



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



EFFECTO DEL AMBIENTE Y DE LOS PECES  
DEPREDADORES SOBRE LA ABUNDANCIA  
DE ERIZOS DE MAR EN EL ARCHIPIÉLAGO  
ESPÍRITU SANTO, B.C.S.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO  
DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

SAÚL ROJERO LEÓN

LA PAZ, B. C. S., JUNIO DE 2011





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 08 del mes Junio del año 2011  
el (la) que suscribe BM. SAÚL ROJERO LEÓN alumno(a) del  
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS  
con número de registro A090149 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:  
DR. HÉCTOR REYES BONILLA Y MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO  
y cede los derechos del trabajo titulado:

"EFECTO DEL AMBIENTE Y DE LOS PECES DEPREDADORES SOBRE LA ABUNDANCIA  
DEL ERIZO DE MAR EN EL ARCHIPIÉLAGO ESPÍRITU SANTO, B.C.S."

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: saulrojeroleon@gmail.com - hreyes@uabcs.mx - gaguero@ipn.mx  
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Saul Rojero  
BM. SAÚL ROJERO LEÓN  
*nombre y firma*

## **Agradecimientos**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI), por el apoyo económico en el periodo de realización de la maestría.

A la organización no gubernamental NIPARAJA por permitirme utilizar la información del proyecto Strengthening Marine Conservation in the Gulf of California Region

Al Dr. Héctor Reyes Bonilla y al M. en C. Gustavo de la Cruz Agüero por la dirección, tiempo y amistad brindada a lo largo de esta formación

A todos mis compañeros y amigos durante la maestría

A mi familia, por siempre estar al pendiente de mí y brindar su ayuda en los momentos más difíciles.

# Índice

## Página

I. Glosario	
II. Lista de tablas.....	1
III. Lista de Figuras.....	2
IV. RESUMEN.....	9
V. ABSTRACT.....	10
1. INTRODUCCIÓN.....	11
2. ANTECEDENTES.....	14
3. JUSTIFICACIÓN.....	17
4. HIPÓTESIS.....	17
5. OBJETIVO.....	18
6. MATERIALES y MÉTODOS.....	19
6.1 Área de estudio.....	19
6.2 Trabajo de Campo.....	20
6.3 Trabajo de Gabinete.....	21
7. RESULTADOS.....	26
7.1 Variables ambientales.....	26
7.2 Variables biológicas.....	26
7.3 Modelo 1 para la densidad de erizos de mar.....	31
7.3.1 Modelo 2 para la densidad de erizos de mar.....	39
7.4 Comparación entre la parte protegida y expuesta del Archipiélago.....	46
7.4.1 Variables ambientales.....	46
7.4.2 Variables biológicas.....	47

7.5 Modelo 1 para la densidad de erizos de mar de la zona protegida.....	53
7.6 Modelo 2 para la densidad de erizos de mar de la zona protegida.....	62
7.7 Modelo 1 para la densidad de erizos de mar de la zona expuesta.....	63
7.8 Modelo 2 para la densidad de erizos de mar de la zona expuesta.....	70
8. DISCUSIÓN.....	71
8.1 Variables ambientales.....	72
8.1.1 Cobertura coralina.....	72
8.1.2 Temperatura.....	73
8.1.3 Heterogeneidad del fondo y abundancia de <i>Bodianus diplotaenia</i> .....	74
8.2 Variables biológicas.....	75
8.2.1 La abundancia de peces.....	75
8.2.2 Abundancia de <i>Balistes polylepsis</i> y de la Familia Balistidae.....	77
8.3 Diferencia entre la parte protegida y expuesta del archipiélago.....	78
9. RECOMENDACIONES.....	80
10. CONCLUSIONES.....	81
11. BIBLIOGRAFÍA.....	82
12. APÉNDICES.....	92

## **Glosario**

**Abiótico.** Elemento o sustancia constituyente del sustrato o medio físico, formado por compuestos inorgánicos y orgánicos básicos, junto con minerales y aleaciones que se encuentran formando la tierra, el agua o el aire.

**Abundancia.** Número de individuos presentes en un ecosistema o en un área determinada

**Acantilado.** Formación geológica producto de alta erosión marina (en las costas) y eólica (en las montañas), con pendientes escarpadas cercanas a los 90°, presentando paredes aristadas como agujas o espinas (de ahí su nombre).

**Algas.** Nombre genérico, sin categoría taxonómica, de un grupo heterogéneo de organismos fotosintéticos eucarióticos unicelulares, coloniales y multicelulares de estructura sencilla.

**Ambiente.** Conjunto de procesos y funciones con los que se desarrolla y opera un ecosistema; forma el entorno en el cual se presentan las cualidades específicas por la interacción de los factores limitativos y la biota.

**ANP.** Área Natural Protegida

**Archipiélago.** Cadena o conjunto de islas que suelen ser de origen volcánico.

**Asociación ecológica.** Ámbito de condiciones que identifican una cierta unidad dentro de una zona de vida, cuyo complejo total de fisionomía vegetal y de animales es único.

**Barrens.** Anglicismo que denota el cambio del bentos debido al excesivo ramoneo de herbívoros.

**Bentos.** Organismos fijos al fondo del mar o de los lagos que permanecen en los sedimentos toda su vida.

**Biología.** Ciencia que estudia a los seres vivos.

**Biomasa.** Peso, volumen o equivalente energético total de los organismos de un área dada.

**Biota.** Todos los organismos que ocurren dentro de un área determinada.

**Carnívoro.** Animal o planta que come otros animales

**Competencia.** La interacción cuando organismos de la misma o diferente especie utilizan un recurso común y salen perjudicados en la búsqueda del recurso común.

**Competencia indirecta.** Explotación de un recurso por un individuo que reduce la disponibilidad del recurso para otros.

**Comunidad.** Conjunto de poblaciones que habitan en un área determinada.

**Consumidor.** Un organismo que obtiene energía a partir de materia orgánica de otros organismos vivos o muertos.

**Dendograma.** Representación gráfica o diagrama de datos en forma de árbol que organiza los datos en subcategorías, grupos o clases.

**Densidad.** Número de individuos por unidad de área.

**Depredación.** Interacción ecológica donde se consume un organismo por parte de otro.

**Depredador.** Organismo cuyo alimento es otro ser vivo.

**Devianza.** Criterio estadístico que indica la bondad de ajuste.

**Dispersión.** Movimiento de los organismos lejos del lugar de su nacimiento o de centros de densidad poblacional.

**Diversidad.** Es un término por el que se hace referencia a la amplia variedad de seres vivos y los patrones que la conforman.

**Ecología.** Disciplina del conocimiento que estudia las relaciones de los seres vivos entre sí y con su entorno.

**Ecosistema.** Una comunidad biótica y su ambiente abiótico.

**Equilibrio.** Una condición de balance como entre la migración y emigración, tasas de natalidad y mortalidad en una población de determinado tamaño.

**Equinoideos.** Clase de equinodermos, que tienen un típico cuerpo globular con placas esqueléticas que se unen para formar una testa rígida.

**Estabilidad.** Ausencia de fluctuaciones en una población.

**Factor biótico.** Influencia ambiental creada a partir de un organismo

**Hábitat.** Es el espacio que reúne las condiciones adecuadas para que la especie pueda residir y reproducirse. Un hábitat queda así descrito por los rasgos que lo definen ecológicamente, distinguiéndolo de otros hábitats en los que las mismas especies no podrían encontrar acomodo.

**Herbívoro.** Un organismo que se alimenta de plantas.

**Interespecífico.** Entre especies; entre individuos de diferentes especies.

**Intraespecífico.** Entre la especie; entre individuos de la misma especie.

**MAG.** Modelos aditivos generalizados.

**Monitoreo.** Mantener en constante observación un evento, área o fenómeno.

**Nicho.** El lugar de un organismo en un ecosistema; todos los componentes del ambiente que interactúan con un organismo.

**Pesca.** Actividad que consiste en extraer peces u otros animales del agua.

**Población.** Conjunto de organismos de la misma especie que habitan un espacio determinado.

**Recurso.** Una sustancia u objeto requerido por un organismo para su subsistencia, crecimiento o reproducción.

**Reclutamiento.** Entrada de nuevos individuos en una población mediante reproducción o inmigración.

**Sustrato.** Base a la que se fija un animal sedentario o una planta.

**Templado.** Clima moderado que tiene largos veranos cálidos e inviernos fríos cortos.

**Trófico.** Nutrición, alimentación.

**Tropical.** Clima caracterizado por temperatura, humedad y precipitación anual elevadas

## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Variables exploradas en el estudio.....	23
<b>Tabla 2.</b> Abundancia, densidad, valores máximos y frecuencia de erizos en el Archipiélago Espíritu Santo.....	27
<b>Tabla 3.</b> Abundancia, densidad, valores máximos y frecuencia de peces depredadores de erizos en el Archipiélago Espíritu Santo.....	28
<b>Tabla 4.</b> Variables contempladas dentro del modelo general. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad. TSM = temperatura superficial del mar.....	31
<b>Tabla 5.</b> Variables de depredación contempladas que influyen de manera negativa en la abundancia de erizos de mar (el signo negativo en la devianza denota el tipo de relación entre las variables en la correlación del modelo). ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.....	39
<b>Tabla 6.</b> Valores descriptivos de temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a en superficie ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) en la dos zonas de comparación del Archipiélago Espíritu Santo.....	47
<b>Tabla 7.</b> Modelo general para la densidad de erizos de mar con factores ambientales en la zona protegida del archipiélago Espíritu Santo. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.....	53
<b>Tabla 8.</b> Variables biológicas más importantes dentro del modelo general de la densidad de erizos de mar en la zona protegida del Archipiélago. El signo negativo en la devianza hace referencia a una relación negativa con la densidad de erizos. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.....	62
<b>Tabla 9.</b> Modelo general para la densidad de erizos de mar de la zona expuesta del Archipiélago Espíritu Santo. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.....	63
<b>Tabla 10.</b> Variables biológicas más importantes dentro del modelo general de la densidad de erizos de mar en la zona expuesta del Archipiélago. El signo negativo en la devianza hace referencia a una relación negativa con la densidad. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.....	70

## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Área de estudio. Archipiélago Espíritu Santo señalando los doce sitios de muestreo.....	19
<b>Figura 2.</b> Cobertura de fondo expresado por tipo de sustrato en el Archipiélago Espíritu Santo.....	26
<b>Figura 3.</b> Abundancia de erizos en relación al número de peces observados por transecto.....	29
<b>Figura 4.</b> Densidad promedio de erizos con respecto al número de peces observados por transecto.....	30
<b>Figura 5.</b> Densidad máxima de erizos con respecto al número de peces observados por transecto.....	30
<b>Figura 6.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	32
<b>Figura 7.</b> Densidad de las especies del primer grupo en función de la cobertura coralina. Euci= <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent= <i>Centrostephanus coronatus</i> , Diad= <i>Diadema mexicanum</i> .....	33
<b>Figura 8.</b> Densidad de las especies del segundo grupo en función de la cobertura coralina. Toxo= <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi= <i>Echinometra vanbruntii</i> , Arba= <i>Arbacia incisa</i> .....	33
<b>Figura 9.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la temperatura. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	34
<b>Figura 10.</b> Densidad del primer grupo en función de la temperatura. Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbruntii</i> .....	35
<b>Figura 11.</b> Densidad del segundo grupo en función de la temperatura. TSM = Temperatura superficial del mar, Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> .....	35

<b>Figura 12.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de <i>Bodianus diplotaenia</i> . Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	36
<b>Figura 13.</b> Densidad del primer grupo en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de <i>Bodianus diplotaenia</i> . Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicana</i> y Bodd = <i>Bodianus diplotaenia</i> .....	37
<b>Figura 14.</b> Densidad del segundo grupo en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de <i>Bodianus diplotaenia</i> . Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> y Bodd = <i>Bodianus diplotaenia</i> .....	38
<b>Figura 15.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de <i>Balistes polylepis</i> . Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	40
<b>Figura 16.</b> Densidad del primer grupo en función de la abundancia de <i>Balistes polylepis</i> . Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Trip = <i>Tripneustes depressus</i> y Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> .....	41
<b>Figura 17.</b> Segundo grupo en función de la abundancia de <i>Balistes polylepis</i> . Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> y Diad = <i>Diadema mexicanum</i> .....	41
<b>Figura 18.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la diversidad de peces. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Centr = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> y Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	42
<b>Figura 19.</b> Densidad del primer grupo en función de la diversidad de peces. Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Trip = <i>Tripneustes depressus</i> y Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> .....	43

<b>Figura 20.</b> Densidad del segundo grupo en función de la diversidad de peces. Arba = <i>Arbacia incisa</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> y Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> .....	43
<b>Figura 21.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de la Familia Balistidae. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> y Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	44
<b>Figura 22.</b> Densidad del primer grupo formado por el análisis de sobreposición en función de la abundancia de la Familia Balistidae. Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> .....	45
<b>Figura 23.</b> Densidad del segundo grupo formado por el análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de la Familia Balistidae. Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> y Arba = <i>Arbacia incisa</i> y Diad = <i>Diadema mexicanum</i> .....	45
<b>Figura 24.</b> Cobertura expresada en porcentaje para la parte protegida y expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.....	46
<b>Figura 25.</b> Densidad de las especies de erizos de mar en la zona protegida y expuesta del archipiélago Espíritu Santo. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> y Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	47
<b>Figura 26.</b> Densidad de las 9 especies de peces más abundantes dentro del estudio. Bodd = <i>Bodianus diplotaenia</i> , Halc = <i>Halichoeres cherchiae</i> , Diod = <i>Diodon holacanthus</i> , Balp = <i>Balistes polylepis</i> , Sufv = <i>Suflamen verres</i> , Forf = <i>Forcipiger flavissimus</i> , Arotm = <i>Arothron meleagris</i> , Haln = <i>Halichoeres notospilus</i> y Spha = <i>Sphoeroides annulatus</i> .....	48
<b>Figura 27.</b> Tendencia observada de la abundancia de erizos en relación al número de peces observados en la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo.....	49
<b>Figura 28.</b> Tendencia general de la abundancia máxima de erizos con respecto al número de peces observados en la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.....	50

<b>Figura 29.</b> Tendencia general de la abundancia promedio de erizos con respecto al número de peces observados en la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.....	50
<b>Figura 30.</b> Tendencia observada de la abundancia de erizos en relación al número de peces observados en la parte expuesta del archipiélago Espíritu Santo.....	51
<b>Figura 31.</b> Tendencia general de la densidad máxima de erizos con respecto al número de peces observados en la parte expuesta del archipiélago Espíritu Santo.....	52
<b>Figura 32.</b> Tendencia general de la densidad promedio de erizos con respecto al número de peces observados en la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.....	52
<b>Figura 33.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> .....	54
<b>Figura 34.</b> Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> y Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> .....	55
<b>Figura 35.</b> Densidad del segundo grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> y Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> .....	55
<b>Figura 36.</b> Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la concentración de clorofila a en superficie para la parte protegida del archipiélago. Trip = <i>Tripneustes depressus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Euci = <i>Eucidaris thouarsii</i> , Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> , Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> , Arba = <i>Arbacia incisa</i> ....	56
<b>Figura 37.</b> Densidad del primer grupo en función de la concentración de clorofila a en superficie para la parte protegida del archipiélago. Toxo = <i>Toxopneustes roseus</i> , Diad = <i>Diadema mexicanum</i> , Echi = <i>Echinometra vanbrunti</i> y Cent = <i>Centrostephanus coronatus</i> .....	57

**Figura 38.-** Densidad del segundo grupo en función de la concentración de clorofila a en superficie para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.....57

**Figura 39.-** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....58

**Figura 40.-** Densidad del primer grupo en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Diad = *Diadema mexicanum* y Trip = *Tripneustes depressus*. Figura 41.- Densidad del segundo grupo en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Echi = *Echinometra vanbrunti*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.....59

**Figura 41.** Densidad del segundo grupo en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Echi = *Echinometra vanbrunti*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.....59

**Figura 42.** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....60

**Figura 43.** Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago. Euci = *Eucidaris thouarsii*, Diad = *Diadema mexicanum*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Cent = *Centrostephanus coronatus*..61

**Figura 44.** Densidad del segundo en función de la cobertura rocosa para la parte protegida del archipiélago. Echi = *Echinometra vanbrunti* y Arba = *Arbacia incisa*.....61

**Figura 45.** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....64

**Figura 46.** Densidad del primer grupo en función de la Temperatura superficial de mar (TSM) para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Toxo = *Toxopneustes roseus* y Echi = *Echinometra vanbrunti*.....65

**Figura 47.** Densidad del segundo grupo en función de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) para la parte expuesta del archipiélago. Diad = *Diadema mexicanum* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.....65

**Figura 48.** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....66

**Figura 49.** Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Diad = *Diadema mexicanum* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.....67

**Figura 50.** Densidad del segundo grupo en función de la cobertura coralina en la parte expuesta del archipiélago. Echi = *Echinometra vanbrunti* y Arba = *Arbacia incisa*.....67

**Figura 51.** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa para la parte expuestas del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....68

**Figura 52.** Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.....69

**Figura 53.** Diagrama de dispersión general entre la densidad de erizos de mar y *Balistes polylepis* en el Archipiélago Espíritu Santo.....78

## RESUMEN

Los erizos de mar influyen sobre las poblaciones y comunidades de los ecosistemas bentónicos a nivel mundial. El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos de la abundancia de peces depredadores y de algunas variables abióticas sobre la abundancia y distribución de los erizos de mar en el Archipiélago Espíritu Santo, B.C.S. Los muestreos se realizaron de 2005 al 2009 en 12 sitios alrededor del archipiélago, mediante censos visuales en transectos de banda paralelos a la costa. En ellos se estimó la abundancia de peces y erizos, se determinó la cobertura de siete tipos de fondo sobre el sustrato por el método de punto de intercepción, y además se obtuvo la temperatura superficial de mar y la concentración de clorofila *a* mediante imágenes satelitales. Para definir si las variables ambientales o biológicas afectan más a los erizos, se llevaron a cabo modelos aditivos generalizados y con base en esos resultados se realizó un análisis de traslape de nicho para conocer los patrones de densidad de los erizos a partir de las variables seleccionadas. Los resultados indicaron que la cobertura coralina, la temperatura superficial de mar y la interacción entre la heterogeneidad y la abundancia del pez labrido *Bodianus diplotaenia*, explicaron el 50.3% de la densidad de erizos de mar, y todas las variables del modelo se relacionaron de manera positiva con la densidad de erizos. Con respecto a la depredación, las variables en su conjunto explicaron solo el 6.06% de devianza siendo la más importante la abundancia del balistido *Balistes polylepis* con el 2.47% de la devianza. Al comparar la parte protegida y expuesta del archipiélago, el modelo escogió las mismas variables ambientales, sin embargo la importancia (devianza) de los factores abióticos disminuye hacia la parte expuesta (Protegido = 67% y Expuesto = 49%) y la depredación adquiere ligeramente mayor relevancia (Protegido = 11.6% y Expuesto = 13.1%), lo cual explica por qué la abundancia de erizos es menor en esta parte. Se observó que las variables ambientales tienen un mayor efecto sobre la densidad de erizos de mar que la depredación y cuando las primeras disminuyen su carácter predictivo la depredación parece adquirir un mayor peso.

## ABSTRACT

Sea urchins influence populations and communities of benthic ecosystems worldwide. The aim of this study was to evaluate the effects of the abundance of predatory fish and some abiotic variables on the abundance and distribution of the sea urchins at the Espíritu Santo Archipelago, B. C. S. Samplings were carried out from 2005 to the 2009 in 12 sites around the archipelago, with visual census in belt transects run parallel to the coast. In these the abundance of fish and sea urchins was recorded, as well as substrate the cover of seven types of bottom types, by the intercept point method and the surface ocean temperature and chlorophyll *a* concentration was obtained from satellite images. To define which environmental or biological variables affect more to the sea urchins, generalized additive models were applied and the basis of those results, a niche overlap analysis was carried out to depict the trends of the density of urchins as a consequence of the selected variables. The results indicated that coral cover, sea surface temperature and the interaction between the heterogeneity of the bottom and the abundance of the labrid fish *Bodianus diplotaenia*, explained 50.3% of the deviance in density of sea urchins, and all the variables of the model were related in a positive way. The related to predation variables explained only the 6.06% of deviance, being the most important one the abundance of the balistid fish *Balistes polylepis* with the 2.47% of the deviance. Comparing the protected and exposed parts of the archipelago, the model selected the same environmental variables, nevertheless the importance of the abiotic factors (deviance) diminished toward the part exposed (Protected = 67% and Exposed = 49%), and predation acquired slightly greater importance (Protected = 11.6% and Exposed = 13.1%); this explains why the abundance of urchins is smaller there. In conclusion, environmental variables have a greater effect on the density of sea urchins that predation, and only when the former diminish its relevance, then predation seems to acquire a greater importance.

## INTRODUCCIÓN

El Phylum Echinodermata de distribución cosmopolita se reconoce por la amplia variedad de hábitos alimenticios que presenta (Jangoux & Lawrence, 1982; Smirnov, 2000) y los efectos que ejercen sus especies en ecosistemas bentónicos como los arrecifes rocosos, coralinos y bosques de macroalgas (Alcoverro & Mariani, 2004; Hereu *et al.*, 2004; McClanahan, 2000).

Dentro del phylum, la Clase Echinoidea es de gran importancia económica pues algunas especies son consumidas por el ser humano (Andrew & MacDiarmid, 1999; Andrew, 2002). Ecológicamente, su importancia se relaciona con sus hábitos alimenticios (herbívoros ramoneadores) y su estilo de vida béntico, características que aunadas a su densidad poblacional pueden influir sobre la biomasa de algas en un ecosistema (Garnick, 1989; Guidetti & Dulcic, 2007). Además los equinoideos intervienen en el balance de carbonatos en arrecifes coralinos mediante el proceso de bioerosión (Salazar-Vallejo & López-Muraira, 1983; Herrera-Escalante *et al.*, 2005). Por ambos motivos, los erizos llegan a modificar la estructura comunitaria de los ecosistemas donde habitan (Babcock *et al.*, 1999 y Clemente *et al.*, 2007).

Se sabe que en arrecifes coralinos el consumo que ejercen los erizos sobre las poblaciones de algas mantiene un cierto equilibrio en la competencia por espacio y luz, cediendo lugar para el asentamiento del coral (Titlyanov & Titlyanova, 2009). Sin embargo, altas densidades de erizos de mar pueden incrementar exponencialmente la bioerosión en los arrecifes, afectándolos de manera negativa (McClanahan *et al.*, 1996; McClanahan, 1999; Appana & Vuki, 2006). Este último evento puede ocurrir si hay extracción de sus depredadores, lo que influye en el incremento de las poblaciones de erizos y lleva a la formación de suelos estériles o “barrens” (Shears & Babcock, 2002; Pederson & Johnson, 2006; Valentine & Edgar, 2010). Así, por todo lo anterior los erizos de mar son reconocidos como importantes miembros de las comunidades bentónicas sublitorales en el mundo (Alves *et al.*, 2001; Fina, 2004; Heinlein *et al.*, 2010; Brown-Saracino *et al.*, 2007). Los erizos son fuente de alimento de crustáceos (Mayfield & Branch, 2000; Lafferty, 2004) y peces (Alcoverro & Mariani, 2004; Sala, 1997) y la depredación es un importante factor que regula sus poblaciones (Sala & Zabala, 1996; Carreiro-Silva & McClanahan, 2001; Tuya *et al.*, 2004). A su vez, dicha interacción

se encuentra influenciada por el nivel de pesca sobre los mismos depredadores (Hughes, 1994; Brown-Saracino *et al.*, 2007). Debido a esta relación, algunas investigaciones se han enfocado en conocer los mecanismos de control de las poblaciones de erizos con respecto a las actividades humanas (McClanahan *et al.*, 1999; McClanahan, 2000); se ha inferido que los altos números de erizos son indicadores de perturbación en ecosistemas relacionado con la extracción de sus depredadores por una parte y de protección de áreas naturales ante la presión por pesca por otra (Chiappone *et al.*, 2002).

Por otra parte, los factores como el reclutamiento, enfermedades y factores físicos juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones de erizos (Weil *et al.*, 2005). Los eventos de reclutamiento masivo pueden incrementar rápidamente la densidad poblacional y causar un subsecuente cambio en la estructura comunitaria al formar los denominados “blanquizales” que modifican el hábitat donde las especies se distribuyen (Tegner & Dayton, 1991; Pederson & Johnson, 2006). Asimismo, el tipo de alimento influye de manera directa en la distribución y abundancia de los equinoideos, de la misma manera que la hidrodinámica asociada a la profundidad (Alves *et al.*, 2001; Appana & Vuki, 2006; Maciá & Robinson, 2008). Por otra parte, el efecto de enfermedades sobre las poblaciones de erizos ha sido bien documentada, donde se ha evidenciado el fuerte efecto que tienen en la disminución de sus poblaciones (Gilles & Pearse, 1986).

Finalmente aunque existen trabajos donde se describe la influencia de las variables ambientales como el tipo de sedimento o las características fisicoquímicas del agua en la regulación poblacional de los erizos, los mecanismos de cómo se lleva a cabo han sido poco estudiados (Dumas *et al.*, 2007).

En México los equinoideos son un grupo diversificado y bien caracterizado debido a su gran abundancia en el Golfo de California y la costa oeste de Baja California (Caso, 1986; Solís-Marín, 1997; Brusca & Brusca, 2002). Particularmente, dentro del Golfo de California los erizos representan un recurso con potencial económico; son sustanciales miembros de las comunidades bentónicas (Holguín-Quiñones *et al.*, 2000; Maluf, 1988, Solís-Marín *et al.*, 2005) y se sugiere que tienen gran importancia en la dinámica de los ecosistemas bentónicos sublitorales.

Si bien hay estudios taxonómicos y elencos sistemáticos del grupo para el país (Solís-Marín *et al.*, 2005), Dentro del Golfo de California los trabajos ecológicos

aun son pocos y se encuentran enfocados a la descripción de sus comunidades (González-Azcarraga, 2006; Solís-Marín *et al.* 2005;) al igual que para el archipiélago Espíritu Santo (González-Medina *et al.*, 2006; Guzmán-Méndez, 2009; Herrero-Perezrul, 2010) y de manera general se sugiere que la densidad de peces depredadores disminuye el número de erizos (Rivera-Melo, 2007). Sin embargo, a la fecha no existen trabajos que evalúen la magnitud de esta interacción. De manera similar se han ofrecido explicaciones por el nivel de abundancia de erizos a partir de información ambiental pero no se ha profundizado en el tema. Por ello este trabajo pretende evaluar por separado los efectos de variables bióticas (abundancia de depredadores) y abióticas (temperatura, sustrato) y luego compararlos para finalmente conocer el efecto neto de cada una de ellas.

## ANTECEDENTES

La alta variabilidad en el número poblacional de erizos a través del tiempo y espacio y la influencia negativa que pueden llegar a tener en ambientes submareales, ha llamado la atención a los investigadores. Sin embargo, el enfoque de estos trabajos se ha dirigido a conocer cómo es el efecto sobre los ecosistemas o una pesquería en particular, y no en los mecanismos que regulan a las poblaciones.

La depredación sobre erizos ha sido estudiada en el Mediterráneo, el Mar Caribe y la costa de California (Ambrose, 1986; Sala & Zabala, 1996; Guidetti *et al.*, 2005). Se ha observado que cuando la abundancia de peces depredadores es alta, puede llegar a mediar el comportamiento de selección de hábitat, lugares de alimentación o comportamientos gregarios en erizos por una parte. Por el contrario, cuando es baja parece haber una mayor variabilidad en la abundancia. Por otra parte, Vadas & Steneck (1995) han descrito como el efecto de la depredación se encuentra dirigido hacia las tallas menores en la población, influyendo de manera negativa en la abundancia y la biomasa poblacional.

Con base en esos estudios se ha encontrado una relación entre la densidad poblacional de erizos y la pesca de sus depredadores (Sala, 1997; McClanahan, 2000). Asimismo se observa que en otras partes del mundo como las Galápagos en zonas de no pesca en áreas naturales protegidas, hay una influencia indirecta en la abundancia de erizos relacionada con una alta abundancia de peces (Sonnenholzner *et al.*, 2009). Por otra parte existe una tendencia de aumento en la abundancia de erizos relacionada a una disminución en la abundancia y talla de los depredadores en zonas de extracción (Micheli *et al.*, 2005).

Otros estudios sugieren que uno de los factores más importantes para definir la distribución y abundancia de erizos es la disponibilidad de alimento. Macía y Robinson (2008) describen cómo en el Caribe una dieta asociada a macroalgas proporciona a los erizos un crecimiento más rápido, mientras que una dieta a base de pasto marino proporciona una mayor estabilidad a la población con respecto a la abundancia.

El tipo de sustrato es otra de las variables que tienen influencia en las poblaciones de erizos. El estudio de Dumas *et al.* (2007) en Nueva Caledonia explica como las variables ambientales como una alta sedimentación explican de manera más

adecuada la densidad de *Diadema* sp. en comparación a las variables biológicas como la cobertura algal y la cobertura coralina, sugiriendo una menor densidad en zonas donde los sedimentos están compuestos por arena fina y barro.

Por otra parte, Clemente & Hernández (2008), muestran como los sitios más expuestos al oleaje presentan las menores densidades de *Diadema* aff. *antillarum* y como cuando el porcentaje de arena en el sustrato rocoso excedía el 20% la densidad de erizos se veía limitada.

Tuya *et al.* (2007) sugieren que la influencia del hidrodinamismo asociado a la profundidad tiene un importante efecto en los patrones de distribución vertical en los erizos, existiendo una influencia diferencial entre especies con base en la capacidad de adherirse al fondo. De manera similar, Sánchez-Jerez *et al.* (2001) muestran como la distribución y abundancia de las poblaciones de erizos de mar de la costa de Sao Paulo, Brasil está íntimamente relacionada a la profundidad, siendo *Arbacia lixula* más abundantes a mayor profundidad y *Echinometra luncuter* en los estratos someros.

Por su parte James (2000) encuentra que para la parte oeste del Golfo de California la densidad de *Toxopneustes roseus* no se encuentra influenciada por la profundidad y que tanto en habitats rocosas como coralinos la densidad de estos organismos es relativamente alta.

También se ha encontrado que las poblaciones de erizos asociadas al coral pueden llegar a incrementar al doble sus poblaciones debido a anomalías positivas en la temperatura que repercuten directamente en el coral vivo, permitiendo que un alto reclutamiento se lleve a cabo en los arrecifes muertos como lo sucedido en Panamá con *Diadema mexicanum* y en Galapagos con *Eucidaris thouarsii*, tras un evento del Niño (Glynn, 1990)

Por otra parte, respecto a la temperatura, se sabe de manera general que la dispersión larval ocurre a través de procesos de gran escala asociados a los cambios estacionales y a los eventos reproductivos (Pittman & MacAlpine, 2001) y que de igual manera los erizos de mar están expuestos a estos cambios (Brady & Scheibling, 2006) y que el crecimiento y sobrevivencia de erizos de mar es mayor con el aumento de la temperatura; esto asociado a la disponibilidad de alimento.

Finalmente, debido a los hábitos bentónicos de los erizos de mar y la poca movilidad de estos en comparación a otros organismos, existe la idea que las poblaciones de erizos de mar se encuentran más fuertemente influenciados por

las variables ambientales que la depredación (Dumas *et al.*, 2007). Esto se ve apoyado porque se ha encontrado que la variabilidad en la abundancia es en parte consecuencia de cómo los organismos se mueven a través del ambiente (Johnson, 1992); a pesar de esto, los estudios se enfocan principalmente en analizar los efectos de los depredadores de interés comercial sobre las poblaciones de erizos (Scheibling & Hamm, 1991; Power, 1992; McClanahan, 2000; Pederson & Johnson, 2006).

## **JUSTIFICACIÓN**

Aunque de manera general se sabe que la densidad de peces depredadores disminuye el número de erizos (McClanahan, 1998), dentro del Golfo de California no existen trabajos que muestren de manera directa o indirecta el efecto de la depredación a nivel poblacional. De manera similar se han ofrecido explicaciones que predicen el nivel de abundancia de erizos a partir de información ambiental pero no se ha profundizado mucho en el tema, en especial considerando especies particulares. Finalmente, para el Archipiélago Espíritu Santo no existen estudios que evalúen los factores que determinan la distribución y abundancia de las poblaciones de erizos de mar; esto resulta importante debido a la relevancia que tienen esos organismos en los ecosistemas para indicar la salud o perturbaciones naturales y antropogénicas con base en la abundancia.

## **HIPÓTESIS**

Debido a los estilos de vida benthicos que presentan los erizos de mar y con base en que la abundancia de estos organismos se encuentra regulada por factores bióticos y abióticos, se espera que las variables relacionadas al fondo tengan una mayor influencia en la abundancia de estos organismos que el efecto de los depredadores (abundancia).

## **OBJETIVO**

Evaluar los efectos de la abundancia de peces depredadores y de algunas variables abióticas sobre la abundancia y distribución de los erizos de mar en el Archipiélago Espíritu Santo.

### **Objetivos Particulares**

- Estimar la densidad poblacional de erizos y peces depredadores en el archipiélago Espíritu Santo, B.C.S.
- Cuantificar separadamente el efecto de las variables ambientales y de la depredación, sobre la densidad de erizos de mar.
- Explicar la densidad de erizos de mar en relación a las variables bióticas y abióticas que influyeron en el estudio.
- Evaluar las semejanzas y diferencias de la influencia del ambiente o la depredación en la distribución y abundancia de erizos en la parte protegida y expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Archipiélago Espíritu Santo (Fig. 1) se localiza frente a las costas del Estado de Baja California Sur entre los 24° 24' y los 24° 36' N y los 110° 18' y los 110° 27' W y constituye parte del límite oriental de Bahía de La Paz. Comprende varias islas e islotes de origen volcánico, entre los que sobresale Isla Espíritu Santo con una longitud de 22 km<sup>2</sup> (SEMARNAT/CONANP, 2001). 8 km del Canal de San Lorenzo separan las costas del Municipio de La Paz. En la costa oeste y sur de Espíritu Santo existen muchas bahías protegidas, ensenadas y pequeñas playas arenosas algunas de las cuales terminan en una laguna bordeada de manglar y se caracterizan por presentar afluencia de agua dulce en época de lluvias. La isla también presenta arrecifes rocosos y comunidades coralinas, mientras que la costa este tiene ambientes rocosos relativamente homogéneos (Bourillon *et al.*, 1988).



Figura 1.- Área de estudio (A) Isla Espíritu Santo señalando los doce sitios de muestreo.

## Trabajo de campo

El periodo de muestreo fue de enero del 2005 a enero del 2009, con tres visitas anuales en 12 sitios alrededor del archipiélago (Figura 1). En cada sitio se realizaron 4 transectos de banda paralelos a la costa de 25 x 2 m a una profundidad entre 2 y 20 m, donde se identificaron y contaron todas las especies de erizos de mar presentes y observables a simple vista. La identificación se realizó *in situ* utilizando los criterios de Brusca (1980), Caso (1992) y Hickman (1998).

Para el conteo e identificación de las especies de peces depredadoras se emplearon transectos de banda de 50 x 2 m colocados directamente por encima de los transectos de censo de erizos; los organismos fueron identificados con base en Allen & Robertson (1994) y Fischer *et al.* (1995). Los criterios para determinar si eran depredadores fueron con base en la presencia de erizos en los componentes alimenticios de las especies (Moreno *et al.*, 2008; Froese & Pauly, 2009). El porcentaje de cobertura de los diferentes tipos de fondo se obtuvo mediante el método de punto de intercepción descrito por English *et al.* (1997). En este caso cada 50 cm se identificó el tipo de sustrato debajo de los transectos usando una clasificación de siete tipos: tapetes algales, algas coralinas, roca, coral, coral muerto, macroalgas y arena. Los transectos fueron realizados en la misma línea del muestreo de erizos y peces.

Los valores promedio mensuales de temperatura superficial del mar en grados centígrados (TSM) y concentración de clorofila a en superficie (Chla) en mg/m<sup>3</sup> se obtuvieron de la base de datos satelital de la NOAA a partir de pixeles del sensor MODIS on Aqua, REMSS Blended, AVHRR Pathfinder V5 para Temperatura y SeaWiFS para clorofila con una resolución de 0.1 grados del periodo de estudio (<http://las.pfeg.noaa.gov/oceanWatch/oceanwatch.php>).

## Trabajo de gabinete

Con los datos obtenidos de abundancia se estimó la densidad para cada especie, y el total de cada grupo (erizos y peces), así como la cobertura del tipo de fondo es expresada en porcentaje.

Los valores de heterogeneidad del fondo se calcularon mediante el índice de Shannon-Wiener con base en las proporciones del tipo de fondo:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde:

S= Tipos de fondo.

$p_i$ = Proporción de cobertura de cada uno de los tipos de fondo

De igual manera pero para el grupo de los peces se obtuvo la diversidad mediante el mismo índice empleando el número de especies y la proporción de la abundancia de cada una.

Para explorar la posible relación entre el número de erizos con respecto a la abundancia de peces y conocer si existe un efecto en la distribución de erizos se llevaron a cabo pruebas de independencia para probar la hipótesis de independencia entre ambas variables para todo el archipiélago, así como para la parte protegida y expuesta de éste. De igual manera se calcularon correlaciones con el coeficiente de Spearman, entre las variables biológicas y la información ambiental. El objetivo fue explorar la relación de éstas y evitar colinealidad en las siguientes etapas de los análisis (Zar, 1996).

Se emplearon modelos aditivos generalizados (MAG) con el fin de caracterizar las variables que pueden predecir de manera más precisa la densidad total de erizos de mar. La bondad de esta aproximación radica en que asigna un “peso” o ponderación independiente incluida en el análisis por medio de valores de devianza, siendo esta un criterio estadístico que indica la bondad de ajuste (Crawley, 2007). Se decidió utilizar los MAGs de la familia Poisson y con función de enlace log, debido a que este tipo de modelos contempla información que no tienen una distribución normal, no tiene varianzas homogéneas y cuando la variable dependiente tiene una relación del tipo no lineal con las variables predictivas (Zuur *et al.*, 2007). Adicionalmente el análisis presenta un valor

denominado Estimador de Riesgo No Sesgado (ERNS) que indica hasta cuando es significativa la incorporación de una variable dentro del modelo. El modelo fue ajustado con el programa R (R Development Core Team, 2009).

Para conformar el modelo primero se exploró como cada variable afecta de manera independiente la densidad de erizos. Una vez realizado esto, se listan las variables en orden jerárquico con base en el porcentaje de devianza explicado y se finaliza el ejercicio con base en el ERNS que expresa hasta cuándo la incorporación de una variable contribuye de manera significativa al modelo y complementa los criterios de bondad de ajuste de la devianza (Crawley, 2007).

Se exploró un total de 25 posibles variables que pudieran tener un efecto en la abundancia de erizos (Tabla 1), de las cuales se seleccionaron solo aquellas que el modelo consideró significativas y que presentaran los valores más altos de devianza y los más bajos del ERNS (Zuur *et al.*, 2007). Además se consideró términos de interacción entre dos variables. Al momento de explicar la densidad de erizos de mar con respecto a las variables ambientales y de depredación (abundancia de peces), éstas últimas presentaron valores de devianza bajos; por ello no tuvieron relevancia dentro del modelo principal (Modelo 1). Sin embargo, para fines comparativos se realizó un segundo modelo insertando de esas variables aquellas con las devianzas más altas (Modelo 2).

Todos los pasos anteriormente descritos en el trabajo de gabinete fueron nuevamente realizados para comparar la parte protegida y expuesta del archipiélago.

Tabla 1.- Variables exploradas en el estudio.

Variables	Descripción	
Temperatura superficial del mar Concentración de clorofila a en superficie	} Valores mensuales promedio del periodo de estudio	
Cobertura coralina Cobertura rocosa Cobertura de coral muerto Cobertura de algas coralinas Cobertura de arena Cobertura de macroalgas frondosas Cobertura de tapetes algales		
Densidad total de peces Densidad de <i>Arothron meleagris</i> Densidad de <i>Balistes polilepys</i> Densidad de <i>Bodianus diplotaenia</i> Densidad de <i>Diodon holacanthus</i> Densidad de <i>Forcipiger flavissimus</i> Densidad de <i>Halichoeres chierchiae</i> Densidad de <i>Halichoeres notospilus</i> Densidad de <i>Sphoeroides annulatus</i> Densidad de <i>Sufflamen verres</i> Densidad de individuos de la Familia Diodontidae y Chaetodontidae Densidad de individuos de la Familia Balistidae Densidad de individuos de la Familia Labridae Densidad de individuos de la Familia Tetraodontidae	} Individuos por transecto	
Diversidad de peces		
Heterogeneidad del fondo		
		} Diversidad por transecto

Una vez definido el modelo más apropiado para describir la densidad de erizos de mar y con base en las variables de mayor relevancia que seleccionó el modelo, se obtuvo el traslape del nicho ecológico para cada par de especies de erizo mediante la técnica descrita por Rooper (2008), que pondera la abundancia y distribución de las especies en función de las variables ambientales; en otras palabras, el nicho no solo depende de los valores observados en el vector

ambiental sino la consideración de la abundancia que se obtuvo en cada observación. En este trabajo, para aquellas variables que fueron seleccionadas dentro del modelo, donde la media ponderada de cada variable ambiental de interés con respecto a la abundancia de la especie de interés, se calculó como:

$$Media = \frac{\sum(f_i x_i)}{\sum f_i}$$

Donde:  $f_i$  es la abundancia de la especie de erizo en el transecto  $i$   
 $x_i$  es el valor de la variable ambiental o biológica en el transecto  $i$

La desviación estándar ponderada con respecto a la abundancia se estima mediante la fórmula:

$$SP = \sqrt{\frac{(\sum(f_i x_i^2)) - ((\sum f_i) * Media^2)}{(\sum f_i) - 1}}$$

Este cálculo define posición y amplitud del nicho para la especie de erizo correspondiente a través del gradiente ambiental anteriormente seleccionado.

Una vez obtenido todas las posiciones y amplitudes del nicho para todas las especies, se procedió a obtener el sobreposición de nicho de pares de especies para determinar la separación entre ellas a través del gradiente ambiental seleccionado.

El sobreposición (A) de la especie  $i$  con respecto a la especie  $j$  sobre el gradiente ambiental es calculado de la siguiente manera:

$$A_{ij} = C_{ij} \exp \left[ \frac{-d^2}{2(w_i^2 + w_j^2)} \right]$$

Donde  $d$  = es la distancia entre las medias ponderadas para un par de especies  $i$  y  $j$  a través de un gradiente ambiental.

$w_i$  = es la desviación estándar de la especie  $i$

$w_j$  = es la desviación estándar de la especie  $j$

Donde la constante de normalización ( $C_{ij}$ ) es calculada como:

$$C_{ij} = \sqrt{\frac{2w_i w_j}{(w_i^2 + w_j^2)}}$$

Finalmente, se crea una matriz que representa la sobreposición de nicho que tienen los pares de especies con base en los parámetros seleccionados. Con la matriz se llevó a cabo un agrupamiento para representar gráficamente la similitud de las especies con respecto a un gradiente ambiental empleando el criterio de unión media no ponderada. Por último el análisis se repitió para cada una de las variables ambientales seleccionadas dentro del modelo. El procedimiento se llevó a cabo mediante el software Statistica 8.0 y una vez obtenido el dendograma de similitud, se seleccionaron los grupos *a priori* y se procedió a describirlos mediante histogramas.

## RESULTADOS

### VARIABLES AMBIENTALES

En un total de 478 transectos, el tipo de sustrato en el Archipiélago estuvo dominado por roca (37.2%), seguida de tapete algal (32.5%), arena (12.6%), coral (10%), macroalgas (3.27%), algas coralinas (3.1%) y 1% de coral muerto (Fig. 2).

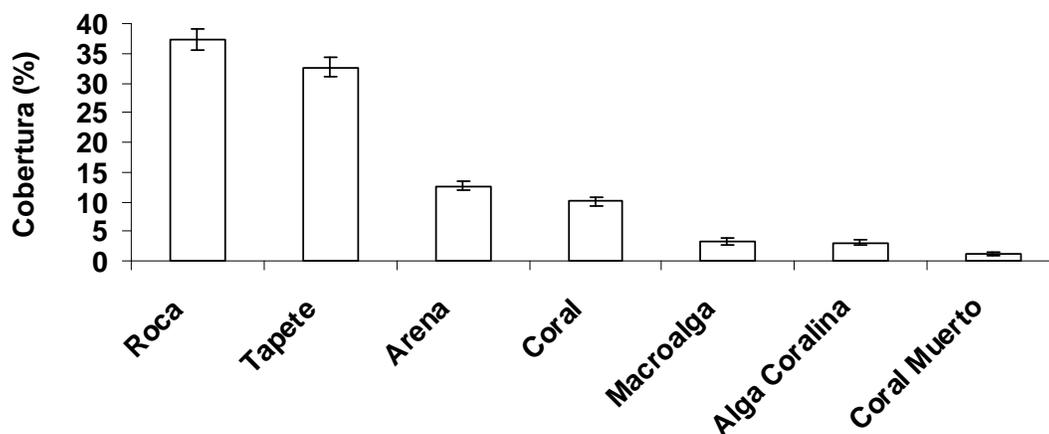


Figura 2.- Cobertura de fondo expresado por tipo de sustrato en el Archipiélago Espíritu Santo.

La temperatura superficial del mar promedio para el archipiélago en todo el periodo de estudio fue de  $25.30 \pm 0.16$  °C; el valor más alto registrado fue de 30.3 °C en 2008 y la mínima de 19.3 °C en el mismo año.

La concentración de Clorofila *a* en superficie presentó un promedio de  $1.09 \pm 0.06$  mg/m<sup>3</sup>, con un máximo de 6.07 mg/m<sup>3</sup> en el 2008 y una mínima de 0.16 mg/m<sup>3</sup> en el mismo año.

### VARIABLES BIOLÓGICAS

En un total de 478 transectos, se encontraron siete especies de erizos, como grupo tuvieron una densidad promedio de  $31.4 \pm 2.02$  ind/transecto, con un valor máximo observado de 306 individuos. La especie dominante fue *Tripneustes depressus* ( $10.08 \pm 1.08$  ind/transecto), seguida de *Toxopneustes roseus* ( $6.14 \pm 0.45$  ind/transecto) y *Eucidaris thouarsii* ( $5.22 \pm 0.46$  ind/transecto). La frecuencia de ocurrencia de erizos con respecto al número de transectos realizados fue del 92%. Las especies más frecuentes (Tabla 2) fueron *Toxopneustes roseus* (71%), *Eucidaris thouarsii* (49%) y *Tripneustes depressus* (37%).

Tabla 2.- Abundancia, densidad, valores máximos y frecuencia de erizos en el Archipiélago Espíritu Santo.

Grupo	Total	Ind/transecto	Valor Máximo encontrado	Frecuencia de ocurrencia (%)
ERIZOS	15001	31.40 ± 2.02	306	92
<i>Tripneustes depressus</i> (A. Agassiz, 1863)	4819	10.08 ± 1.08	157	37
<i>Toxopneustes roseus</i> (A. Agassiz, 1863)	2936	6.14 ± 0.45	111	71
<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valenciennes, 1846)	2493	5.22 ± 0.46	82	49
<i>Centrostephanus coronatus</i> (Verril, 1867)	1871	3.91 ± 0.47	79	34
<i>Arbacia incisa</i> (A. Agassiz, 1863)	1350	2.82 ± 0.40	68	19
<i>Diadema mexicana</i> (A. Agassiz, 1863)	1026	2.15 ± 0.34	88	19
<i>Echinometra vanbrunti</i> (A. Agassiz, 1863)	506	1.06 ± 0.19	50	13

Con respecto al grupo de los peces depredadores, se encontraron nueve especies cuya densidad promedio fue de  $6.5 \pm 0.39$  ind/transecto con un valor máximo observado de 78 organismos y una frecuencia de ocurrencia de 86% con respecto al número de transectos realizados. De aquellas de interés la especie más abundante fue *Bodianus diplotaenia* ( $3.4 \pm 0.23$  ind/transecto) seguida de *Diodon holacanthus* ( $0.93 \pm 0.08$  ind/transecto) y *Halichoeres chierchiae* ( $0.76 \pm 0.18$  ind/transecto). Las especies más frecuentes en orden jerárquico con respecto al número de transectos realizados fueron las mismas con 64%, 43% y 29% respectivamente con excepción de *Sufflamen verres* (Tabla 3).

Tabla 3.- Abundancia, densidad, valores máximos y frecuencia de peces depredadores de erizos en el Archipiélago Espíritu Santo.

Grupo	Total	Ind/transecto	Valor Máximo encontrado	Frecuencia de ocurrencia (%)
PECES	3126	6.5 ± 0.39	78	86
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	1626	3.40 ± 0.23	48	64
<i>Diodon holocanthus</i> (Linnaeus, 1758)	446	0.93 ± 0.08	15	43
<i>Halichoeres chierchiae</i> (Di Caporiacco, 1948)	365	0.76 ± 0.18	47	10
<i>Balistes polylepis</i> (Steindachner, 1876)	294	0.62 ± 0.11	40	19
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks, 1904)	260	0.54 ± 0.05	9	29
<i>Forcipiger flavissimus</i> (Jordan & McGregor, 1898)	42	0.09 ± 0.04	19	3
<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)	38	0.08 ± 0.05	20	1
<i>Arothron meleagris</i> (Anonymous, 1798)	34	0.07 ± 0.02	7	4
<i>Sphoeroides annulatus</i> (Jenyns, 1842)	21	0.04 ± 0.03	15	2

Aunque hubo una variabilidad relativamente alta en la abundancia de ambos grupos por transecto, se observa una disminución en la abundancia de erizos con respecto a la abundancia de peces. El análisis de independencia (Apendice I) muestra que hay una reacción dependiente de los erizos con respecto a los peces depredadores (Fig. 3).

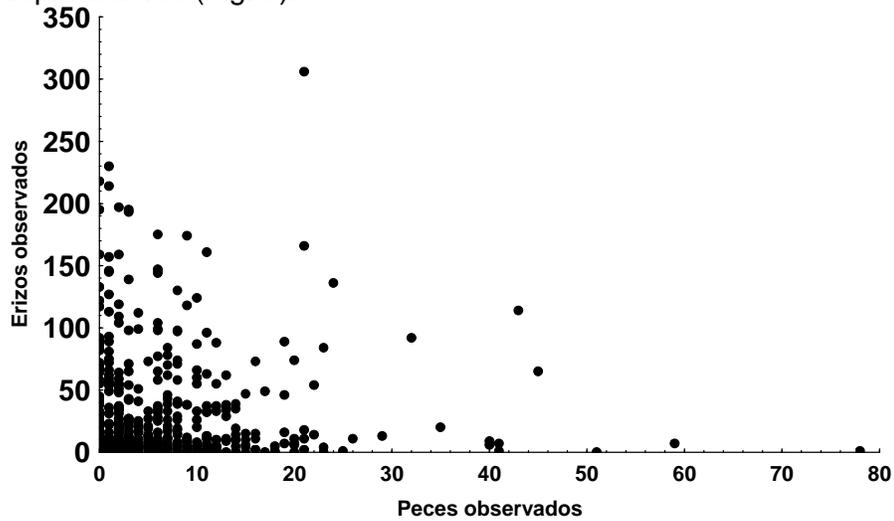


Figura 3.- Abundancia de erizos en relación al número de peces observados por transecto realizado.

Al graficar las densidades de peces observados por unidad de muestreo con respecto a la densidad promedio de erizos de mar por transecto, se observa una disminución de los erizos al aumentar el número de peces; el coeficiente de correlación fue de -0.71 (Fig. 4). De igual manera, con los valores máximos observados se aprecia una tendencia negativa entre ambos grupos y un coeficiente de correlación de -0.81 (Fig. 5).

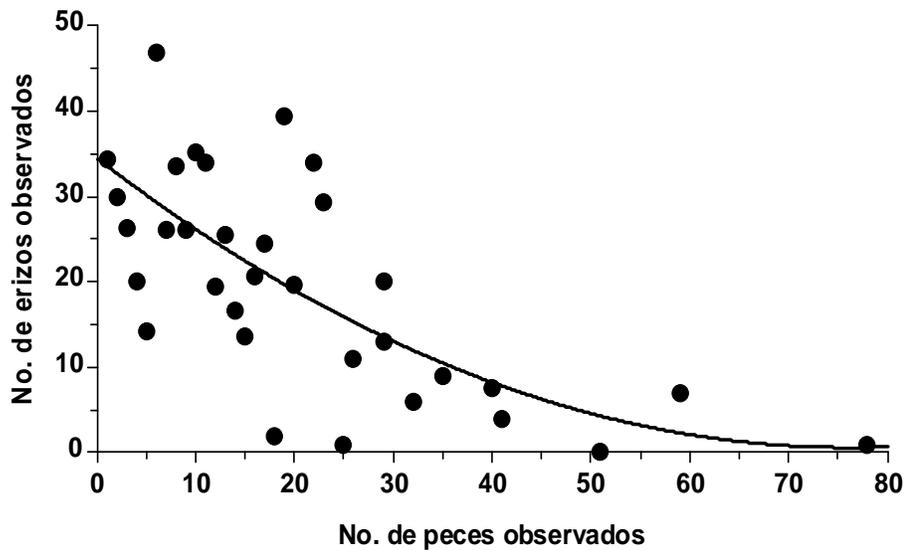


Figura 4.- Densidad promedio de erizos con respecto a cada número de peces observados por transecto en todo el estudio.

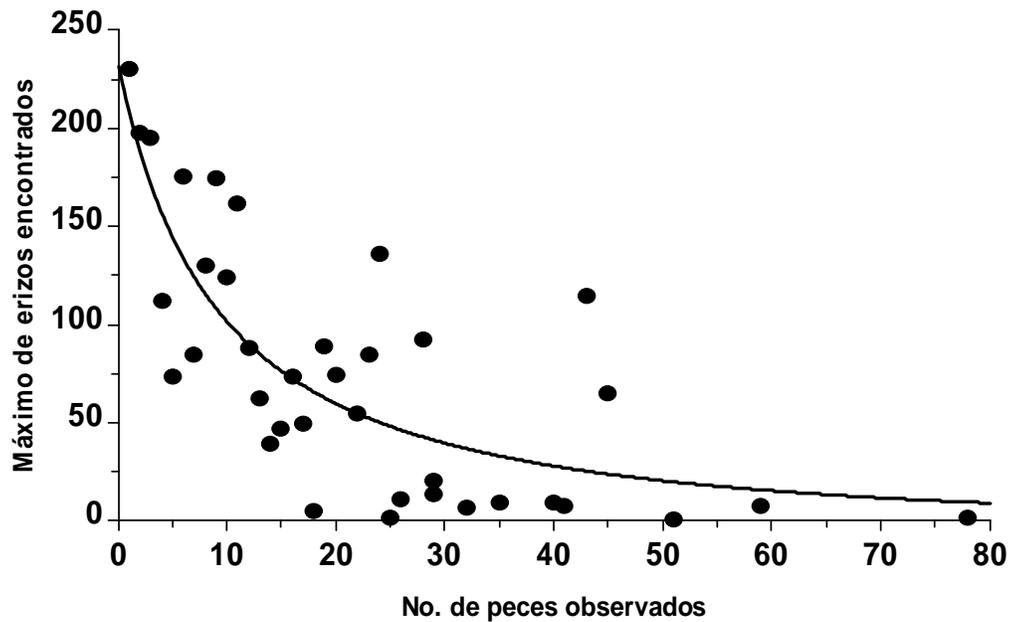


Figura 5.- Densidad máxima de erizos con respecto a cada número de peces observados por transecto en todo el estudio.

### Modelo 1 para la densidad de erizos de mar

De las 25 variables contempladas de manera individual, 19 presentaron una relación significativa con la densidad de erizos de mar (Apendice 2); sin embargo, el modelo solo incorporó cuatro, que fueron el porcentaje de cobertura coralina, el promedio de la temperatura superficial del mar y la interacción entre la heterogeneidad del fondo y la densidad de *Bodianus diplotaenia* (Tabla 4) explicando en conjunto el 50.3% de la devianza.

Tabla 4.- Variables contempladas dentro del modelo general. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad. TSM = temperatura superficial del mar

Variable	ERNS	ERNS acumulado	gl	% de devianza individual	% de devianza acumulada	valor p
% de cobertura coralina	32.62	32.62	8.9	27.4	27.4	<0.05
TSM	36.09	26.09	8.9	19.9	41.6	<0.05
Heterogeneidad del fondo y Abundancia de <i>Bodianus diplotaenia</i>	37.56	22.19	28.9	16.9	50.3	<0.05

Dentro de las variables seleccionadas en el modelo 1, la cobertura coralina influyó en mayor medida la densidad de erizos de mar (Tabla 4). El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina, muestra la formación de dos grupos ( $X^2=55.31$ ,  $p<0.05$ ), el primero compuesto por *Eucidaris thouarsii*, *Centrostephanus coronatus* y *Diadema mexicanum*, y el segundo conformado por *Toxopneustes roseus*, *Echinometra vanbrunti* y *Arbacia incisa* (Fig. 6).

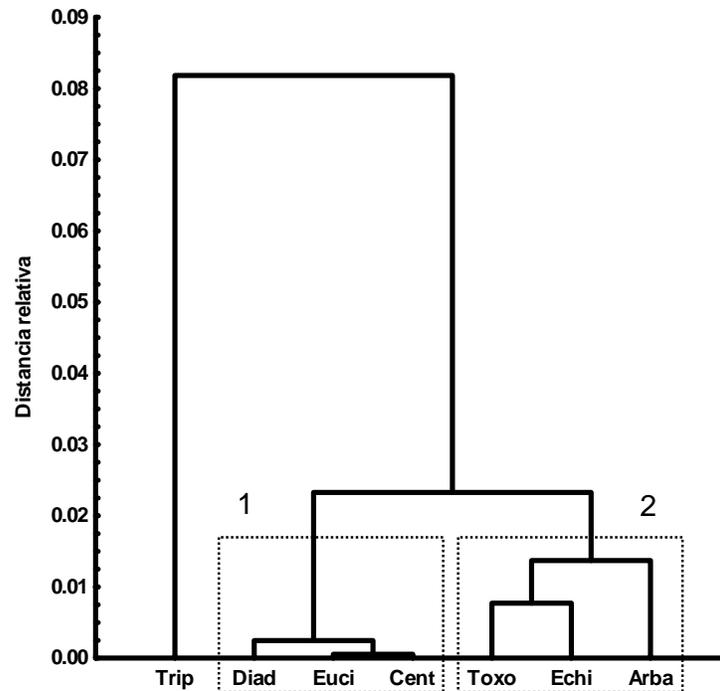


Figura 6.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

La Cobertura coralina diferencia estos dos grupos con base en la abundancia total. El primer grupo (Fig. 6) presenta una densidad promedio de  $3.76 \pm 0.25$  por transecto y muestra una proporción similar en la densidad de las especies a lo largo del gradiente ambiental y se observa que las mayores densidades se presentaron en dos intervalos que van de 26 a 75% de cobertura coralina (Fig. 7).

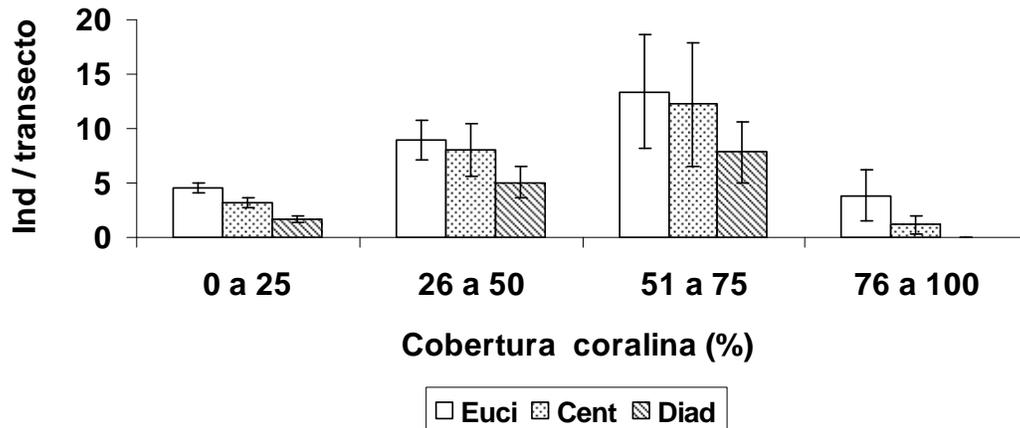


Figura 7.- Densidad de las especies del primer grupo en función de la cobertura coralina. Euci= *Eucidaris thouarsii*, Cent= *Centrostephanus coronatus*, Diad= *Diadema mexicanum*.

Dentro del segundo grupo ( $3.34 \pm 0.22$  individuos por unidad de muestreo) se observó que la mayor densidad a lo largo del gradiente fue de *Toxopneustes roseus* (9.6 ind/transecto) seguida de *Arbacia incisa* (2.6 individuos por unidad de muestreo). En general la densidad de las diferentes especies es relativamente baja a lo largo del gradiente ambiental (Fig. 8).

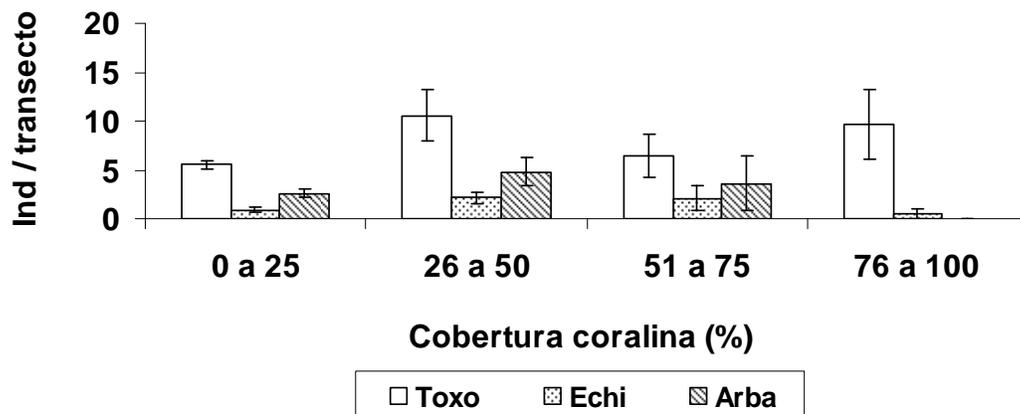


Figura 8.- Densidad de las especies del segundo grupo en función de la cobertura coralina. Toxo= *Toxopneustes roseus*, Echi= *Echinometra vanbruntii*, Arba= *Arbacia incisa*.

La temperatura fue el segundo factor que influyó en mayor medida en la densidad total de erizos de mar (Tabla 4). El árbol obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho muestra la formación de dos grupos ( $X^2=106.32$ ,  $p<0.05$ ), el primero (menos abundante) compuesto por *Diadema mexicanum*, *Centrostephanus coronatus* y *Echinometra vanbrunti*, el segundo conformado por *Eucidaris thouarsi*, *Tripneustes depressus* y *Toxopneustes roseus* (Fig. 9).

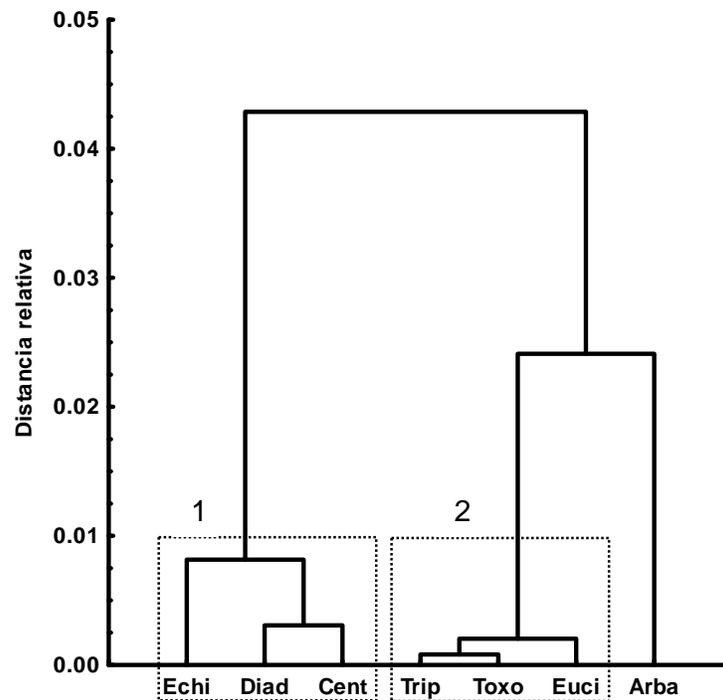


Figura 9.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la temperatura. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $2.4 \pm 0.2$  individuos por unidad de muestreo, siendo afines debido a que sus densidades son relativamente bajas y éstas aumentan conforme se incrementa la temperatura. (Fig. 10).

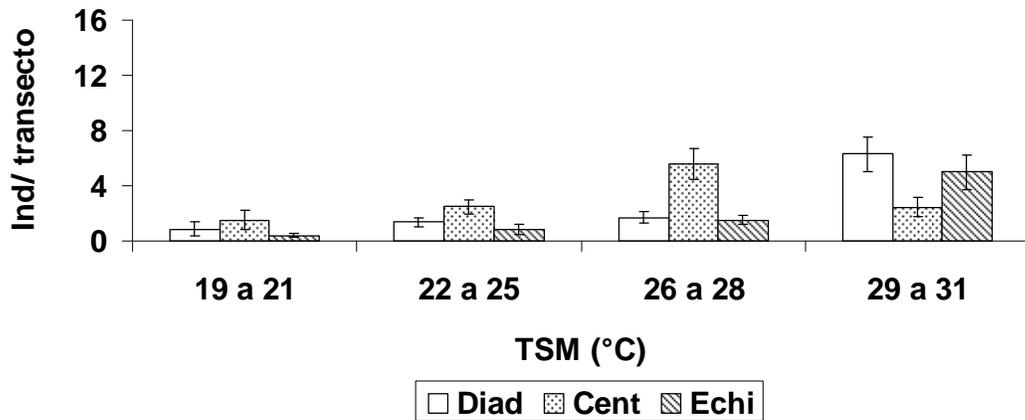


Figura 10.- Densidad del primer grupo en función de la temperatura. Diad = *Diadema mexicanum*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Echi = *Echinometra vanbruntii*.

A diferencia, el segundo grupo presentó un promedio de  $7.1 \pm 0.4$  individuos por transecto, siendo sus densidades mayores al grupo anterior y sus proporciones similares a través del gradiente ambiental (Fig. 11).

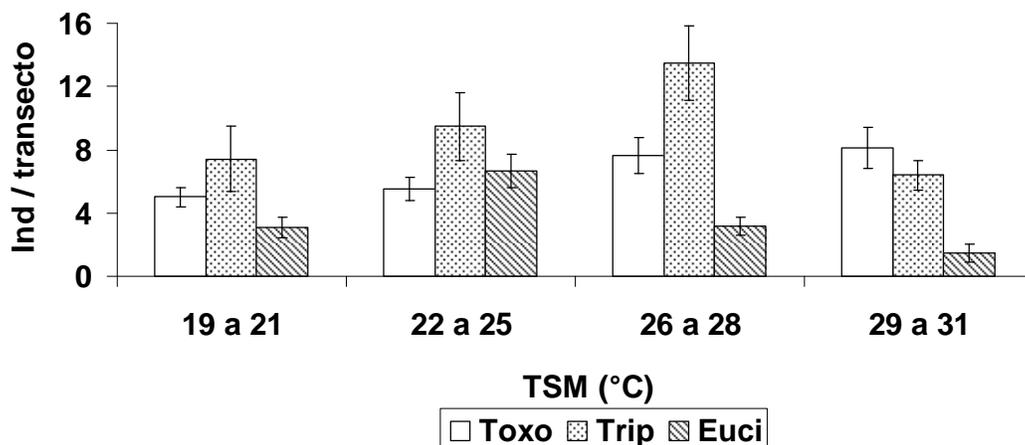


Figura 11.- Densidad del segundo grupo en función de la temperatura. TSM = Temperatura superficial del mar, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*.

La interacción entre la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia* fue el último factor que influyó en mayor medida sobre la abundancia de erizos de mar (Tabla 4). El árbol de similitud muestra la formación de dos grupos ( $X^2=117.87$ ,  $p<0.05$ ), el primero compuesto por *Tripneustes depressus* y *Diadema mexicanum*, el segundo conformado por *Toxopneustes roseus*, *Centrostephanus coronatus* y *Arbacia incisa* (Fig. 12).

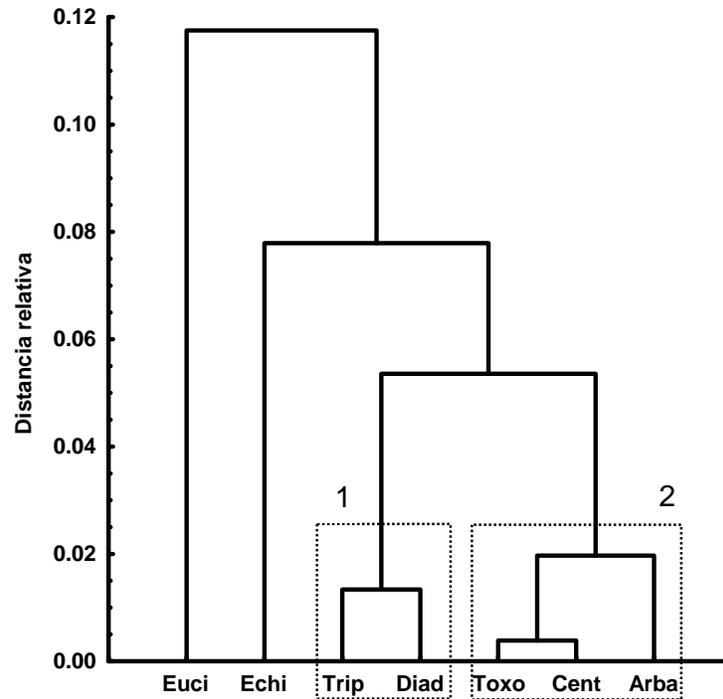


Figura 12.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia*. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $6.10 \pm 0.58$  individuos por unidad de muestreo, donde *Tripneustes depressus* fue más abundante que *Diadema mexicanum*. Se observa que sus densidades aumentan conforme la heterogeneidad del fondo es mayor y cuando la abundancia de *Bodianus diplotaenia* disminuye (Fig. 13).

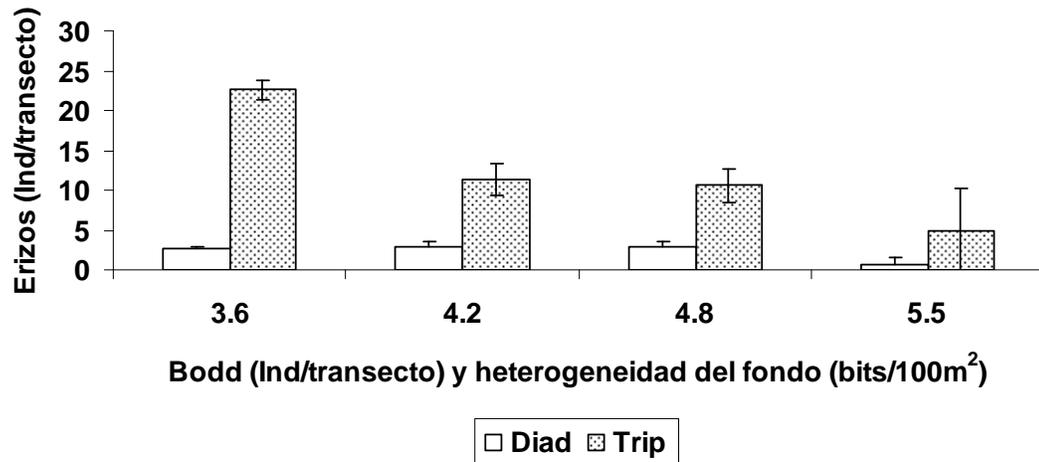


Figura 13.- Densidad del primer grupo en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia*. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicana* y Bodd = *Bodianus diplotaenia*.

El segundo grupo presenta una tendencia similar, siendo más marcado con la especie *Toxopneustes roseus* y *Centrostephanus coronatus*. Sin embargo, la densidad de éstas especies fue menor con un promedio de  $4.30 \pm 0.26$  individuos por unidad de muestreo (Fig. 14).

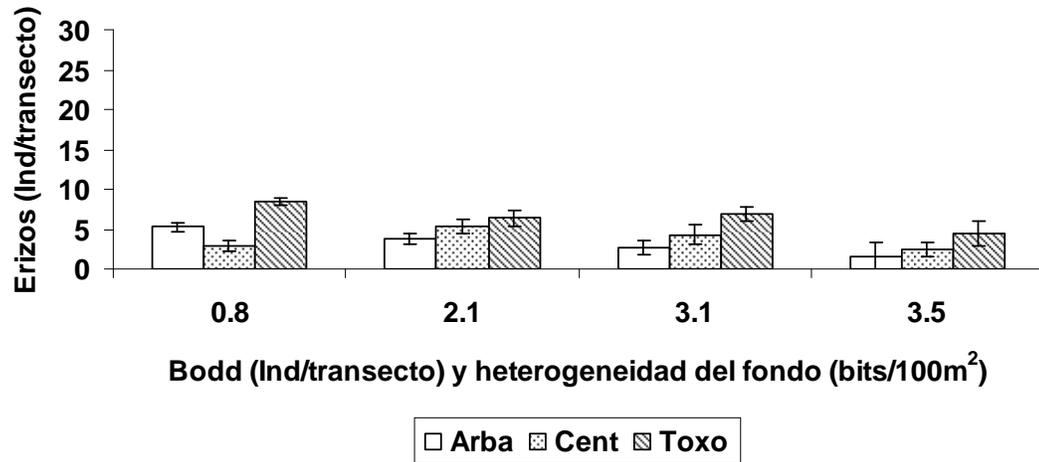


Figura 14.- Densidad del segundo grupo en función de la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia*. Toxo = *Toxopneustes roseus*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Arba = *Arbacia incisa* y Bodd = *Bodianus diplotaenia*.

## Modelo 2 para la densidad de erizos de mar

Este modelo construido con base en la abundancia de los erizos de mar mostró que la abundancia de de *Balistes polylepis*, la diversidad de peces y la abundancia de la Familia Balistidae tienen la mayor influencia sobre los erizos, que en su conjunto explicaron el 6.06% de la devianza (Tabla 5).

Tabla 5.- Variables de depredación contempladas que influyen de manera negativa en la abundancia de erizos de mar (el signo negativo en la devianza denota el tipo de relación entre las variables en la correlación del modelo). ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.

Variable	ERNS	ERNS acumulado	gl	% de devianza individual	% de devianza acumulada	valor <i>p</i>
Abundancia de <i>Balistes polylepis</i>	44.16	44.16	8.8	-2.47	-2.47	<0.05
Diversidad de peces	44.29	43.02	8.9	-2.21	-5.02	<0.05
Abundancia de la Familia Balistidae	44.16	42.58	7.8	-2.14	-6.06	<0.05

Dentro de las variables de depredación contempladas, la abundancia de *Balistes polylepis* fue la que obtuvo el valor más alto de devianza (Tabla 5). El árbol de similitud muestra la formación de dos grupos ( $X^2=22.46$ ,  $p=0.01$ ), el primero compuesto por *Echinometra vanbrunti*, *Tripneustes depressus* y *Centrostephanus coronatus*, el segundo conformado por *Diadema mexicanum*, *Toxopneustes roseus*, *Eucidaris thouarsii* y *Arbacia incisa* (Fig. 15).

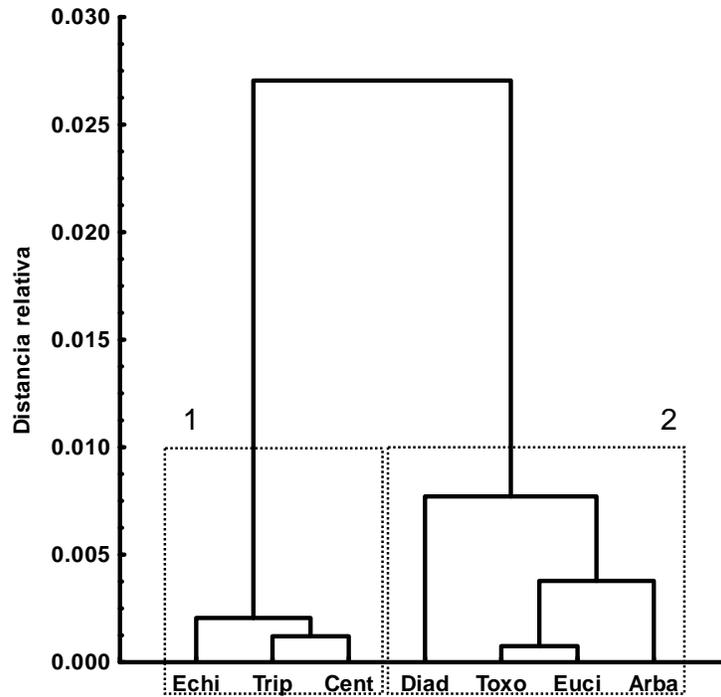


Figura 15.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de *Balistes polylepis*. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $5.0 \pm 0.4$  individuos por unidad de muestreo, siendo *Tripneustes depressus* la especie más abundante a través del gradiente ambiental ( $4.60 \pm 1.96$ ). Se observa de manera general una disminución en la densidad de erizos conforme el número de peces aumenta (Fig. 16).

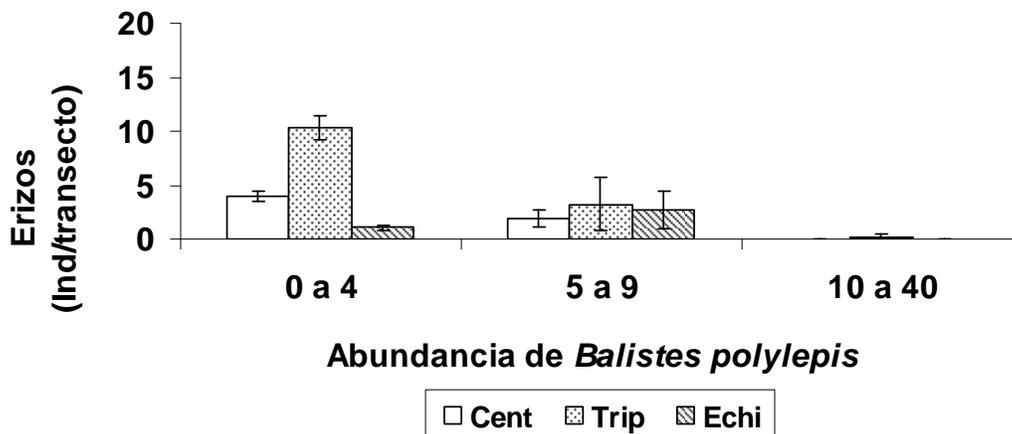


Figura 16.- Densidad del primer grupo en función de la abundancia de *Balistes polylepis*. Cent = *Centrostephanus coronatus*, Trip = *Tripneustes depressus* y Echi = *Echinometra vanbrunti*.

El segundo grupo presentó un promedio de  $4.1 \pm 0.2$  individuos por unidad de muestreo, menor que el grupo anterior. Sin embargo, la tendencia a disminuir sus densidades conforme aumenta el número de peces de la especie se conserva (Fig. 17).

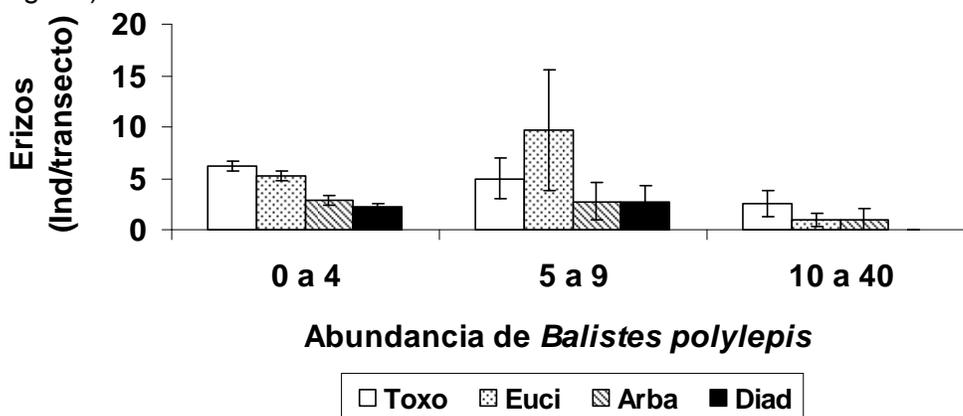


Figura 17.- Segundo grupo en función de la abundancia de *Balistes polylepis*. Toxo = *Toxopneustes roseus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Arba = *Arbacia incisa* y Diad = *Diadema mexicanum*.

La diversidad de peces fue el segundo factor con la devianza más alta (Tabla 5). El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho muestra dos grupos ( $X^2 = 56.5$ ,  $p < 0.05$ ), el primero compuesto por *Eucidaris thouarsii*, *Toxopneustes roseus* y *Centrostephanus coronatus*, el segundo conformado por *Echinometra vanbrunti*, *Diadema mexicanum* y *Arbacia incisa* (Fig. 18).

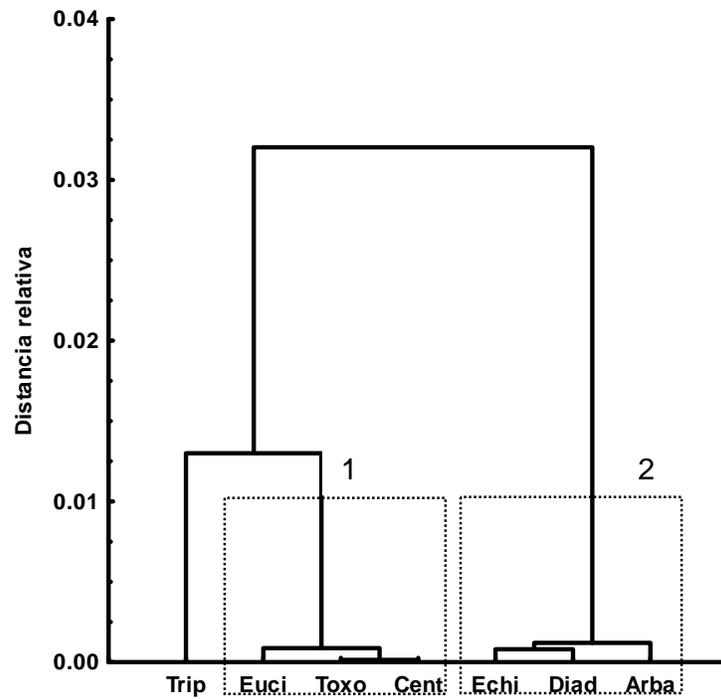


Figura 18.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la diversidad de peces. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Centr = *Centrostephanus coronatus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Diad = *Diadema mexicanum* y Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó una densidad promedio de  $6.3 \pm 0.3$  individuos por unidad de muestreo, y de manera general se observa una densidad similar a través del gradiente ambiental y una similitud en las proporciones de la diferentes especies (Fig. 19).

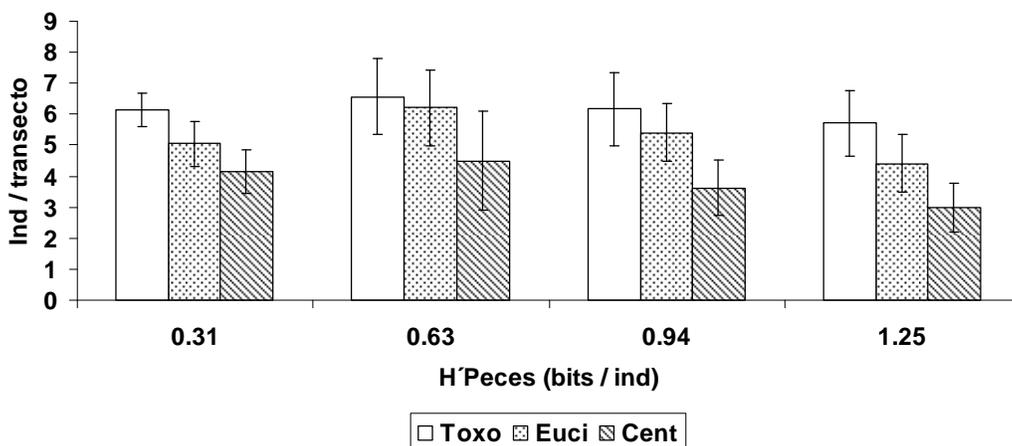


Figura 19.- Densidad del primer grupo en función de la diversidad de peces. Toxo = *Toxopneustes roseus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Trip = *Tripneustes depressus* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El segundo grupo tuvo un promedio de  $2.0 \pm 0.1$  individuos por transecto diferenciándose del anterior al presentar las especies valores relativamente bajos en su densidad. De manera particular se observa un incremento en la densidad a través del gradiente ambiental en las tres especies (Fig. 20).

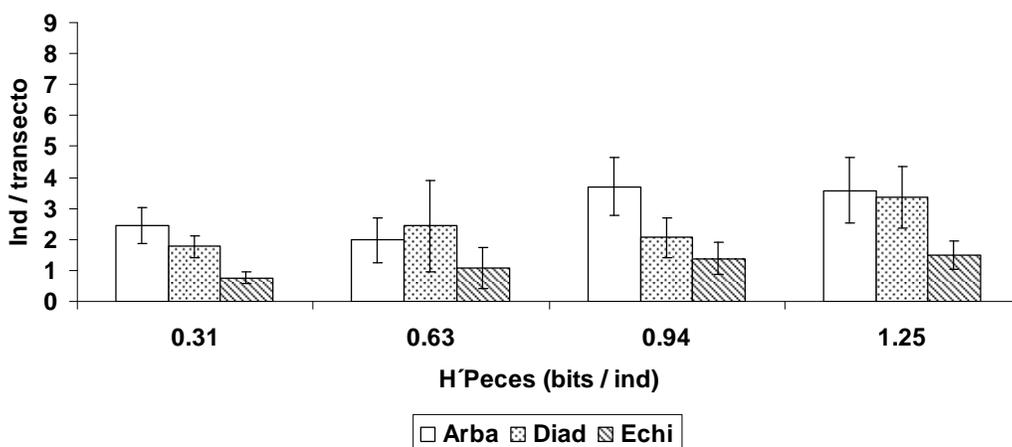


Figura 20.- Densidad del segundo grupo en función de la diversidad de peces. Arba = *Arbacia incisa*, Diad = *Diadema mexicanum* y Echi = *Echinometra vanbrunti*.

Finalmente, la última variable con influencia negativa que tuvo un efecto considerable en la densidad de erizos de mar fue la abundancia de la Familia Balistidae (Tabla 5). El árbol de similitud muestra que la formación de dos grupos, el primero compuesto por *Toxopneustes roseus*, *Echinometra vanbruntii* y *Centrostephanus coronatus* y el segundo por *Diadema mexicanum*, *Eucidaris thouarsii* y *Arbacia incisisa* (Fig. 21).

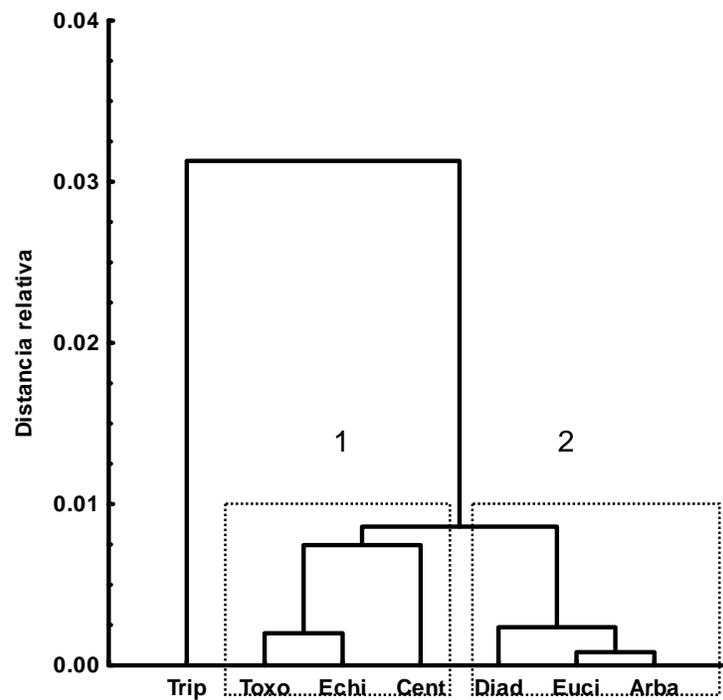


Figura 21.- Arbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de la Familia Balistidae. Trip = *Tripneustes depressus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbruntii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $3.7 \pm 0.4$  individuos por unidad de muestreo, con una tendencia común, que es la disminución de la densidad conforme la abundancia de la Familia Balistidae aumenta. Este patrón es más evidente en las especies *Centrostephanus coronatus* y *Toxopneustes roseus* (Fig. 22).

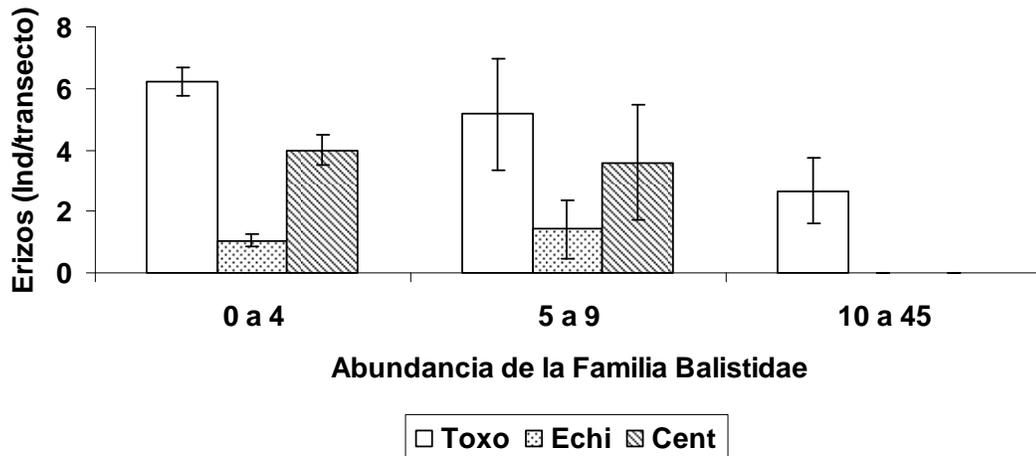


Figura 22.- Densidad del primer grupo formado por el análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de la familia Balistidae. Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El segundo grupo presento una densidad menor con un promedio de  $3.4 \pm 0.4$  individuos por unidad de muestreo y se observa nuevamente una disminución de la densidad de erizos a mayor número de organismos de la Familia Balistidae.

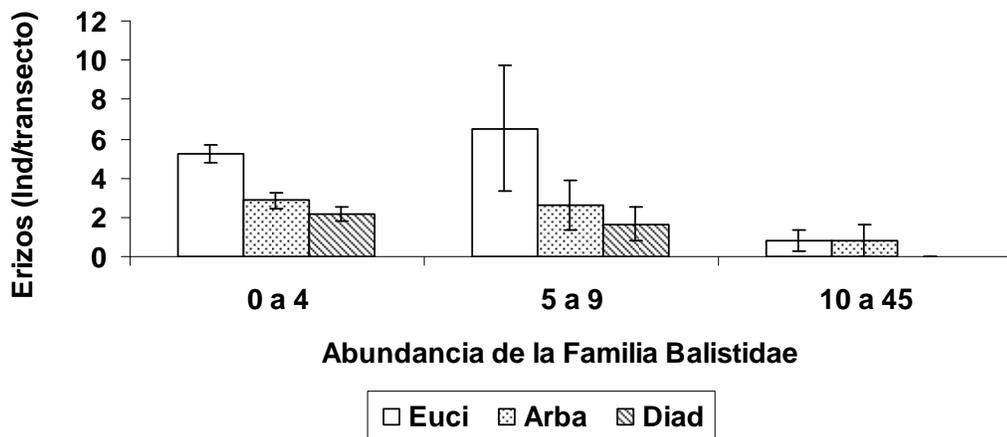


Figura 23.- Densidad del segundo grupo formado por el análisis de sobreposición de nicho en función de la abundancia de la familia Balistidae. Euci = *Eucidaris thouarsii*, Arba = *Arbacia incisa* y Diad = *Diadema mexicanum*.

## Comparación entre la parte protegida y expuesta del Archipiélago

### VARIABLES AMBIENTALES

La caracterización del fondo en la parte protegida y expuesta del archipiélago se encuentra conformada de manera similar, dominando el ambiente rocoso (39 y 37.2% respectivamente), seguido de fondo cubierto de tapetes algales (28 y 35.7%) siendo esta cobertura mayor en la parte expuesta, arena (18 y 9.4%) y observándose una cobertura de coral mayor en la parte protegida (11 y 7.4%), el resto de los tipos de sustratos representaron el 5 y 10% (Fig. 24).

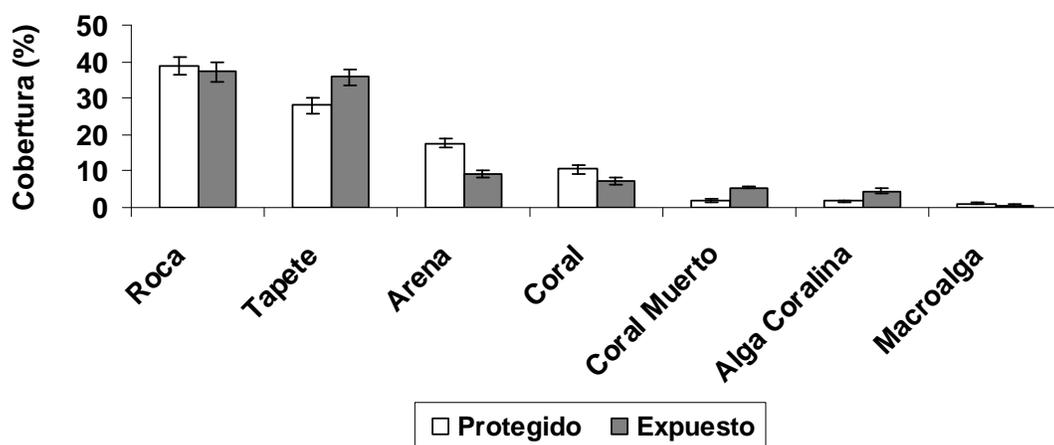


Figura 24.- Cobertura expresada en porcentaje para la parte protegida y expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

En lo que respecta a la temperatura, esta se comportó de manera similar en ambas zonas de estudio. Las diferencias son evidentes en la concentración de clorofila en superficie, siendo el promedio mayor en la parte protegida del archipiélago y que además presentó las mayor variación a los largo del periodo de estudio (valores máximos y mínimos) (Tabla 6).

Tabla 6.- Valores descriptivos de temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de clorofila a en superficie (mg/m<sup>3</sup>) en la dos zonas de comparación del Archipiélago Espíritu Santo durante el periodo de estudio.

	Expuesto		Protegido	
	TSM	Concentración de clorofila a (mg/m <sup>3</sup> )	TSM	Concentración de clorofila a (mg/m <sup>3</sup> )
Promedio	25.5	0.7	25.1	1.5
Máxima	30.3	1.9	30.3	6.1
Mínima	19.5	0.2	19.3	0.2

### Variables biológicas

La densidad promedio de erizos de mar fue de  $26.3 \pm 2.6$  y  $36.7 \pm 3.1$  individuos por unidad de muestreo para la parte protegida y expuesta respectivamente. Siendo significativamente diferentes las densidades de erizos en cada zona ( $U= 25266$ ,  $p < 0.05$ ). Con excepción de *Tripneustes depressus* y *Toxopneustes roseus* el resto de las especies fueron más abundante en la parte expuesta. Finalmente la especie dominante en ambas zonas fue *Tripneustes depressus* ( $10.7 \pm 1.8$  y  $9.4 \pm 1.2$ ), al igual que la especie menos dominante *Echinometra vanbrintii* ( $0.4 \pm 0.1$  y  $1.7 \pm 0.4$  en el mismo orden) (Fig. 25).

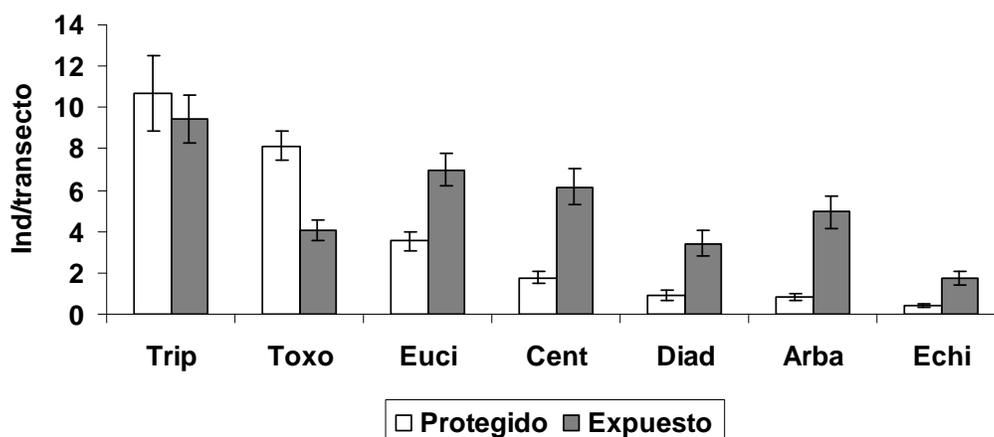


Figura 25.- Densidad de las especies de erizos de mar en la zona protegida y expuesta del archipiélago Espíritu Santo. Trip = *Tripneustes depressus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbruntii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.

En lo que respecta al grupo de los peces, la especie dominante en cuanto densidad en la zona protegida y expuesta fue *Bodianus diplotaenia* ( $2.6 \pm 0.3$  y  $4.18 \pm 0.4$  respectivamente) el promedio de peces por unidad de muestreo fue de  $1 \pm 0.1$  y  $1.53 \pm 0.1$  individuos, siendo todas las especies con excepción de *Balistes polylepis* más densas en la parte expuesta que en la parte protegida, (Fig. 26).

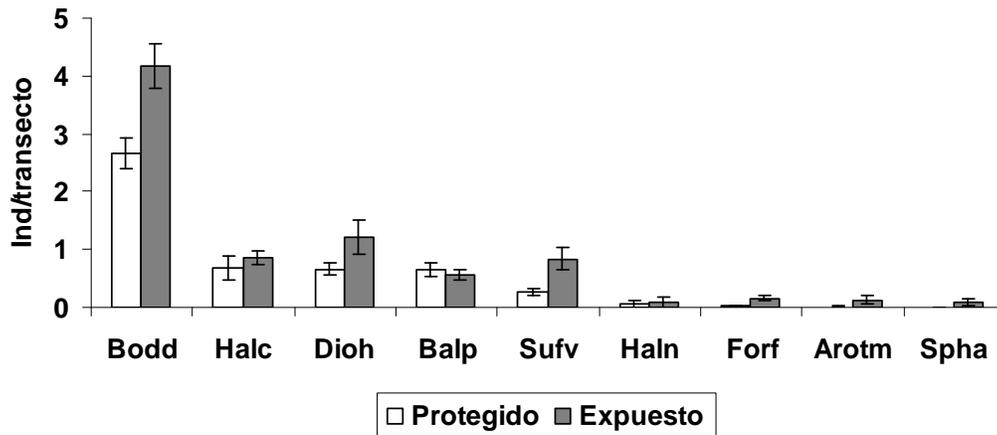


Figura 26.- Densidad de las 9 especies de peces más abundantes dentro del estudio. Bodd = *Bodianus diplotaenia*, Halc = *Halichoeres cherchiae*, Dioh = *Diodon holacanthus*, Balp = *Balistes polylepis*, Sufv = *Suflamen verres*, Forf = *Forcipiger flavissimus*, Arotm = *Arothron meleagris*, Haln = *Halichoeres notospilus* y Spha = *Sphoeroides annulatus*.

El análisis de la tabla de contingencia (Apendice 1a) muestra que no hay una relación dependiente entre la abundancia de erizos en función de los peces depredadores. En la Fig. 27 se observa que aunque el número total de observaciones presentó una variancia relativamente grande, en la parte protegida del archipiélago conforme aumenta la abundancia de peces, la abundancia de erizos disminuye. Los valores máximos de las abundancias de erizos contra el número de peces observados en la parte protegida del archipiélago muestran una disminución de los erizos conforme aumenta el número de peces, un patrón similar con respecto a la tendencia observada para toda el área de estudio. De igual manera pero con los promedios se observa una disminución de los erizos a mayor número de peces. (Fig. 28 y 29).

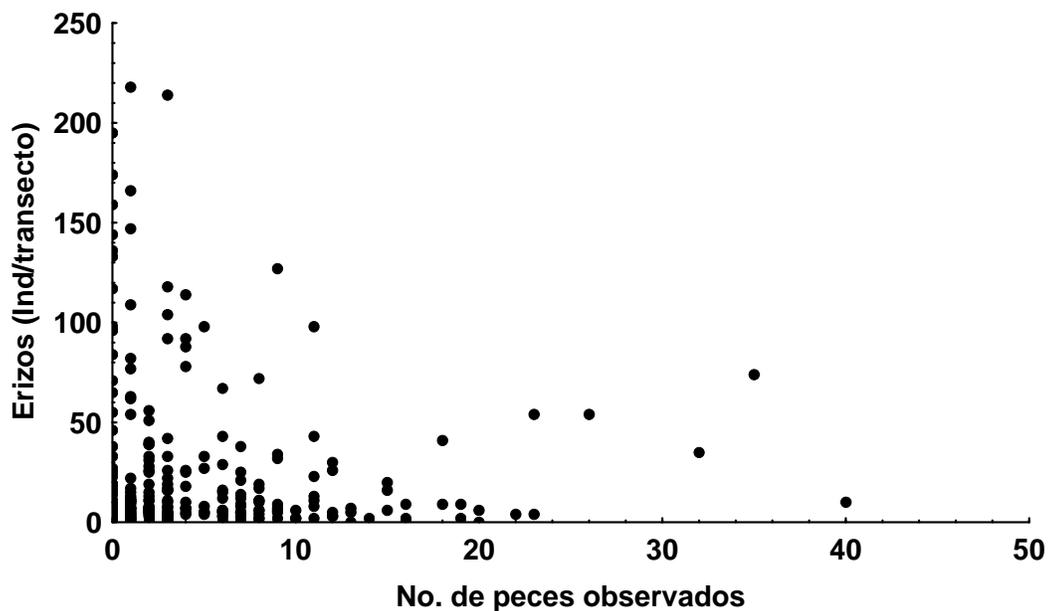


Figura 27.- Tendencia observada de la abundancia de erizos en relación al número de peces observados en la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo.

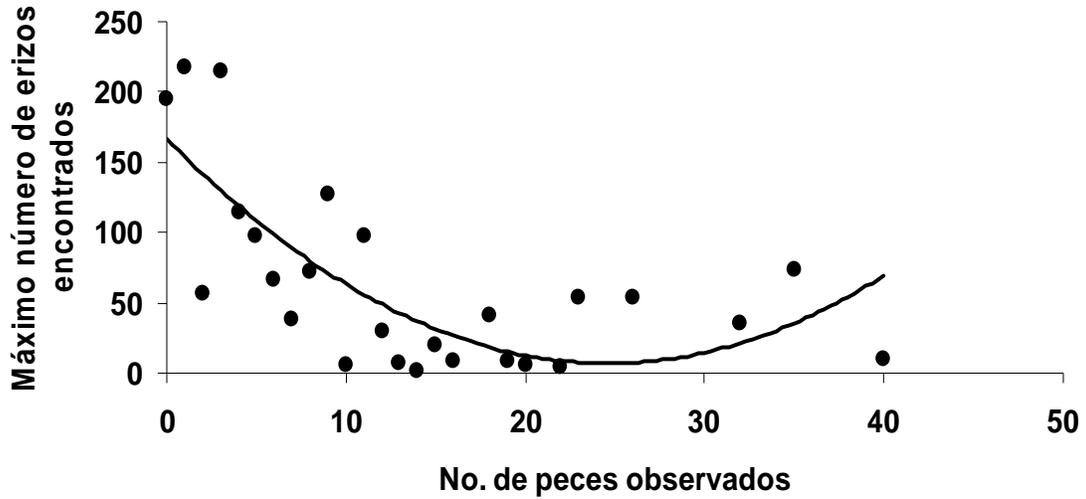


Figura 28.- Tendencia general de la abundancia máxima de erizos con respecto al número de peces observados en la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

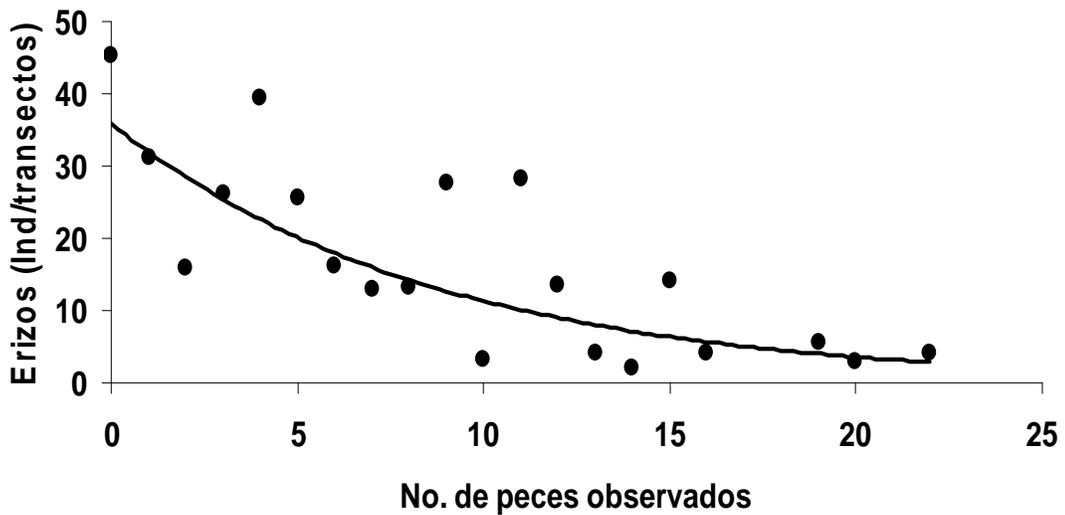


Figura 29.- Tendencia general de la abundancia promedio de erizos con respecto al número de peces observados en la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

Para la parte expuesta, la tabla de contingencia (Apendice 1b) muestra que hay una relación dependiente entre la abundancia de erizos en función de los peces depredadores y se repite el patrón que conforme aumenta la abundancia de peces, la abundancia de erizos disminuye (Fig. 30).

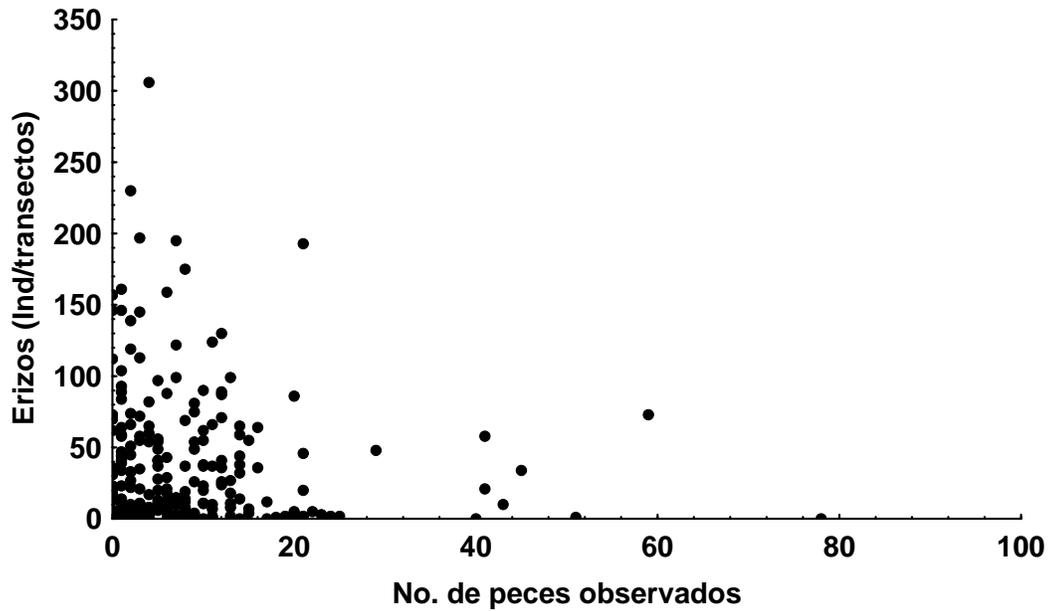


Figura 30.- Tendencia observada de la abundancia de erizos en relación al número de peces observados en la parte expuesta del archipiélago Espíritu Santo.

Los valores máximos y promedios de las abundancias de erizos contra el número de peces observados de nuevo muestran una clara tendencia a la disminución de los erizos conforme aumenta el número de peces (Fig. 31 y 32).

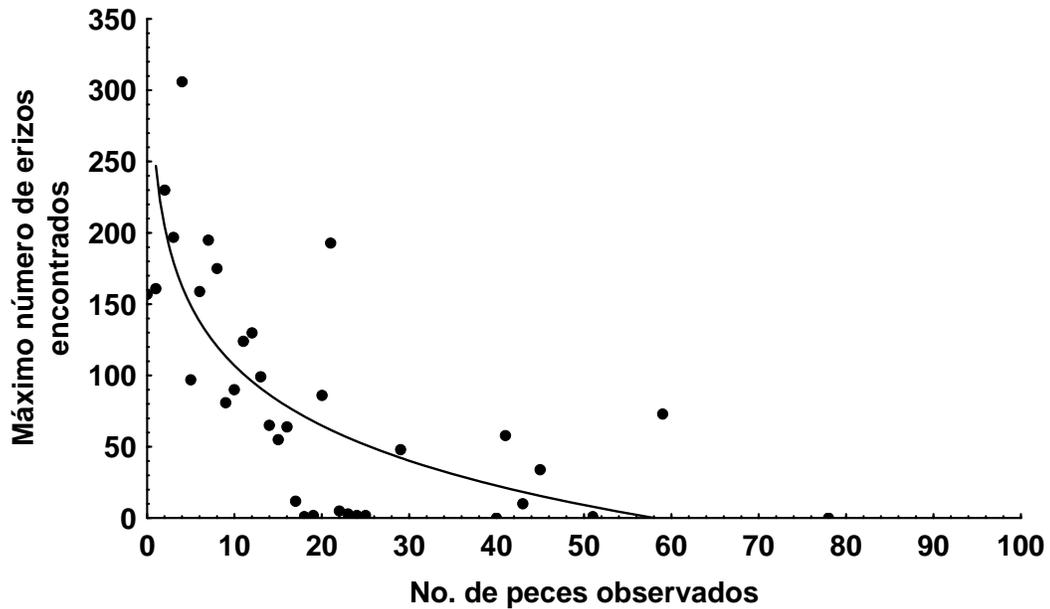


Figura 31.- Tendencia general de la densidad máxima de erizos con respecto al número de peces observados en la parte expuesta del archipiélago Espíritu Santo.

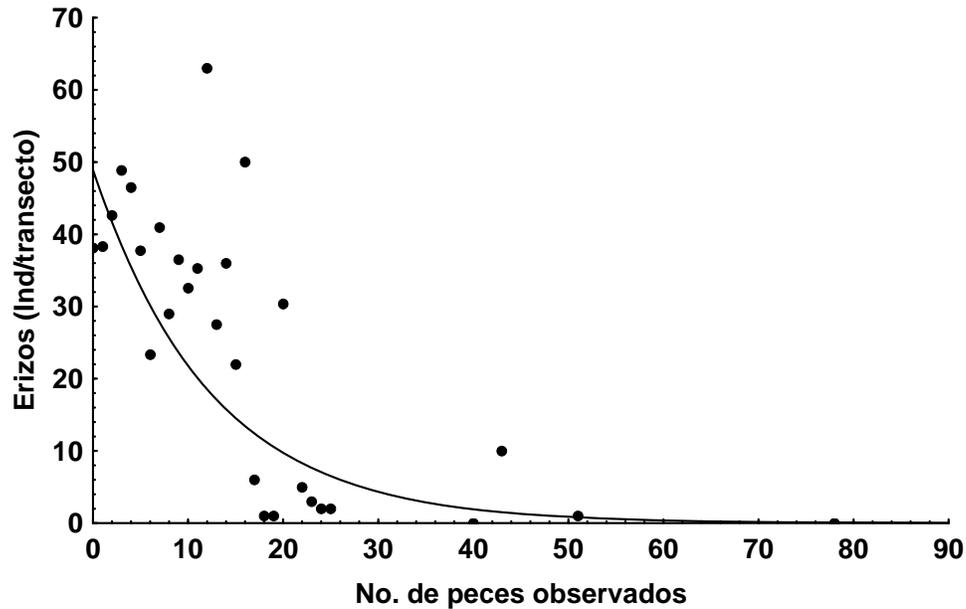


Figura 32.- Tendencia general de la densidad promedio de erizos con respecto al número de peces observados en la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

### Modelo 1 para la densidad de erizos de mar de la zona protegida.

El modelo que describe de una manera más apropiada la densidad de erizos de mar en la parte protegida de la isla estuvo compuesto por 4 variables ambientales (Tabla 7). Estas fueron la interacción del porcentaje de cobertura coralina con la heterogeneidad del fondo, la concentración de clorofila *a* y la cobertura rocosa, explicando el 67% de la devianza.

Tabla 7.- Modelo general para la densidad de erizos de mar con factores ambientales en la zona protegida del archipiélago Espíritu Santo. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.

Variable	ERNS	ERNS acumulado	g. l.	% de devianza individual	% de devianza acumulada	Valor <i>p</i>
<b>Cobertura de coralina y Heterogeneidad del fondo (bits/100m<sup>2</sup>)</b>	18.22	18.22	28.9	54	54	<0.05
<b>Concentración de Clorofila <i>a</i> (mg/m<sup>3</sup>)</b>	29.91	14.98	8.9	25.2	62	<0.05
<b>Cobertura rocosa</b>	35.66	13	8.9	11.3	67	<0.05

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina muestra la formación de dos grupos ( $X^2 = 1292.86$ ,  $p < 0.05$ ), el primero conformado por *Tripneustes depressus* y *Toxopneustes roseus* que fue mucho más abundante a lo largo del gradiente ambiental, mientras que el segundo grupo fue compuesto por el resto de las especies analizadas presentando densidades bajas en comparación al grupo anterior (Fig. 33).

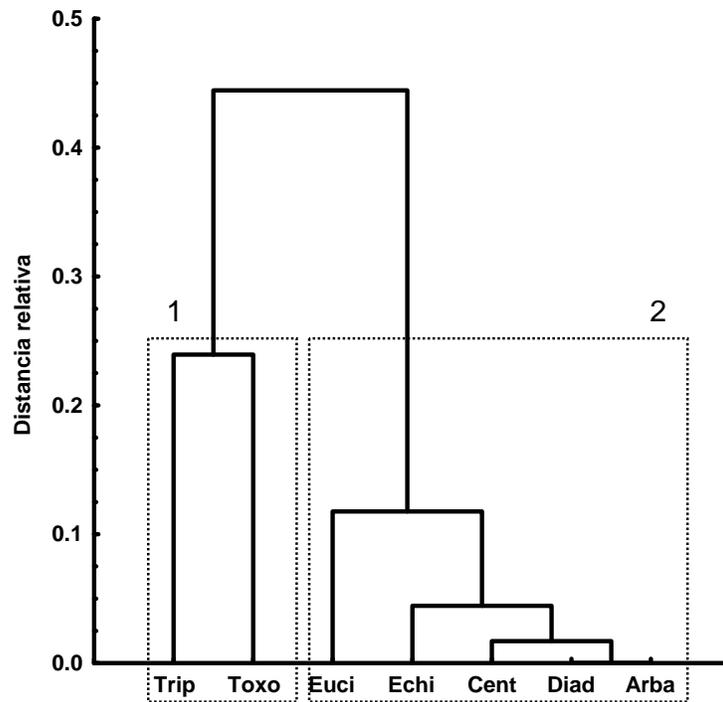


Figura 33.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó una densidad promedio de  $9.4 \pm 0.9$  por unidad de muestreo, siendo mayores sus densidades cuando la cobertura coralina aumenta (Fig. 34).

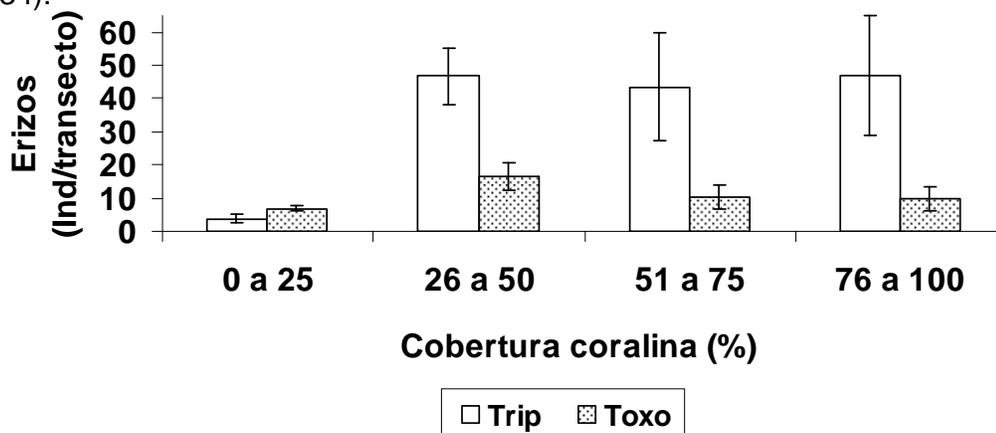


Figura 34.- Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Trip = *Tripneustes depressus* y Toxo = *Toxopneustes roseus*.

El segundo grupo presentó densidades relativamente bajas en comparación al anterior (promedio de  $1.5 \pm 0.1$  individuos por transecto), siendo *Eucidaris thouarsii* la especie dominante a través del gradiente ambiental. Particularmente se observa una disminución en las densidades de las especies cuando la cobertura coralina es menor o cuando presenta los valores más altos (Fig. 35).

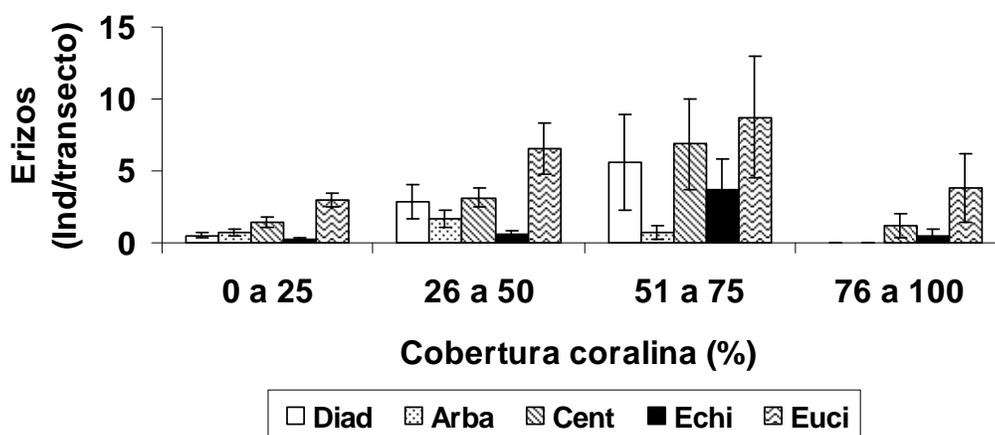


Figura 35.- Densidad del segundo grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Diad = *Diadema mexicanum*, Arba = *Arbacia incisa*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Echi = *Echinometra vanbrunti* y Euci = *Eucidaris thouarsii*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la concentración de clorofila *a* en superficie muestra la formación de dos grupos ( $X^2 = 164.6$   $p < 0.05$ ), el primero compuesto por *Toxopneustes roseus*, *Diadema mexicanum*, *Echinometra vanbrunti* y *Centrostephanus coronatus*. El segundo conformado por *Tripneustes depressus*, *Eucidaris thouarsii* y *Arbacia incisa* (Fig. 36).

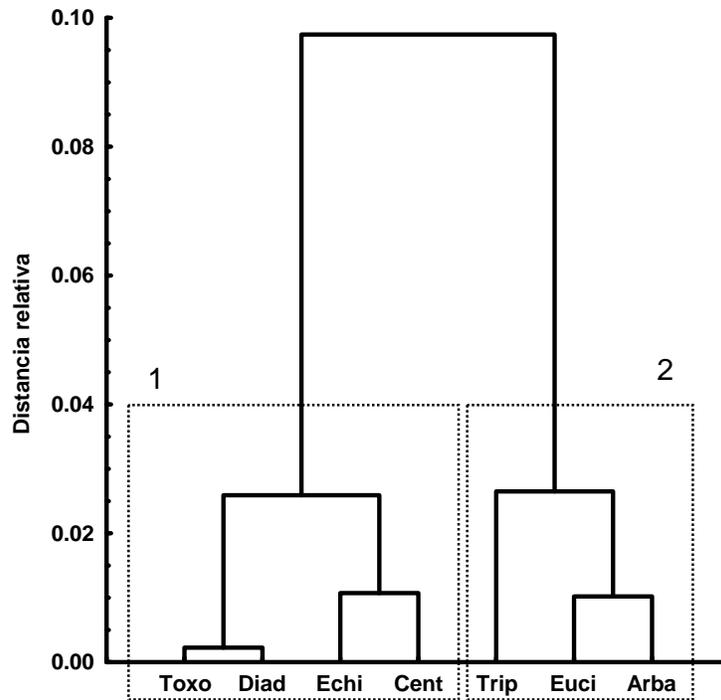


Figura 36.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la concentración de clorofila *a* en superficie para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $2.8 \pm 0.2$  individuos por unidad de muestreo, donde *Toxopneustes roseus* abundo. También se observa que la proporción en las densidades de las diferentes especies es similar en todo el gradiente ambiental. (Fig. 37).

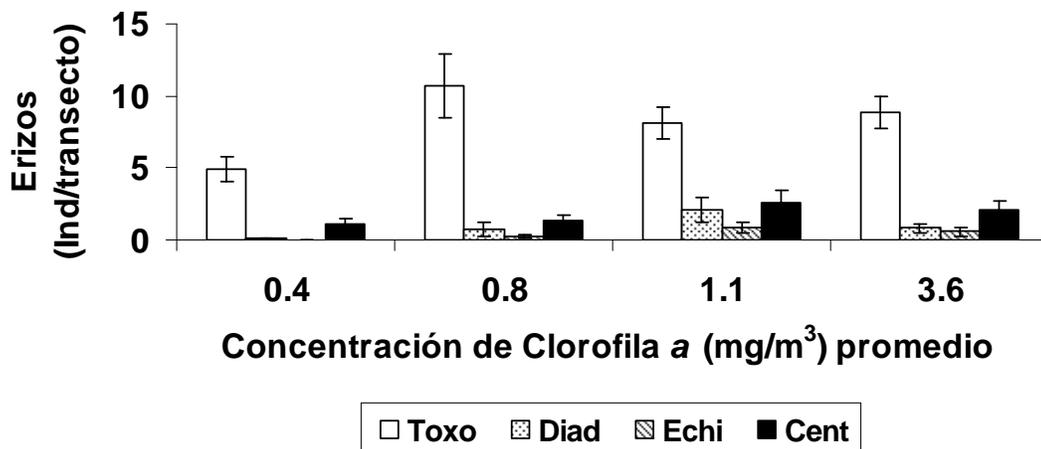


Figura 37.- Densidad del primer grupo en función de la concentración de clorofila a en superficie para la parte protegida del archipiélago. Toxo = *Toxopneustes roseus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Echi = *Echinometra vanbrunti* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El segundo grupo, presentó una densidad promedio de  $5.0 \pm 0.6$  individuos por transecto, aumentando conforme la concentración de clorofila a en superficie es mayor. Este patrón se ve más claron en la densidad de *Tripneustes depressus* (Fig. 38).

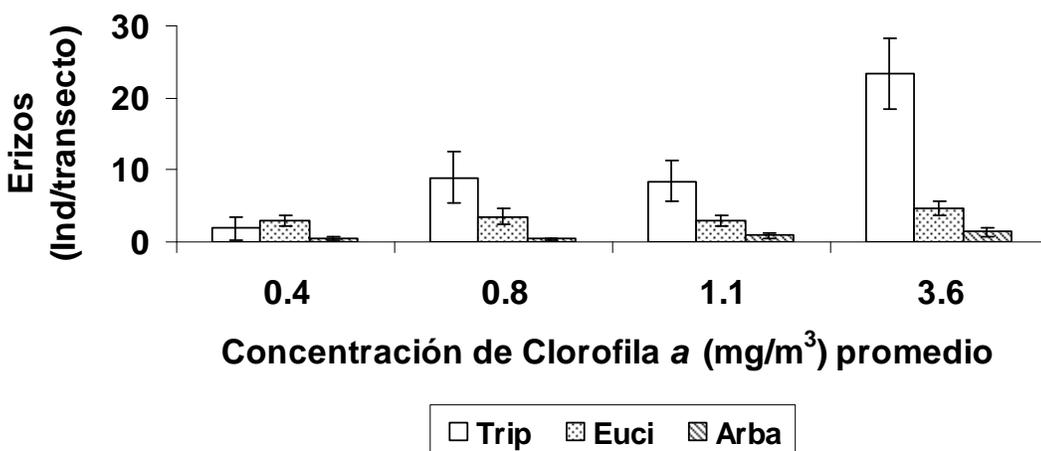


Figura 38.- Densidad del segundo grupo en función de la concentración de clorofila a en superficie para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo muestra la formación de dos grupos ( $X^2 = 271.5$ ,  $p < 0.05$ ), el primero conformado por *Diadema mexicanum* y *Tripneustes depressus* y el segundo por el resto de las especies observadas en el estudio (Fig. 39).

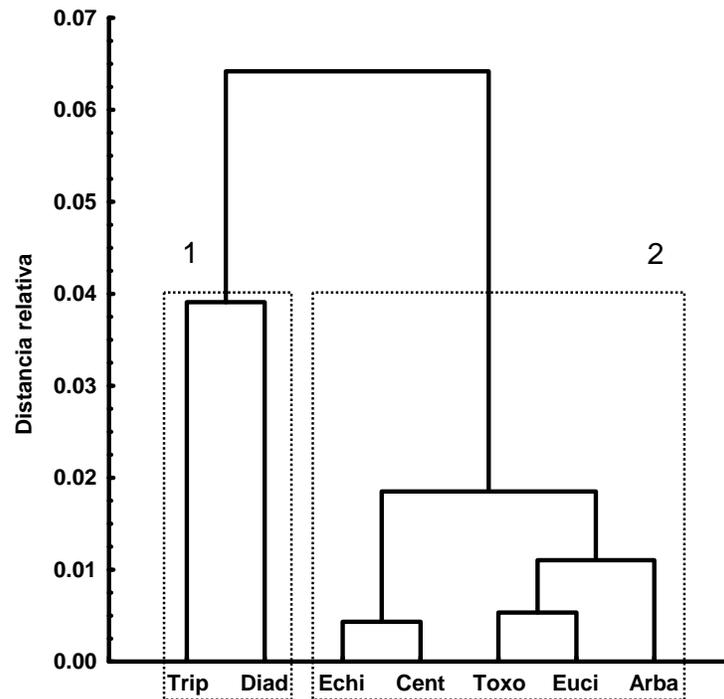


Figura 39.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó una densidad promedio de  $5.8 \pm 0.9$  individuos por unidad de muestreo, mostrando un incremento en sus densidades conforme la heterogeneidad del fondo es mayor, esta tendencia fue más clara en *Tripneustes depressus* (Fig. 40).

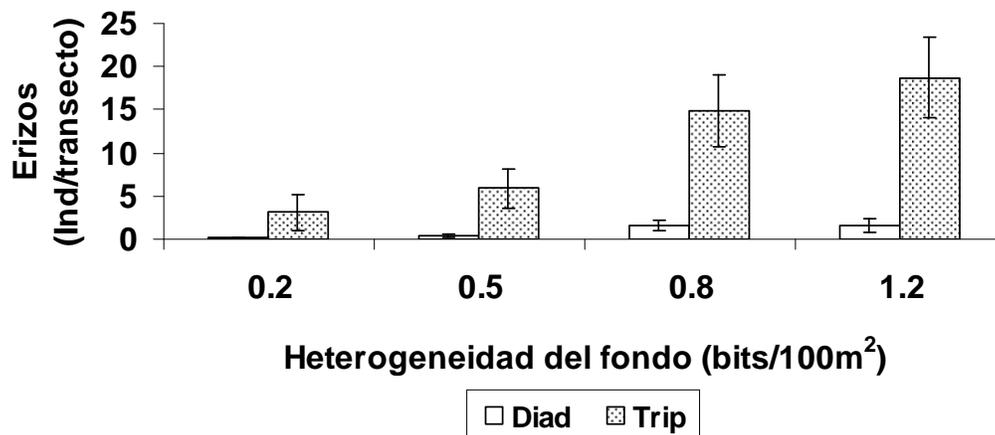


Figura 40.- Densidad del primer grupo en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Diad = *Diadema mexicanum* y Trip = *Tripneustes depressus*.

El segundo grupo presentó un promedio de  $2.9 \pm 0.2$  individuos por transecto, por debajo del grupo anterior, y *Toxopneustes roseus* fue la especie dominante a través del gradiente ambiental. Finalmente se observa que la proporción en las densidades de las diferentes especies son también similares a lo largo del gradiente (Fig. 41).

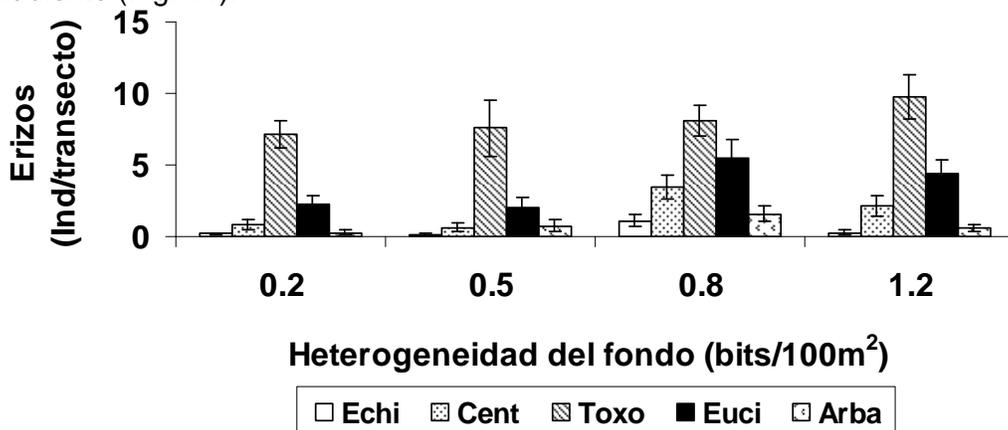


Figura 41.- Densidad del segundo grupo en función de la heterogeneidad del fondo para la parte protegida del archipiélago Espíritu Santo. Echi = *Echinometra vanbrunti*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Euci = *Eucidaris thouarsii* y Arba = *Arbacia incisa*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa muestra la formación de dos grupos ( $X^2 = 56.4$ ,  $p < 0.05$ ), el primero compuesto por *Echinometra vanbrunti* y *Arbacia incisa*, el segundo compuesto por *Eucidaris thouarsii*, *Diadema mexicanum*, *Toxopneustes roseus* y *Centrostephanus coronatus* (Fig. 42).

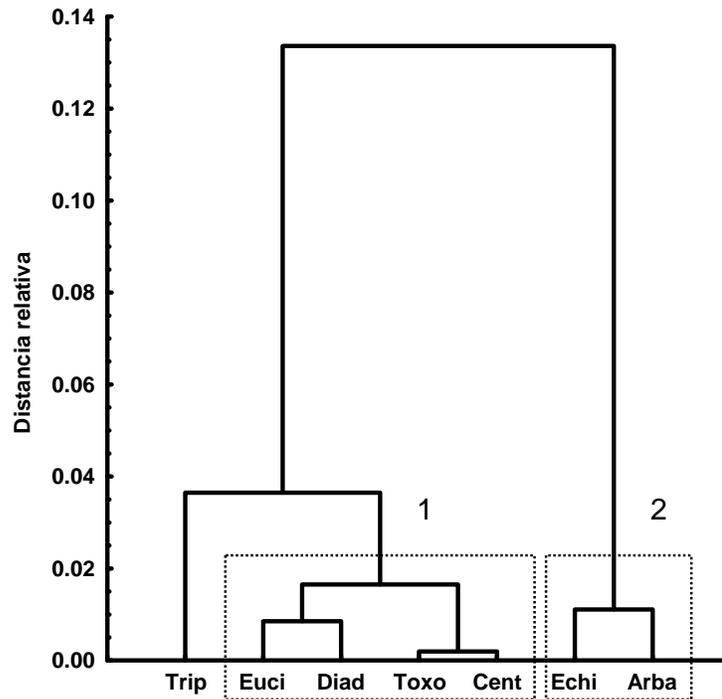


Figura 42.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa para la parte protegida del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo muestra una densidad promedio de  $3.6 \pm 0.3$  individuos por unidad de muestreo, y se observa como la densidad de *Toxopneustes roseus* es siempre mayor que el resto de las especies y que la densidad de *Eucidaris thouarsii* disminuye conforme aumenta la cobertura rocosa (Fig. 43).

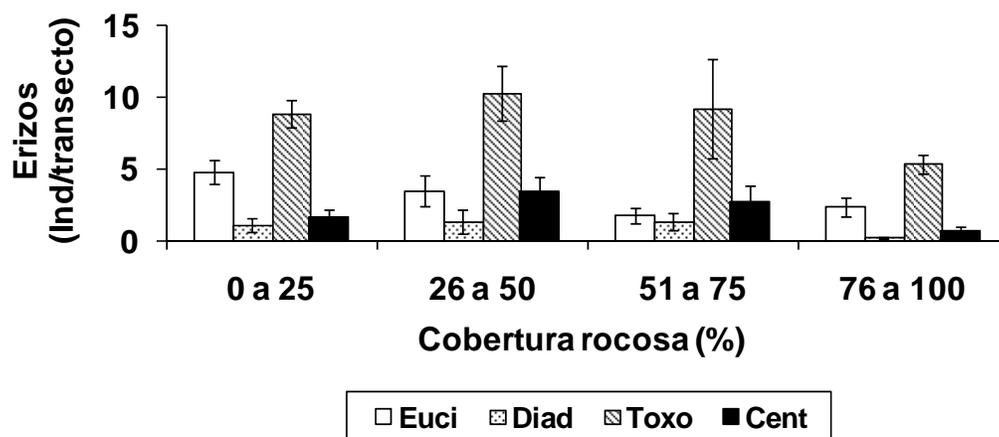


Figura 43.- Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte protegida del archipiélago. Euci = *Eucidaris thouarsii*, Diad = *Diadema mexicanum*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El segundo grupo muestra una densidad promedio de  $0.6 \pm 0.1$  individuos por transecto, siendo relativamente bajas sus densidades a través del gradiente ambiental. La especie dominante fue *Arbacia incisa* (Fig. 44).

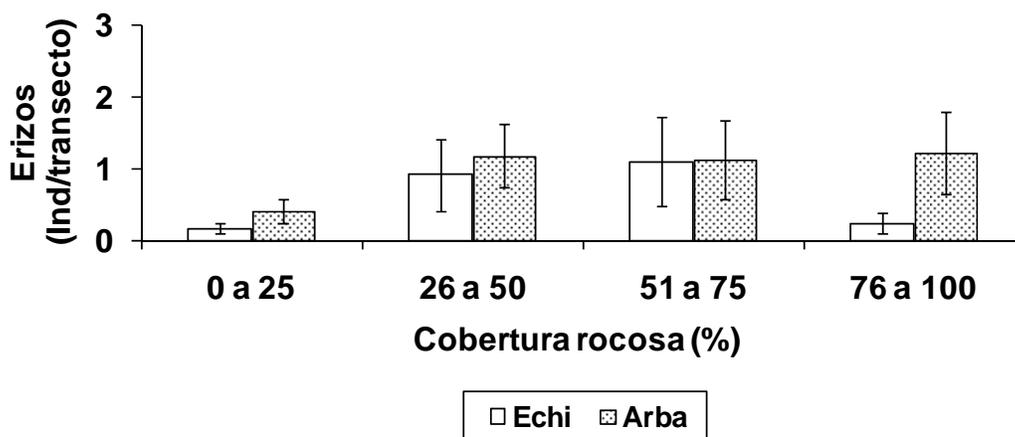


Figura 44.- Densidad del segundo en función de la cobertura rocosa para la parte protegida del archipiélago. Echi = *Echinometra vanbrunti* y Arba = *Arbacia incisa*.

## Modelo 2 para la densidad de erizos de mar de la zona protegida.

Con respecto a los factores biológicos que presentaron una relación negativa con la densidad de erizos, la abundancia de la familia Balistidae, la interacción entre la densidad de *Balistes polylepis* y *Halichoeres notospilus* fueron las variables con mayor efecto, explicando el 11.6 de la devianza (Tabla 8).

Tabla 8.- Variables biológicas más importantes dentro del modelo general de la densidad de erizos de mar en la zona protegida del Archipiélago. El signo negativo en la devianza hace referencia a una relación negativa con la densidad de erizos. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.

Variable	ERNS	ERNS acumulado	g. l.	% de devianza individual	% de devianza acumulada	Valor $p$
Densidad de la Familia Balistidae y Densidad de <i>Halichoeres chierchiaie</i>	36.69	36.69	28.6	-9.19	-9.19	<0.05
Densidad de <i>Balistes polylepis</i>	39.774	35.74	8.6	-1.33	-11.6	<0.05

### **Modelo 1 para la densidad de erizos de mar en la zona expuesta.**

El modelo que describe de manera más apropiada la densidad de las especies de erizos en la parte expuesta del archipiélago estuvo conformado por cuatro variables abióticas, siendo la temperatura superficial del mar la que afecta en mayor proporción la densidad de erizos, seguida de la cobertura coralina, la heterogeneidad del fondo y finalmente la cobertura rocosa. El modelo explicó el 43.4% de la devianza. (Tabla 9).

Tabla 9.- Modelo general para la densidad de erizos de mar de la zona expuesta del Archipiélago Espíritu Santo. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.

<b>Variable</b>	<b>ERNS</b>	<b>ERNS acumulado</b>	<b>gl</b>	<b>% de devianza individual</b>	<b>% de devianza acumulada</b>	<b>Valor <math>p</math></b>
<b>TSM</b>	37.7	37.7	8.9	22.4	22.4	<0.05
<b>Cobertura Coralina</b>	40.1	31.8	8.9	17.7	34.3	<0.05
<b>Heterogeneidad del fondo (bits/100m<sup>2</sup>)</b>	43.7	27.4	8.7	10.4	43.4	<0.05
<b>Cobertura Rocosa</b>	44.1	24.7	8.9	9.63	48.9	<0.05

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la temperatura muestra la formación de dos grupos ( $X^2=50.7$ ,  $p<0.05$ ), el primero compuesto por *Tripneustes depressus*, *Eucidaris thouarsii*, *Toxopneustes roseus* y *Echinometra vanbrunti*, el segundo conformado por *Diadema mexicanum* y *Centrostephanus coronatus* (Fig. 45).

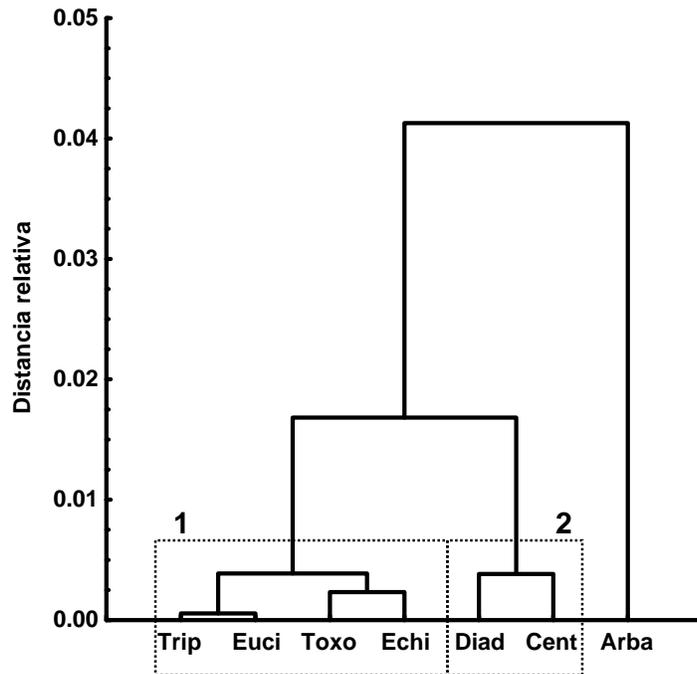


Figura 45.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo presentó un promedio de  $5.5 \pm 0.4$  individuos por unidad de muestreo, y se aprecia como la densidad de erizos aumenta conforme la temperatura es mayor (Fig. 46).

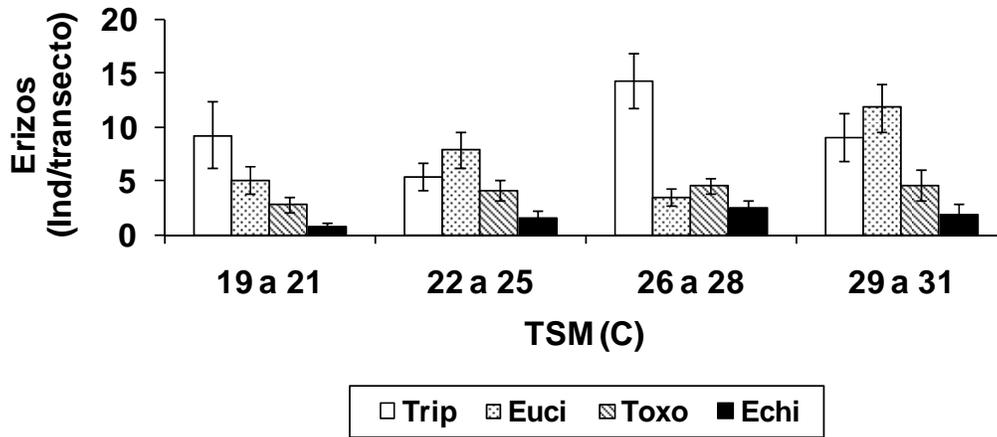


Figura 46.- Densidad del primer grupo en función de la Temperatura superficial de mar (TSM) para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Toxo = *Toxopneustes roseus* y Echi = *Echinometra vanbrunti*.

El segundo grupo presentó un promedio de  $4.8 \pm 0.5$  individuos por transecto tendiendo a aumentar su densidad conforme la temperatura es mayor, siendo siempre las densidad de *Centrostephanus coronatus* mayor a *Diadema mexicanum* (Fig. 47).

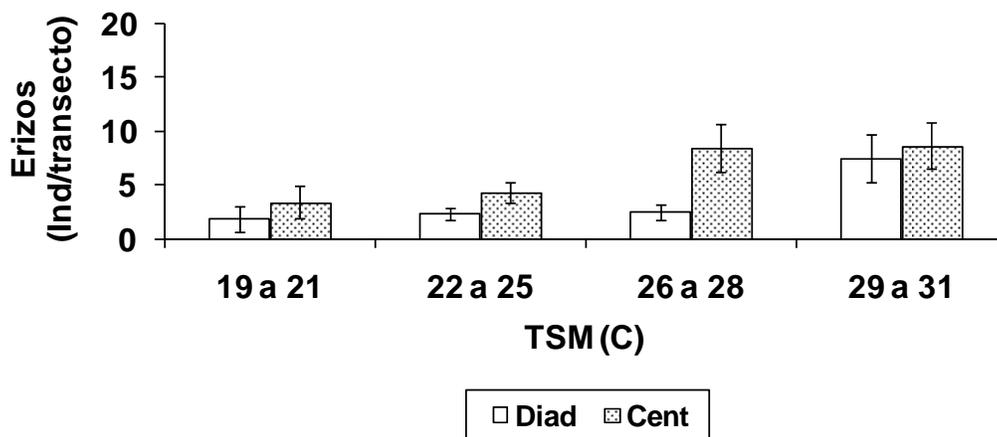


Figura 47.- Densidad del segundo grupo en función de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) para la parte expuesta del archipiélago. Diad = *Diadema mexicanum* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina muestra la formación de dos grupos ( $X^2= 154.7$ ,  $p<0.05$ ) el primero por *Tripneustes depressus*, *Eucidaris thouarsii*, *Diadema mexicanum* y *Centrostephanus coronatus*, el segundo por *Echinometra vanbrunti* y *Arbacia incisa* (Fig. 48).

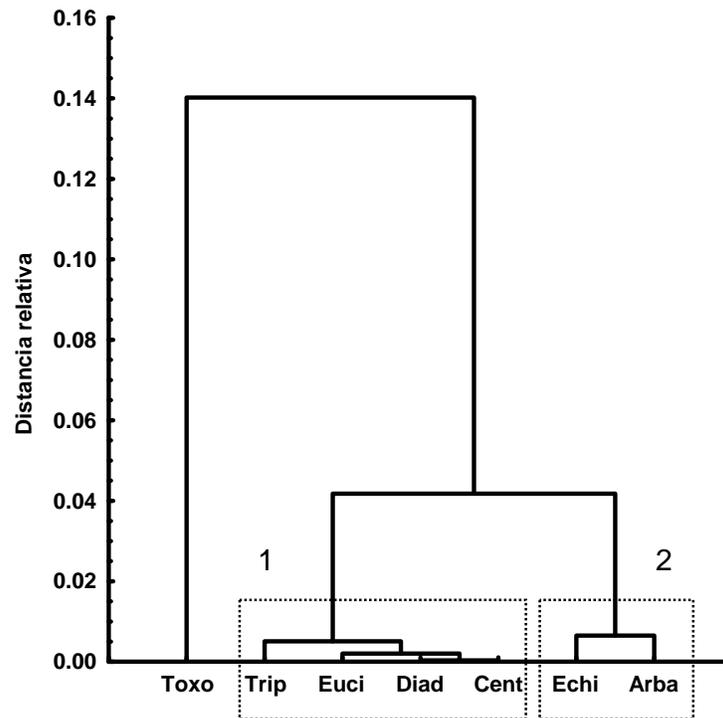


Figura 48.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura coralina para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El primer grupo mostró una densidad promedio de  $6.5 \pm 0.5$  por unidad de muestreo. Se observa un incremento en la densidad de las especies conforme el gradiente ambiental, ya que la densidad de las diferentes especies aumenta conforme la cobertura coralina es mayor (Fig. 49).

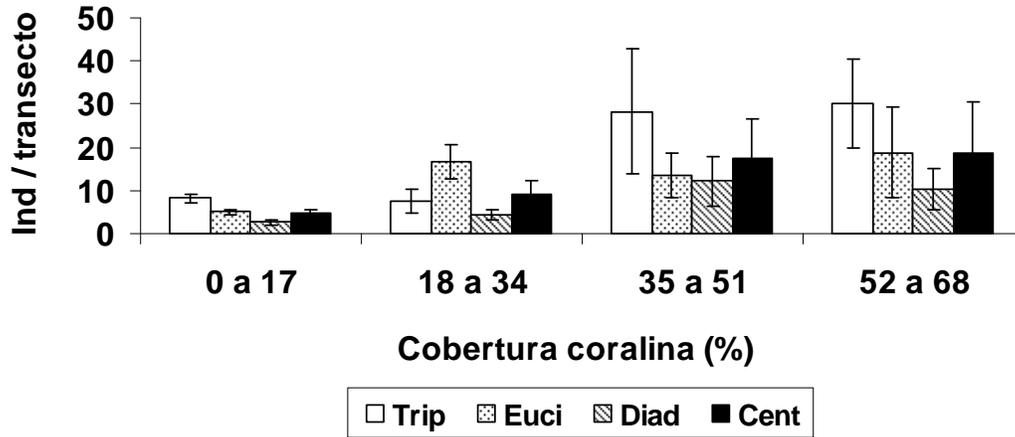


Figura 49.- Densidad del primer grupo en función de la cobertura coralina para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Diad = *Diadema mexicanum* y Cent = *Centrostephanus coronatus*.

El segundo grupo presentó un promedio de  $3.3 \pm 0.4$  individuos por transecto, siendo sus densidades similares a través del gradiente ambiental y menores al primer grupo. La densidad de *Arbacia incisa* siempre es mayor a *Echinometra vanbrunti* (Fig. 50).

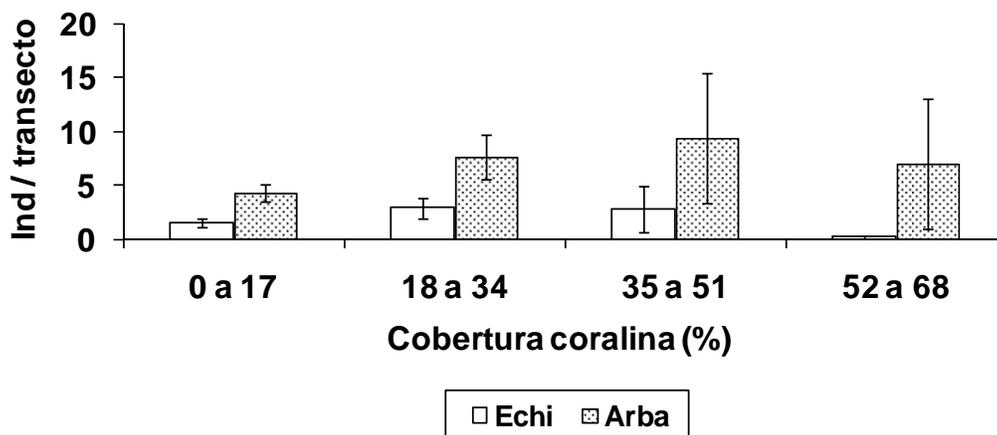


Figura 50.- Densidad del segundo grupo en función de la cobertura coralina en la parte expuesta del archipiélago. Echi = *Echinometra vanbrunti* y Arba = *Arbacia incisa*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa muestra la formación de dos grupos ( $\chi^2= 38.26$ ,  $p<0.05$ ) el primero compuesto por *Tripneustes depressus*, *Toxopneustes roseus*, *Eucidaris thouarsii* y *Echinometra vanbruntii* y el segundo por *Diadema mexicanum* y *Centrostephanus coronatus* (Fig. 51).

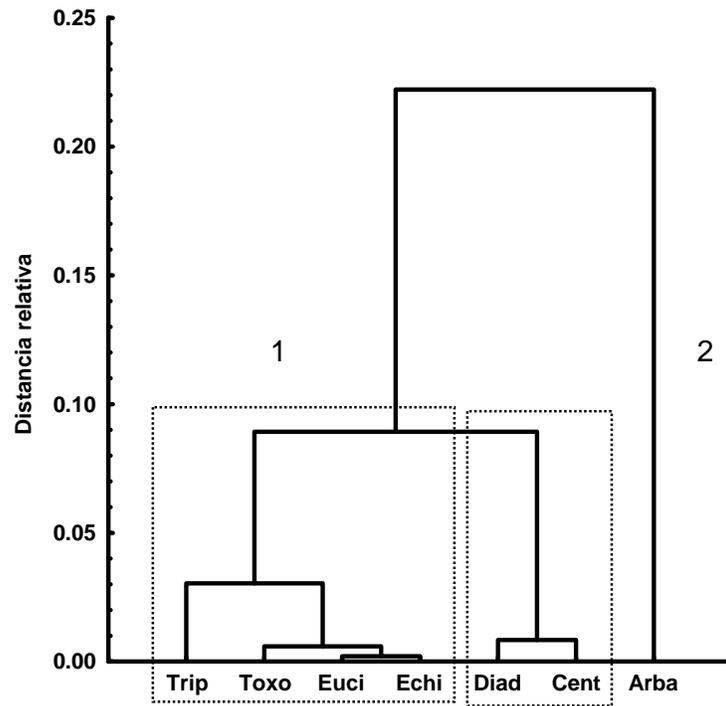


Figura 51.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la cobertura rocosa para la parte expuestas del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

El árbol de similitud obtenido a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo mostró la formación de un solo grupo que incluye, con excepción de *Echinometra vanbrunti*, a todas las especies observadas dentro del estudio, con una densidad promedio de  $5.8 \pm 0.3$  individuos por transecto (Fig. 52).

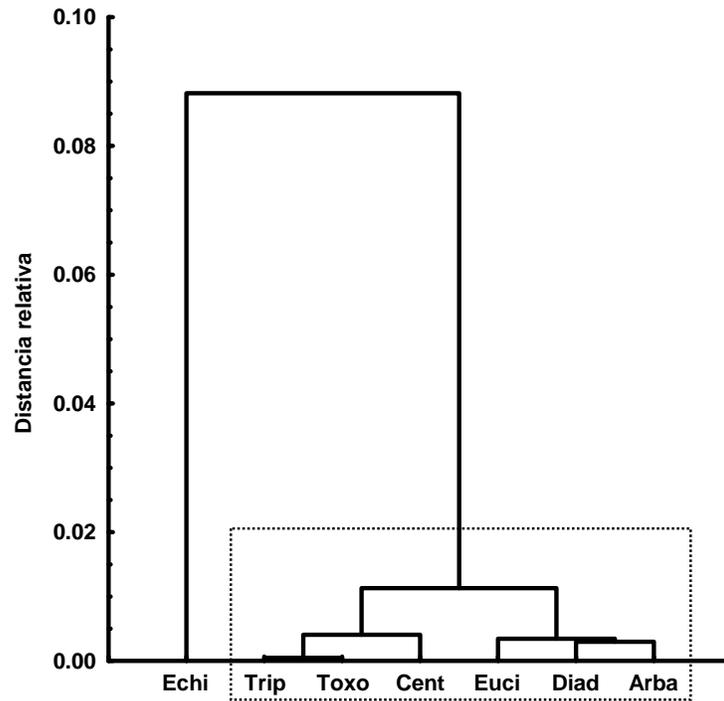


Figura 52.- Árbol de similitud resultante a partir del análisis de sobreposición de nicho en función de la heterogeneidad del fondo para la parte expuesta del archipiélago. Trip = *Tripneustes depressus*, Diad = *Diadema mexicanum*, Euci = *Eucidaris thouarsii*, Cent = *Centrostephanus coronatus*, Toxo = *Toxopneustes roseus*, Echi = *Echinometra vanbrunti*, Arba = *Arbacia incisa*.

## Modelo 2 para la densidad de erizos de mar en la zona expuesta.

Dentro de las variables de depredación la diversidad de peces fue la que tuvo mayor influencia en la densidad de erizos de mar, seguida de la abundancia de peces en general y finalmente la abundancia de las familias Diodontidae y Chaetodontidae (tomadas como un todo). Todas las variables fueron significativas y presentaron una relación negativa con la densidad de erizos de mar. El modelo explicó el 13.4% de la devianza (Tabla 10).

Tabla 10.- Variables biológicas más importantes dentro del modelo general de la densidad de erizos de mar en la zona expuesta del Archipiélago. El signo negativo en la devianza hace referencia a una relación negativa con la densidad. ERNS = Estimador de Riesgo No Sesgado, gl = grados de libertad.

Variable	ERNS	ERNS acumulado	gl	% de devianza individual	% de devianza acumulada	Valor <i>p</i>
Diversidad de peces (bits/Ind)	46.8	46.8	8.9	-4.1	-4.1	<0.05
Densidad de Peces	46.9	44.4	8.9	-3.83	9.1	<0.05
Densidad de la familia Diodontidae y Chaetodontidae	47.1	42.3	8.9	-3.64	-13.4	<0.05

## DISCUSIÓN

¿Que factores son los que regulan la abundancia de los organismos? Esta es una de las preguntas cruciales en la ecología (Krebs, 1985). El esquema general sugiere una serie de variables (bióticas y abióticas) que se interrelacionan y actúan como un todo sobre la abundancia, y los estudios se han enfocado en procesos como la reproducción, el reclutamiento o factores como el ambiente así como relaciones entre especies como la competencia y la depredación (Cameron & Schroeter 1980; McClanahan, 1999; Warren, 2003).

Particularmente en el ambiente marino y específicamente en el grupo de los erizos de mar, debido a sus hábitos bentónicos se sugiere que las variables ambientales asociadas al fondo juegan un papel importante en la abundancia y distribución de las especies (Dumas *et al.*, 2007), además al ser en su mayoría consumidores primarios, sus hábitos alimenticios pueden llegar a determinar su distribución y abundancia (Alves *et al.*, 2001). Por otro parte la influencia de los depredadores parece ser de gran importancia para analizar la abundancia de erizos, a tal grado que pueden ser utilizados como indicadores de los efectos de la pesca comercial dentro de un área natural protegida (Lafferty, 2004).

Está bien documentado que la densidad de erizos de mar es muy variable en el espacio y tiempo (Tuya *et al.*, 2004; Clemente *et al.*, 2007), por lo que la relación de todos estos factores para predecir la abundancia de las especies no siempre es directa (Alves *et al.*, 2001). Eso dificulta contestar la pregunta inicialmente planteada y promueve la búsqueda de nuevas técnicas que sean apropiadas para responderla.

Este trabajo maneja dos aspectos: variables abióticas (referentes a describir el hábitat, como la cobertura de diferentes tipos de fondo como roca, arena o coral) y variables biológicas (que en este caso se refiere a la abundancia de los peces depredadores de erizos).

## VARIABLES AMBIENTALES

### Cobertura coralina

Este trabajo demuestra que existe un mayor efecto de las variables ambientales sobre la densidad de erizos de mar en comparación con el que ejerce el ensamblaje de peces depredadores (Tabla 4 y 5). La cobertura coralina influye en mayor medida sobre la densidad de erizos de mar que el resto de las variables analizadas, teniendo un efecto positivo (Tabla 4); esto resulta congruente con la literatura donde se describe que la abundancia de macroinvertebrados es alta en habitat rocosos y coralinos dentro del Golfo de California, ya que estas proporcionan sustrato y refugio (James, 2000; Herrero-Pérezrul, 2008). Por otra parte cuando se discute con base en especies directamente asociadas al coral, como *Diadema mexicanum*, *Centrostephanus coronatus* y *Eucidaris thouarsii* que normalmente son abundantes en arrecifes coralinos (Toro-Farmer *et al.*, 2004; Herrera-Escalante *et al.*, 2005) ellas fueron agrupadas dentro de un grupo por el análisis de sobreposición de nicho ya que presentaron las mayores densidades con respecto al resto de las especies analizadas, y sus números fueron más altos cuando la cobertura coralina es “intermedia” y baja cuando la cobertura fue menor (0 a 25%, Fig. 7), mostrando que el efecto es positivo.

En contraste, el segundo grupo formado (Fig. 8) no muestra un patrón claro en la densidad, lo cual resulta congruente cuando se conoce que el ambiente en el que se desarrollan se encuentra poco relacionado a la presencia de coral. Por ejemplo *Toxopneustes roseus* muestra una distribución más asociada a sustratos mixtos con arena (González-Medina *et al.*, 2006). Mientras que *Echinometra vanbrunti* y *Arbacia incisa* se encuentran asociadas a hábitats rocosos intermareales y acantilados (Hooker *et al.*, 2005; Vallejo, 2007), lo que explicaría por qué son poco abundantes en sustratos coralinos.

Particularmente en el Archipiélago Espíritu Santo la cobertura coralina representó el 10% del sustrato lo cual no parecería sustancial para definir la abundancia de los erizos, o al menos inferir en relevancia a la cobertura rocosa (35%). Sin embargo, el coral siempre estuvo presente dentro de los sitios de estudio y generó un tipo especial de habitat en el archipiélago.

## Temperatura

La temperatura fue el segundo factor de mayor importancia sobre la densidad de erizos de mar al presentar un valor de devianza relativamente alto y afectar de manera positiva (Tabla 4).

Las especies que conforman el primer grupo (Fig. 9 y 10) mostraron una mayor densidad cuando la temperatura fue alta, lo que coincide con el hecho es que estas especies son afines a aguas someras tropicales y subtropicales (Benítez-Villalobos *et al.*, 2008), y aunque los estudios de los efectos de la temperatura sobre la abundancia de erizos de mar adultos mencionan básicamente que la influencia de la temperatura es indirecta, al afectar de manera negativa la cobertura de coral vivo, que se traduce en un aumento poblacional de especies como *Diadema mexicanum* (Glynn, 1990). Este grupo muestra una tendencia gradual a aumentar sus densidades conforme la temperatura es mayor (Fig. 10) lo que indica que este factor parece afectar de manera directa.

En contraste el segundo (Fig. 11) mostró una densidad relativamente mayor al anterior y una alta variación en sus densidades, y debido a que las tres especies (*Toxopneustes roseus*, *Tripneustes depressus* y *Eucidaris thowarsii*) son las más abundantes en el área de estudio (Rojero-León; 2009; Guzmán-Méndez, 2009, Tabla 2). Todo ello indica que las condiciones de temperatura en el archipiélago Espíritu Santo son apropiadas para ellas. Por ejemplo, Tegner y Dayton (1993) sugieren que una anomalía positiva en la temperatura en 1960 promovió el crecimiento de larvas de la especie *Strongylocentrotus droebachiensis* dando como resultado un intenso reclutamiento y la aparición de grandes poblaciones adultas seis años después. Bajo este contexto se sabe que el éxito en la reproducción de equinodermos se encuentra íntimamente ligada a la temperatura (Himmelman, 1986) o la disponibilidad de alimento al ser las algas su principal fuente de alimento (Brown-Saracino *et al.*, 2007). Así Herrera-Escalante, (2005) muestra como la estrella de mar *Phataria unifascialis* tiene 2 picos reproductivos en un periodo anual sin embargo, la especie tiene desoves a lo largo del año que puede ser reflejo de las condiciones optimas para su reproducción, y considerando que tanto esta especie como los erizos que mostraron una alta variación en sus densidades, son las especies de equinodermos conspicuos más abundantes en la parte sur del Golfo de California, es evidente que la temperatura

es un factor de gran importancia en la variación de la densidad de erizos de mar en el archipiélago Espíritu Santo.

#### Heterogeneidad del fondo y abundancia de *Bodianus diplotaenia*

El tercer factor que influyó sobre la densidad de erizos fue la interacción entre la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia*, siendo un efecto positivo (Tabla 4). El hecho de ser dos variables interactuando, implica otro tipo de consideraciones y el efecto muestra ambas facetas (Fig. 13 y 14); por una parte un incremento en la densidad de erizos ante la heterogeneidad del fondo, mientras que por otra, una disminución ante la presencia de *Bodianus* y en el análisis de nicho se muestra de manera similar como los erizos son más abundantes bajo condiciones de alta heterogeneidad y baja abundancia de depredadores.

La heterogeneidad puede ser descrita como la complejidad del hábitat en virtud de los diferentes tipos de fondo que se presentan, y se espera que a mayor heterogeneidad de hábitat, la densidad de erizos de mar sea mayor ya que por una parte favorece la ocupación de nichos para los erizos debido a la presencia de macroalgas y tapetes algales que ofrecen alimento (Valentine & Edgar, 2010) y pueden permitir la coexistencia de varias especies y la relativa alta densidad de erizos. Los hábitats más complejos promueven la sobrevivencia de reclutas y juveniles (Tomas *et al.*, 2004) y ello probablemente contribuya a la alta densidad de adultos (Clemente *et al.*, 2007). También, la disponibilidad de refugio puede ser mayor al haber presencia de coral y rocas que sirvan para guarecerse ante depredadores (Sala & Zabala, 1996), por ejemplo Benedetti-Cecchi (1995) describe cómo la disponibilidad de refugio en la costa oeste del Mediterráneo favorece la creación de blanquiales dominados por algas coralinas y producto del forrajeo de erizos. Esto ocurre debido a que una mayor disponibilidad de refugio permite la presencia de erizos que pueden alimentarse de las algas y esconderse a la vez de sus depredadores. Hay que recordar que en conjunto con la heterogeneidad del fondo, la densidad de *Bodianus diplotaenia* fue otra de las variables que influyó en la densidad de erizos de mar (Tabla 4). De forma individual, la abundancia de esta especie presenta una relación negativa con la

densidad de erizos (Fig. 13 y 14) sin embargo, al incorporarlo dentro del modelo y por el efecto de interacción conjunto con la heterogeneidad del fondo cambia a tener una relación positiva. Y aunque el análisis de traslape de nicho muestra que las especies de erizos en general no se encuentran en densidades altas ante la presencia de este depredador. Y los estudios muestran una relación negativa de este depredador con la densidad de erizos (Ruttenberg, 2001), la disponibilidad de refugio en el archipiélago permite una alta densidad de erizos ante la presencia de este depredador.

Finalmente, aunque este comportamiento no fue analizado en el presente trabajo, existen estudios que analizan el comportamiento de resiliencia de algunas especies de erizos con respecto al refugio. Nelson & Vance (1979) describen como *Centrostephanus coronatus* sale de su refugio durante la noche para alimentarse en áreas cercanas y regresa una vez terminada su actividad alimentaria como estrategia para evadir a los depredadores. De esta manera la protección conferida a través de la heterogeneidad del hábitat no solo podría ayudar a describir la densidad de erizos de mar, si no inclusive proporcionar información valiosa acerca de la estructura de los ensamblajes de algas en el Archipiélago Espíritu Santo.

Finalmente, el gradiente ambiental con respecto al factor heterogeneidad del hábitat puede influir en la densidad la promover la formación de parches. Por ejemplo, hábitats menos complejos pueden significar ya sea a una menor disponibilidad de alimento o refugio, donde interacciones como la competencia sean más fuertes y que al final pueden limitar o definir la abundancia y distribución de erizos de mar (Tomas *et al.*, 2005).

#### La abundancia de peces

Se ha documentado que la depredación puede jugar un papel importante en la regulación de las poblaciones de erizos (Lafferty, 2004; McClanahan, 2000; Sonnenholzner *et al.*, 2009). Sin embargo, existen estudios que refutan la importancia de esta interacción, argumentando que los efectos de la depredación solo se dan bajo ciertas condiciones muy particulares, ya que por ejemplo en hábitats templados la depredación sobre erizos no es lo suficientemente intensa

debido a la falta de depredadores claves, por lo que estos no controlan en mayor medida las poblaciones (Babcock, 1999; Andrew & Choat, 1982).

Particularmente para el Archipiélago Espíritu Santo la depredación por peces no regula en gran medida la densidad poblacional de los erizos, al obtener valores bajos de devianza (Tabla 5). Sin embargo, en la parte protegida y expuesta su relevancia aumenta ligeramente siendo de manera negativa (Tabla 8 y 10) e indica que la densidad de erizos en las dos zonas son delimitadas de manera similar por sus depredadores, ya que debido a que las variables ambientales de mayor importancia son similares en ambas partes, esto sugiere que la diferencia en la abundancia de erizos, es debido a la depredación.

Es evidente que a cierto nivel la densidad de erizos no es regulada por la abundancia de los depredadores, pero a otro nivel de abundancia, por ejemplo espacial y temporal los peces parecen regularla (Andrew & Choat, 1982) en el archipiélago. Las Figura 3, 4 y 5 evidencian una relación inversa entre la abundancia de peces depredadores y el número de erizos, aunque las observaciones muestran alta dispersión, esto puede ser reflejo de que solo controla los límites máximos y por debajo de cierta densidad de peces hay una mayor densidad de erizos dejando de influir en este atributo. Por otra parte los graficos analizan la densidad de todas las especies de erizos así como la de especies poco preferidas por los depredadores lo que posiblemente oculta una relación inversa más contrastante. Finalmente, la alta variabilidad puede ser el reflejo de que existen otros procesos fuera de la depredación que están regulando de manera más fina este atributo. Por ejemplo, Andrew & Choat, (1985) atribuyen que la gran variación en la sobrevivencia de juveniles es debido a la fuerte influencia de la sedimentación y sugiere que es importante al momento de definir los límites superiores de la abundancia de juveniles de *Evechinus chloroticus*. De ser así, los valores bajos de devianza resultantes (Tabla 5, 8 y 10) muestran como los factores de peces son poco importantes para definir la densidad de erizos de mar, sin embargo, parecen influir en su abundancia a una escala espacial y temporal.

## Abundancia de *Balistes polylepis* y de la Familia Balistidae

Dentro de las variables de depredación consideradas para el modelo general del Archipiélago y para la parte protegida, resalta que dos de los tres factores considerados se encuentran relacionados. El más importante fue la abundancia de *Balistes polylepis*, un miembro de la familia Balistidae que es una familia ampliamente distribuida en el mundo y cuyos miembros son importantes depredadores de erizos (Brown-Saracino *et al.*, 2007). En algunos sitios incluso se ha atribuido una alta densidad de erizos a la ausencia de estos depredadores (Alcoverro & Mariani, 2004). La tendencia observada en la densidad de erizos con respecto a la abundancia de este depredador es inversa (Fig. 53) y similar al patrón encontrado al comparar todos los peces depredadores con la densidad de los erizos en el estudio (Fig. 3). No hay que perder de vista que los balistidos son especies comerciales (CNP, 2009) y se ha observado que los patrones de densidad de erizos de mar se ven afectados positivamente por la extracción de depredadores de importancia comercial (Sala, 1997; Hajisamae *et al.*, 2004). De esta manera quizás la pesca en el archipiélago Espíritu Santo haya disminuido la abundancia de depredadores a tal grado que la magnitud del efecto que observamos solo sea la reminiscencia de lo que fue un efecto mayor.

El segundo factor de mayor importancia con respecto a la depredación, fue la diversidad de peces depredadores (Tabla 5 y 10). Respecto a este factor, se sabe por una parte, que un aumento en la riqueza y abundancia de depredadores puede conllevar a una disminución en la densidad de las presas (O'Gorman *et al.*, 2008). Sin embargo, existe evidencia que sugiere que la diversidad de depredadores no tiene un efecto relativamente alto como se esperaría. Byrnes *et al.* (2006) analizan la influencia de la diversidad de depredadores sobre los herbívoros en los bosques de Kelp, y muestran una baja correlación con las presas, atribuyendo este resultado a la competencia entre los depredadores. Además, Guidetti (2007) señala que la influencia de los peces depredadores sobre los erizos de mar es debida más a la densidad de los depredadores que a la riqueza *per se*.

En el del archipiélago Espíritu Santo donde la diversidad de depredadores no tiene una fuerte influencia en la disminución de las presas, las figuras 19 y 20 muestran como la densidad de las diferentes especies de erizos es similar a través del gradiente de diversidad de peces, sugiriendo poca influencia en la densidad de erizos, sin embargo es notable que las proporciones de densidad de las diferentes especies, también se conservan a través del factor diversidad, que puede ser evidencia que no influyen de tal manera que puedan reducir las poblaciones de erizos en gran magnitud, pero si tener un efecto en la estructura de la taxocenosis de erizos.

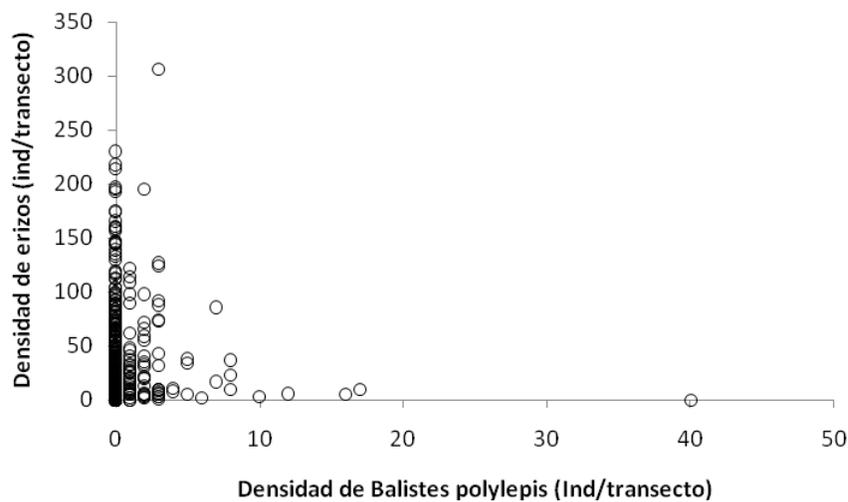


Figura 53.- Diagrama de dispersión general entre la densidad de erizos de mar y *Balistes polylepis* en el Archipiélago Espíritu Santo.

Diferencia entre la parte protegida y expuesta del archipiélago.

Con respecto a las variables ambientales que influyen en mayor medida sobre la densidad de erizos en la parte protegida y expuesta, resalta que ambas zonas comparten tres de las más importantes y todas hacen referencia al tipo de fondo (Tabla 7 y 9). Al inicio del trabajo se planteaba la idea de que la abundancia de erizos sería diferente en la parte este y oeste del archipiélago debido a su fisiografía; lo cual resulto ser cierto. No obstante los resultados muestran que aunque las variables ambientales fueron las mismas, la relevancia de estas para explicar la densidad de erizos de mar disminuye en la parte expuesta del

archipiélago y la depredación ligeramente aumenta, lo que explicaría por qué la abundancia de erizos es menor en la parte oeste. Anteriormente Guzmán-Méndez (2009) analizó la estructura de las asociaciones de equinodermos y moluscos en el archipiélago, y no encontró diferencias en la composición de especies entre ambas zonas. Sin embargo cuando se analiza la abundancia bajo el contexto de la variabilidad explicada de los modelos no es así. Algunos modelos muestran una relación dependiente entre el stress ambiental y la distribución de las presas y depredadores (Petes *et al.*, 2008) y aunque no fue objetivo de éste trabajo analizar los efectos de las variables ambientales sobre los peces depredadores, quizás debido a que el efecto de las condiciones ambientales disminuye en la parte expuesta, los factores de depredación adquieran mayor relevancia, explicando por que la abundancia de erizos de mar es menor aquí.

## RECOMENDACIONES

Resulta imposible analizar todas las variables que influyen en la densidad de erizos de mar en un solo estudio, por lo que existe una serie de factores que no se analizaron en este trabajo. Solo por mencionar algunas que se encuentran al alcance de un análisis, es posible tratar de identificar el efecto de la rugosidad del fondo, ya que es un factor descrito en la literatura como importante y de mucha influencia en los efectos de la depredación sobre las especies de erizo (McClanahan, 1999; Hereu *et al.*, 2005; Clemente *et al.*, 2007).

Además de las variables ambientales asociadas al fondo, que son las que más influyen en la densidad de erizos, hay que analizar de otra manera los efectos de los depredadores ya que con la suma de todos los efectos contemplados dentro de este trabajo, sigue existiendo un grado de incertidumbre o de variabilidad no explicada que puede ser atribuida tanto a variables ambientales como de depredación. Por ejemplo, la mayoría de las especies contempladas solo influyen en la población adulta de erizos de mar y no se contempla a aquellos peces que depredan las tallas más pequeñas de erizos (Jennings & Hunt, 2010). La competencia intra e interespecifica de los depredadores es otro factor a considerar, los estudios muestran que también cuando la diversidad es alta, la influencia sobre las presas es menor, a tal grado de no tener un efecto significativo en la estructura comunitaria de las presas (Siddon & Witman, 2004) como consecuencia de respuestas etológicas de las presas ante múltiples depredadores (Stein & Magnuson, 1976; O’Gorman *et al.*, 2008). Por último, debido a que el Archipiélago Espíritu Santo es un área natural protegida, se recomienda un seguimiento de los patrones de abundancia de tanto presas como depredadores y una futura comparación con otras áreas como Cabo Pulmo, donde la protección ha sido más prolongada y donde los efectos de la abundancia de los depredadores posiblemente jueguen un papel más importante al momento de tratar de describir la densidad de erizos de mar.

## **CONCLUSIONES**

Considerando los factores ambientales analizados, aquellos asociados al tipo de sustrato (cobertura coralina y heterogeneidad del fondo) explican de manera más apropiada los niveles de densidad de los erizos de mar que los factores de depredación en el Archipiélago Espíritu Santo.

Aunque la depredación no juega un papel importante para definir la densidad de erizos de mar en la zona de estudio, existe una relación negativa entre la abundancia de los peces depredadores y los erizos que pueden explicar los niveles de abundancia máxima dentro del archipiélago.

Existe una diferencia marcada en la distribución y densidad de erizos de mar en la parte protegida y expuesta del archipiélago, siendo mayor en esta última, y se atribuye al hecho que el efecto de la depredación aumenta en la parte expuesta.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alcoverro T. & S. Mariani. 2004. Patterns of fish and sea urchin grazing on tropical Indo-Pacific seagrass beds. Ecography. 27: 361-365.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific. University of Hawaii Press, Honolulu. 332 p.
- Alves F. M. A., L. M. Chicharo, E. Serrão & A. D Abreu. 2001. Algae cover and sea urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). Scientia Marina. 65(4): 383-392.
- Andrew, N. L., Agatsuma, Y., Ballesteros, E., Bazhin, A. G., Creaser, E. P., Barnes, D. K. A., Botsford, L. W., Bradbury, A., Campbell, A., Dixon, J. D., Einarsson, S., Gerring, P., Hebert, K., Hunter, M., Hurt, S. B., Johnson, C. R., Juinio-Menez, M. A., Kalvass, P., Miller, R. J., Moreno, C. A., Palleiro, J. S., Rivas, D., Robinson, S. M. L., Schroeter, S. C., Steneck, R. S., Vadas, R. I., Woodby, D. A., & Xiaoqu, Z. 2002. Status and management of world sea urchin fisheries. Oceanography Marine Biology: an Annual Review. 40: 343-425.
- Andrew N. L. & J. H. Choat. 1985. Habitat related differences in the survivorship and growth of juvenile sea urchins. Marine Ecology Progress Series. 27: 155-161.
- Andrew, N. L. & A. B. MacDiarmid. 1999. Sea urchin fisheries and potential ecological interactions with a kina fishery in Fiordland: a review of the evidence. Department of Conservation. Wellington, New Zealand. 12 pp.
- Ambrose R. F. 1986. Effects of octopus predation on motile invertebrates in a rocky subtidal community. Marine Ecology Progress Series. 30: 261-273.
- Appana S. D. & V. C. Vuki. 2006. Foraging behavior, substrate preference and influence of *Echinometra* sp. A on the carbonate budget of Nukubuco Reef, Fiji Islands. Micronesica. 38(2):191-205.
- Babcock, R. C., S. Kelly, N. T. Shears, J. W. Walker & T. J. Willis. 1999. Changes in community structure in temperate marine reserves. Marine Ecology Progress Series. 189: 125-134.
- Benedetti-Cecchi L. & F. Cinelli. 1995. Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (western Mediterranean). Marine Ecology Progress Series. 126: 203-212.

- Benítez-Villalobos F, M. T. Domínguez y Gómez & R. A. López-Pérez. 2008. Changes in population densities of *Diadema mexicanum* at Bahías de Huatulco, Western Mexico. Revista Biología Tropical. 56:255-263.
- Bourillon M., A. C. Díaz., F. Eccardi., E. Lira., J. Ramirez., E. Velarde & A. Zavala. 1988. Islas del Golfo de California. Secretaría de Gobernación. UNAM. México. 153 p.
- Brown-Saracino J., P. Peckol, H. A. Curran, M. L. Robbart. 2007. Spatial variation in sea urchins, fish predators, and bioerosion rates on coral reefs of Belize. Coral Reefs 26:71-78.
- Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona Press, Tucson. 427 p.
- Brusca R. C. & G. Brusca 2002. Invertebrates. Sinauer Associates. U.S.A. 891 p.
- Byrnes, J. E., J. J. Stachowicz, K. M. Hultgren, A. R. Hughes, S. V. Olyarnik, & C. S. Thornber. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behavior. Ecology Letters. 9:61–71.
- Cameron R.A. & SC. Schroeter 1980. Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. Marine Ecology Progress Series. 2: 243–247
- Carreiro-Silva, M. & T. R. McClanahan. 2001. Echinoid bioerosion and herbivory on Kenyan coral reefs: the role of protection from fishing. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 262:133-153.
- Carta Estatal Pesquera y Acuícola del Estado de Baja California Sur. 2009. Gobierno del Estado de Baja California Sur. SAGARPA, CONAPESCA, Secretaría de Pesca de BCS, CIBNOR, CONACYT, CICIMAR-IPN. Manuscrito no publicado. 282p.
- Caso, M. E. 1986. Los Equinodermos del Golfo de California colectados en las campañas SIPCO I-II-III a bordo del Buque Oceanográfico “El Puma”. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 13:91-184.
- Caso, M. E. 1992. Los equinodermos, asteroideos, ofiuroideos y equinoideos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 11:1-214.
- Chiappone, M., D.W. Swanson & S.L. Miller. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. Marine Ecology Progress Series. 235: 117-126.

- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. Scientia Marina. 71: 745-754.
- Clemente, S. & J.C. Hernández. 2008. Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean). Revista Biología Tropical. 56 (3): 229-254.
- Crawley, M. J. 2007. The R Book. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester. viii + 942 pp.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2007. Decreto por el cual se declara área natural protegida con la categoría de parque nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo, ubicado en el Golfo de California, frente a las costas del Municipio de La Paz, Baja California Sur.
- Dumas, P., Kulbicki, M., Chifflet, S., Fichez, R. & J. Ferraris. 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.
- English, S., Wilkinson, C., & V. Baker. 1997. Survey Manual for Tropical Marine Resources. Australian Institute of Marine Science. Townsville. 390pp.
- 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. Pacífico Centro-Oriental. Roma. 1813pp.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2010).
- Garnick, E. 1989. Lobster (*Homarus americanus*) population declines, sea urchins, and 'barren grounds': a space-mediated competition hypothesis. Marine Ecology Progress Series. 58: 23-28.
- Gilles, K. & Pearse, J. 1986. Disease in sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus*: experimental infection and bacterial virulence. Disease of Aquatic Organisms. 1: 105- 114.
- Glynn P. W. 1990. Global Ecological consequences of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier. Netherlands. 563p.

- González-Azcárraga A. 2006. Estructura de las asociaciones de erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes rocosos del oeste del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 67 p.
- González-Medina, F. J., O. E. Holguín-Quiñones & G. De la Cruz-Agüero. 2006. Variación espacio temporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, B.C.S., México. Ciencias Marinas. 32 (1A):33-44.
- Guidetti P., S. Bussotti & F. Boero. 2005. Evaluating the effects of protection on fish predators and sea urchins in shallow artificial habitats: a case of study in the northern Adriatic Sea. Marine environmental research. 59: 333-348.
- Guidetti P. & J. Dulcic. 2007. Relationship among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. Marine Environmental Research. 63: 168-184.
- Guidetti, P. 2007. Predator diversity and density affect levels of predation upon strongly interactive species in temperate rocky reefs. Oecologia. 154(3): 513-520.
- Guzman-Mendez, I. A. 2009. Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, Mexico. Tesis de Maestría. CICIMAR. 100 p.
- Hajisamae S., L. M. Chou & S. Ibrahim. 2004. Feeding habitats and trophic relationships of fishes utilizing an impacted coastal habitat, Singapore. Hydrobiologia. 520:61-71.
- Heinlein, J.M., A.C. Stier, & M.A. Steele. 2010. Predators reduce abundance and species richness of coral reef fish recruits via non-selective predation. Coral Reefs. 29:527-532.
- Hereu, B. 2004. The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the Northwestern Mediterranean rocky infralittoral. Tesis de Doctorado. Universitat de Barcelona.
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C. & E. Sala. 2005. The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. Marine Biology. 146: 293– 299.

- Herrera-Escalante T. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, western México. Revista de Biología Tropical. 53: 263-273.
- Hickman, C.P. 1998. A Field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Sugar Springs. 83 p.
- Himmelman J. H. 1986. Population biology of green sea urchins on rocky barrens. Marine Ecology Progress Series. 33: 295-306.
- Hooker Y., F. Solís-Marín & M. Lleellish. 2005. Equinodermos de las Islas Lobos de Afuera (Lambayeque, Perú). Revista Peruana de Biología. 12(1): 77-82.
- Holguín-Quiñones O.E. & F. González-Medina. 2003. Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gasteropoda, Bivalvia, Echinodermata y Cnidaria) de fondos someros rocosos de la Isla San José, Golfo de California. IX Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés AC y III Simpósium Internacional sobre el Mar de Cortés. La Paz, BCS, México.
- Holguín-Quiñones O. E., H. Wright-López & F. Solís-Marín. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. Revista de Biología Tropical. 48: 749-757.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and largescale degradation of a Caribbean coral reef. Science. 265: 1547-1551.
- 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.
- Jangoux M. & J. M. Lawrence. Eds. 1982. Echinoderm nutrition. A. A. Balkema, Rotterdam. 254 p.
- Jennings L. B. & H. L. Hunt. 2010. Settlement, recruitment and potential predators and competitors of juvenile echinoderms in the rocky subtidal zone. Marine Biology. 157:307-316.
- Johnson A. R., J. A. Wiens, B. T. Milne, T. O. Crist. 1992. Animal movements and populations dynamics in heterogeneous landscapes. Landscape Ecology. 7: 63-75.
- Krebs C J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla: Harper y Row Latinoamericana. México. 753 p.
- Lafferty K. D. 2004. Fishing for lobsters indirectly increases epidemics in sea urchins. Ecology Applications. 14(5):1566-1573.

- Macia, S. & M.P. Robinson. 2008. Habitat dependent growth of the Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*: the importance of food type. Helgo Marine Resources. 62: 303-308
- Maluf L. Y. 1988. Composition and distribution of the Central Eastern Pacific Echinoderms. Natural History Museum of Los Angeles County. Technical Report No. 2. 242 p.
- Mayfield S. & G. M. Branch. 2000. Interrelations among rock lobsters, sea urchins and juvenile abalone: implications for community management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 57: 2175-2185.
- McClanahan, T. R. 1998. Predation and the distribution and abundance of tropical sea urchin populations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 221:231-255.
- McClanahan, T. R. 1999. Predation and the Control of the Sea Urchin *Echinometra viridis* and Fleshy Algae in the Patch Reefs of Glovers Reef, Belize. Ecosystems. 2: 511-523.
- McClanahan, T. R. 2000. Recovery of the coral reef keystone predator, *Balistapus undulatus*, in East African marine parks. Biological Conservation. 94:191-198.
- McClanahan, T. R., A. T. Kamukuru, N. A. Muthiga, M. Gilgaber Yebio & D. Obura. 1996. Effect of Sea Urchin Reductions on Algae, Coral, and Fish Populations. Conservation Biology. 10: 136-154.
- McClanahan T. R., V. Hendrick, M. J. Rodrigues & N. V. C. Polunin. 1999. Varying responses of herbivorous and invertebrate-feeding fishes to macroalgal reduction on a coral reef. Coral Reefs. 18: 195-203.
- Micheli F., L. Benedetti-Cecchi., S. Gambaccini. & L. Bertocci. 2005. Cascading human impacts, marine protected areas, and the structure of Mediterranean reef assemblages. Ecological monographs. 75: 81-102.
- Moreno X. G., Abitia L. A., Favila A., J. Gutiérrez & D. S. Palacios. Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. Revista Biología Tropical. 57: 113-123.
- Nelson B. V. & R. R. Vance. 1979. Diel foraging patterns of the sea urchin *Centrostephanus coronatus* as a predator avoidance strategy. Marine Biology. 51: 251-258.

- O’Gorman E. J., R. A. Engrith & M. C. Emmerson. 2008. Predator diversity enhances secondary production and decreases the likelihood of trophic cascades. Oecologia. 158: 557–567.
- Pederson G. H. & R. C. Johnson. 2006. Predation of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* by rock lobster (*Jasus edwardsii*) in no-take marine reserves. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 336: 120-134.
- Petes L. E., M. E. Mouchka, R. H. Milston-Clements, T. S. Momoda & B. A. Menge. 2008. Effects of environmental stress on intertidal mussels and their sea star predators. Oecologia. 156: 671-680.
- Pittman, S.J. & C.A. McAlpine. 2001. Movement of Marine Fish and Decapod Crustaceans: Process, Theory and Application. Advances in Marine Biology. 44: 205-294.
- Power E. M. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. Ecology. 73: 733-746.
- R Development Core Team. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.  
<http://www.R-project.org>.
- Rivera-Melo F. J. 2007. Estructura comunitaria de peces arrecifales en el oeste del Golfo de California. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 83p.
- Rojero-León S. 2009. Estructura comunitaria de equinodermos conspicuos de las islas: San José, Espíritu Santo y Cerralvo, Baja California Sur, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 57p.
- Rooper, C.N. 2008. An ecological analysis of rockfish (*Sebastes* spp.) assemblages in the North Pacific Ocean along broad-scale environmental gradients,” Fishery Bulletin .1: 1-11.
- Ruttenberg, B. I. 2001. The effects of artisanal fishing on marine communities in the Galápagos Islands. Conservation Biology. 15(6): 1691-1699.
- 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.
- Sala E. & M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. Marine Ecology Progress Series. 140: 71-81.

- Salazar-Vallejo S. I. & I. G. López-Muraira. 1983. Estudio preliminar sobre la epifauna de *Hesperocidaris asteriscus* (Echinodermata: Echinoidea). Ciencias Marinas. 9: 109-119.
- Sánchez-Jerez P., A. Cesar, F. S. Cortez, C. D. S. Pereira & S. L. R. Silva. 2001. Distribución espacial de las poblaciones de erizos más abundantes de la costa sudeste del litoral de São Paulo (Brasil). Ciencias Marinas. 27: 139–153.
- SEMARNAT/CONANP 2001. Programa de Manejo, Complejo Insular Espíritu Santo, México. Componente del área de protección de flora y fauna islas del Golfo de California. SEMARNAT/CONANP, México, 194 p.
- Scheibling R. E. & J. Hamm. 1991. Interacton between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. Marine Biology. 110: 105-116.
- Shears N. T. & R. C. Babcock. 2002. Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. Oecologia. 132: 131-142.
- Siddon C. E. & J. D. Witman. 2004. Behavioral indirect interactions: multiple predator effects and prey switching in the rocky subtidal. Ecology. 85(11): 2938-2945.
- Smirnov A. V., A. V. Gebruk., S. V. Galkin. & T. Shank. 2000. New species of holothurian (Echinodermata: holothuroidea) from hydrothermal vent habits. Journal of Marine biology Association of the United Kingdom 80: 321-328.
- Solís-Marín F. A. 1997. Catálogo de los equinodermos recientes de México. Reporte final Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO clave G010). México D.F.
- Solís-Marín F. A., A. Laguarda-Figueras., A. Durán-González., C. Gust-Ahearn. & J. Torres-Vega 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. 123-137. En. Alvarado, J.J. y J. Cortés. (Ed.) Estudios Latinoamericanos en Equinodermos. Revista de Biología Tropical. 53(3).
- Sonnenholzner J. I., L. B. Ladah & K. D. Lafferty. 2009. Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities: reanalysis using corrected data. Marine Ecology Progress Series. 375: 209-218.
- StatSoft, Inc. (2002). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK, 74104-4442, (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, e-mail: info@statsoft.com, Web: <http://www.statsoft.com>

- Stein, R. H. & J. J. Magnusson. 1976. Behavioural response of the crayfish to a fish predator. Ecology. 57: 751-761.
- Tegner, M. & P. Dayton. 1991. Sea urchins, El Niño's, and long term stability of Southern California kelp forest communities. Marine Ecology Progress Series. 77: 49-63.
- Titlyanov E. A. & T. V. Titlyanova. 2009. The Dynamics of the Restoration of Mechanical Damage to Colonies of the Scleractinian Coral *Porites lutea* under Conditions of Competition with Algal Settlers for Substratum. Russian Journal of Marine Biology. 35: 230-235.
- Tomas, F., J. Romero & X. Turon. 2004. Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. Marine Ecology Progress Series. 282: 173-184.
- Tomas F., X. Turon & J. Romero. 2005. Seasonal and small-scalespatial variability of herbivory pressure on the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series. 301: 95-107.
- Toro–Farmer, G., J. R. Cantera, E. Londoño–Cruz, C. Orozco & R. Neira. 2004. Patrones de distribución y tasas de bioerosión del erizo *Centrostephanus coronatus* (Diadematoida: Diadematidae), en el arrecife de Playa Blanca, Pacífico colombiano. Revista de Biología Tropical. 52: 67-76.
- Tuya F., A. Boyra, P. Sanchez-Jerez, C. Barbera & R. J. Haroun. 2004. Relationships between rocky-reef *Wsh* assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. Marine Ecology Progress Series. 278:157-169.
- Tuya, F., J. Cisneros-Aguirre, L. Ortega-Borges & R. J. Haroun. 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.
- Vadas, R.L. & R.S. Steneck.1995. Overfishing and inferences in kelp–sea urchin interactions. En: Skjodal, H.R., C. Hopkins., K. Erickstad. & H. Leinaas (Ed.), *Ecology of fjords and coastal waters*. Elsevier, Amsterdam, pp. 509–524.
- Valentine J. P. & G. J. Edgar. 2010. Impacts of a population outbreak of the urchin *Tripneustes gratilla* amongst Lord Howe Island coral communities. Coral Reefs. 29: 399-410.

- Vallejo V. A. 2007. *Echinometra vanbrunti* (ECHINOMETRIDAE) como hospedero de relaciones comensalistas en el pacifico colombiano. Acta Biologica Colombiana. 12(1): 57-66.
- Weil, E., J. L. Torres & M. Ashton. 2005. Population characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. Revista Biologia Tropical. 53(3):219-231
- Williams L. R. & C. M. Taylor. 2003. Influence of Fish Predation on Assemblage Structure of Macroinvertebrates in an Intermittent Stream. Transactions of the American Fisheries Society. 132: 120-130.
- Zar J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey. 929 p.
- Zuur A.F, E. N. Ieno & G. M. Smith. 2007. Analysing Ecological Data. Springer-Verlag. New York Inc. USA. 698 pp.

## APENDICES

Apendice 1.- Tablas de contingencia del análisis de independencia entre la cantidad de erizos y peces para todo el Archipiélago Espíritu Santo.

Clase	Abundancia			Total
	Erizos y Peces	Solo Erizos	Solo Peces	
0 a 25	235	37	37	309
26 a 50	57	7	1	65
51 a 75	37	6	0	43
76 a 100	21	3	1	25
101 a 306	26	10	0	36
<b>Total</b>	<b>376</b>	<b>63</b>	<b>39</b>	<b>478</b>

Clase	Valores esperadas		
0 a 25	243.06	40.73	25.21
26 a 50	51.13	8.57	5.30
51 a 75	33.82	5.67	3.51
76 a 100	19.67	3.29	2.04
101 a 306	28.32	4.74	2.94

Clase	Discrepancia		
0 a 25	0.27	0.34	5.51
26 a 50	0.67	0.29	3.49
51 a 75	0.30	0.02	3.51
76 a 100	0.09	0.03	0.53
101 a 306	0.19	5.82	2.94
<b>Total</b>	<b>23.99</b>		

**Decisión      23.99      >15.50      Dependencia**

Apendice 1a.- Tabla del análisis de independencia entre la cantidad de erizos y peces para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

<b>Abundancia</b>				
<b>Clase</b>	<b>Erizos y Peces</b>	<b>Solo Erizos</b>	<b>Solo Peces</b>	<b>Total</b>
<b>0 a 25</b>	144	23	11	178
<b>26 a 50</b>	23	4	0	27
<b>51 a 75</b>	10	3	0	13
<b>76 a 100</b>	8	3	0	11
<b>101 a 218</b>	9	7	0	16
<b>Total</b>	194	40	11	245

<b>Clase</b>	<b>Valores esperados</b>		
<b>0 a 25</b>	140.95	29.06	7.99
<b>26 a 50</b>	21.38	4.41	1.21
<b>51 a 75</b>	10.29	2.12	0.58
<b>76 a 100</b>	8.71	1.80	0.49
<b>101 a 218</b>	12.67	2.61	0.72

<b>Clase</b>	<b>Discrepancia</b>		
<b>0 a 25</b>	0.07	1.26	1.13
<b>26 a 50</b>	0.12	0.04	1.21
<b>51 a 75</b>	0.01	0.36	0.58
<b>76 a 100</b>	0.06	0.81	0.49
<b>101 a 218</b>	1.06	7.37	0.72
<b>Total</b>	<b>15.30</b>		
<b>Decisión</b>	<b>15.30</b>	<b>&lt;15.50</b>	<b>No dependencia</b>

Apendice 1b.- Tabla del análisis de independencia entre la cantidad de erizos y peces para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

<b>Abundancia</b>				
<b>Clase</b>	<b>Erizos y Peces</b>	<b>Solo Erizos</b>	<b>Solo Peces</b>	<b>Total</b>
<b>0 a 25</b>	91	14	26	131
<b>26 a 50</b>	34	3	1	38
<b>51 a 75</b>	27	3	0	30
<b>76 a 100</b>	13	0	1	14
<b>101 a 306</b>	17	3	0	20
<b>Total</b>	182	23	28	233

<b>Clase</b>	<b>Valores esperados</b>		
<b>0 a 25</b>	102.33	12.93	15.74
<b>26 a 50</b>	29.68	3.75	4.57
<b>51 a 75</b>	23.43	2.96	3.61
<b>76 a 100</b>	10.94	1.38	1.68
<b>101 a 306</b>	15.62	1.97	2.40

<b>Clase</b>	<b>Discrepancia</b>		
<b>0 a 25</b>	1.25	0.09	6.68
<b>26 a 50</b>	0.63	0.15	2.79
<b>51 a 75</b>	0.54	0.00	3.61
<b>76 a 100</b>	0.39	1.38	0.28
<b>101 a 306</b>	0.12	0.53	2.40
<b>Total</b>	<b>20.84</b>		
<b>Decisión</b>	<b>20.84</b>	<b>&gt;15.50</b>	<b>Dependencia</b>

Apendice 2.- Tabla de variables contempladas dentro del estudio, porcentaje de devianza explicada y relación de las variables significativas (\*\*\*).

<b>Variables consideradas</b>	<b>Devianza</b>	<b>Significativa</b>
Cobertura coralina	27.4	***
Temperatura superficial del mar	19.9	***
Cobertura de coral muerto	15.2	***
Heterogeneidad del fondo	9.68	***
Densidad de <i>Bodianus diplotaenia</i>	6.88	***
[ ] de clorofila a en superficie	6.43	***
Cobertura rocosa	5.84	***
Cobertura de arena	5.58	***
Densidad de la Familia Labridae	5.28	***
Cobertura de Macroalgas frondosas	4.51	***
Cobertura de tapetes algales	4.17	***
Cobertura de algas coralinas	2.5	***
Densidad de peces	2.47	***
Densidad de <i>Balistes polilepys</i>	2.47	***
Diversidad de peces	2.21	***
Densidad de la Familia Balistidae	2.14	***
Densidad de la Familia Diodontidae y Chaetodontidae	1.27	***
Densidad de <i>Halichoeres chierchiae</i>	1.73	***
Densidad de <i>Diodon holacanthus</i>	0.913	***

Apendice 3.- Tabla de variables no aceptadas dentro de los modelos.

<b>Variables consideradas</b>	<b>Devianza</b>	<b>Significativa</b>
Densidad de la Familia Tetraodontidae	*	N/A
Densidad de <i>Forcipiger</i>	*	N/A
Densidad de <i>Arothron meleagris</i>	*	N/A
Densidad de <i>Halichoeres notospilus</i>	*	N/A
Densidad de <i>Sphoeroides annulatus</i>	*	N/A
Densidad de <i>Sufflamen verres</i>	*	N/A

Apendice 4. Matrices de similitud de erizos de mar con respecto a las variables ambientales y biológicas que fueron contempladas dentro de los modelos.

Tabla 11.- Matriz de similitud de nicho con base en la cobertura coralina.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.998	1					
<b>Diad</b>	0.978	0.987	1				
<b>Echi</b>	0.936	0.917	0.856	1			
<b>Euci</b>	0.969	0.960	0.907	0.986	1		
<b>Toxo</b>	0.956	0.942	0.885	0.996	0.997	1	
<b>Trip</b>	0.998	0.996	0.970	0.944	0.980	0.966	1

Tabla 12.- Matriz de similitud de nicho con base en el promedio de la temperatura superficial del mar.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.995	1					
<b>Diad</b>	0.991	0.999	1				
<b>Echi</b>	0.971	0.986	0.982	1			
<b>Euci</b>	0.992	0.985	0.986	0.944	1		
<b>Toxo</b>	0.964	0.949	0.952	0.886	0.988	1	
<b>Trip</b>	0.969	0.959	0.963	0.900	0.992	0.999	1

Tabla 13.- Matriz de similitud de nicho con base en la heterogeneidad del fondo y la abundancia de *Bodianus diplotaenia*.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.986	1					
<b>Diad</b>	0.971	0.972	1				
<b>Echi</b>	0.912	0.946	0.907	1			
<b>Euci</b>	0.936	0.926	0.862	0.843	1		
<b>Toxo</b>	0.975	0.996	0.959	0.963	0.929	1	
<b>Trip</b>	0.924	0.931	0.987	0.882	0.798	0.921	1

Tabla 14.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de *Balistes polylepis*.

	Arba	Cent	Diad	Echi	Euci	Toxo	Trip
Arba	1						
Cent	0.983	1					
Diad	0.993	0.990	1				
Echi	0.980	0.997	0.981	1			
Euci	0.995	0.966	0.990	0.958	1		
Toxo	0.997	0.975	0.994	0.968	0.999	1	
Trip	0.975	0.999	0.982	0.999	0.954	0.964	1

Tabla 15.- Matriz de similitud de nicho con base en la diversidad de peces (bits/ind).

	Arba	Cent	Diad	Echi	Euci	Toxo	Trip
Arba	1						
Cent	0.943	1					
Diad	0.997	0.963	1				
Echi	0.951	1.000	0.970	1			
Euci	0.958	0.999	0.975	1.000	1		
Toxo	0.976	0.991	0.989	0.994	0.997	1	
Trip	0.972	0.993	0.986	0.996	0.998	1.000	1

Tabla 16.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de la Familia Balistidae.

	Arba	Cent	Diad	Echi	Euci	Toxo	Trip
Arba	1						
Cent	0.992	1					
Diad	0.999	0.986	1				
Echi	0.989	0.991	0.981	1			
Euci	0.999	0.994	0.996	0.994	1		
Toxo	0.996	0.994	0.991	0.998	0.999	1	
Trip	0.960	0.986	0.947	0.979	0.967	0.973	1

Tabla 17.- Matriz de similitud de nicho con base en el porcentaje de cobertura coralina para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	Arba	Cent	Diad	Echi	Euci	Toxo	Trip
Arba	1						
Cent	0.982	1					
Diad	1.000	0.984	1				
Echi	0.975	0.920	0.972	1			
Euci	0.889	0.954	0.894	0.792	1		
Toxo	0.639	0.721	0.643	0.546	0.858	1	
Trip	0.402	0.451	0.404	0.344	0.547	0.761	1

Tabla 18.- Matriz de similitud de nicho con base en los promedio de concentración de clorofila a en superficie (mg/m<sup>3</sup>) para la parte protegida de Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.851	1					
<b>Diad</b>	0.952	0.964	1				
<b>Echi</b>	0.887	0.989	0.982	1			
<b>Euci</b>	0.990	0.908	0.982	0.932	1		
<b>Toxo</b>	0.942	0.971	0.998	0.980	0.979	1	
<b>Trip</b>	0.989	0.778	0.904	0.828	0.958	0.887	1

Tabla 19.- Matriz de similitud de nicho con base en la heterogeneidad del fondo (bits/100m<sup>2</sup>) para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.978	1					
<b>Diad</b>	0.881	0.956	1				
<b>Echi</b>	0.984	0.996	0.950	1			
<b>Euci</b>	0.988	0.993	0.920	0.987	1		
<b>Toxo</b>	0.990	0.977	0.878	0.970	0.995	1	
<b>Trip</b>	0.924	0.979	0.961	0.958	0.969	0.943	1

Tabla 20.- Matriz de similitud de nicho con base en el porcentaje de cobertura rocosa para la parte protegida de Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.915	1					
<b>Diad</b>	0.820	0.981	1				
<b>Echi</b>	0.989	0.951	0.872	1			
<b>Euci</b>	0.848	0.981	0.991	0.885	1		
<b>Toxo</b>	0.910	0.998	0.982	0.942	0.989	1	
<b>Trip</b>	0.733	0.940	0.988	0.789	0.978	0.948	1

Tabla 21.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de la Familia Balistidae para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.943	1					
<b>Diad</b>	0.556	0.475	1				
<b>Echi</b>	0.833	0.709	0.817	1			
<b>Euci</b>	0.865	0.975	0.405	0.613	1		
<b>Toxo</b>	0.831	0.955	0.384	0.581	0.997	1	
<b>Trip</b>	0.980	0.989	0.516	0.769	0.937	0.909	1

Tabla 22.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de *Halichoeres cherchiae* para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.891	1					
<b>Diad</b>	0.712	0.514	1				
<b>Echi</b>	0.803	0.590	0.969	1			
<b>Euci</b>	0.973	0.960	0.623	0.705	1		
<b>Toxo</b>	0.973	0.958	0.624	0.707	1.000	1	
<b>Trip</b>	0.777	0.949	0.436	0.497	0.877	0.876	1

Tabla 23.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de *Balistes polylepis* para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.926	1					
<b>Diad</b>	0.646	0.523	1				
<b>Echi</b>	0.894	0.740	0.850	1			
<b>Euci</b>	0.850	0.979	0.454	0.652	1		
<b>Toxo</b>	0.795	0.946	0.413	0.597	0.991	1	
<b>Trip</b>	0.950	0.994	0.534	0.763	0.963	0.926	1

Tabla 24.- Matriz de similitud de nicho con base en el promedio de la temperatura superficial del mar para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.950	1					
<b>Diad</b>	0.923	0.996	1				
<b>Echi</b>	0.973	0.994	0.985	1			
<b>Euci</b>	0.959	0.985	0.981	0.995	1		
<b>Toxo</b>	0.980	0.985	0.973	0.998	0.996	1	
<b>Trip</b>	0.967	0.984	0.977	0.996	0.999	0.998	1

Tabla 25.- Matriz de similitud de nicho con base en el porcentaje de cobertura coralina para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.968	1					
<b>Diad</b>	0.974	1.000	1				
<b>Echi</b>	0.994	0.935	0.944	1			
<b>Euci</b>	0.976	0.997	0.998	0.946	1		
<b>Toxo</b>	0.913	0.813	0.824	0.948	0.817	1	
<b>Trip</b>	0.975	0.996	0.997	0.948	0.992	0.844	1

Tabla 26.- Matriz de similitud de nicho con base en la cobertura rocosa para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.889	1					
<b>Diad</b>	0.906	0.992	1				
<b>Echi</b>	0.745	0.941	0.929	1			
<b>Euci</b>	0.723	0.923	0.914	0.998	1		
<b>Toxo</b>	0.764	0.946	0.945	0.994	0.994	1	
<b>Trip</b>	0.640	0.850	0.837	0.971	0.981	0.957	1

Tabla 27.- Matriz de similitud de nicho con base en la heterogeneidad del fondo (bits/100m<sup>2</sup>) para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.985	1					
<b>Diad</b>	0.997	0.992	1				
<b>Echi</b>	0.875	0.932	0.907	1			
<b>Euci</b>	0.997	0.979	0.997	0.879	1		
<b>Toxo</b>	0.985	0.996	0.995	0.944	0.985	1	
<b>Trip</b>	0.990	0.996	0.998	0.933	0.990	1.000	1

Tabla 28.- Matriz de similitud de nicho con base en la diversidad de peces (bits/ind) para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.980	1					
<b>Diad</b>	0.993	0.949	1				
<b>Echi</b>	0.998	0.965	0.998	1			
<b>Euci</b>	0.993	0.995	0.972	0.984	1		
<b>Toxo</b>	0.996	0.994	0.978	0.988	0.999	1	
<b>Trip</b>	0.993	0.996	0.972	0.983	0.997	0.999	1

Tabla 29.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de peces para la parte protegida del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.763	1					
<b>Diad</b>	0.960	0.886	1				
<b>Echi</b>	0.939	0.914	0.997	1			
<b>Euci</b>	0.865	0.963	0.964	0.977	1		
<b>Toxo</b>	0.767	1.000	0.890	0.918	0.967	1	
<b>Trip</b>	0.734	0.996	0.861	0.890	0.952	0.997	1

Tabla 30.- Matriz de similitud de nicho con base en la abundancia de las Familias Diodontidae y Chaetodontidae para la parte expuesta del Archipiélago Espíritu Santo.

	<b>Arba</b>	<b>Cent</b>	<b>Diad</b>	<b>Echi</b>	<b>Euci</b>	<b>Toxo</b>	<b>Trip</b>
<b>Arba</b>	1						
<b>Cent</b>	0.923	1					
<b>Diad</b>	0.997	0.924	1				
<b>Echi</b>	0.997	0.943	0.991	1			
<b>Euci</b>	0.982	0.978	0.982	0.990	1		
<b>Toxo</b>	0.983	0.976	0.984	0.990	1.000	1	
<b>Trip</b>	0.967	0.988	0.963	0.981	0.996	0.995	1