1990; Carriquiry et al., 2001). Sin embargo, los registros mencionados se han enfocado en la disminución de la cobertura coralina, por lo que la variación de las poblaciones de equinoideos en respuesta a éstos cambios ha sido poco o nulamente documentada.

Antes de discutir sobre la variación de la densidad de *T. roseus*, en respuesta a las distintas variables ecológicas, consideré necesario poner en contexto los resultados obtenidos en contraste con los datos de densidad registrados por distintos autores a lo largo de su área de distribución como son los trabajos de James (1998), Edgar et al. (2004), Zamorano y Leyte-Morales (2005, 2009), González-Medina et al. (2006), Cohen-Rengifo (2008), Ramírez-Ortíz (2010); Alvarado et al. (2011), Alvarado (2012), Abadía-Chanona (2013) y Benítez-Villalobos y Abadía-Chanona (2015), para la cual, los datos de densidad fueron homogenizados a partir de la suma total de las densidades entre el número de meses muestreados (Abadía-Chanona, 2013, Tabla 3). Haciendo la comparación, en el presente estudio se encontró la densidad promedio más elevada ($0.275 \pm 0.191EE$) para toda la distribución geográfica de la especie. Esta densidad corresponde a la localidad de Túnel Amarradero en Isla Redonda, la cual es más del doble de la registrada en Estacahuite Oaxaca ($0.120 \pm 0.020EE$) considerada la densidad más elevada de la distribución de acuerdo con Benítez-Villalobos y Abadía-Chanona (2015). Sin embargo el intervalo de error para el valor de densidad en Isla Redonda sugiere una alta variación de la misma. Por otro lado, la densidad registrada para Cueva del Muerto en Isla Larga ($0.069 \pm 0.048EE$), a pesar de ser baja a escala local, es mayor que en todas las localidades a lo largo del Pacífico excepto a la reportada para Estacahuite Oaxaca, por lo que en términos

globales ambas localidades presentan una densidad elevada en contraste con los registros para distintas latitudes a lo largo de su distribución. El alto intervalo de error de la densidad en Isla Larga sugiere un alto grado de variación al igual que en Isla Redonda, pero que podría ser explicado por la amplitud del muestreo, ya que durante el periodo de muestreo de éste trabajo (4 años) se presentaron condiciones ambientales con anomalías extremas y opuestas entre los años muestreados. De ésta forma los estudios ecológicos de corto periodo (<24 meses) pueden estar excluyendo el efecto de eventos estocásticos y fluctuaciones ambientales a nivel local sobre la variación de la densidad de *T. roseus*.

Al considerar la cercanía entre las localidades estudiadas en éste trabajo y que las climatologías revelaron que ambas presentan las mismas condiciones oceanográficas, esto nos lleva a cuestionarnos sobre cuáles son las diferencias entre estas localidades que podrían explicar la diferencia observada en la densidad de *T. roseus* entre una y otra isla. 1) La primera diferencia aunque no significativa, es la abundancia de peces observada ya que Cueva del Muerto presentó una abundancia mayor en comparación con Túnel Amarradero. Las localidades presentaron una abundancia baja para todas las especies seleccionadas, y coincide con los valores registrados por Galván-Villa (2015) quien analizó el ensamble de peces en distintas áreas marinas protegidas de la zona, incluyendo el Parque Nacional Islas Marietas, reportando que en términos de densidad, *B. diplotaenia* se presenta por debajo de 0.1 ind. m², mientras que las 3 especies de balistidos se encuentran por debajo del 0.01 ind. m².

No existe antecedente de la depredación por parte de éstas especies de peces sobre *T. roseus*, sin embargo, la depredación puede regular la densidad de los erizos de mar; cuando la abundancia de depredadores es alta la densidad de erizos tiende a disminuir (Hagen et al., 2002; Guidetti & Dulcic, 2007; Keats et al 1986; Shears y Babcock., 2002), no obstante, los resultados sugieren una relación positiva de la abundancia de peces respecto a la densidad de erizos, es decir, las altas densidades de *T. roseus*, coinciden con los valores más altos de abundancia de peces, esto puede deberse a que la alta densidad del erizo atrae una mayor cantidad de depredadores, pues se ha documentado

la formación de agregaciones de peces en sitios que presentan una alta densidad de erizos (Nichols et al, 2015).

Por otro lado, una segunda diferencia puede atribuirse a la heterogeneidad horizontal, ya que de acuerdo a los resultados de éste estudio, la localidad de Túnel Amarradero, la cual presentó la mayor densidad de erizos, está dominada en su mayoría por áreas de escombros coralinos, mismos que utiliza la especie cuando exhibe comportamiento de cobertura. Lo anterior sugiere que la heterogeneidad del sustrato de la localidad puede brindarle un mayor refugio a los erizos; Éste aspecto es abordado con mayor detalle en el capítulo 2 de la tesis.

De acuerdo al análisis de factor, el incremento en la densidad de *T. roseus* en 2012 en la localidad de Túnel Amarradero sugiere una relación directa con las anomalías de las pulsaciones de clorofila ocurridas en 2011 como efecto del evento climatológico la Niña 2010-11, esto apoya lo descrito por Cardona y colaboradores (2013) quienes plantearon que la productividad primaria planctónica es un factor clave en la dinámica de las poblaciones de erizos de mar en las regiones oligotróficas, ya que tiene un efecto directo en el éxito del reclutamiento de las poblaciones de erizos en respuesta a éstos pulsos de productividad, los cuales pueden resultar en incrementos en la densidad poblacional independientemente de las interacciones biológicas.

En las últimas dos décadas, la mayoría de estudios ecológicos sobre la densidad poblacional de equinoideos se han enfocado en componentes ecológicos como la presión por depredadores, los efectos de su disminución por efecto de las pesquerías y la importancia de áreas protegidas (Sala, 1997; Shears y Babcock, 2002; Hereu et al., 2005; Weil et al., 2005; Guidetti, 2006; Clemente et al., 2009; Brown-Saracino et al., 2007; Nichols et al., 2015), sin embargo, algunos estudios sugieren que la densidad poblacional en algunas especies no responde a éste patrón (Guidetti y Dulcic, 2007; Rojero, 2011) sugiriendo que las variables ambientales y oceanográficas tienen una influencia más determinante en la regulación de sus poblaciones; esto no significa la independencia entre unos factores u otros, sino una combinación de ambos factores en mayor o menor medida, dependiendo de la ecología de cada especie en particular.

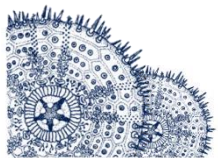
Para entender el efecto que pueden tener las anomalías ambientales y en particular las anomalías positivas de clorofila sobre la densidad poblacional de erizos a través del éxito en el reclutamiento, es preciso conocer que éstas pulsaciones brindan condiciones particulares para las larvas en la columna de agua, pues se ha sugerido que el éxito del reclutamiento ocurre en respuesta a distintos factores ecológicos como la disponibilidad de alimento (Cardona et al., 2013). Sin embargo, existen otros factores como la disponibilidad y selectividad del sustrato o la disponibilidad misma de larvas en la columna de agua (Lamare y Barker, 2001; Hernandez et al., 2010). Considerando estos factores en las localidades muestreadas, la disponibilidad de los sustratos es la que varía entre éstas, ya que la localidad de Túnel Amarradero presenta abundantes áreas de escombros coralinos, que podría traducirse en mayor disponibilidad de sustrato para los reclutas; mientras que Cueva del Muerto está dominada por parches arrecifales y la abundancia de depredadores es mayor. Medina-Rosas y Cupul-Magaña en 2003 reportaron que tras el paso del huracán Kenna en 2003 en el área de estudio, se incrementó la cantidad de fragmentos coralinos en la Isla Redonda, donde se encuentra la localidad de Túnel Amarradero, ya que después de éste evento se presentó una disminución en la cobertura coralina de 28 a 7% por fragmentación en la especie *Pavona gigantea* y las del género *Pocillopora* (CONANP, 2007). Esta información sugiere que la diferencia en el incremento de la densidad entre las localidades puede deberse en parte a la disponibilidad de sustratos presente, lo cual coincide con lo descrito por Palleiro-Nayar et al. (2011) quienes documentaron el éxito en el reclutamiento de poblaciones del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en respuesta a la disponibilidad de los sustratos para que las larvas realicen su transición pelágico-bentónica.

Así, los fenómenos climatológicos, la heterogeneidad a escala local y la abundancia de depredadores en conjunto, pueden ser determinantes en eventos estocásticos como el reclutamiento que promuevan un aumento en la densidad poblacional de *T. roseus*, lo cual explicaría además las diferencias entre las localidades, ya que la localidad de Túnel Amarradero presenta las mejores condiciones, con menor abundancia de peces, una mayor cobertura de sustratos que brindan mayor superficie para el reclutamiento y una mayor disponibilidad de materiales para exhibir comportamiento de cobertura brindando un mayor refugio.

Tabla 3. Densidad de *Toxopneustes roseus* en distintas localidades a lo largo de su distribución geográfica. Modificado de Abadía-Chanona 2013. Área geográfica, País, Localidad (AG), Coordenadas geográficas (CG), Densidad promedio ind.m² ±Error estándar (DP), Esfuerzo de muestreo (EM), Periodo de muestreo (PM) y Referencia (REF)

AG	CG	DP	EM	PM	REF
México, Baja California Sur, El Cardon.	24°52N-110°35'O	0.025±0.010	4:1m x 200m	1: Nov, 1996	James, 1998
México, Baja California Sur, La Gallina	24°27N-110°22'O	0.036	2:5m x 50m	4: Oct 2001-Jun 2002	González-Medina et al. 2006
México, Nayarit, Isla Isabel	21°31N-105°17'O	0.026±0.007	31*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Nayarit, Islas Mariás	21°26N-106°10'O	0.003±0.001	31*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Nayarit, Isla Redonda *Marietas	20°42N-105°33'O	0.275±0.191	5:2m x 25	23: Feb 2011- Feb 2015	Este Estudio
México, Nayarit, Isla Larga *Marietas	20°41N-105°34'O	0.069±0.048	5:2m x 25	22: Feb 2011- Feb 2015	Este Estudio
México, Jalisco, Tenacatita	19°16N-104°52'O	0.003±0.001	25*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Colima, Manzanillo	19°03N-104°20'O	0.010±0.003	40*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Michoacán, Caleta de Campos	18°03N-102°45'O	0.004±0.002	33*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Guerrero Acapulco	17°49N-101°29'O	0.018±0.006	32*:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010

México, Guerrero Acapulco	17°49N- 101°29'O	0.03	2:1m x 50m	2: Feb – Ago 2004	Zamorano y Leyte-Morales, 2009
México, Guerrero, Ixtapa- Zihuatanejo	16°51N- 99°56'O	0.054±0.011	48×:2m x 25m	8: Ene – Ago 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Oaxaca, Bahías de Huatulco	15°40N- 96°13'O	0.024±0.008	32×:2m x 25m	2: May 2008 – Abr 2009	Ramirez-Ortiz, 2010
México, Oaxaca, La Entrega	15°45N- 96°07'O	0.020±0.010	12:2m x 50m	7: Oct 2002 – Ago 2003	Zamorano y Leyte-Morales, 2005
México, Oaxaca, Isla Cacaluta	15°43N- 96°10'O	0.040±0.010	10:2m x 10m	23: Oct 2009 – Sep 2011	Abadía-Chanona, 2013
México, Oaxaca, Dos Hermanas	15°42N- 96°12'O	0.050±0.010	10:2m x 10m	23: Oct 2009 – Sep 2011	Abadía-Chanona, 2013
México, Oaxaca, Estacahuite	15°40N- 96°28'O	0.120±0.020	10:2m x 10m	23: Oct 2009 – Sep 2011	Abadía-Chanona, 2013
Nicaragua, Sn Juan del Sur, Punta Gigante	11°23N- 86°02'O	0.020±0.020	10:2m x 10m	1: Jul 2009	Alvarado et al. 2011
Nicaragua, Sn Juan del Sur, La Anciana	11°20N- 86°00'O	0.010±0.010	4:2m x 25m	1: Jul 2009	Alvarado et al. 2011
Nicaragua Sn Juan del Sur, Peña Rota	11°14N- 85°52'O	0.010±0.010	4:2m x 25m	1: Jul 2009	Alvarado et al. 2011
Panamá, Golfo de Chiriquí	7°40N-82°00'O	0.010±0.000	5:2m x 10m	1: Mar 2007	Alvarado et al. 2011
Colombia, Isla Malpelo	3°58N-81°35'O	0.001±0.005	18:2m x 50m	1: Dic 2006	Cohen-Rengifo, 2008
Colombia, Isla Malpelo	3°58N-81°35'O	0.022±0.042	18:2m x 50m	1: Mar 2007	Cohen-Rengifo, 2008
Ecuador, Archipiélago de Galápagos	0°33S-91°16'O	0.002	1: 2m x 50	8: May 2000 – Dic 2001	Edgar et al. 2004



CAPITULO II: Ecología del comportamiento de cobertura de *Toxopneustes roseus* en Islas Marietas

9. Introducción: Ecología del comportamiento

A pesar de la prevalencia y el rol ecológico de los equinodermos en casi todos los hábitats, el conocimiento sobre su etología es limitado. Barnes (2001) sugiere que el comportamiento de cobertura y la migración a pequeña escala son los más estudiados en equinoideos, y que ambos dependen en gran medida de la ausencia y presencia de los depredadores, así como de su ritmo circadiano. Por otro lado, algunos autores sugieren que el comportamiento en erizos está relacionado mayormente con la disponibilidad de alimento, la edad o estructura de tallas, así como por la presión por alteraciones antropogénicas (Andrew, 1993; Axiak y Saliba, 1979; Bernstein et al., 1981; Russo, 1979). Scheibling y Raymond (1990) distinguen diferentes respuestas de comportamiento según el tamaño o la edad, como el caso de los erizos pequeños que con frecuencia se ocultan de forma individual entre las rocas. Esta tendencia a permanecer protegido es una respuesta a la susceptibilidad a sus depredadores, especialmente a las estrellas de mar y algunos peces. En contraste, los erizos adultos están más expuestos y se alimentan más activamente, por lo que su movilidad es mayor y son más vulnerables a la depredación.

Las respuestas de comportamiento inter-específicas son frecuentes, Parker y Shulman (1986) por ejemplo, describen que en presencia de cangrejos el erizo *Strongylocentrotus sp.* tiende a formar agregaciones, mientras que frente a peces, tiende a buscar refugio. Así mismo, se conoce que las condiciones del ambiente pueden determinar o influir en el comportamiento de algunos equinoideos, sobre todo en aquellas especies que presentan una respuesta tamaño-específica. Algunas especies de erizos de tallas pequeñas muestran comportamientos de refugio asociado a erizos adultos, sustrato y a la complejidad topográfica (Dance, 1987; Byrne 1990; Barnes, 2001).

9.1 Comportamiento de cobertura o recubrimiento

El comportamiento de “cobertura” o “recubrimiento” es la capacidad que presentan algunas especies de erizos al utilizar sus pedicelarios y espinas para cubrir su cuerpo con piedras, hojas, conchas, pedacería de coral o cualquier tipo de material (Fig. 21). Aunque existe controversia sobre la función del recubrimiento, se han propuesto diversas hipótesis, las cuales incluyen: evasión de la depredación, anclaje en respuesta a corrientes, mecanismo de camuflaje e incluso se sugiere, que puede ser un mecanismo para evitar la radiación UV en especies fotosensibles (Dix, 1970; Häder et al., 1998; Adams, 2001; Verling et al., 2002; Crook, 2003; Dumont et al., 2007; Lesser et al., 2011).



Figura 21. Comportamiento de cobertura en distintas especies de equinoideos incuidas: A) *Toxopneustes rosesus*, fotografía de P. Medina-Rosas 2015; B) *Lytechinus variegatus*, tomada de www.oceanwideimages.com y C) *Sterechinus neumayeri*, tomada de www.norbertwu.com.

10. Antecedentes

Los estudios sobre el comportamiento de cobertura sugieren que su función varía notablemente entre especies e incluso algunos muestran resultados opuestos entre sí a pesar de trabajar con la misma especie. Dumont et al. (2007) determinó que en el erizo verde *Strongylocentrotus droebachiensis* el comportamiento de cobertura está asociado en mayor medida a la intensidad de las corrientes y a la talla de los organismos, ya que los juveniles mostraron mayor recubrimiento, sugiriendo que este comportamiento ha evolucionado como un equilibrio entre la locomoción y una adaptación para protegerlo de lesiones mecánicas asociada a la abrasión y desprendimiento, y en menor medida como una defensa a la radiación y a la depredación. Zhao et al. (2013) evaluaron el comportamiento de cobertura del erizo *Strongylocentrotus intermedius* como respuesta a la abundancia del cangrejo depredador *Charybdis japonica*, encontrando que no hay un efecto significativo de la abundancia del depredador en la respuesta etológica del erizo y concluyen que esta respuesta de comportamiento tiene una función limitada en la evasión de depredadores en esta especie de erizo. Por el contrario, Agatsuma (2001) reportó para la misma especie que el comportamiento de cobertura está influenciado por la abundancia del depredador *Pugettia quadridens* en una respuesta de tiempo corta, sugiriendo su función eficaz en la evasión de depredadores.

Amato et al. (2008) analizaron éste comportamiento en dos especies de erizo *Tripneustes ventricosus* y *Lytechinus variegatus*, en las costas de Jamaica, y encontraron que la elección del material difiere entre especies. El primero mostró una preferencia por cubrirse con hojas de pastos marinos, mientras que *L. variegatus* mostró una preferencia por escombros coralinos, destacando que la selectividad y disponibilidad de los materiales juega un papel determinante en el despliegue del comportamiento de cobertura. Borszcz et al. (2014), analizaron el comportamiento de cobertura en erizos de un fiordo Ártico, encontrando que no hay una selectividad en el tipo de material con el que se cubren, y debido a la baja abundancia de depredadores, sugieren que éste comportamiento no tiene una función específica aparente, sino que es una acción refleja táctil. Pawson y Pawson (2013) reportan este tipo de comportamiento en 33 de las 200 especies de equinoideos de aguas profundas

en la región del Mar Caribe, y sugieren que puede estar asociado con la protección de los poros genitales, placas oculares y el madreporito ya que tampoco encontraron una función específica aparente.

Por otro lado, Adams (2001) reportó diferencias en la expresión de éste comportamiento en función de la radiación ultravioleta en la especie *S. droebachiensis*. Este comportamiento estuvo asociado principalmente a las longitudes de onda UVB o una combinación de los rayos UVA y UVB, presumiblemente para evitar el daño inducido por la radiación. Recientemente, Brothers y McClintock (2015) encontraron que el incremento en la temperatura del agua de mar asociada al cambio climático (eventos extremos) tiene un efecto directo en la respuesta de comportamiento de cobertura en el erizo *Lytechinus variegatus*, siendo el primer estudio que sugiere que el incremento de temperatura disminuye significativamente la expresión de este comportamiento neuromuscular lo que podría significar efectos negativos sobre la dinámica poblacional a nivel comunitario en los escenarios futuros debido al cambio climático.

11. Objetivos

General

Estudiar la ecología del comportamiento de cobertura del erizo *Toxopneustes roseus* en dos comunidades coralinas de Islas Marietas, Nayarit.

Específicos

- Caracterizar la disponibilidad de materiales de acuerdo a la abundancia relativa mediante el análisis de videotransectos.
- Caracterizar la preferencia de sustrato mediante el análisis de videotransectos.
- Determinar el índice de cobertura de los erizos mediante observaciones directas y mediante el análisis de videotransectos.

- Determinar la preferencia de materiales de cobertura de los erizos mediante un índice de selectividad.
- Evaluar la abundancia de peces depredadores (*In situ*).
- Registrar el diámetro de la testa de los organismos monitoreados (*In situ*).
- Construir las series de tiempo de TSM y Kd para el periodo de muestreo.
- Evaluar la relación de las variables con el comportamiento de cobertura en *T. roseus*.

12. Metodología

Para cada muestreo se efectuaron cinco transectos por localidad con equipo autónomo SCUBA, de enero 2014 a enero 2015 (siete muestreos bimensuales), con un total de 70 transectos en banda, de 25 m de longitud y 4 m de ancho para el censo visual de peces y de 25 x 2 m para el censo de *T. roseus* (WWF 2006); Se tomaron videotransectos con equipo fotográfico GoPro sobre cada uno de los transectos a una altura de 40 cm de distancia al sustrato, a partir de los cuales se determinó: 1) la disponibilidad de materiales en términos de porcentaje a partir de la abundancia relativa; 2) la posición de cada erizo en la estructura arrecifal: “sobre el arrecife” o “fondo-arenal”; 3) la preferencia de sustrato sobre el cual se encontraban los erizos al momento del monitoreo, 4) el índice de comportamiento de cobertura, el cual asigna un valor numérico de 0 a 3 en función del porcentaje de superficie corporal del erizo que está cubierta por diferentes materiales, donde 0 es sin material, 1 es <50%, 2 es >50% y 3 es totalmente cubierto (Fig. 22) (Dumont et al., 2007); 6) La longitud de la testa de los erizos se monitoreo únicamente en los muestreo de 2015, pero no fue utilizada para el análisis (ver resultados) y 7) La preferencia de materiales mediante el índice de selectividad de Ivlev (Atienza, 1994) usando la ecuación: $E_i = (r_i - n_i) / (r_i + n_i)$, donde r_i = el porcentaje de material “i” cargado por el erizo y n_i = porcentaje de material “i” en el ambiente.

Las variables TSM y ZE fueron obtenidas a partir de sensores satelitales a una resolución nominal de 4 km por pixel y procesadas de acuerdo a la metodología de procesamiento de datos satelitales explicada en el capítulo 1 de ésta tesis.

Para explorar la relación entre el comportamiento de cobertura y las variables ecológicas se realizaron correlaciones del Coeficiente de Spearman, graficadas con el software Minitab ver.15. Posteriormente, se procedió a realizar análisis de factor para determinar la relación entre las variables.

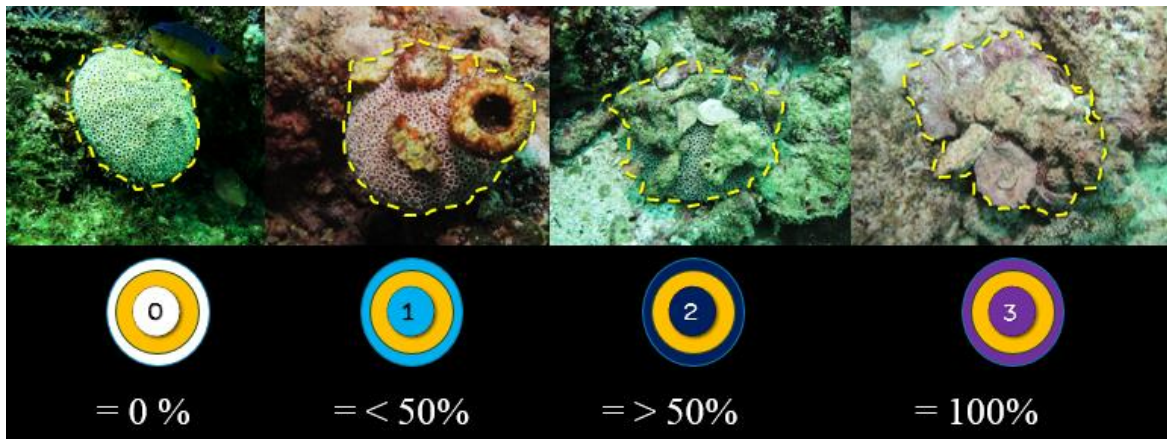


Figura 22. Clasificación del Índice de cobertura propuesto por Dumont y colaboradores (2007) basado en el porcentaje de superficie corporal del erizo cubierta con material.

13. Resultados

Los registros del diámetro de la testa de los 67 individuos de *T. roseus* monitoreados, arrojaron un promedio (\pm DE) de 9.1 ± 1.2 , de los cuales sólo ocho individuos presentaron diámetros menores a 9cm y éstos exhibieron el mismo índice de cobertura que los individuos de mayor tamaño; por esta razón y debido a que aparentemente existe una cohorte dominante en la población actual de *T. roseus* en Islas Marietas, se procedió a desechar esta variable en el análisis posterior (ver anexo 2). Así mismo, el índice de selectividad de Ilev reveló que ésta especie no presenta una selectividad en el material de cobertura, ya que los erizos se cubrían con el material disponible en el área, independientemente de su origen, como escombros coralinos, algas costrosas, material esquelético principalmente conchas e incluso testas de congéneres como se pudo observar en la figura 23 (Ver Tabla 4).

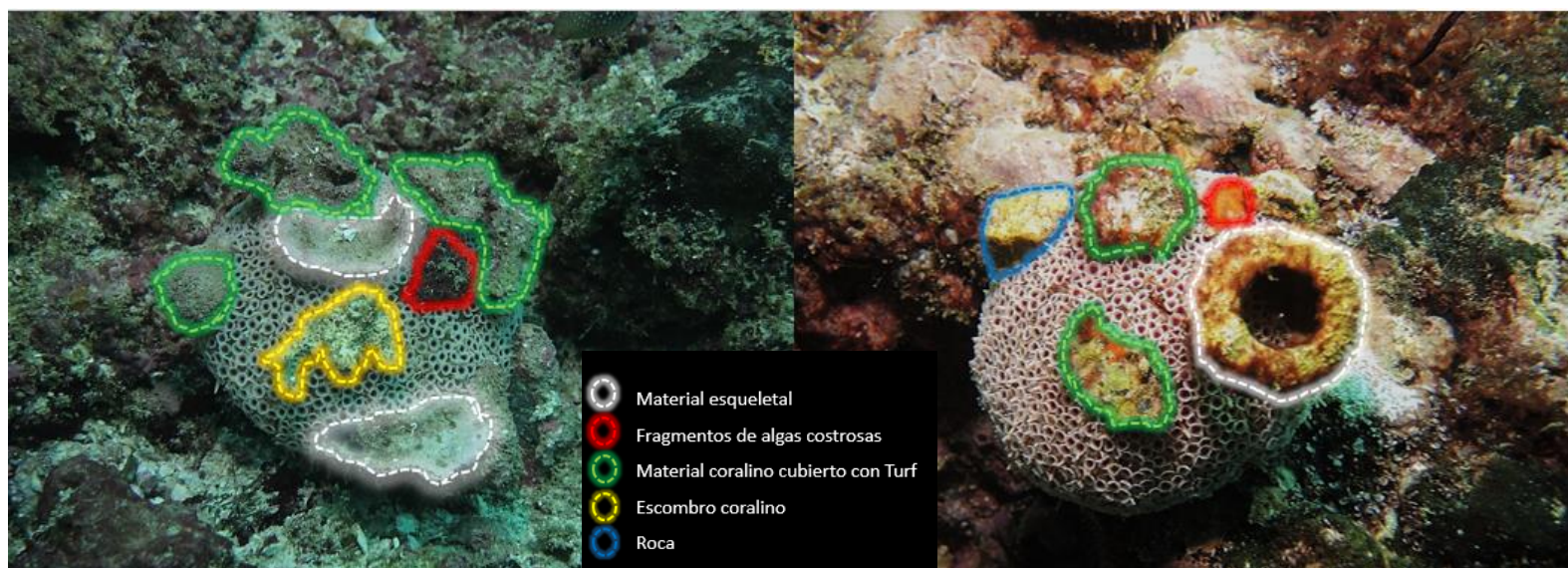


Figura 23. Individuos de *T. rosesus* exhibiendo un comportamiento aleatorio en la selección de materiales para su cobertura.

Tabla 4. Selectividad de material de cobertura de *Toxopneustes roseus* en Islas Marietas (n=10), los valores se expresan en promedios \pm SE.

Otros = roca desnuda.

Tipo de Material	Material de cobertura	Sustrato	Selectividad
Material esquelético	31.1 \pm 6.4	32.7 \pm 6.1	0.244\pm0.084
Alga calcárea	29.2 \pm 3.2	35 \pm 3.0	-0.182\pm0.083
Material con turf	44.1 \pm 4.3	46.6 \pm 3.2	-0.123\pm0.094
Escombros coralinos	31.4 \pm 5.5	33.5 \pm 6.2	-0.036\pm0.066
Otros	10 \pm 0	5 \pm 0	0.333\pm0

13.1 Índice de cobertura

En análisis Kruskal-Wallis basado en rangos reveló diferencias significativas en el porcentaje de cobertura de los erizos de acuerdo a su posición ($H = 77.217$, $g.l= 3$, $P = <0.001$) en ambas localidades, y de acuerdo a las comparaciones múltiples ($P = <0.001$), se encontraron diferencias significativas también entre el porcentaje de cobertura de los erizos sobre el arrecife entre ambas localidades de muestreo.

En la localidad de Túnel Amarradero se muestrearon un total de 207 erizos, de los cuales el 64% fue encontrado en la parte del fondo o arenal, mientras que el 36% se encontró sobre el arrecife (Fig. 24). Todos los erizos del fondo exhibieron comportamiento de cobertura. Del total de organismos encontrados en la parte del fondo, 35.6% presentaron un CBI de 3, es decir, totalmente cubiertos, mientras que 56% presentaron un CBI mayor al 50% y solo 8.3% presentaron un CBI menor al 50%. Por otro lado, de los erizos encontrados sobre el arrecife exhibieron todas las categorías del CBI, la más frecuente con 68% fue la categoría 1, es decir menor al 50% de la superficie corporal, la categoría 2 estuvo representada con 21%, seguida de la categoría 3 con 9.3% y finalmente la categoría 0 con 1.23%.

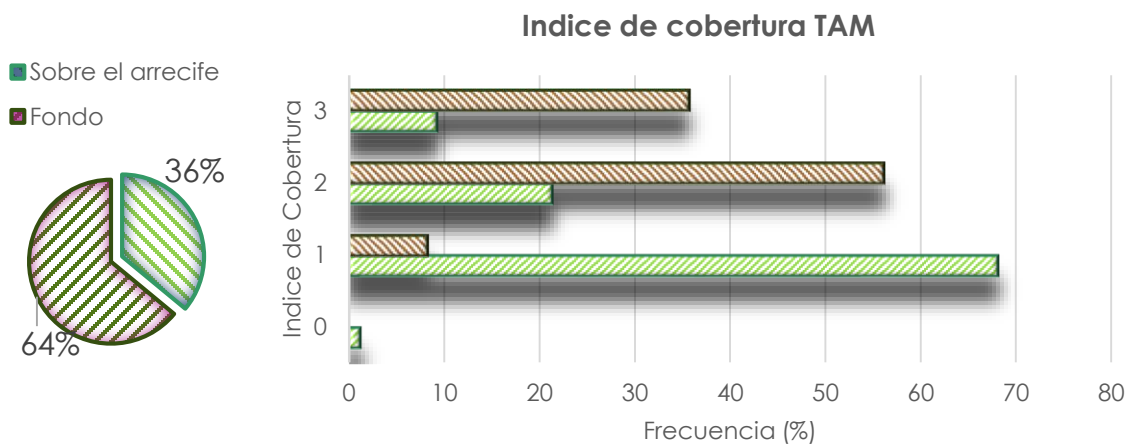


Figura 24. Índice de cobertura en Túnel amarradero. El diagrama circular representa el porcentaje de erizos de acuerdo a su posición en el arrecife; El gráfico de barras representa la frecuencia de las categorías del índice de cobertura para los organismos sobre el arrecife y en la parte del fondo.

En la localidad de Cueva del Muerto fueron muestreados 53 organismos donde todos los individuos presentaron comportamiento de cobertura, de los cuales el 56% se encontró en el fondo, mientras que el 44% se encontró sobre el arrecife (Fig. 24). Al igual que en Túnel amarradero se observó que los erizos del fondo mostraron un CBI más alto en comparación a los organismos encontrados sobre el arrecife. Para los erizos del fondo, la categoría de CBI más frecuente fue la 3 con 60%, es decir totalmente cubiertos, seguido de la categoría 2 con 10% y finalmente la categoría 1 con 6.7%. Por otro lado, del total de erizos sobre el arrecife un 36.7% exhibieron la categoría 3, el mismo porcentaje exhibió la categoría 1 y 26.7% la categoría 2 (Fig. 25).

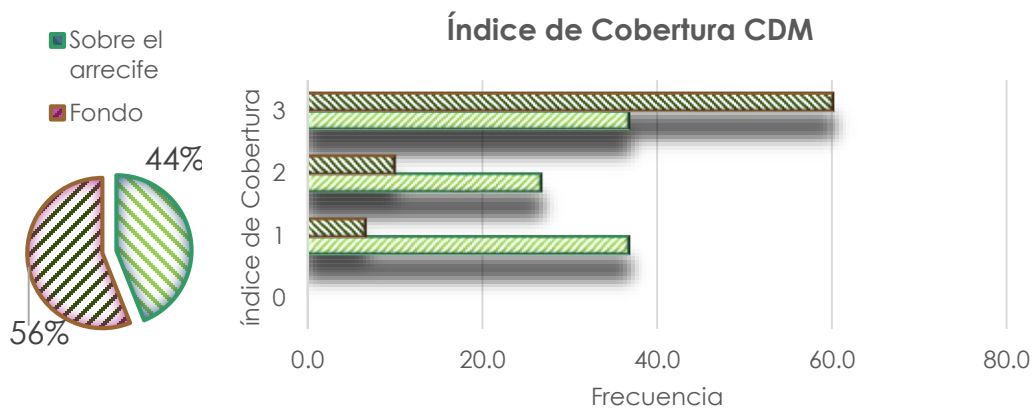


Figura 25. Índice de cobertura en Cueva del Muerto. El diagrama circular representa el porcentaje de erizos de acuerdo a su posición en el eje vertical del arrecife; El gráfico de barras representa la frecuencia de las categorías del índice de cobertura para los organismos sobre el arrecife y en la parte del fondo.

13.2 Preferencia de sustratos

De acuerdo a la información obtenida mediante el análisis de los videotransectos, se identificaron seis tipos diferentes de sustratos sobre los cuales se encontraron los erizos: 1) Escombros coralinos, 2) Arena, 3) Arena con escombros, 4) Turf o césped algal, 5) Algas costrosas y 6) Algas costrosas con turf. Al igual que el CBI, la preferencia por sustrato se evaluó de acuerdo a la posición de los erizos en el eje vertical del arrecife. Del total de erizos observados en CDM para la parte de fondo, 48% se encontraron sobre escombros coralinos, 22% sobre arena y 13% sobre arena con escombros,

mostrando una preferencia por estos tipos de sustratos abióticos, que en conjunto representaron el 83% del total de ocurrencia; el porcentaje restante estuvo compuesto por el 9% sobre turf y un 8% sobre algas costrosas. En contraste, los organismos encontrados sobre el arrecife mostraron una preferencia por los sustratos bióticos. El 40% se encontró sobre algas costrosas, un 20% sobre turf y un 7% sobre algas cotrosas con turf. En conjunto estos valores representaron el 67% del total de ocurrencia; del porcentaje restante un 26% se encontró sobre escombros coralinos y un 7% sobre arena (Fig. 26).

Por otro lado, del total de erizos en TAM en la parte del fondo, 42% se encontraron sobre escombros coralinos, 42% sobre arena con escombros y 14% sobre arena, que en conjunto representaron el 98% del total de ocurrencia mostrando una preferencia por sustratos abióticos. Al igual que los erizos de CDM, el porcentaje restante estuvo compuesto por 2% sobre turf. Por su parte, los organismos encontrados sobre el arrecife mostraron una preferencia por los sustratos bióticos al igual que en CDM. 35% se encontró sobre algas costrosas, 35% sobre turf y 7% sobre algas cotrosas con turf. En conjunto estos valores representaron 77% del total de ocurrencia. Del porcentaje restante 15% se encontró sobre escombros coralinos, 4% sobre arena y 4% sobre arena con escombros. En conjunto los resultados mostraron una clara diferencia entre la preferencia de sustrato relacionada con la posición de organismos observados. Los erizos de fondo están mayormente asociados a sustratos abióticos, mientras que los erizos sobre el arrecife mostraron una preferencia por sustratos bióticos, principalmente las algas costrosas (Fig. 26).

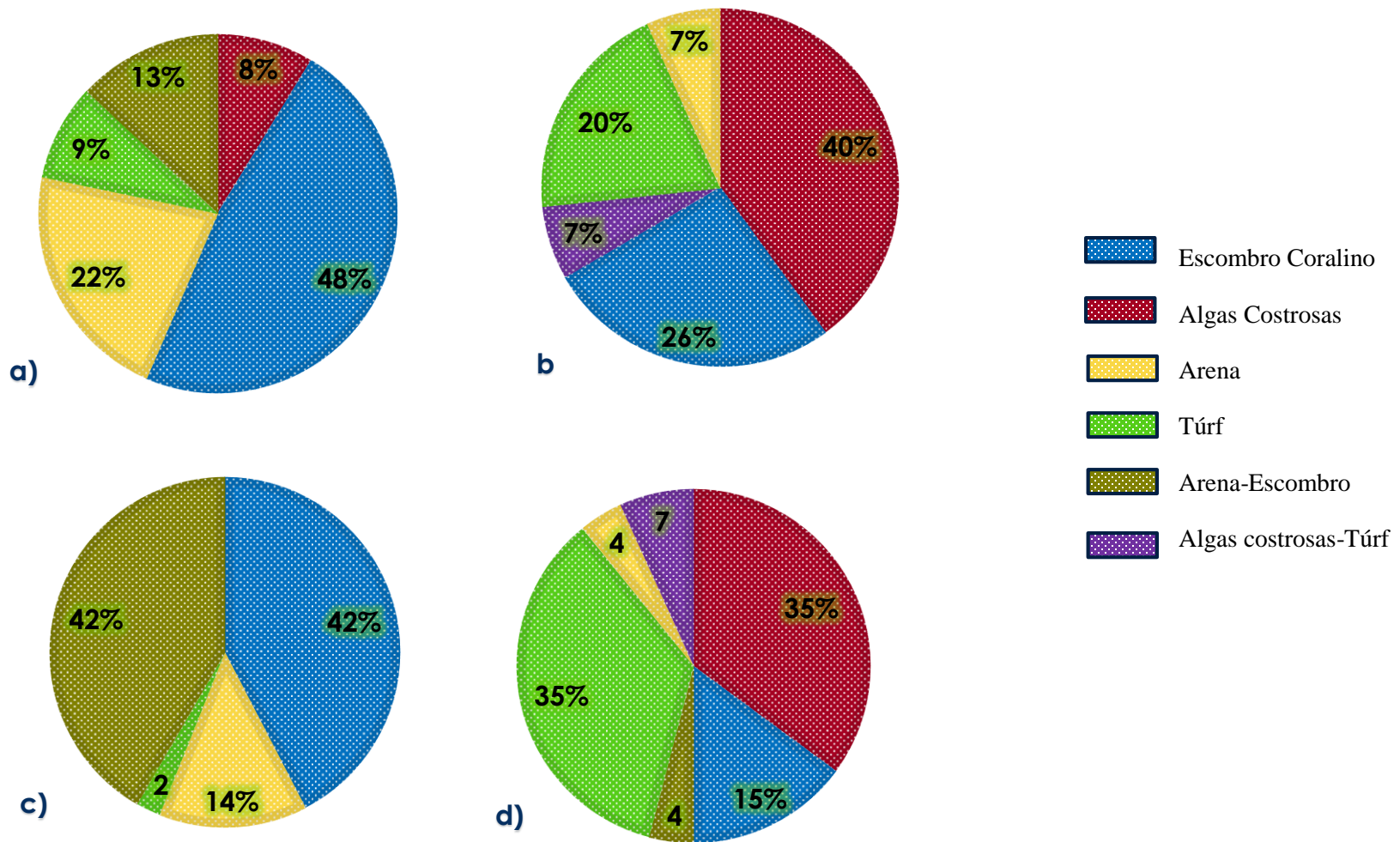


Figura 26. Preferencia de sustratos observada en los erizos monitoreados, en la parte superior los correspondientes a Cueva del muerto (CDM), a) Erizos sobre el fondo y b) sobre el arrecife; en la parte inferior la correspondiente a Túnel Amarradero (TAM) c) sobre el fondo y d) sobre el arrecife.

13.3 Relación del comportamiento de cobertura con las variables ecológicas

Los resultados de la regresión lineal entre las variables y el índice de cobertura en CDM revelaron que la abundancia de peces presentó una relación positiva ($R = 0.540$, R^2 de 29.2%), seguido de la disponibilidad de materiales, la cual presentó una relación baja pero positiva ($R = 0.188$, R^2 de 3.5%), el resto de las variables no presentó ningún tipo de relación aparente con el índice de cobertura. Por su parte en TAM se observa una relación positiva del índice de cobertura con la TSM (R^2 de 46.7%, $R = 0.683$), y con la disponibilidad de materiales (R^2 de 2.3%, $R = 0.151$); así mismo se presentó una relación negativa con la abundancia de peces (R^2 de 28.4%, $R = 0.533$) (Fig. 27).

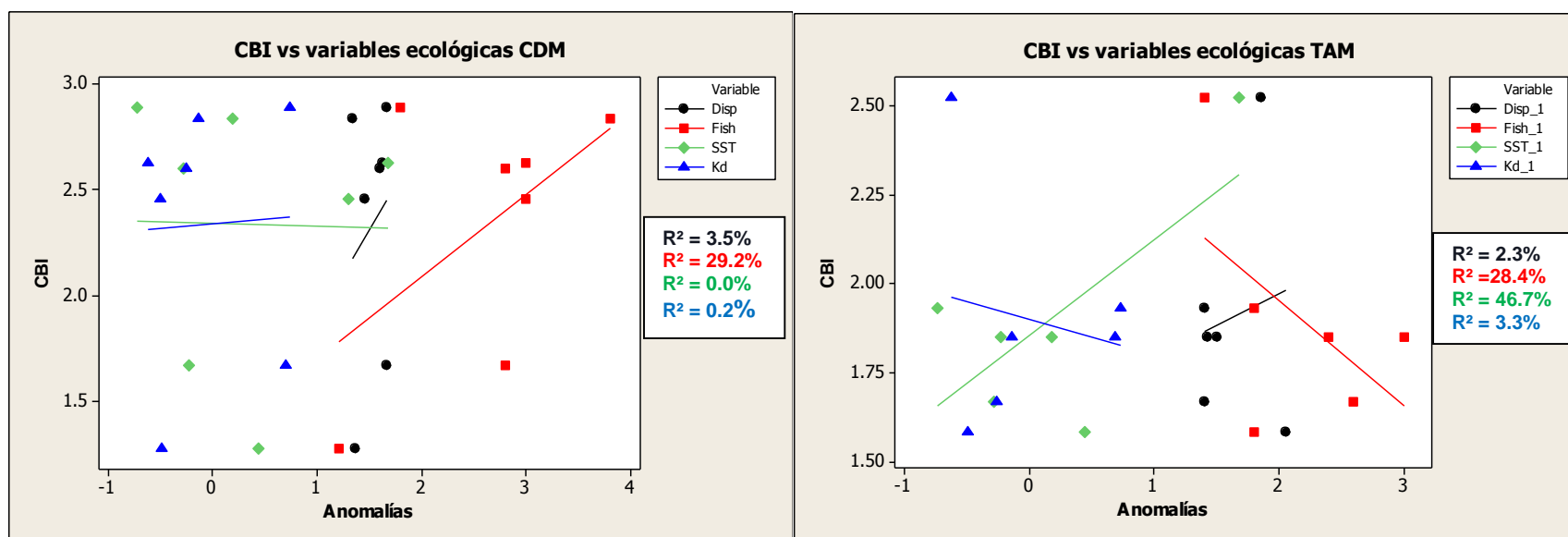


Figura 27. Análisis de regresión entre el índice de cobertura y las variables: Disp.= Disponibilidad de materiales, Fish= Abundancia de peces, TSM= Temperatura superficial y Kd= Coeficiente de atenuación vertical para las localidades de muestreo, Cueva del Muerto (CDM) y Túnel Amarradero (TAM). En el recuadro inferior derecho de cada gráfico se expresa el coeficiente de determinación (R^2) en términos de porcentaje para cada regresión.

Los análisis de factor corroboraron los resultados de los análisis de regresión. En CDM el comportamiento de cobertura de los erizos estuvo mayormente relacionado con la abundancia de peces y en menor medida con la disponibilidad de los materiales, mientras que las variables ambientales no presentaron ninguna relación; por su parte en TAM el comportamiento de cobertura de *T. roseus* estuvo mayormente relacionado con la TSM y en menor medida con la disponibilidad de materiales, mientras que la abundancia de peces pasó a segundo plano mostrando una relación incluso negativa (Fig.28). De manera general se observó que existe una respuesta diferencial en el comportamiento de cobertura entre las localidades muestreadas.

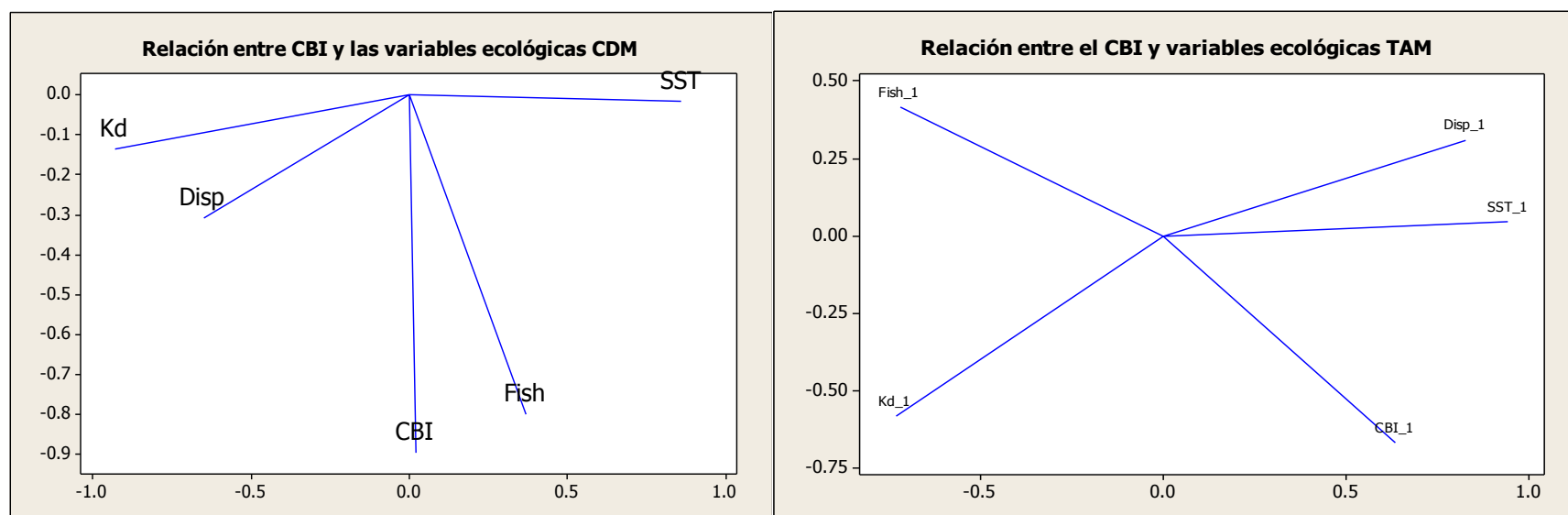


Figura 28. Análisis de Factor entre las variables: Índice de cobertura (CBI), Disponibilidad de materiales (Disp), Abundancia de peces depredadores (Fish), Temperatura superficial (TSM) y Coeficiente de atenuación vertical (Kd) para la localidad de Cueva del muerto CDM (izquierda) y Túnel amarradero (derecha.)

14. Discusión

El comportamiento de cobertura exhibido durante todo el año por el erizo *Toxopneustes roseus*, sugiere una asociación con la disponibilidad de los materiales, la cual fue soportada por el análisis de factor; ésta relación ya ha sido descrita anteriormente en otras especies de equinoideos, incluyendo *T. roseus* (James, 1998) y se sugiere que una alta disponibilidad de materiales se ve reflejada en la intensidad de recubrimiento por parte de los erizos (Amato et al., 2008; Adams, 2001; Dix, 1970; Douglas, 1976). Se observó que los erizos sobre el arrecife presentaron menor porcentaje de cobertura, pero en casos poco frecuentes se registraron erizos con altos índices de cobertura, integrando una nueva interrogante ¿Por qué presentaban altos índices de recubrimiento a pesar de mantener una distancia considerable a la fuente de materiales? Se reveló que esto ocurre por la presencia de “terrazas”, donde se acumula el escombros en respuesta a la complejidad topográfica propia del arrecife; en otras palabras, en la parte arrecifal los materiales se encuentran en oquedades de difícil acceso y en menor proporción que en la parte del fondo-arenal, sin embargo los organismos que logran acceder al material lo usan para cubrirse.

En cuanto a la preferencia de materiales los resultados sugieren que *T. roseus* no presenta ningún grado de selectividad a diferencia de lo reportado en otras especies, en las cuales se ha documentado que el tipo de material está relacionado con la alimentación del erizo, ésta hipótesis sugiere que los organismos seleccionan aquellos materiales de los cuales se alimentan como un método de almacenamiento. Por su parte en el presente estudio *T. roseus* incorporó los materiales disponibles independientemente de su composición, lo que coincide con lo reportado por James (1998), quien documentó en tres localidades del Golfo de California que el material utilizado por *T. roseus* está en función de la abundancia del mismo en la localidad de muestreo, independientemente de los hábitos alimenticios del erizo.

Algunos autores han sugerido que el comportamiento de cobertura es un mecanismo de evasión a la luz, sin embargo los resultados en ambas localidades revelaron que no existe relación alguna entre el índice de cobertura y el coeficiente de atenuación, además de que *T. roseus* exhibió éste comportamiento de manera extensiva durante todo el año sin presentar variación temporal, incluso

durante la primavera cuando la turbidez en ambas localidades es elevada y la zona eufótica se reduce a profundidades menores a los 10 m, como lo revelaron las climatologías (ver las aproximaciones a las climatologías, Cap.1), por lo que, al menos para las localidades de estudio del presente trabajo, ésta hipótesis fue descartada.

Si bien la disponibilidad de materiales es determinante para el comportamiento de cobertura de la testa en *T. roseus*, por sí misma no explica la función del mismo. Estudios de campo y laboratorio han investigado las posibles funciones en diversas especies, no obstante los resultados demuestran una considerable variación, por lo que la funcionalidad del mismo se ha convertido en un aspecto ecológico de difícil interpretación, debido a que entre las especies existe variación misma en el hábitat y ecología, razón por la cual se ha sugerido que el comportamiento de cobertura no se restringe a una función única, sino que puede variar entre especies e incluso de manera intraespecífica e intrahabitat (Crook, 1999, 2003; Dumont, 2007). Esto coincide con las diferencias encontradas entre las localidades estudiadas, ya que de acuerdo a los resultados obtenidos, en Cueva del Muerto el índice de cobertura estuvo mayormente relacionado con la abundancia de peces, lo cual apoya la hipótesis de que el comportamiento de cobertura funciona como mecanismo de evasión a la depredación, mientras que en Túnel Amarradero hubo una mayor relación del índice con la temperatura del agua y la disponibilidad de materiales. Esto sugiere que el comportamiento de cobertura en *T. roseus* se presenta diferencialmente de manera intrahabitat, de acuerdo a las presiones ecológicas dominantes a escala local, siendo la abundancia de depredadores un factor determinante. Lo anterior contradice parcialmente los resultados de James (2000) quien no encontró relación alguna entre el comportamiento de cobertura de *T.roseus* y la abundancia de peces, sin embargo menciona que esto pudo deberse a la baja abundancia de peces observada en sus localidades de muestreo.

De acuerdo a los resultados presentados en el primer capítulo de este documento, la localidad CDM presentó una mayor abundancia de peces en relación a la localidad de TAM, lo que explica porque en esta localidad esta variable presentó una mayor relación con el índice de cobertura, ya que constituye una mayor presión ecológica en ésta localidad. Por otro lado, en TAM dicha relación

pierde relevancia debido a la baja abundancia de los peces, coincidiendo con los resultados reportados previamente por James (2000); lo anterior aunado a que la disponibilidad de los materiales en TAM no limitante para ser utilizados para el recubrimiento de la testa, ya que ésta localidad se caracteriza por la presencia de camas de escombros y fragmentos muertos de corales, lo que brinda condiciones óptimas para el refugio ante la depredación.

Si bien el mayor número de erizos en ambas localidades se registró en la parte de fondo-arenal, donde la disponibilidad de materiales es alta, lo que se traduce en un refugio más efectivo, estas áreas presentan una baja abundancia de alimento (algas calcáreas, costrosas, corales) lo que explicaría el desplazamiento de los erizos hacia la parte arrecifal con fines alimenticios. Así mismo, se observó que aquellos erizos que aparentemente inician su ascenso vertical hacia la parte arrecifal (ya que se encontraban cerca del límite entre la parte de fondo-arenal y la arrecifal) presentaron índices de cobertura bajos (>50%); lo anterior está posiblemente asociado con la inversión energética que conlleva acarrear el material asociado a la testa mientras se asciende en la pendiente arrecifal. Esto ha sido documentado en otras especies, cuando el erizo se encuentra en posición vertical tiende a deshacerse de los materiales de mayor peso, o los cambia por materiales ligeros como algas, hojas e incluso madera (Douglas, 1976), lo cual explica los bajos índices de cobertura de los erizos en la parte arrecifal (Fig. 29).

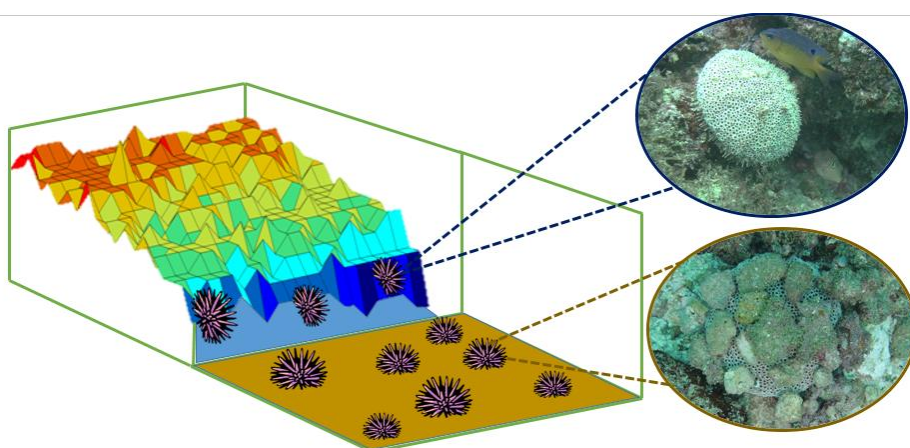


Figura 29. Diferenciación en el comportamiento de cobertura en respuesta a la posición vertical/horizontal posiblemente asociado a la inversión de energía en el transporte de material.

15. Conclusiones

- La densidad del erizo rosado *T. roseus* en Islas Marietas es la más elevada que se ha reportado a lo largo de toda la distribución geográfica de la especie, desde California hasta Perú, por lo que constituye un área estratégica para la especie.
- Las pulsaciones en la concentración de clorofila en respuesta a eventos ENSO, aunado a las características del hábitat a escala local, como la disponibilidad de sustrato y una baja abundancia de potenciales depredadores, pueden brindar las condiciones para producir un incremento significativo en la densidad poblacional de *T. roseus*.
- La disminución en la densidad de *T. roseus* en Islas Marietas está asociada a las condiciones ambientales de aumento de TSM y disminución en la concentración de clorofila, por lo que la tendencia actual de las variables ambientales y las proyecciones futuras de cambio climático suponen una amenaza para sus poblaciones.
- El Parque Nacional Islas Marietas se encuentra bajo la presión constante de eventos ENSO y anomalías ambientales las cuales se han vuelto más extremas y constantes en las últimas décadas, indicando que la presión ambiental constituye un efecto directo actual en la variación de poblaciones bentónicas, y por lo tanto, en la modificación de la estructura comunitaria.
- El comportamiento de cobertura en el erizo *T. roseus* presenta una función de evasión ante los potenciales depredadores (peces), sin embargo depende de la disponibilidad de los materiales a escala local, por lo que se presentan diferencias intrahabitat.
- Independientemente de la funcionalidad, el comportamiento de cobertura es mediado por la posición vertical u horizontal de cada individuo en el ambiente.

16. Referencias

- Abadia-Chanona Q. Y. (2013) Aspectos poblacionales del erizo de mar *Toxopneustes roseus* (A. Agassiz, 1863) (Echinodermata: Echinoidea) en tres localidades de la costa de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura.
- Adams, N. L. (2001). UV radiation evokes negative phototaxis and covering behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Marine ecology. Progress series*, 213: 87-95.
- Agatsuma, Y. (2001). Effect of the covering behavior of the juvenile sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* on predation by the spider crab *Pugettia quadridens*. *Fisheries science*, 67: 1181-1183.
- Allen, G. R., & Robertson, D. R. (1994). *Fishes of the tropical eastern Pacific*. University of Hawaii Press. 193pp.
- Amato, K. R., Emel, S. L., Lindgren, C. A., Sullan, K. M., Wright, P. R., & Gilbert, J. J. (2008). Covering behavior of two co-occurring Jamaican sea urchins: differences in the amount of covering and selection of covering material. *Bulletin of Marine Science*, 82: 255-261.
- Alvarado, J. J., Solis-Marin, F. A., & Ahearn, C. (2010). Echinoderms (Echinodermata) diversity off Central America Pacific. *Marine Biodiversity*, 40: 45-56.
- Alvarado, J. J., Ayala, A., del Castillo-Cárdenas, P., Fernández, C., Aguirre-Rubí, J., Buitrago, F., & Reyes-Bonilla, H. (2011). Coral communities of San Juan del Sur, Pacific Nicaragua. *Bulletin of Marine Science*, 87: 129-146.
- Alvarado, J. J., Guzman, H. M., & Breedy, O. (2012). Distribución y diversidad de equinodermos (Asteroidea, Echinoidea, Holothuroidea) en las islas del Golfo de Chiriquí, Panamá. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47: 13-22.
- Amato, K. R., Emel, S. L., Lindgren, C. A., Sullan, K. M., Wright, P. R., & Gilbert, J. J. (2008). Covering behavior of two co-occurring Jamaican sea urchins: differences in the amount of covering and selection of covering material. *Bulletin of Marine Science*, 82: 255-261.
- Andrew, N. L., & Underwood, A. J. (1993). Density-dependent foraging in the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* on shallow subtidal reefs in New South Wales, Australia. *Marine Ecology-Progress Series*, 99: 89-89.
- Atienza, J. C. (1994). La utilización de índices en el estudio de la selección de recursos. *Ardeola*, 41(2), 173-175.
- Axiak, V., & Saliba, L. J. (1981). Effects of surface and sunken crude oil on the behaviour of a sea urchin. *Marine Pollution Bulletin*, 12: 14-19.
- Barnes R. (2001). Zoología de los invertebrados. Editorial Mc Graw-Hill-Interamericana, SA 6ta-Edición. México, 761 pp.

- Barnes, D., & Crook, A. (2001). Quantifying behavioural determinants of the coastal European sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine biology*, 138: 1205-1212.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F., & Cinelli, F. (1998). Density dependent foraging of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Oceanographic Literature Review*, 9:1615.
- Benítez-Villalobos, F., & Abadia-Chanona, Q. Y. (2015). Densidad poblacional, distribución espacial y mortalidad natural del erizo de mar *Toxopneustes roseus* (Camarodonta: Toxopneustidae) en tres sitios de Oaxaca, México. *Revista de Biología. Tropical*, 63: 121-133.
- Bernstein, B. B., Williams, B. E., & Mann, K. H. (1981). The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Marine Biology*, 63: 39-49.
- Borszcz, T., Balazy, P., & Kukliński, P. (2014). Covering behaviour of echinoids in an Arctic fjord. *Marine Biodiversity*, 44: 159-160.
- Branch, T. A., DeJoseph, B. M., Ray, L. J., & Wagner, C. A. (2013). Impacts of ocean acidification on marine seafood. *Trends in ecology & evolution*, 28: 178-186.
- Brothers, C. J., & McClintock, J. B. (2015). The effects of climate-induced elevated seawater temperature on the covering behavior, righting response, and Aristotle's lantern reflex of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 467: 33-38.
- Brown-Saracino, J., Peckol, P., Curran, H. A., & Robbart, M. L. (2007). Spatial variation in sea urchins, fish predators, and bioerosion rates on coral reefs of Belize. *Coral Reefs*, 26: 71-78.
- Brusca R.C y Brusca G.J. (2003). Invertebrados. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, España. 1005 pp.
- Byrne, M. (1990). Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Marine Biology*, 104: 275-289.
- Cai, W., Borlace, S., Lengaigne, M., Van Rensch, P., Collins, M., Vecchi, G. & Jin, F. F. (2014). Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 4: 111-116.
- Cardona, L., Moranta, J., Reñones, O., & Hereu, B. (2013). Pulses of phytoplanktonic productivity may enhance sea urchin abundance and induce state shifts in Mediterranean rocky reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133: 88-96.
- Carpenter, R. C. (1985). Sea urchin mass-mortality: effects on reef algal abundance, species composition, and metabolism and other coral reef herbivores. In *Proceedings of the fifth international coral reef congress, Tahiti*. pp. 53-59

- Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F., & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69: 237-249.
- Clemente, S., Hernández, J. C., & Brito, A. (2009). Evidence of the top–down role of predators in structuring sublittoral rocky-reef communities in a Marine Protected Area and nearby areas of the Canary Islands. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 66: 64-71.
- Clemente, S., Lorenzo-Morales, J., Mendoza, J. C., López, C., Sangil, C., Alves, F. & Hernandez, J. C. (2014). Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: role of waterborne bacteria in a warming ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 506: 1-14.
- Cohen-Rengifo, M. (2008). Equinodermos del Santuario de fauna y flora Malpelo, Pacífico Colombiano (Tesis de licenciatura). Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, COL.
- Copper, S. (2010). Echinoderms of Panamá. <http://echinoderms.lifedesks.org/>
- Coyer, J. A., Ambrose, R. F., Engle, J. M., & Carroll, J. C. (1993). Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167: 21-37.
- Crook, A. C., Verling, E., & Barnes, D. K. (1999). Comparative study of the covering reaction of the purple sea urchin, *Paracentrotus lividus*, under laboratory and field conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 79: 1117-1121.
- Crook, A. C. (2003). Individual variation in the covering behaviour of the shallow water sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Ecology*, 24: 275-287.
- Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415: 23-23.
- Cupul-Magaña, A. L., Aranda, O. S., Medina-Rosas, P., & Vizcaíno, V. (2000). Comunidades coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Mexicoa*, 2(1), 15-22.
- Dance, C. (1987). Patterns of Activity of the Sea Urchin *Paracentrotus lividus* in the Bay of Port-Cros (Var, France, Mediterranean). *Marine Ecology*, 8: 131-142.
- De la Lanza-Espino, G. (1994). Química de las lagunas costeras y el litoral mexicano (127-198). *De la Lanza-Espino G. & C. Cáceres M.(EDS.). Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur*, 525pp.
- Douglas, C. A. (1976). Availability of drift materials and the covering response of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Pacific Science*, 30: 83-89.
- Dix, T. G. (1970). Biology of *evechinus chloroticus* (echinoidea: Echinometridae) from different localities: 1. General. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 4: 91-116.

- Dumas, P., Kulbicki, M., Chifflet, S., Fichez, R., & 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.
- Dumont, C. P., Drolet, D., Deschênes, I., & Himmelman, J. H. (2007). Multiple factors explain the covering behaviour in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Animal behaviour*, 73: 979-986.
- Edgar, G. J., Banks, S., Fariña, J. M., Calvopiña, M., & Martínez, C. (2004). Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography*, 31: 1107-1124.
- Estes, J. A., & Duggins, D. O. (1995). Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs*, 65: 75-100.
- Feely, R. A., Doney, S. C., & Cooley, S. R. (2009). Ocean acidification: present conditions and future changes in a high-CO₂ world.
- Fletcher, W.6., (1987). Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecology Monographs*, 57: 89-109.
- Fiedler, P. C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA/ National Marine Fisheries Service, (NOAA Technical Report NMFS, 109pp.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V.H. Niem. (1995). Para La Identificación De Especies Para Los Fines De La Pesca. FAO. Pacifico Centro-Oriental. Roma. 1813pp.
- Flukes, E. B., Johnson, C. R., & Ling, S. D. (2012). Forming sea urchin barrens from the inside out: an alternative pattern of overgrazing. *Marine Ecology Progress Series*, 464: 179-194.
- Flukes, E., & Tracey, S. (2014). Urchin control. Coretex Pty, Melbourne, Australia, [Magazine Article], 22: 32-33.
- Galván-Villa, C. M. (2015). Estructura de los ensamblajes de peces arrecifales de tres áreas marinas protegidas del pacífico mexicano. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 2: 69-86.
- Glynn, P. W. (1985). El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series*, 26: 295-300
- Glynn, P. W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. *Elsevier oceanography series*, 52: 55-126.
- Godínez, V. M., Beier, E., Lavín, M. F., & Kurczyn, J. A. (2010). Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115.
- González-Medina, F. J., Holguín-Quiñones, O. E., & De la Cruz-Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de

- fondos someros del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 32: 33-44.
- Guidetti, P., & Dulčić, J. (2007). Relationships among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. *Marine Environmental Research*, 63: 168-184.
- Hagen, N., Andersen, Å. & Stabell, O. (2002). Alarm responses of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, induced by chemically labelled durophagous predators and simulated acts of predation. *Marine Biology*, 140: 365-374.
- Häder, D. P., Kumar, H. D., Smith, R. C., & Worrest, R. C. (1998). Effects on aquatic ecosystems. *Journal of Photochemistry and photobiology B: Biology*, 46: 53-68.
- Hamilton, S. L., Newsome, S. D., & Caselle, J. E. (2014). Dietary niche expansion of a kelp forest predator recovering from intense commercial exploitation. *Ecology*, 95: 164-172.
- Hamilton, S. L., & Caselle, J. E. (2015). Exploitation and recovery of a sea urchin predator has implications for the resilience of southern California kelp forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282.
- Harris, L. G., & Tyrrell, M. C. (2001). Changing community states in the Gulf of Maine: synergism between invaders, overfishing and climate change. *Biological Invasions*, 3: 9-21.
- Hereu, B. (2005). Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Marine Ecology*, 26: 54-62.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Girard, D., Pérez-Ruzafa, Á., & Brito, A. (2010). Effect of temperature on settlement and postsettlement survival in a barrens-forming sea urchin. *Marine Ecology Progress Series*, 413.
- Herrera-Escalante, T., López-Pérez, R. A., & 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.
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328: 1523-1528.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C. & Roughgarden, J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929-933.
- Honey-Escandón, M., Solís-Marín, F. A., & Laguarda-Figueroa, A. (2008). Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 56: 57-73.
- James, D. W. (1998). The biology of *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in Baja California Sur, Mexico. (Master's Theses). San Jose State University, San Jose, California. Tesis de maestría.

- James, D. W. (2000). Diet, movement, and covering behavior of the sea urchin *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Marine Biology*, 137: 913-923.
- Johnson, G. C., & Parsons, A. R. (2015). Global oceans. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 96: 59.
- Jones, G. M., & Scheibling, R. E. (1985). *Paramoeba* sp.(Amoebida, Paramoebidae) as the possible causative agent of sea urchin mass mortality in Nova Scotia. *The Journal of parasitology*, 559-565.
- Keats, D. W., Steele, D. H., & South, G. R. (1986). Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus* L.; Pisces: Anarhichidae) predation on green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis* (OF Mull.); Echinodermata: Echinoidea) in eastern Newfoundland. *Canadian journal of zoology*, 64: 1920-1925.
- Kim, W., Yeh, S. W., Kim, J. H., Kug, J. S., & Kwon, M. (2011). The unique 2009–2010 El Niño event: A fast phase transition of warm pool El Niño to La Niña. *Geophysical Research Letters*, 38.
- Kirk, J. T. (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge university press.
- Lamare, M. D., & Barker, M. F. (2001). Settlement and recruitment of the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Marine ecology. Progress series*, 218: 153-166.
- Ling, S. D., Johnson, C. R., Frusher, S. D., & Ridgway, K. R. (2009). Overfishing reduces resilience of kelp beds to climate-driven catastrophic phase shift. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 22341-22345.
- Ling, S. D., Scheibling, R. E., Rassweiler, A., Johnson, C. R., Shears, N., Connell, S. D. & Johnson, L. E. (2015). Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 370: 0269.
- Lesser, M. P., Carleton, K. L., Böttger, S. A., Barry, T. M., & Walker, C. W. (2011). Sea urchin tube feet are photosensory organs that express a rhabdomeric-like opsin and PAX6. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 3371-3379.
- Lessios, H. A. (2015). The Great *Diadema antillarum* Die-Off: 30 Years Later. *Annual review of marine science*. 8: 1-17.
- Mann, K. H., Wright, J. L., Welsford, B. E., & Hatfield, E. (1984). Responses of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) to water-borne stimuli from potential predators and potential food algae. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 79: 233-244.
- Mapstone, B. D., Andrew, N. L., Chancerelle, Y., & Salvat, B. (2007). Mediating effects of sea urchins on interactions among corals, algae and herbivorous fish in the Moorea lagoon, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 332: 143-153.

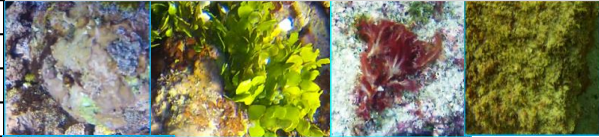


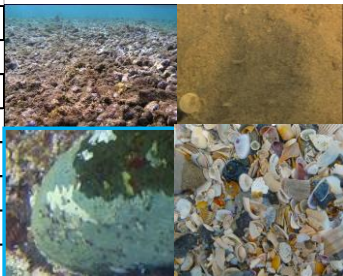
- McClanahan TR, Kamakuru AT, Muthiga NA, Yebio MG, Obura D. (1996). Coral reef restoration: Effect of sea urchin reductions on algae, coral and fish assemblages. *Conservation Biology* 10: 136–154.
- Nichols, K. D., Segui, L., & Hovel, K. A. (2015). Effects of predators on sea urchin density and habitat use in a southern California kelp forest. *Marine Biology*, 162: 1227-1237.
- NOAA (2015) ENSO: Recent Evolution, Current Status and Predictions: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/lanina/enso_evolution-status-fcsts-web.pdf
- Ogden, N. B., Ogden, J. C., & Abbott, I. A. (1989). Distribution, abundance and food of sea urchins on a leeward Hawaiian reef. *Bulletin of marine science*, 45: 539-549.
- Pachauri, R. K., & Reisinger, A. (Eds.). (2007). *Climate change 2007 synthesis report: Summary for policymakers*. IPCC Secretariat.
- Palacios-Hernández, E., Carrillo, L. E., Filonov, A., Brito-Castillo, L., & Cabrera-Ramos, C. E. (2010). Seasonality and anomalies of sea surface temperature off the coast of Nayarit, Mexico. *Ocean dynamics*, 60: 81-91.
- Palleiro-Nayar, J. S., Sosa-Nishizaki, O., & Montaña-Moctezuma, G. (2011). Impact of substrate and the presence of adults on recruitment of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Baja California Importancia del sustrato y la presencia de adultos en el reclutamiento del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California. *Ciencias Marinas*, 37: 59-70.
- Parker, D. A., & Shulman, M. J. (1986). Avoiding predation: alarm responses of Caribbean sea urchins to simulated predation on conspecific and heterospecific sea urchins. *Marine Biology*, 93: 201-208.
- Pearse, J. S., & Hines, A. H. (1987). Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: Rare recruitment and rapid decline. *Marine ecology progress series*. *Oldendorf*, 39: 275-283.
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2014). Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281.
- Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Islas Marietas (2007). CONANP-SEMARNAT
- Ramírez-Ortíz, G. (2010). Estructura comunitaria comparativa de los erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes del Pacífico Mexicano (Tesis de licenciatura en Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Área de conocimiento de Ciencias del Mar, Departamento Académico de Biología Marina 89p).
- Ríos-Jara, E., Galván-Villa, C. M., & Solís-Marín, F. A. (2008). Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 79: 131-141.

- Rojero León, S. (2011). Efecto del ambiente y de los peces depredadores sobre la abundancia de erizos de mar en el archipiélago espíritu santo, BCS (Tesis de Doctorado en Manejo de Recursos Marinos).
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E. F. & Foley, J. A. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*, 461: 472-475.
- Russo, A. R. (1979). Dispersion and food differences between two populations of the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Journal of Biogeography*, 407-414.
- Sala, E. (1997). Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 129: 531-539.
- Sellers, A. J., Casey, L. O., Burge, E. J., & Koepfler, E. T. (2009). Population growth and distribution of *Diadema antillarum* at Discovery Bay, Jamaica. *Open Marine Biology Journal*, 3: 105-111.
- Scheibling, R. E., & Raymond, B. G. (1990). Community dynamics on a subtidal cobble bed following mass mortalities of sea urchins. *Marine Ecology Progress Series* 63:127-146.
- Schmitt, R. J., & Holbrook, S. J. (1984). Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia*, 63: 6-12.
- Shears, N. T., & Babcock, R. C. (2002). Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*, 132: 131-142.
- Snyder, N., & Snyder, H. (1970). Alarm response of *Diadema antillarum*. *Science*, 168: 276-278.
- Solís-Marín, F. A., Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M. D., Arizpe-Covarrubias, O., & Laguarda-Figueroa, A. (1997). Systematics and distribution of the echinoderms from Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*, 23: 249-263.
- Sonnenholzner, J. I., Ladah, L. B., & Lafferty, K. D. (2007). Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities. *Marine Ecology Progress Series*, 343: 77-85.
- Sonnenholzner, J. I., Ladah, L. B., & Lafferty, K. D. (2009). Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities: reanalysis using corrected data. *Marine Ecology Progress Series*, 375: 209-218.
- Sonnenholzner, J., Brandt, M., Francisco, V., Hearn, A., Luzuriaga, M., Guarderas, P., & Navarro, J. C. (2013). Echinoderms of Ecuador. En *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*: 183-233.
- Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortega-Borges, L., & Haroun, R. J. (2007). Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 481-488.
- Ulloa-Ramírez, P. A., Patiño-Valencia, J. L., Guevara-Rascado, M. L., Hernández-Ventura, S., Sánchez-Regalado, R., & Pérez-Velázquez, A. (2008). Peces marinos de valor comercial del estado de Nayarit, México. *Instituto Nacional de Pesca, Nayarit*, 91pp.

- Valiela, I. (2009). *Global coastal change*. John Wiley & Sons. 376pp.
- Verling, E., Crook, A., & Barnes, D. (2002). Covering behaviour in *Paracentrotus lividus*: is light important?. *Marine Biology*, 140: 391-396.
- Wang, C., & Fiedler, P. C. (2006). ENSO variability and the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69: 239-266.
- Weil, E., Torres, J. L., & Ashton, M. (2005). Population characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. *Revista de biología tropical*, 53: 219.
- WWF. 2006. Mejores prácticas de pesca en arrecifes coralinos. Guía para la colecta de información que apoye el Manejo de Pesquerías Basado en Ecosistemas. WWF México/Centroamérica. 81 pp.
- Wyrski, K. (1965). *Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean*. Inter-American Tropical Tuna Commission. 33-68.
- Xue, Y., Zeng-Zhen H., Kumar A. y Rayner N. A. (2015). Sea surface temperatures [in “State of the Climate in 2014”]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 91: 53-56.
- Zamorano, P., & Leyte-Morales, G. E. (2005). Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. *CICIMAR Oceánides*, 20: 65-72.
- Zamorano, P., & Leyte-Morales, G. E. (2009). Echinoderms associated with reef formations in Zihuatanejo and Acapulco, Guerrero, Mexico. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 38:7-28.
- Zhao, C., Feng, W., Tian, X., Zhou, H., & Chang, Y. (2013). Diel patterns of covering behavior by male and female *Strongylocentrotus intermedius*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 46: 337-343.

17. Anexos

Anexo 1. Clasificación de los grupos funcionales bentónicos utilizados, de acuerdo a la diversidad de Islas Marietas, modificado de AGRRA (2010).

Algas	1-Costrosas	
	2-Calcáreas	
	3-Carnosas	
	4-Turf algal	
Corales	5-Duros/Escleractineos	
	6-Blandos/Octocorales	
Otros fila	7-Porífera	
	8-Moluscos bentónicos	
	9-Anelida	
Otros:	10-Escombro Coralino	
	11-Arena	
	12-Roca Desnuda	
	13-Restos calcáreos	

Anexo 2. Histograma de frecuencia del diámetro de las testas de los organismos.

