

Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México

María Dinorah Herrero-Pérez¹, Georgina Ramírez-Ortíz², Mauricio Rosales-Estrada³
& Héctor Reyes-Bonilla⁴

1. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n Col. Playa Palo de Santa Rita, CP 23096. La Paz, B.C.S. México Tels. (52-612)123-4658. Fax (52-612) 122-5322; dherrero@ipn.mx
2. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. División de Oceanología. Departamento de Oceanografía Biológica. Carretera Ensenada-Tijuana #3918. Zona Playitas, CP 22860. Ensenada, B.C., México. Tel. (52-646)175-0500 ext. 24257. Fax (52-646) 175-0545; ramirezo@cicese.edu.mx
3. Universidad de Guadalajara. Departamento de Ingeniería de Proyectos. Centro de Ingeniería Ambiental. Calle Guadalupe Zuno #48. Industrial Los Belenes, Zapopan, Jalisco, México.
4. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Departamento de Biología Marina. Apartado postal 19-B, CP 23080. La Paz, B.C.S., México; hreyes@uabcs.mx

Recibido 07-VII-2014. Corregido 13-X-2014. Aceptado 06-II-2015.

Abstract: Population density and spatial distribution of sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) at Socorro island, Revillagigedo archipelago, Mexico. The studies on echinoderms of the Mexican Pacific have focused on taxonomy and biogeography, and there are limited data on their ecology. We used transect to study *Diadema mexicanum*, *Echinometra mathaei oblonga*, *Eucladaris thouarsii* and *Triploneustes depressus* at three bays in Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico (1989 and 1990). The most abundant species in the island was *E. mathaei oblonga* (3.96 ± 0.83 ind m^{-2} ; average and standard error), followed by *D. mexicanum* (2.13 ± 0.59 ind m^{-2}), *T. depressus* and *E. thouarsii* (between 0.50 and 0.11 ind m^{-2} , respectively). Binners Bay had the highest density with 15.98 ± 0.43 ind m^{-2} , mostly due to the high incidence of *E. mathaei oblonga* at the site. Seasonally, *T. depressus* and *E. thouarsii* did not significantly varied its abundance during the year, while *D. mexicanum* was more abundant in winter-spring, and *E. mathaei oblonga* in the fall. Two species (*D. mexicanum* and *E. mathaei oblonga*) had an aggregated distribution along the year and in the three study locations, but the other two echinoids followed a random distribution. This may be a defense against the abundant predatory fishes. In contrast, the species that do not aggregate inhabit in refuges during the day (*E. thouarsii*), or their shape and size makes them difficult to capture by fishes (*T. depressus*). Rev. Biol. Trop. 63 (Suppl. 2): 221-232. Epub 2015 June 01.

Key words: *Diadema mexicanum*, *Triploneustes depressus*, *Echinometra mathaei oblonga*, *Eucladaris thouarsii*, Variance/mean statistical test, Oceanic islands.

Las islas oceánicas del Pacífico oriental tropical han llamado la atención de biogeógrafos y genetistas al representar puentes para la colonización de especies desde el Pacífico central hacia la costa de las Américas, y porque debido a su aislamiento geográfico son sitios con altos niveles de endemismo en sus faunas marinas (Lessios et al., 1996). Debido a la

dificultad logística que representa visitarlas, la información sobre la ecología de las comunidades en islas como Clipperton, Malpelo, Galápagos y Cocos es limitada (Glynn, 1979; Glynn et al., 1996; Guzmán & Cortés, 1992; Alvarado & Chiriboga, 2008). No obstante, es relevante generarla dado que dichos sitios están relativamente aislados de las perturbaciones

inducidas por el hombre, y ello los hace ser “ventanas al pasado” donde podemos observar una posible imagen de las condiciones de las comunidades marinas antes de sufrir explotación pesquera o perturbaciones de otro tipo (Sandín et al., 2008).

México cuenta con una serie de islas oceánicas que forman el Archipiélago de Revillagigedo: Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida (en orden de tamaño). Dichos territorios insulares están separados por decenas de kilómetros entre sí, y representan una importante extensión del mar territorial de México. Además de su importancia estratégica, el archipiélago es considerado una de las zonas de mayor relevancia para la conservación marina en ese país (Aguilar et al., 2007) ya que presenta una proporción importante de endemismos y de especies transpacíficas (Lessios et al., 1996; Ketchum & Reyes-Bonilla, 1997; McCartney et al., 2000). Desde hace décadas se han realizado esfuerzos para construir los listados de las especies presentes ahí (Bautista-Romero et al., 1994), y gracias a ello se tiene buena información para grupos como peces (Castro-Aguirre & Balart, 2002; Robertson & Allen, 2006), crustáceos (Hernández-Aguilera et al., 1992; Mille-Pagaza et al., 2003), moluscos (Reyes Bonilla, 1999; Behrens et al., 2009), corales (Ketchum & Reyes-Bonilla, 2001; Glynn et al., 2007) y algas (Serviere-Zaragoza et al., 2007). En el caso de los equinodermos, las investigaciones más relevantes sobre taxonomía se efectuaron en el Siglo XX (Ziesenhenné, 1937; Caso, 1962), pero más recientemente Reyes-Bonilla (1995) y Mille-Pagaza et al., (2003), describieron aspectos de la estructura comunitaria del grupo en las islas San Benedicto y Socorro, respectivamente. La conclusión general de ambos trabajos es que la especie dominante en número en aguas someras e intermareales es el erizo *Echinometra mathaei oblonga* (Blainville, 1825), y que la Bahía Vargas Lozano (la zona de desembarco situada al sur de la Isla Socorro), tiene alta riqueza de especies.

Los erizos de mar son los invertebrados móviles más conspicuos en el archipiélago

(Holguín-Quiñones, 1994) y representan un grupo importante en el sistema costero debido a que al alimentarse de algas, limpian el sustrato y ayudan al reclutamiento de otros organismos (Bautista-Romero et al., 1994; Anónimo, 2004); además, en las Islas Revillagigedo existen poblaciones reproductivas y estables de varias especies colonizadoras del Indo Pacífico, que debido al aislamiento están actualmente en proceso de especiación (por ejemplo, *E. mathaei oblonga*; Lessios et al., 1996). Tomando en consideración la importancia del archipiélago y de los equinoideos en el funcionamiento de los ecosistemas arrecifales locales, el presente trabajo tuvo como objetivo analizar los patrones estacionales de abundancia y distribución espacial de cuatro especies de erizos regulares en tres bahías del sur y occidente de Isla Socorro, el territorio insular más grande de las Revillagigedo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Las Islas Revillagigedo reciben la influencia de dos corrientes importantes, según la época del año. En invierno y primavera es perceptible la presencia de aguas de la Corriente de California, mientras que en verano y otoño predomina el efecto de la parte terminal de la Corriente Costera de Costa Rica, antes de transformarse en la Contracorriente Norecuatorial (Fiedler & Talley, 2006). De acuerdo al Atlas Mundial de los Océanos (www.nodc.noaa.gov), e información del satélite AQUA-Modis (<http://aqua.nasa.gov/>) la zona es tropical, con temperaturas promedio anuales mínimas en superficie de 23.5 °C en San Benedicto (la isla más norteña y expuesta a la corriente del norte), y máximas de 27.9°C en la costa este de Socorro (la porción más oriental del archipiélago). La salinidad es muy estable durante el año (de 34.3 a 34.5 UPS) al igual que ocurre con el oxígeno (4.76 a 4.78 mg l⁻¹), la cantidad de clorofila *a* (de 0.10 a 0.12 mg m⁻²) y la concentración de fosfatos (0.31 a 0.33 μmol, aunque esta puede variar en invierno de 0.16 en San Benedicto a 0.52 en Isla Clarión). Sin embargo otros nutrientes

muestran mucho mayor rango de variación, en especial los nitratos (media de 0.06 en Clarión a 0.09 en San Benedicto, pero con fluctuaciones estacionales de 0.01 a 0.31 en Isla Socorro), y especialmente los silicatos (altos en Clarión con promedio anual de 2.2 micromol y bajos en Socorro con 1.6 μmol , pero variando de < 0.1 a 4.5 μmol a lo largo del archipiélago).

El presente estudio se llevó a cabo en áreas costeras de las bahías Vargas Lozano, Grayson y Binners, al sur de la Isla Socorro (Fig. 1). Dichas localidades fueron seleccionadas por la facilidad de acceso y porque presentaban características fisiográficas distintivas. Vargas Lozano es una bahía casi cerrada, la cual está sometida al impacto de la actividad humana al ser el principal sitio de atraque de embarcaciones mayores en la isla. El fondo cercano a la costa está cubierto de rocas basálticas, algunas de enormes dimensiones (> 2 m diámetro). Bahía Grayson (conocida también como Palma Sola) tiene una franja de mareas muy angosta y playas de cantos rodados. Es un sitio donde debido a que la pendiente del fondo no es muy

pronunciada, en época de ciclones se presenta fuerte oleaje; sin embargo, el resto del año recibe buena protección por parte de las puntas de la bahía. La Bahía Binners (o Playa Gringos), al occidente de la isla, es la más expuesta al océano abierto de las visitadas y presenta fondos arenosos con abundancia de coral en sus extremos (especialmente *Porites lobata* Dana, 1846 y *Pocillopora* spp.; Ochoa-López et al., 1998). El sitio también se caracteriza por una amplia zona de fosas y charcas de mareas, cuyas paredes y fondo son de toba volcánica y donde hay gran abundancia del erizo *E. mathaei oblonga*.

Trabajo de campo: Las tres bahías en las que se desarrolló la investigación, fueron visitadas en marzo, julio y noviembre de 1989 y en febrero de 1990, tratando de representar con ello las cuatro estaciones del año, ordenadamente de primavera a invierno). En dichas localidades se estimó la densidad poblacional de las cuatro especies más comunes de erizos de aguas someras (*Diadema mexicanum*,

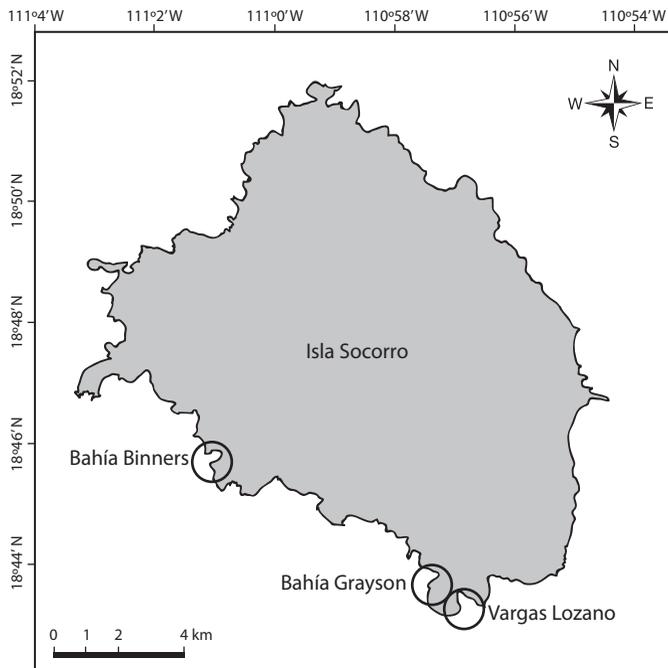


Fig. 1. Mapa de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México, mostrando las bahías donde se llevó a cabo el estudio.
Fig. 1. Map of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico, depicting the bays where the study was conducted.

Agassiz 1863; *Tripneustes depressus*, Agassiz 1863; *Eucidaris thouarsii*, (Valenciennes, 1846) y *Echinometra mathaei oblonga*. Para cada localidad y mes de visita, se llevó a cabo un promedio de 17 transectos de banda, cada uno de un metro de ancho y 35 m de largo ($N = 208$ para las cuatro temporadas anuales), los cuales fueron tendidos perpendicularmente a la línea de costa hasta una profundidad máxima de cinco metros, y donde se hicieron conteos de los organismos observados sobre el sustrato, dentro de las colonias de coral y debajo de las rocas. Entre cada unidad muestral (transecto) se procuró mediar un espacio de al menos cinco metros en línea recta, y los puntos de inicio de los recorridos se eligieron de manera azarosa por los buzos. A partir de la información de todos los transectos se comparó la densidad poblacional de las cuatro especies entre sí (usando el sitio de visita como factor de prueba), y además la de cada tipo de erizo individualmente entre sitios y por temporada del año; para ello se emplearon análisis de varianza y pruebas de Tukey (*a posteriori*), o bien las pruebas de Kruskal Wallis y Nemenyi, cuando los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 2009).

Posteriormente, los patrones de distribución espacial de las especies dentro de los transectos se analizaron con dos procedimientos: la técnica de varianza/media y el índice de dispersión de Morisita (1998). La primera técnica resulta ser la menos sesgada de su tipo al aplicarse cuando se usan metodologías de transecto y cuando la abundancia de los individuos se mantiene en el mismo orden de magnitud (Hurlbert, 1990). Según dicha prueba, valores de varianza/media menores a uno indican una distribución uniforme de los organismos, valores mayores a la unidad señalan distribución agregada, y si estos son exactamente de uno se interpreta que las especies tienen distribución espacial azarosa. La demostración de no aleatoriedad en la distribución de los erizos se hizo con pruebas t de Student, y el procedimiento presentado en Brower et al. (1997), el cual consiste en calcular un intervalo de confianza

alrededor de la estimación del radio varianza/media, de tal modo que se considera una distribución aleatoria si dentro de dicho intervalo se incorpora el valor de uno; por el contrario, si el límite inferior del intervalo excede la unidad se toma como una distribución agregada, y si es inferior a uno se acepta como evidencia de distribución uniforme. Adicionalmente, aplicamos el índice de dispersión de Morisita, el cual ha sido recomendado recientemente como el más eficiente para detectar patrones de agrupación de especies y presenta la ventaja adicional de ser insensible a diferencias entre el tamaño de la unidad de muestreo (Bakus, 2007). La fórmula de cálculo aparece en la publicación de Krebs (1998); los valores del índice superiores a uno indican la ocurrencia de una distribución agregada, los inferiores a tal cifra señalan distribuciones uniformes, y la unidad representa una población cuyos individuos aparecen arreglados aleatoriamente en el espacio (Bakus, 2007). Para confirmar estadísticamente estos patrones se usó la prueba de significancia de no aleatoriedad descrita por Krebs (1998), basada en un análisis de ji-cuadrada.

RESULTADOS

La densidad poblacional de las cuatro especies de erizos encontrados en Isla Socorro varió de 3.96 ± 0.83 ind m^{-2} para *E. mathaei oblonga* (promedio \pm desviación típica), a 0.11 ± 0.05 ind m^{-2} para *E. thouarsii* (Cuadro 1). A escala de localidades las densidades llegaron a ser tan altas como 15.24 ± 1.53 ind m^{-2} (*E. mathaei oblonga* en Bahía Binnars) o bien, cercanas a cero (0.02 ± 0.01 ind m^{-2} de *E. thouarsii* en Bahía Grayson). Las pruebas de Kruskal-Wallis y Nemenyi evidenciaron diferencias significativas en el número de organismos vistos por especie en la isla ($H_{4,208} = 24.11$, $p < 0.001$), siendo *E. mathaei oblonga* el equinoideo más abundante, seguido por *D. mexicanum*, y finalmente *T. depressus* y *E. thouarsii*, sin diferencias entre estas últimas (Cuadro 1). Por otra parte, tomando en conjunto a todas las especies, el ANOVA mostró diferencias en abundancia para los tres sitios

CUADRO 1

Densidad poblacional de cuatro especies de erizo de mar (en unidades de ind m⁻²; media ± desviación típica) en tres bahías de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México, en 1989-1990

TABLE 1

Population density of four sea urchin species (in units of ind m⁻²; average ± standard deviation) in three bays of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico, in 1989-1990

Especie	Bahía			Densidad promedio para la isla
	Vargas Lozano N = 100	Grayson N = 76	Binnerns N = 32	
<i>Echinometra mathaei oblonga</i>	1.23 ± 0.45	2.81 ± 1.01	15.24 ± 1.53	3.96 ± 0.83
<i>Diadema mexicanum</i>	3.94 ± 0.82	0.47 ± 0.49	0.45 ± 0.08	2.13 ± 0.59
<i>Tripneustes depressus</i>	0.98 ± 0.08	0.02 ± 0.03	0.14 ± 0.06	0.50 ± 0.06
<i>Eucidaris thouarsii</i>	0.17 ± 0.07	0.02 ± 0.01	0.15 ± 0.06	0.11 ± 0.05
Densidad promedio de las especies en conjunto	6.32 ± 0.36	3.32 ± 0.39	15.98 ± 0.43	6.70 ± 0.38

N = 208 transectos. / N = 208 transects.

estudiados, habiendo más erizos en Bahía Binnerns, luego en Bahía Vargas Lozano y por último en Bahía Grayson ($F_{2,205} = 6.23$, $p < 0.01$. Tabla 1). Finalmente (Cuadro 2), dos de las especies permanecieron estacionalmente estables en sus abundancias en la isla (*T. depressus* y *E. thouarsii*; $F_{3,204} = 4.95$, $p < 0.10$; $F_{3,204} = 3.98$, $p < 0.20$, respectivamente), mientras que las demás presentaron fluctuaciones (*D. mexicanum*: $F_{3,204} = 22.01$, $p = 0.013$, primavera > invierno > verano = otoño; y *E. mathaei oblonga*: $F_{3,204} = 36.47$, $p < 0.001$, otoño > invierno = verano > primavera). Como resultado del alto número de individuos de esta última especie, la abundancia por transecto tomando en cuenta todos los erizos, superó en otoño a la de las demás estaciones ($F_{3,204} = 12.01$, $p < 0.001$).

El estudio de la distribución espacial denotó que los índices aplicados marcaron tendencias muy similares y que en la mayoría de los sitios y temporadas los individuos tendieron a estar agregados; en especial dicho comportamiento se observó para *E. mathaei oblonga* y *D. mexicanum* (Cuadro 3). En contraste, *T. depressus* y *E. thouarsii* aparecieron casi siempre de manera aleatoria sobre el fondo, aunque en primavera y verano ambas especies tendieron a agruparse en la Bahía Vargas Lozano. Los únicos casos de distribución uniforme los encontramos en Bahía Grayson, con la población de *E. thouarsii* en verano, y la de *T. depressus* en invierno.

CUADRO 2

Densidad poblacional de cuatro especies de erizo de mar (en unidades de ind m⁻²; media ± desviación típica) registrada por estación del año en la Isla Socorro (1989-1990)

TABLE 2

Population density of four sea urchin species (in units of ind m⁻²; average ± standard deviation), recorded at each annual season at Socorro Island (1989-1990)

Especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
<i>Echinometra mathaei oblonga</i>	1.09 ± 0.77	3.66 ± 0.83	7.35 ± 0.98	3.72 ± 0.74
<i>Diadema mexicanum</i>	4.56 ± 0.75	0.73 ± 0.43	0.98 ± 0.49	2.25 ± 0.69
<i>Tripneustes depressus</i>	0.48 ± 0.09	0.41 ± 0.07	0.75 ± 0.04	0.36 ± 0.04
<i>Eucidaris thouarsii</i>	0.06 ± 0.04	0.16 ± 0.08	0.14 ± 0.07	0.08 ± 0.03
Densidad promedio de las especies en conjunto	1.55 ± 0.41	1.24 ± 0.35	2.31 ± 0.40	1.60 ± 0.38

El número de transectos recorrido por estación del año fue de 52 en todos los casos. In all cases, the number of transects run per annual season was 52.



CUADRO 3

Valores del índice de distribución espacial varianza/media (a la izquierda de la diagonal) y del índice de dispersión de Morisita (a la derecha de la diagonal), de cuatro especies de erizos de mar, obtenidos en tres bahías de Isla Socorro, México, en 1989-1990

TABLE 3

Values of the variance/mean index of spatial distribution (to the left of the diagonal) and of the Morisita dispersion index (to the right of the diagonal), of four sea urchin species, obtained for three bays at Socorro Island, Mexico, in 1989-1990

Bahía	Estación	<i>D. mexicanum</i>	<i>T. depressus</i>	<i>E. thouarsii</i>	<i>E. mathaei oblonga</i>
Vargas Lozano	Primavera	15.64 / 17.48	3.60 / 2.58	2.28 / 0.45 (*)	31.02 / 30.25
	Verano	11.69 / 13.63	2.72 / 1.70	1.60 / - 0.23 (*)	15.35 / 14.58
	Otoño	15.45 / 17.39	4.05 / 3.03	1.07 (*) / - 0.76 (*)	25.54 / 24.77
	Invierno	11.06 / 13.00	3.20 / 2.18	1.40 (*) / - 0.43 (*)	20.90 / 20.13
Grayson	Primavera	4.67 / 3.14	-----	1.14 (*) / - 0.84 (*)	33.16 / 33.97
	Verano	8.85 / 7.32	1.15 (*) / - 0.83 (*)	0.89 (***) / - 1.09 (**)	24.69 / 25.50
	Otoño	4.65 / 3.12	1.05 (*) / - 0.93 (*)	1.52 (*) / - 0.46 (*)	56.21 / 57.02
	Invierno	4.44 / 2.99	0.86 (***) / - 1.12 (**)	1.00 (*) / - 0.98 (*)	12.67 / 13.48
Binners	Primavera	3.05 / 1.50	1.95 (*) / 0.09 (*)	1.34 (*) / - 0.51 (*)	51.99 / 65.23
	Verano	3.42 / 1.87	1.97 (*) / 0.11 (*)	1.81 (*) / - 0.04 (*)	60.37 / 73.61
	Otoño	3.86 / 2.31	1.30 (*) / - 0.56 (*)	1.30 (*) / - 0.55 (*)	70.14 / 83.38
	Invierno	4.73 / 3.18	2.28 / 0.42	1.20 (*) / - 0.65 (*)	72.95 / 86.19

En todos los casos la distribución fue agregada, a excepción de (*) distribución aleatoria, y (**) distribución uniforme. En cada estación del año se realizaron 25 transectos en Bahía Vargas Lozano, 19 en Bahía Grayson y 8 en Bahía Binners. In all cases the distribution was aggregated, except for (*) random distribution, and (**) uniform distribution. At each annual season a total of 25 transects were conducted at Vargas Lozano Bay, 19 at Grayson Bay, and 8 at Binners Bay.

DISCUSIÓN

El presente estudio se llevó a cabo hace más de una década, y surge la pregunta si los datos deben ser tomados principalmente como un registro meramente histórico, o pueden ser representativos de la condiciones de los ensamblajes de equinoideos de la Isla Socorro a principios del siglo XXI. En el primer caso, es interesante denotar que aunque hay información cualitativa sobre las abundancias de algunas especies en esa localidad y tomada entre décadas previas (Villalobos, 1960; Holguín-Quiñones, 1994; Reyes-Bonilla, 1995; Mille-Pagaza et al., 2003), en realidad no hay datos precisos al respecto. Por otra parte, los trabajos donde se cuantifica de manera formal la abundancia o densidad de erizos en zonas arrecifales del Pacífico mexicano datan apenas de la década pasada (e.g. Reyes-Bonilla et al., 2004; Zamorano & Leyte-Morales, 2009). Por lo anterior, es imposible comparar la información con otra semejante, generada en una temporalidad semejante. No obstante ello, censos más recientes de los erizos en Isla Socorro,

presentan densidades poblacionales semejantes a las que se observaron en 1990 (Ramírez-Ortiz, 2010), por lo que se puede pensar que la declaratoria de área protegida del archipiélago, que data de 1994, ha ayudado a mantener los niveles poblacionales de este importante grupo de invertebrados herbívoros en los arrecifes.

El Cuadro 1 muestra claramente la prevalencia de *D. mexicanum* y *E. mathaei oblonga* en la Isla Socorro, y confirma las observaciones de otros autores sobre la gran abundancia de la última especie (Reyes-Bonilla, 1995; Mille-Pagaza et al., 2003). La literatura indica que ambas especies son capaces de moverse con facilidad sobre el fondo (Brusca, 1980; Birkeland, 1989) aunque durante el día suelen permanecer en sus refugios, y también se menciona que si su talla es grande, los individuos de *D. mexicanum* tienden a agruparse al lado de rocas o paredes (Pearse & Arch, 1969). También se observó que las especies citadas cambian sus números de manera significativa dependiendo la temporada, siendo más abundantes en otoño (*E. mathaei oblonga*) o en



invierno-primavera (*D. mexicanum*; Cuadro 2). Zamorano y Leyte-Morales (2009) observaron el mismo fenómeno para *D. mexicanum* durante invierno-primavera en Zihuatanejo (16 ° N), y mencionan que puede deberse a cambios estacionales en las condiciones ambientales. Aquí presentamos una hipótesis alternativa, planteada desde otra perspectiva. Aunque no hay información local sobre las épocas reproductivas de esos erizos, según Lessios (1981) en la costa continental del Pacífico americano, *D. mexicanum* se reproduce en verano-otoño (septiembre-octubre), y en el Pacífico central *E. mathaei oblonga* lo hace en la misma época; en estas condiciones, es posible que el incremento estacional en la abundancia durante la primavera en Isla Socorro sea un evento transitorio y se deba a la llegada a la talla adulta de los organismos reclutados en la temporada cálida del año anterior. Considerando las dos hipótesis mencionadas, la explicación del aumento de número de las poblaciones de erizos en ciertas temporadas del año queda abierta para mayor investigación.

Por otra parte, *E. thouarsii* y *T. depressus* no siguieron el patrón descrito arriba, y no mostraron diferencias significativas en su abundancia durante el año (Cuadro 2). Esta particularidad se ha observado también en poblaciones de dichas especies en Loreto (25 ° N), Cabo Pulmo (23.5 ° N) e Isla Espíritu Santo (24.5 ° N), al sureste de la Península de Baja California, donde censos estacionales realizados desde mediados de esta década demuestran la relativa estabilidad de los números entre las estaciones de un mismo año (Herrero-Pérezrul et al., 2008). Es interesante anotar además que Holguín-Quiñones y Michel-Morfin (2006) encontraron una densidad de 0.33 ind m⁻² para *T. depressus* en la Isla Socorro, cifra similar a la observada en nuestro trabajo de campo (0.50 ± 0.06 ind m⁻²). Considerando todo, la evidencia indica que la constancia en el tamaño poblacional de estas dos especies en la isla es notable, y que se presenta tanto de manera estacional como interanual; ello apunta a que ambas tienen un reclutamiento sostenido en el tiempo, posiblemente debido a la presencia de entornos

que ofrecen constancia en la disponibilidad de recursos clave para larvas y juveniles (como el refugio y el alimento), y para el desarrollo de los adultos (Palleiro-Nayar et al., 2011).

Comparando sitios en el mismo archipiélago, la Bahía Binnars presentó por mucho la mayor densidad poblacional de equinoideos (Cuadro 1), en especial debido al enorme número de individuos de *E. mathaei oblonga*. Esta localidad se caracteriza porque en el fondo presenta un gran número de colonias de coral (hábitat típico para *E. thouarsii* y *D. mexicanum*; Hickman, 1998) y además cuenta con una extensa franja intermareal que favorece la presencia de *E. mathaei oblonga* (Villalobos, 1960; Holguín-Quiñones, 1994). Las otras dos zonas de muestreo tienen una mayor pendiente y por ello cubren una menor superficie de agua somera (Bahía Vargas Lozano) o bien la cobertura coralina es baja. Finalmente, cabe señalar que Bahía Binnars, el sitio con mayor abundancia de equinoideos, recibe durante el verano una fuerte carga sedimentaria por escurreamiento desde la costa (Ochoa-López et al., 1998), por lo que la disponibilidad de sustrato disponible para la presencia de erizos debe fluctuar durante el año.

Al revisar los datos existentes sobre la densidad poblacional de equinoideos en el occidente de México y tomando en cuenta la densidad total de las cuatro especies en conjunto (Cuadro 1), puede decirse que los valores para Isla Socorro son altos (ver tabla resumen en Zamorano & Leyte-Morales, 2009); sin embargo, aquí debe tenerse en cuenta el efecto que tiene la numerosa población de *E. mathaei oblonga* en la localidad. Este fenómeno es exclusivo de Isla Socorro ya que el erizo morado tiene una distribución muy restringida en la costa mexicana; solo hay registros aislados en las Revillagigedo, en el sur del Golfo de California (Maluf, 1988) y recientemente en Ixtapa-Zihuatanejo (17°N; Zamorano & Leyte-Morales, 2009), y se sabe que su densidad en esta última localidad es muy baja comparada con la de Isla Socorro (0.007 ind m⁻²; Zamorano & Leyte-Morales, 2009).

Concentrándose en las especies de hábitos esencialmente submareales como *T. depressus*, *E. thourarsii* y *D. mexicanum*, las cifras comparativas entre regiones siguen siendo inferiores a las de Socorro, pero aún existen diferencias. Por ejemplo, la primera especie tiene densidades de 0.28 ind m⁻² en el sur del Golfo de California (González-Medina et al., 2006), las cuales están dentro del intervalo de confianza de la media mencionada en el Cuadro 1; es decir, las poblaciones estudiadas en las Revillagigedo y el golfo son similarmente abundantes. Por otra parte, para *D. mexicanum* los valores registrados van de 2.13 ind m⁻² en Socorro (Cuadro 1) y 1.45 ind m⁻² en Ixtapa-Zihuatanejo (Zamorano & Leyte-Morales, 2009) a 0.020 ind m⁻² y 0.023 ind m⁻² en Archipiélago Espíritu Santo (24°N) y Bahía de Loreto, ambos en el este de Baja California (González-Medina et al., 2006, Holguín-Quiñones et al., 2000). Sin embargo, todas esas cifras son mucho menores a las registradas en Bahías de Huatulco (16°N), que pueden ser de hasta 6.8 ind / m² (Herrera-Escalante et al., 2005). En este último caso la diferencia se debe al alto reclutamiento de la especie en zonas arrecifales donde el coral murió debido al blanqueamiento ocurrido a fines de los 1990s (Reyes-Bonilla et al., 2002), evento que dejó extensas áreas de sustrato libres para ser ocupadas por algas y aumentó la disponibilidad de alimento para *D. mexicanum*, así como sus poblaciones. Una situación similar se presentó en las Islas Galápagos a fines de los 1980s (Glynn, 1988), y dio lugar a un nivel tan extremo de erosión que afectó severamente el funcionamiento de este ecosistema (Eakin, 1996). Finalmente, para *E. thourarsii* los valores en Isla Socorro están entre los más bajos del oeste de México (Zamorano & Leyte-Morales, 2009), solo superando los números registrados en Loreto (0.025 ind m⁻²; Holguín-Quiñones et al., 2000). En resumen, exceptuando el caso de *Echinometra*, el resto de especies erizos presentaron densidades poblacionales dentro del rango esperado al compararse con las observadas en otros arrecifes del Pacífico mexicano.

El comportamiento de agregación de los erizos fue claro para las dos especies más

abundantes en Isla Socorro, *E. mathaei oblonga* y *D. mexicanum*, en todas las épocas del año y localidades visitadas (Cuadro 2). En el Pacífico oriental, la tendencia de los erizos a formar grupos uniespecíficos compactos, ha sido analizada en detalle sólo para taxa de zonas templadas (Vadas et al., 1986), con excepción del un estudio sobre *Astropyga pulvinata* en la costa de Costa Rica (Alvarado, 2008). Según diversos autores, los erizos muestran propensión a juntarse con base en varios factores no excluyentes entre sí: a) como un mecanismo para incrementar su éxito durante la época reproductiva (Levitán et al., 1992); b) para eficientizar sus labores de alimentación, debido a que su alimento principal (las macroalgas) se distribuyen en parches (Vadas et al., 1986); c) como una estrategia de defensa contra depredadores (Bernstein et al., 1983); o d) las irregularidades del terreno representan barreras para el libre movimiento de los individuos, y ello los obliga a entrar en contacto involuntario (Vadas et al., 1986).

En la Isla Socorro, los individuos de *E. mathaei oblonga* y *D. mexicanum* fueron observados formando grupos de tamaño variables (hasta 70 ind m⁻²) y especialmente junto a las bases de las grandes rocas basálticas que cubren el fondo. Las agrupaciones han sido observadas por muchos años y en todas las estaciones del año (Cuadro 2; Villalobos, 1960; Holguín-Quiñones, 1994), por lo que puede afirmarse que ese representa un comportamiento habitual para las especies en la localidad. Además se sabe que *E. mathaei oblonga* forma grandes congregaciones en la Isla Fiji (Appana et al., 2004), lo cual remarca que esta es una estrategia comúnmente usada por la especie.

Los estudios sobre el desarrollo gonádico de *D. mexicanum* y *E. mathaei oblonga* han mostrado que estos erizos presentan una temporada definida de reproducción durante verano (Lessios, 1981; 1990), y por esa circunstancia se deduce que es improbable que sus asociaciones intraespecíficas se conformen primariamente como estrategias de apareamiento en la Isla Socorro, ya que los grupos se observan a lo largo del año (Cuadro 3). Por otra

parte, el alimento tampoco parece ser un factor suficientemente importante como para originar las agrupaciones ya que *E. mathaei oblonga* forrajea principalmente sobre las algas que derivan hacia sus refugios (Hiratsuka & Uehara, 2007), y *D. mexicanum* busca activamente alimento en áreas cercanas a sus refugios por las noches (Birkeland, 1989).

Considerando los argumentos previos, sugerimos que las agrupaciones de las especies dominantes de erizos en Isla Socorro pueden en su mayor parte ser el resultado de la presión de depredación, como lo observaron Bernstein et al. (1983) en el oriente de Canadá. En las Revillagigedo hay más de 20 especies de peces de las familias Myliobatidae, Scaridae, Balistidae, Ostraciidae, Tetraodontidae y Diodontidae (Castro-Aguirre & Balart, 2002), los cuales incluyen erizos en sus dietas (Robertson & Allen, 2006). Al mismo tiempo, trabajos recientes realizados en el Golfo de California (Rojero-León, 2011) y las Islas Galápagos (Sonnenholzner et al., 2009) indican que en sitios con alta densidad de peces depredadores el número de erizos disminuye sensiblemente, y en las Revillagigedo se observó directamente por los autores de este trabajo cómo las agrupaciones de *D. mexicanum* formaban una “pared” defensiva de espinas la cual era muy difícil de penetrar por los peces. Así mismo, las agregaciones disminuyen la probabilidad de cada erizo a ser atacado, dificultan la captura cuando los individuos se “anclan” entre ellos por medio de sus espinas, o dan lugar a la estrategia de “saciamiento del depredador”, que asegura al menos la sobrevivencia de algunos miembros del grupo (Vermeij, 1987). Todas estas opciones son válidas y remarcan la importancia potencial de la depredación como un agente clave para determinar la distribución espacial de los equinoideos de Isla Socorro.

En el caso de las otras dos especies, *T. depressus* y *E. thoursii*, la distribución tendió a ser aleatoria, por lo que no hay tendencias de agrupación, y de hecho en trabajo de campo llevado a cabo en diversas áreas del occidente de México por los autores, se observó que esos erizos tienden a aparecer de forma individual

ya sea en resquicios de rocas o corales, o libres sobre el sustrato. El comportamiento de distribución aleatoria o incluso uniforme (Cuadro 3) puede darse por distintas razones según la especie. Para *T. depressus*, un erizo de hábitos muy activos, no existe preferencia para distribuirse de forma agregada ya que el tipo de fondo en Socorro, y en las Revillagigedo en general, es relativamente homogéneo (rocas y pavimentos basálticos), en especial en zonas que carecen de parches coralinos (Ketchum & Reyes-Bonilla, 2002) y por ende hay gran disponibilidad de sus presas (algas coralinas y frondosas, y tapetes de cianofitas). Por otra parte, la formación de grupos para defenderse de la depredación no es una estrategia relevante para el erizo café, ya que es grande (> 10 cm de diámetro) y pesado (> 100 g; obs. pers.), además de tener espinas cortas: todos esos factores dificultan su manipulación por los peces (Vermeij, 1987). En el caso de *E. thoursii*, es una especie que rara vez puede verse desprotegida puesto que los organismos normalmente se encuentran dentro de oquedades rocosas o en las bases o entre las ramas de coral (Glynn et al., 1979; Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera, 1999). Así, como sus sitios de refugio aparecen de forma aleatoria, los organismos se ajustan siguiendo esta distribución.

Por último, también es factible que las agrupaciones en casos especiales sean respuestas no seleccionadas sino causadas por la topografía del sustrato. En la Isla Socorro, las áreas adyacentes a la línea de costa presentan fuertes irregularidades debido a la presencia de enormes rocas basálticas. Esto puede hacer que el movimiento de las especies se vea limitado ocasionalmente ya que la inclinación de los bloques les impiden moverse sobre ellos (solo a su alrededor), y entonces los grupos pueden formarse sin una causa biológica aparente (Vadas et al., 1986).

Como conclusión, los erizos de agua somera de Isla Socorro tuvieron densidades poblacionales altas en conjunto, pero ello se debe a la prodigalidad de la especie *E. mathaei oblonga*, numéricamente dominante en la localidad. La zona con mayor densidad de equinoideos fue

Bahía Binnars, un sitio relativamente heterogéneo donde su fisiografía y la presencia de corales vivos ofrecen buenas condiciones para la supervivencia de las cuatro especies encontradas. Dos de ellas (*T. depressus* y *E. thoursii*) no presentaron cambios poblacionales a lo largo del año de muestreo, pero las dos restantes (*E. mathaei oblonga* y *D. mexicanum*) fueron más abundantes en otoño y en invierno-primavera, respectivamente, indicando posibles aumentos transitorios en la abundancia originados por la llegada de los juveniles a la talla adulta. Finalmente, las especies dominantes tendieron a distribuirse espacialmente de forma agrupada, posiblemente como una estrategia para disminuir la presión de depredación. Por el contrario, *T. depressus* y *E. thoursii* se arreglan aleatoriamente en el fondo, ya que la primera es una especie de difícil manipulación por los peces, y la segunda se distribuye en función a la presencia de sus refugios.

AGRADECIMIENTOS

El personal de la Armada de México asignado a la Base Naval de la Isla Socorro prestó su apoyo para el desarrollo del estudio, y se agradece la colaboración de Agustín Camacho Rodríguez (Universidad de Guadalajara) durante el trabajo de campo. Durante la preparación de la nota, una de las autoras (GRO) gozó de una beca de Maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (registro 266599). Se agradecen los comentarios y observaciones de tres árbitros anónimos, que ayudaron a mejorar la calidad del manuscrito.

RESUMEN

Los estudios sobre los equinodermos de la costa del Pacífico de México se han enfocado en la taxonomía y biogeografía y hay escasos datos sobre ecología comunitaria o poblacional del grupo. En el presente trabajo analizamos los cambios estacionales de la densidad poblacional y la distribución espacial de cuatro especies de erizos regulares (*Diadema mexicanum*, *Echinometra mathaei oblonga*, *Eucidaris thoursii* y *Tripneustes depressus*) en tres bahías de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México.

Las especie más abundante en la isla fue *E. mathaei oblonga* (3.96 ± 0.83 ind m⁻²; promedio y error típico), seguida de *D. mexicanum* (2.13 ± 0.59 ind m⁻²), *T. depressus* y *E. thoursii* (entre 0.50 y 0.11 ind m⁻², respectivamente). La Bahía Binnars tuvo la mayor densidad con 15.98 ± 0.43 ind m⁻², en gran medida debido a la alta incidencia de *E. mathaei oblonga* en el sitio. Estacionalmente, *T. depressus* y *E. thoursii* no variaron significativamente su abundancia durante el año, pero *D. mexicanum* fue más abundante en invierno-primavera, y *E. mathaei oblonga* en el otoño. En relación al patrón de distribución espacial, dos de las especies (*D. mexicanum* y *E. mathaei oblonga*) presentaron una distribución agregada a lo largo del año y en las tres localidades de estudio, pero los otros dos equinoideos se dispusieron de forma azarosa. Hay varias razones para explicar el comportamiento de agregación en erizos de mar, pero para el caso de Isla Socorro aquí se argumenta a favor de que es un modo de defensa contra los abundantes peces depredadores que habitan los arrecifes. En contraste, las especies que no muestran agrupaciones residen en refugios durante el día (*E. thoursii*) o bien su morfología y tamaño dificultan su captura por los peces (*T. depressus*).

Palabras clave: *Diadema mexicanum*, *Tripneustes depressus*, *Echinometra mathaei oblonga*, *Eucidaris thoursii*, Prueba estadística varianza/media, Islas oceánicas.

REFERENCIAS

- Aguilar, V., Aguirre, A., Álvarez, P., Arenas, V., Ávila, S., Barrera, J. C., ... Zertuche, J. (2007). *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, A.C., Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Alvarado, J. J. (2008). Seasonal occurrence and aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Echinodermata: Echinoidea) in Bahía Culebra, Costa Rica. *Pacific Science*, 62, 579-592.
- Alvarado, J. J. & Chiriboga, A. (2008). Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Revista de Biología Tropical*, 56(Supl. 2), 99-111.
- Appana, S. D., Volk, V. C., & Cumming R. L. (2004). Variation in abundance and spatial distribution of ecomorphs of the sea urchin *Echinometra* sp. nov. A and *Echinometra* sp. nov. C in a Fijian reef. *Hydrobiologia*, 518, 105-110.
- Bakus, G. J. (2007). *Quantitative analysis of marine biological communities*. New York: Wiley.
- Bautista-Romero, J., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, D. B., & Lluch-Cota, S. E. (1994). Aspectos generales sobre la fauna marina. In Ortegá-Rubio, A. &

- Castellanos-Vera, A. (Eds.), *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera, Archipiélago de Revillagigedo* (pp. 247-275). La Paz, Baja California Sur: CIBNOR.
- Behrens, D. W., Gosliner, T. M., & Hermosillo, A. (2009). A new species of dorid nudibranch (Mollusca) from the Revillagigedo Islands of the Mexican Pacific. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, *11*, 423-429.
- Bernstein, B. B., Schroeter, S. C. & Mann, K. H. (1983). Sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) aggregating behavior investigated by a subtidal multifactorial experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *40*, 1975-1986.
- Birkeland, C. (1989). The influence of echinoderms on coral-reef communities. In M. Jangoux, & J. M. Lawrence (Eds.), *Echinoderm Studies* (pp. 1-79). Rotterdam: A.A. Balkema.
- Brower J., Zar J., & von Ende, C. N. (1997). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. New York: McGraw-Hill.
- Brusca, R. C. (1980). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. Tucson: University of Arizona Press.
- Castellanos, A., & Ortega-Rubio, A. (1994). Características generales. In A. Ortega-Rubio, & A. Castellanos (Eds.), *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo* (pp. 19-29). La Paz, Baja California Sur: CIBNOR.
- Castro-Aguirre, J. L., & Balart, E. F. (2002). La ictiofauna de las Islas Revillagigedo y sus relaciones zoogeográficas, con comentarios acerca de su origen y evolución. In M. L. Lozano-Vilano (Ed.). *Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas* (pp. 153-170). Monterrey, Nuevo León: Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, *15*, 109-119.
- Fiedler, P. W., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, *69*, 143-180.
- Glynn, P. W. (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea*, *7*, 129-160.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., & Wellington, G. M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building, coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, *15*, 71-90.
- Glynn, P. W., Wellington, G. M., & Birkeland, C. (1979). Coral reef growth in the Galápagos: Limitation by sea urchins. *Science*, *203*, 47-49.
- Glynn, P. W., Wellington, G. M., Riegl, B., Olson, D. B., Borneman, E., & Wieters, E. A. (2007). Diversity and biogeography of the scleractinian coral fauna of Easter Island (Rapa Nui). *Pacific Science*, *61*, 67-90.
- González-Medina, M. J., Holguín-Quiñones, O. & de la Cruz-Aguero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos invertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, B.C.S., México. *Ciencias Marinas*, *32*, 33-44.
- Guzmán, H. M., & Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacífico of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Revista de Biología Tropical*, *40*, 309-324.
- Hernández-Aguilera, J. L. & Martínez-Guzmán, L. A. (1992). Notas acerca de la distribución de los estomatópodos y decápodos de aguas someras de la isla Clarión, Archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, *19*, 1-16.
- 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*, 263-273.
- Herrero-Pérez, M. D., Reyes-Bonilla, H., González-Azcárraga, A., Cintra-Buenrostro, C. E. & Rojas-Sierra, A. (2008). Equinodermos. In G. D. Danemann & E. Ezcurra, (Eds.), *Bahía de Los Angeles* (pp. 339-361). Ensenada, B.C: INE-PRONATURA.
- Hickman, C. P. (1998). *A Field Guide to Sea Stars and Other Echinoderms of Galápagos*. Sugar Springs: Sea Challengers.
- Hiratsuka, Y., & Uehara, T. (2007). Feeding ecology of four species of sea urchins (genus *Echinometra*) in Okinawa. *Bulletin of Marine Science*, *81*, 85-100.
- Holguín-Quiñones, O. (1994). Comunidades bentónicas marinas. In A. Ortega-Rubio & A. Castellanos-Vera (Eds.), *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México* (pp. 225-245). La Paz, Baja California Sur: CIBNOR.
- Holguín-Quiñones, O., & Michel-Morfin, J. E. (2006). Population structure and occupation of the snail *Turbo (Callipoma) funiculosus* (Gastropoda: Turridae) on Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, *54*, 1079-1084.
- Holguín-Quiñones, O., Wright-López, H., & Solís-Marín, F. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, *48*, 749-757.
- Hurlbert, S. H. (1990). Distribution of the montane unicorn. *Oikos*, *58*, 257-271.
- Ketchum, J. T., & Reyes-Bonilla, H. (2001). Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*, *49*, 803-848.

- Krebs, C. J. (1998). *Ecological Methodology*. New York: Harper and Row.
- Lessios, H. A. (1981). Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50, 47-61.
- Lessios, H. A. (1990). Adaptation and phylogeny as determinants of egg size in echinoderms from the two sides of the Isthmus of Panama. *American Naturalist*, 135, 1-13.
- Lessios, H. A., Kessin, B. D., Wellington, G. M., & Graybeal, A. (1996). Indo-Pacific echinoids in the tropical eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15, 133-142.
- Levitán, D. R., Sewell, M., & Chia, F.A. (1992): How distribution and abundance influence fertilization in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology*, 73, 248-254.
- Maluf, L. Y. (1988). Biogeography of central eastern Pacific shelf echinoderms. In W. Burke (Ed.), *Echinoderm Biology* (pp. 389-398). Amsterdam: Balkema.
- Mille-Pagaza, S., Pérez-Chi, A., & Sánchez-Salazar, M. E. (2003). Littoral decapods of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 51, 175-182.
- McCartney, M. A., Keller, G., & Lessios H. A. (2000). Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*, 9, 1391-1400.
- Ochoa-López, E., Reyes-Bonilla, H., & Ketchum-Mejía, J. (1998). Efectos de la sedimentación sobre las comunidades coralinas del sur de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas*, 24, 233-240.
- Palleiro-Nayar, J., Sosa-Nishizaki, O., & Montano-Moctezuma, G. (2011). Impact of substrate and the presence of adults on recruitment of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Baja California. *Ciencias Marinas*, 37, 59-70.
- Pearse, J. & Arch, S. W. (1969). The aggregation behavior of *Diadema* (Echinodermata, Echinoidea). *Micronesica*, 5, 165-171.
- Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. (2004). México, D.F.: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Ramírez-Ortiz, G. (2010). *Estructura comunitaria comparativa de los erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes del Pacífico mexicano*. (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur.
- Reyes-Bonilla, H. (1995). Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) of Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, México. *Revista de Investigación Científica UABCS*, 6, 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. (1999). Additions to the summary of marine mollusks of the Islas Revillagigedo (Tropical Eastern Pacific Ocean, Mexico). *Festivos*, 31, 31-40.
- Reyes-Bonilla, H., & Calderón-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, México. *Marine Ecology*, 20, 347-357.
- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Leyte-Morales, G. E., & Cupul-Magaña, A. L. (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21, 368-372.
- Robertson, D. R., & Allen, G. A. (2006). *Peces costeros del Pacífico oriental tropical: un sistema de información*. CD, Versión 2.0. Balboa, Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.
- Rojero-León, S. (2011). *Efecto del ambiente y los peces depredadores sobre la abundancia de erizos de mar en el Archipiélago Espíritu Santo, B.C.S.* (Tesis de maestría). Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur.
- Sandin, S. A., Smith, J. E., DeMartini, E. E., Dinsdale, E. A., Donner, S. D., Friedlander, A. M., ... Sala, E. (2008). Baselines and degradation of coral reefs in the northern Line Islands. *PLoS ONE*, e1548.
- Serviere-Zaragoza, E., Riosmena-Rodríguez, R., León-Tejera, H., & González, J. (2007). Distribución espacial de macroalgas marinas en las Islas Revillagigedo, México. *Ciencia y Mar*, 31, 3-13.
- 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.
- Vadas, R. L., Elner, R. W., Garwood, P. E., & Babb, I. G. (1986). Experimental evaluation of aggregation behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. A reinterpretation. *Marine Biology*, 90, 433-448.
- Vermeij, G. J. (1987). *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton: Princeton University Press.
- Villalobos, A. (1960). Notas acerca del aspecto hidrobiológico de la isla (Socorro). *Monografías del Instituto de Geofísica de la UNAM*, 2, 154-180.
- Zamorano, P. & Leyte-Morales, G. E. (2009). Echinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38, 7-28.
- Zar, J. H. (2009). *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River: Pearson.
- Ziesennehenne, F. C. (1937). The Templeton Crocker Expedition. Echinoderms from the west coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. *Zoologica*, 22, 209-239.