

Consecuencias de la mortandad masiva del erizo *Diadema mexicanum* (Diadematoida: Diadematidae) sobre la comunidad íctica arrecifal en bahía La Entrega, Huatulco, México

Francisco Benítez-Villalobos¹ & Omar Valencia-Méndez²

1. Instituto de Recursos, Universidad del Mar (UMAR), Campus Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, Puerto Ángel, Oaxaca, México. C.P. 70902; fbv@angel.umar.mx
2. División de Estudios de Posgrado, Universidad del Mar (UMAR), Campus Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, Puerto Ángel, Oaxaca, México. C.P. 70902; omarvm_6@hotmail.com

Recibido 27-V-2014. Corregido 03-X-2014. Aceptado 28-XI-2014.

Abstract: Consequences of a mass mortality event of the sea urchin *Diadema mexicanum* (Diadematoida: Diadematidae) on the reef ichthic community in Bahía La Entrega, Huatulco, Mexico. Coral reefs have key species that control the community structure and composition, and exert influence on the stability and permanence of the reefs. When a key species is lost, there are important effects in the structure and diversity of the coexistent taxa. We analyzed the reef fish community in a period subsequent to the mass mortality event of the sea urchin *Diadema mexicanum*, reported in May 2009 in La Entrega, Huatulco, Mexico. Visual censuses were carried out monthly from August 2009 to July 2010 in order to record abundance and species richness. The data were used concurrently with data generated previously (February 2006-January 2007) in La Entrega using the same methodology in order to obtain community ecological indices (Shannon's diversity, Pielou's evenness and Simpson's dominance). Significant differences in fish assemblages regarding the periods before and after the die-off were tested using MDS, PERMANOVA, and SIMPER. The results showed a significant increase of abundance of fishes after the event of mass mortality, compared to the period previous to the event. There were significant differences in fish assemblages between periods. The dissimilarity between the periods was explained by the presence of *Haemulon maculicauda* (28.96%), *Thalssoma lucasanum* (22.17%), *Selar crumenophthalmus* (12.93%) and *Stegastes acapulcoensis* (11.44%). Our results suggest that the disturbance produced by the disappearance of *D. mexicanum* had important effects on the ichthic community with feeding habits similar to those of the urchin, affecting more importantly to *S. acapulcoensis* and in less intensity to other herbivores such as *Scarus gobban* and *Prionurus punctatus*; meanwhile other fishes which are carnivores (for instance *H. maculicauda*) also increased importantly in abundance, suggesting that the disappearance of the urchin and in consequence its competitive effect, probably also propitiated a significant increase of other invertebrates which constitute the food source for carnivores. Rev. Biol. Trop. 63 (Suppl. 2): 159-171. Epub 2015 June 01.

Key words: trophic structure, community structure, competition, Echinodermata, Echinoidea, South Pacific.

Los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas marinos más complejos, con una alta riqueza y diversidad de especies y una comunidad íctica arrecifal particularmente conspicua (Rocha et al., 2005). Debido a su gran biodiversidad, están considerados dentro de los ecosistemas más importantes en el planeta, equiparándose con los bosques tropicales (Sale, 1977), lo cual es consecuencia de la

amplia variedad de hábitats que crean diferentes espacios, los cuales pueden ser colonizados por numerosas especies; siendo los peces uno de los grupos o taxa más representativos (Rocha et al. 2005).

Los ensamblajes de peces arrecifales generalmente se encuentran ligados fuertemente a un sustrato que les brinde protección y alimento (Sale, 1991); sin embargo, cada especie

muestra preferencias por hábitats muy precisos, (Allen & Robertson, 1994). De este modo, los peces arrecifales explotan dichas áreas coralinas mediante interacciones directas (i.e. depredación de los pólipos de coral), e indirectas (i.e. el forrajeo), con efectos inmediatos sobre el crecimiento y distribución de corales así como de la fauna asociada a escala local, (Sale, 1991). Debido a esto, la estructura de una comunidad de peces es resultado de la variabilidad regional de las especies presentes y de los procesos que influyen en la estabilidad y persistencia de los ensamblajes locales de esas especies (Sale, 1980); tales como competencia, depredación, reclutamiento y disturbios abióticos, los cuales determinan la predominancia de especies herbívoras, carnívoras, etc. (Ebeling & Hixon, 1991).

Otros habitantes importantes de los sistemas arrecifales y que coadyuvan a la estabilidad de los mismos, son los erizos del género *Diadema*, considerados “especie clave” por su función ecológica (Edmunds & Carpenter, 2001). Diversos estudios en campo y manipulaciones experimentales demuestran que las especies del género *Diadema* tiene efectos positivos como la disminución de la biomasa algal, aumento de la cobertura coralina, y aumento de la diversidad de especies, con influencia en la dinámica y estructuración de las comunidades costeras (Sammarco et al., 1974; Ogden & Lobel, 1978; Lessios et al., 2001; Tuya et al., 2004b). El efecto negativo de éstas especies se observa cuando existen altas densidades poblacionales, debido a que estos organismos pueden remover más carbonato de calcio de los arrecifes que cualquier otro habitante (Eakin, 2001; Herrera-Escalante et al., 2005). De esta manera, poblaciones excesivamente grandes de este ramoneador, pueden afectar de forma directa la abundancia de peces con los que compiten por alimento (McClanahan et al., 1996). Por ejemplo, en los arrecifes del Caribe, se ha observado una correlación inversa entre la densidad de *Diadema antillarum* y la densidad de peces herbívoros (Randall, 1961), sin embargo ambos mantienen una fuerte correlación en el ramoneo de las macroalgas (Tuya et al., 2004a),

por lo tanto, los peces herbívoros y erizos tienen un efecto similar sobre las macroalgas (Sandin & McNamara, 2011). Además, se ha observado que los erizos del género *Diadema*, compiten directamente con especies de peces del género *Stegastes* y otros peces herbívoros (Williams, 1977; Sammarco & Williams, 1982, Eakin, 1988).

Por otra parte, desde hace algunas décadas se han reportado eventos de mortandades masivas de erizos, principalmente para zonas con grandes extensiones de arrecife como el Gran Caribe y la Gran Barrera Arrecifal Australiana. En el Gran Caribe, el evento se registró por primera vez en Panamá a principios de los años ochenta (Lessios et al., 1983; Lessios et al., 1984a, 1984b) e inmediatamente se realizaron numerosos estudios para evaluar los efectos en vertebrados e invertebrados (Bak et al., 1984; Liddell & Ohlhorst, 1986; Hughes et al., 1987; Lessios, 1988; Carpenter, 1988, 1990a, 1990b). En el Pacífico Mexicano, Benítez-Villalobos et al. (2009) reportaron por primera vez un evento de mortandad masiva del erizo negro *Diadema mexicanum* en La Entrega, Huatulco, México; los autores mencionaron una disminución severa en la densidad poblacional del erizo (de $\sim 4.42 \text{ ind.m}^{-2}$ a 0 ind.m^{-2}) resultando en la desaparición de la población local de La Entrega y describieron características similares a las observadas en el Caribe para *D. antillarum* (mucosidad en las espinas, desprendimiento de espinas, perforación de las testas, lesiones en el peristoma).

La estructura poblacional de *D. mexicanum* depende de las interacciones competitivas con otros herbívoros (principalmente peces y algunos invertebrados) por recursos (alimento, sustrato, espacio), por lo que un cambio abrupto en la población del erizo provocado por un evento de mortandad masiva, modificaría la estructura de la comunidad íctica arrecifal, afectando principalmente a los gremios de los peces herbívoros y omnívoros, y en menor grado a otros niveles tróficos. En este trabajo se describen los efectos causados por la ausencia de *D. mexicanum* sobre la fauna íctica arrecifal

de La Entrega a causa del evento de mortandad masiva de 2009

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El área de estudio se ubica en las Bahías de Huatulco, las cuales se encuentran en la porción central de la costa de Oaxaca, entre la desembocadura de los ríos Copalita (15°45'48" N y 96°04'56" W) y Coyula (15°41'09" N - 96°14'45" W). Esta área es relevante por ser una de las zonas con mayor riqueza coralina (17 especies) en el Pacífico Mexicano (Glynn & Leyte-Morales, 1997; López-Pérez & Reyes-Bonilla, 2000).

En la zona se presentan dos temporadas climáticas bien marcadas correspondientes a la época de secas (noviembre-abril) y la época de lluvias (mayo-octubre) con una precipitación media de 817.7 mm. De noviembre a febrero se presentan vientos denominados localmente "nortes" o "tehuanos" provenientes del Golfo de México (Monreal-Gómez & Salas de León, 1998) que se originan por los frentes fríos atmosféricos que pasan por el Golfo de México. Esta actividad provoca que el agua superficial del Golfo de Tehuantepec se vuelva más fría por la recirculación del agua profunda, lo cual contribuye a la productividad biológica de la región (Lavín et al., 1992). La temperatura superficial del mar fluctúa entre los 26 y 28°C, la salinidad oscila entre 33.5 y 34.5 ppm y la profundidad de la termoclina es de 60 m durante la mayor parte del año (Fiedler, 1992).

La Entrega (15°44'34" N - 96°07'35" W) se caracteriza por ser una bahía semi-cerrada por puntas rocosas, las cuales protegen al arrecife coralino del oleaje directo. Dentro de la bahía se puede identificar la zona coralina con una extensión aproximada de 7 ha, conformada por siete especies de corales: *Pocillopora verrucosa*, *P. capitata*, *P. damicornis*, *P. effusus.*, *Pavona gigantea*, *P. varians* y *Porites panamensis*, de las cuales *P. damicornis* es la más abundante (Glynn & Leyte-Morales, 1997; López-Pérez & Hernández-Ballesteros, 2004). El segundo componente de mayor importancia es el coral muerto (López-Pérez

& Hernández-Ballesteros, 2004) y la máxima profundidad del arrecife es de 13.3 m (Glynn & Leyte-Morales, 1997). Durante la temporada de lluvias la comunidad arrecifal presenta una tasa de sedimentación alta (14.33 kg m⁻² año⁻¹), sin embargo, en comparación con otras comunidades arrecifales, se considera baja (Granja-Fernández & López-Pérez, 2008), levemente por encima de la tasa ideal (10 kg m⁻² año⁻¹) propuesta por Rogers (1990).

Trabajo de campo: Para estimar la composición de especies, se utilizó el método de conteo puntual aleatorio de Bohnsack y Bannerot (1986), modificado por Villarreal-Cavazos et al. (2000). Este método es práctico, sencillo, puede ser repetitivo sin causar daño o destrucción en el arrecife y se ha utilizado anteriormente en la zona de estudio obteniéndose resultados satisfactorios (Ramírez-Gutiérrez et al., 2007; López-Pérez et al., 2010, 2013). El método consiste en contar todos los peces que ingresan a un cilindro imaginario que se extiende desde el fondo hasta la superficie, en un radio (ϕ) de 5 m durante un periodo de 5 min. El cilindro estuvo delimitado por una cadena de plástico de 5 m de largo (ϕ); en un extremo se colocó un plomo considerado como el centro del cilindro y posteriormente se fue rotando en una sola dirección y se anotaron todas las especies transitorias, altamente móviles y no territoriales observadas dentro del cilindro. Posteriormente, un tiempo y recorrido similar fue usado para contabilizar especies crípticas. Se realizaron muestreos mensuales de agosto 2009 a julio 2010 en los que se realizaron censos diurnos entre las 10:00 y las 15:00 h. En cada muestreo se obtuvieron diez cilindros, cinco en la zona somera (2 - 5 m) y cinco en la zona profunda (6 - 10 m), cubriendo un área de observación de 785 m² por mes.

Trabajo de gabinete: Para poder identificar y analizar los cambios, se obtuvieron datos de la comunidad íctica arrecifal anteriores al evento de mortandad, los cuales provienen de muestreos que fueron realizados de febrero de 2006 a enero de 2007. La metodología que se

empleó en el presente trabajo para los censos realizados posteriormente al evento de mortandad, es la misma que se utilizó en los muestreos de 2006-2007.

La identificación de las especies se realizó mediante guías ilustradas y base de datos *online* de especies de peces arrecifales del Pacífico Oriental Tropical (POT) como Allen y Robertson (1994), Robertson y Allen (2006) y Fishbase (2010). La validez de los nombres se corroboró en WORMS (World Register of Marine Species, <http://www.marinespecies.org/index.php>), ITIS (Integrated Taxonomic Information System, <http://www.itis.gov/>), Robertson y Allen (2008, <http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/taxon.php>) y Fishbase (www.fishbase.org). El ordenamiento sistemático se realizó de acuerdo con Eschmeyer et al. (2014). El arreglo de los géneros y sus respectivas especies se presentan en orden alfabético.

Debido a que el nivel trófico muestra la posición en la que se encuentra ubicado un componente biótico dentro de la red trófica en un ecosistema y su clasificación depende de la corriente de energía y nutrientes que se establece entre las distintas especies, se organizó a las especies en los siguientes grupos alimenticios: Carnívoros (C), Herbívoros (H), Detritívoros (D), Planctívoros (P), Omnívoros (O) y Parasíticos (P) considerando sus hábitos alimenticios de acuerdo con Robertson y Allen (2006).

Descriptor ecológico de la comunidad La riqueza específica se consideró como el número total de especies de peces obtenido en los censos visuales en la comunidad. Para calcular la diversidad de especies de cada localidad se utilizó el Índice de Shannon. La equidad de Pielou se estimó para poder interpretar correctamente el índice de diversidad de Shannon. Para evaluar la dominancia, se utilizó el Índice de Simpson (Magurran, 1988).

Los descriptores ecológicos (riqueza, diversidad, equidad y dominancia) se calcularon mensualmente a partir de una matriz ensamblada de datos de abundancia de especies por unidad de esfuerzo (cilindro), usando el

programa PRIMER 6 (V. 6.1.10). Posteriormente se aplicó un análisis de la varianza (Andeva-1 vía) para cada estimador ecológico, para detectar diferencias estadísticamente significativas entre estudios; así como una prueba de comparación múltiple *a posteriori* de Tukey (HSD) para determinar las diferencias obtenidas. En todos los casos se usó un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Diferencias entre periodos: Se utilizó la técnica de ordenación espacial mediante escalamiento multidimensional no-métrico (MDS) para detectar gráficamente la existencia de algún patrón de agrupamiento o separación (Clarke & Warwick, 2001). El análisis se realizó utilizando una matriz de similitud basada en el índice de Bray-Curtis.

Para determinar si las diferencias eran estadísticamente significativas se realizó un análisis de varianza no paramétrico basado en permutaciones (PERMANOVA) de una vía, considerando el periodo (antes y después) como único factor. El PERMANOVA fue aplicado a una matriz de similitud basada en el índice de Bray-Curtis, con los datos de abundancia transformados mediante raíz cuarta y realizando 9 999 permutaciones. De manera complementaria, se realizó un análisis de importancia relativa de especies (SIMPER) con la finalidad de identificar a las especies que contribuyeron a la formación de grupos y determinaron la diferencia entre los periodos. Para este análisis también se utilizó una matriz de similitud de Bray-Curtis.

RESULTADOS

Riqueza de especies y abundancia: En el estudio anterior al evento de mortandad se registraron 6 776 individuos pertenecientes a 61 especies. Las familias mejor representadas fueron Pomacentridae (8 especies), Labridae (7 especies), Serranidae (5 especies) y Haemulidae (4 especies). Las especies más abundantes durante todo el estudio fueron *Thalassoma lucasanum* (19 %), *Haemulon maculicauda* (18 %), *Selar crumenophthalmus* (15 %), *Chromis*

atrilobata (14 %) y *Stegastes acapulcoensis* (13%). Posterior al evento se registraron 32920 individuos pertenecientes a 53 especies. Las familias mejor representadas fueron Serranidae (6 especies), Labridae (5 especies), Pomacentriade (4 especies), Haemulidae, Lutjanidae y Muraenidae (3 especies cada una). Las especies más abundantes durante todo el estudio fueron *H. maculicauda* (29%), *T. lucasanum* (25 %), *S. crumenophthalmus* (14 %), *S. acapulcoensis* (13 %) y *Prionurus punctatus* (7 %). La riqueza de especies fue mayor antes del evento, sin embargo, la abundancia proporcional registrada fue significativamente mayor en el muestreo posterior al evento (Fig. 1).

En relación con la estructura trófica, antes del evento de mortandad, el arreglo trófico estuvo compuesto por un 46.66 % de especies carnívoras, 21.33 % de especies omnívoras, 21.33 % de especies planctívoras, 9.33 % de especies herbívoras y un 1.33 % de especies parasíticas. En el periodo posterior al evento, el arreglo trófico estuvo conformado por un 43.28 % de especies carnívoras, 14.93 % de especies

omnívoras, 29.85 % planctívoras, 10.45 % de especies herbívoras y 1.49 % de especies de hábitos parasíticos (Fig. 2).

Analizando específicamente el gremio de peces herbívoros, se observaron diferencias estadísticamente significativas entre ambos estudios (Andeva $F = 39.091$, $gl = 1$, $p < 0.05$). Las familias más representativas en términos de especie/abundancia fueron Kyphosidae (2 especies), Scaridae (2 especies), Pomacentridae (3 especies) y Acanthuridae (3 especies). Los cambios más significativos se observaron en la familia Pomacentridae ($F = 163.37$, $gl = 1$, $p = 0.000$), siendo *Stegastes acapulcoensis* la especie herbívora que presentó un aumento significativo en la abundancia en el periodo posterior al evento de mortandad (Fig. 3).

Descriptorios ecológicos comunitarios:

El valor promedio de los estimadores ecológicos durante todo el estudio previo al evento fue (media \pm desv.est.): Diversidad de Shanon, $H' = 1.688 \pm 0.289$ bits / individuo; equidad de de Pielou $J' = 0.653 \pm 0.055$ y dominancia de

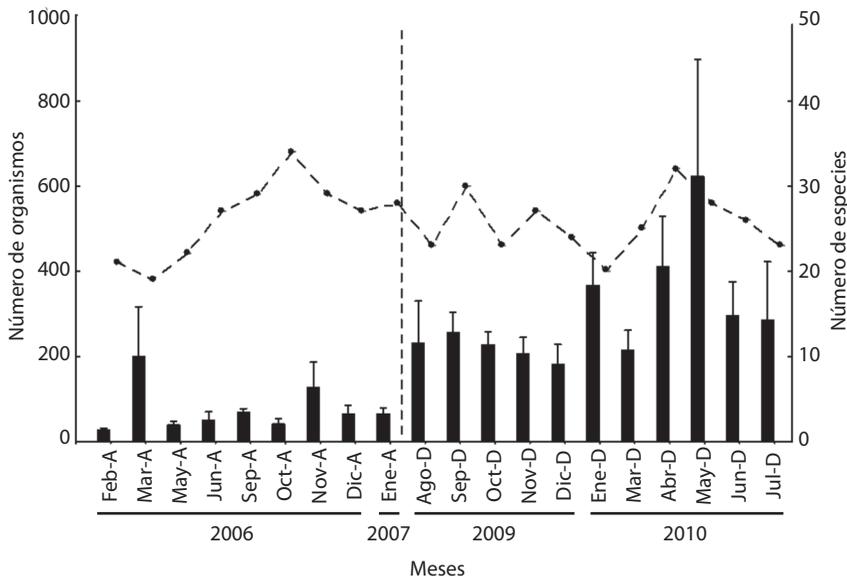


Fig. 1. Abundancia promedio (\pm E. E.) mensual (barras) y número de especies (línea con puntos) de peces correspondientes a los periodos de antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum*. La línea punteada vertical indica la separación entre periodos.

Fig. 1. Monthly average abundance (\pm S. E.) and number of species (line with dots) of fishes corresponding to the periods before and after the *D. mexicanum* mortality event. The vertical dashed line indicates the separation between periods.

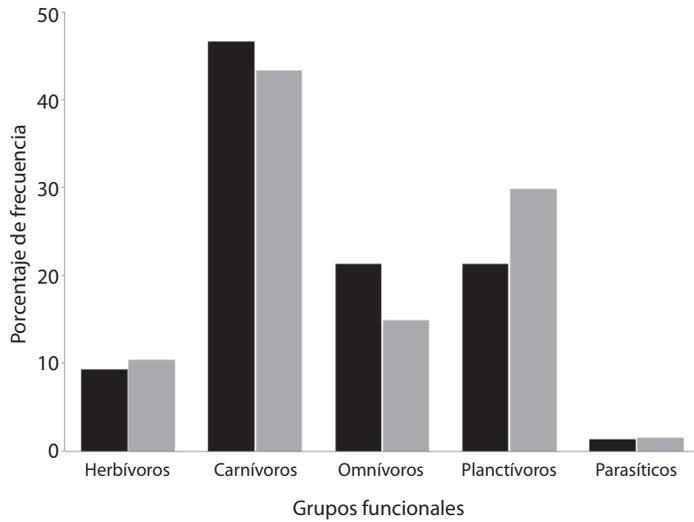


Fig. 2. Porcentaje de especies en cada nivel trófico en La Entrega, en los periodos correspondientes a antes (barras negras) y después (barras grises) del evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Fig. 2. Species percentage of each trophic level at La Entrega, on the periods before (black bars) and after (gray bars) the *D. mexicanum* mortality event.

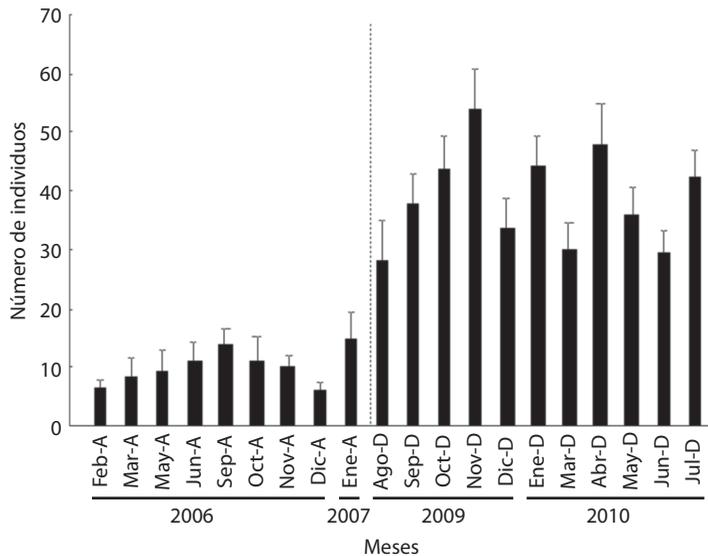


Fig. 3. Abundancias promedio (\pm E. E.) mensuales de *Stegastes acapulcoensis* correspondientes a los periodos de antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum* (la línea punteada marca la separación de los periodos).

Fig. 3. Monthly average abundances (\pm S. E.) of *Stegastes acapulcoensis* corresponding to periods before and after the *D. mexicanum* mortality event. The vertical dashed line indicates the separation between periods.

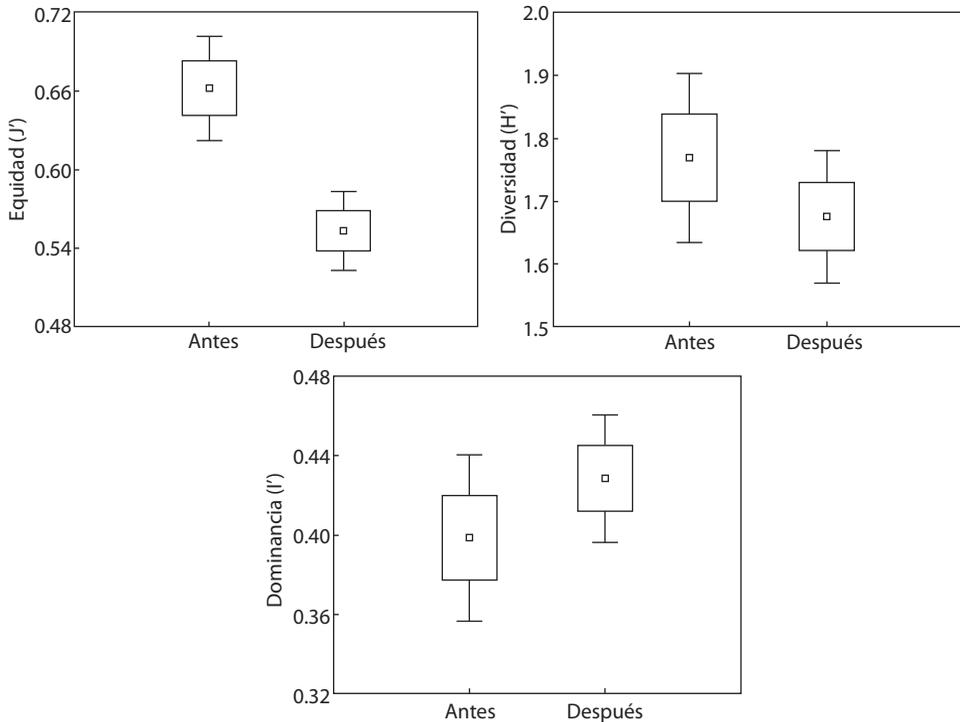


Fig. 4. Resultados del análisis de la varianza sobre los estimadores ecológicos diversidad (H'), equidad (J') y dominancia (I') para antes y después del evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* (Media \pm D. E.).

Fig. 4. Analysis of variance results of the ecological estimators diversity (H'), evenness (J') and dominance (I') periods before and after the *D. mexicanum* mortality event (average \pm S. D.).

Simpson $I' = 0.414 \pm 0.08$. En el periodo posterior al evento de mortandad, el valor promedio de los estimadores ecológicos fue: $H' = 1.675 \pm 0.206$ bits / individuo; $J' = 0.553 \pm 0.044$ e $I' = 0.429 \pm 0.046$. El Andeva mostró que no existieron diferencias estadísticamente significativas tanto para la diversidad ($p = 0.277$) como la dominancia ($p = 0.258$) entre ambos periodos; sin embargo, la equidad si mostró diferencias significativas ($p < 0.01$), indicando que fue mayor antes del fenómeno (Fig. 4).

Diferencias entre periodos: El análisis MDS con un nivel de *stress* de 0.18, mostró una separación clara entre los meses previos y posteriores al evento de mortandad de *D. mexicanum* (Fig. 5). El análisis PERMANOVA mostró diferencias estadísticamente significativas en el ensamblaje de peces en La Entrega

con respecto a los periodos de antes y después del evento de mortandad (Cuadro 1), coincidiendo con la representación gráfica del MDS. El análisis SIMPER determinó que la similitud promedio antes del evento fue menor (42.62 %) que después (56.99 %). Las especies que contribuyeron a la formación del grupo antes del evento de mortandad fueron *T. lucasanum* (P) aportando el 37.52 %, *S. acapulcoensis* (H) con el 30.59 %, *H. maculicauda* (H) con el 7.97 % y *S. flavilatus* con el 5.08 %. Las especies que contribuyeron a la formación del grupo posterior al evento fueron *H. maculicauda* (36.03 %), *T. lucasanum* (32.38%), *S. acapulcoensis* (21.05 %) y *P. punctatus* (3.06 %). La disimilitud entre ambos estudios se debió principalmente a *H. maculicauda* (28.9%), *T. lucasanum* (22.2 %), *S. crumenophthalmus* (12.9 %), *S. acapulcoensis* (11.4 %) y *P. punctatus* (6.8 %).

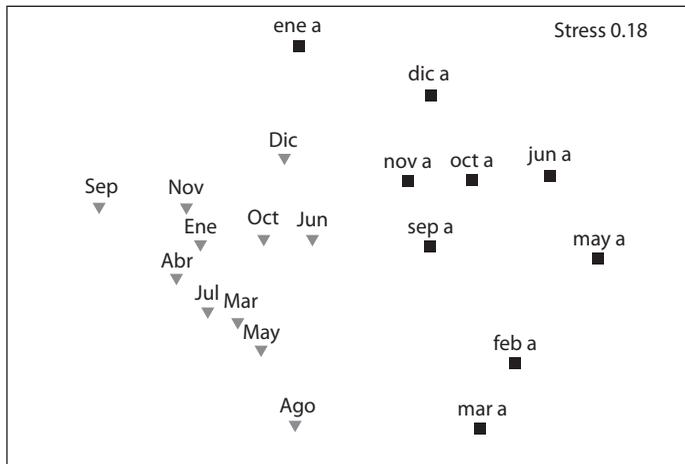


Fig. 5. Ordenamiento del escalamiento multidimensional no-métrico (obtenido utilizando similaridad de Bray-Curtis), de peces arrecifales en La Entrega. Se muestran los meses correspondientes a los periodos de antes (cuadros negros) y después (triángulos grises) del evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Fig. 5. Non-metric Multidimensional Scaling (obtained with Bray-Curtis similarity), of reef fishes at La Entrega. The months before (black squares) and after (gray triangles) the *D. mexicanum* mortality event are shown.

CUADRO 1

Análisis de varianza de una vía no paramétrico basado en permutaciones de los datos de abundancia.
Los valores de *P* se obtuvieron usando 9 999 permutaciones

TABLE 1

Non-parametric one-way analysis of variance based in abundance data permutations.
P values were obtained using 9 999 permutations

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Ti	1	3956.3	3956.3	5.7935	0.0001	9612	0.0001
Res	18	12292	682.89				
Total	19	16248					

DISCUSIÓN

Tanto los datos de riqueza de especies como los indicadores ecológicos comunitarios obtenidos en este trabajo mostraron diferencias importantes en las estructura de la comunidad de peces antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum* en La Entrega. De manera general, los descriptores ecológicos mostraron en el periodo anterior al evento de mortandad altos valores de equidad y bajos valores de dominancia, lo que implica que estructuralmente se registraron pocas especies dominantes. Lo anterior es considerado como una característica típica de una comunidad

estable (McCloskey, 1970); mientras que después del evento se observaron bajos valores de equidad y altos valores de dominancia, demostrando una inestabilidad aparente.

Los valores de diversidad obtenidos después de la mortandad del erizo, fueron inferiores a los reportados para La Entrega por Barrientos-Villalobos (2000) (51 especies en 26 familias) y Barranco-Servín (2003) (63 especies en 29 familias) quienes registraron valores del índice de Shannon entre 2.095 y 3.577 bits/individuo. A este respecto, Ravera (2001) menciona que valores bajos de diversidad son indicativos de que un ecosistema se encuentra sometido a situaciones de tensión y estrés,

mientras que los valores altos se relacionan con comunidades estables (McCloskey, 1970).

Las variaciones observadas en la riqueza y abundancia de las especies podría deberse a variaciones temporales propias de la comunidad, asociadas a las fluctuaciones en las características oceanográficas de la zona, sin embargo en el trabajo de López-Pérez et al. (2013) realizado entre febrero de 2006 y septiembre de 2009 en la misma área, se indica que a pesar de las variaciones espacio-temporales de la comunidad íctica en los arrecifes de las bahías de Huatulco, como patrón general se observa que las comunidades con mayores abundancias y menor diversidad son aquellas relacionadas a localidades donde el componente mayor del sustrato son las rocas, mientras que una diversidad más alta se asocia a localidades con una mayor proporción de coral muerto y fragmentos de coral. A ese respecto, la comunidad íctica de La Entrega antes del evento de mortandad cumplía con ese patrón, ya que el componente principal del arrecife es el coral vivo y el segundo componente es el coral muerto y la comunidad de peces mostraba diversidad alta y abundancias moderadas, comparada con otras localidades, pero en el periodo posterior al evento de mortandad de *D. mexicanum* se observó un patrón similar a que si fuera una comunidad donde predominan las rocas y no el coral.

Los valores de equidad y dominancia, en los primeros meses posteriores a la mortandad de *D. mexicanum* mostraron valores cercanos y posteriormente comenzaron a mostrar diferencias más marcadas, lo cual sugiere que la abundancia de algunas de las especies registradas después del evento se incrementó de manera importante, aumentando de esta manera los valores de dominancia, sin embargo en este periodo inicial aún no se definían las especies dominantes de la comunidad y esto se reflejó en una equidad media que posteriormente disminuyó a medida que la dominancia se incrementaba.

Analizando los resultados obtenidos por el SIMPER, se observó que el primer grupo formado antes de la mortandad, y de acuerdo

al porcentaje de contribución de cada especie, estuvo conformado por una especie omnívora (*Thalassoma lucassanum*), una herbívora (*Stegastes acapulcoensis*) y una carnívora (*Haemulon maculicauda*). Éste arreglo es típico de una comunidad íctica arrecifal tropical, en la que la diferencia en las abundancias relativas es muy característica debido a que los omnívoros son particularmente abundantes y conspicuos (Emery, 1968; Davis & Birdsong, 1973). El segundo grupo formado con especies registradas después del evento, presentó una conformación distinta, con un evidente incremento en las abundancias de los herbívoros y una disminución en las abundancias de los omnívoros. Nuevamente, lo anterior confirma una inestabilidad en la comunidad íctica arrecifal después del evento, sugiriendo que los carnívoros (*H. maculicauda*) y herbívoros (*S. acapulcoensis*) fueron más importantes en cuanto a la contribución en términos de su abundancia.

A partir de los análisis realizados para el gremio de los herbívoros, se obtuvo que *Stegastes acapulcoensis* fue la especie más afectada por la ausencia de *Diadema mexicanum*, ya que se registró un aumento significativo en su densidad poblacional en los meses posteriores al evento. Una posible explicación del aumento en la densidad de esta especie después de la mortandad, se fundamenta en los hábitos biológicos-ecológicos de la especie, ya que son peces que “cultivan” jardines de macroalgas, podándolas y protegiéndolas constantemente, para usarlas como alimento y/o zonas de anidación (Wellington, 1982; Wellington & Víctor, 1988). En ese sentido, un posible aumento en las macroalgas (datos sin publicar), debido a la ausencia de *D. mexicanum* significó un incremento importante en la disponibilidad de este recurso para *S. acapulcoensis*, al mismo tiempo que también disminuyó la competencia directa representada por el erizo. De esta manera, los organismos adyacentes a la bahía (provenientes de las zonas rocosas) pudieron haber emigrado hacia la plataforma arrecifal, ocupando aquellos espacios vacíos de *D. mexicanum*. La fisiografía de La Entrega, pudo haber facilitado la migración de una zona a otra, debido a que

las distancias entre ambos puntos (arrecifal y rocoso) es relativamente insignificante.

Es importante mencionar que, interacciones competitivas entre esta especie y *Diadema mexicanum* han sido documentadas en Isla Uva, Panamá; donde se observó que *S. acapulcoensis* desempeña una importante función en los ecosistemas arrecifales, debido a que al excluir agresivamente al erizo y evitar su presencia en sus céspedes algales, protege alrededor del 10% del total de la zona arrecifal de los erizos, evitando la erosión causada por *D. mexicanum* (Eakin, 1988). Por lo tanto, de acuerdo con los resultados obtenidos, se propone que el evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* benefició a *S. acapulcoensis* debido a características ecológicas, y hábitos alimenticios de esta especie. Por otra parte, es posible que la ausencia de *D. mexicanum* influyera en otros grupos de invertebrados epifíticos, quienes normalmente se alimentan por medio del ramoneo o utilizan las algas como protección. La abundancia de invertebrados como poliquetos, crustáceos y moluscos entre otros, pudo haberse incrementado debido a una alta disponibilidad de recurso (macroalgas) y a la disminución competitiva de *D. mexicanum* tanto por alimento como por espacio para asentamiento. Este efecto de liberación ecológica podría explicar el aumento en la abundancia de peces de hábitos carnívoros, los cuales al desaparecer la actividad competitiva de *D. mexicanum*, utilizaron el recurso disponible generando un aumento en su densidad.

Las especies herbívoras secundariamente dominantes después del evento fueron *Prionurus punctatus* (Acanthuridae) y *Scarus ghobban* (Scaridae), los cuales también influyen en otras especies, ya que se ha observado en campo que generalmente *Arothron meleagris*, *Microspathodon bairdii* y *Pomacanthus zonipectus* se asocian a los cardúmenes de *P. punctatus*, alimentándose en las zonas donde el sustrato ha sido removido por esta especie.

Actualmente existe un importante debate acerca de las consecuencias de los disturbios físicos y biológicos sobre la comunidad íctica arrecifal, pero aún se conoce muy poco sobre los efectos que estos puedan ocasionar. De

hecho, estos eventos modifican la estructura del hábitat, alterando a la comunidad íctica en función del tipo de disturbio, así como la magnitud e intensidad del mismo (Jones & Syms, 1998). En este estudio se observó que la mortandad de la especie clave *D. mexicanum*, tuvo efectos inmediatos en la comunidad íctica de hábitos alimenticios similares al erizo, afectando de manera directa a *Stegastes acapulcoensis* y en menor grado a otros herbívoros como *Scarus gobban* y *Prionurus punctatus*; mientras que de manera indirecta, otros peces de hábitos carnívoros aumentaron sustancialmente, lo que sugiere que el impacto fue más profundo, alterando a toda la fauna arrecifal.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio forma parte de la tesis de licenciatura de O. Valencia-Méndez. El trabajo de campo fue desarrollado por el proyecto “Monitoreo de las poblaciones de *Diadema mexicanum* en las Bahías de Huatulco y comunidades coralinas aledañas a Puerto Ángel” (CUP 21R1001) financiado por la Universidad del Mar. Los datos correspondientes al periodo 2006-2007 proceden del proyecto “Diagnóstico de los Recursos Naturales de la Bahía y Microcuenca del río Cacaluta, Municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca” con clave CONACYT-SEMARNAT 2002-01-C01-00605 y fueron proporcionados por R. A. López -Pérez.

RESUMEN

En los arrecifes de coral, existen especies claves que mantienen en equilibrio las comunidades. La ausencia de una especie clave genera cambios importantes en la estructura y dinámica comunitaria de los taxa coexistentes. En este estudio se analizó la comunidad íctica arrecifal durante un periodo posterior al evento de mortandad masiva del erizo *Diadema mexicanum*, reportado en mayo de 2009 en La Entrega, Huatulco. Se realizaron censos visuales mensualmente de agosto 2009 a julio 2010. Con datos previos (febrero 2006-enero 2007) en los que se usó la misma metodología y los de este estudio, se comparó la abundancia y riqueza de especies y se calcularon los índices de Diversidad de Shannon, Equidad de Pielou y Dominancia de Simpson entre el periodo previo y posterior al evento de mortandad. Se probó la existencia de

diferencias significativas entre ambos periodos mediante MDS, PERMANOVA y SIMPER. Los resultados mostraron que existió un incremento significativo en la abundancia después del evento y el MDS y PERMANOVA mostraron que existen diferencias estadísticamente significativas en el ensamblaje de peces en La Entrega entre los dos periodos analizados. De acuerdo con el análisis SIMPER, la disimilitud observada entre periodos fue determinada por las especies *Haemulon maculicauda*, *Thalassoma lucasanum*, *Selar crumenophthalmus* y *Stegastes acapulcoensis*. Los resultados indican que el disturbio generado por la mortandad de *D. mexicanum* tuvo efectos importantes en la comunidad íctica de hábitos alimenticios similares, afectando importantemente a *S. acapulcoensis* y en menor grado a otros herbívoros como *Scarus gobban* y *Prionurus punctatus*, mientras que algunas especies carnívoras también incrementaron en abundancia, lo cual sugiere que la desaparición del erizo y en consecuencia su efecto competitivo, probablemente propició el incremento en otros invertebrados que constituyen alimento para las especies carnívoras.

Palabras clave: estructura trófica, estructura comunitaria, competencia, Echinodermata, Echinoidea, Pacifico Sur.

REFERENCIAS

- Allen, G. R., & Robertson, D. R. (1994). *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. Bathurst, Australia: Crawford House Pres.
- Bak, R. P., Capay, M. J., & van Steveninck, E. D. (1984). Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curaçao. *Marine Ecology Progress Series*, 17, 105-108.
- Barranco-Servin, L. M. (2003). *Variación temporal y espacial en la ictiofauna asociada al arrecife de coral, en la bahía de La Entrega, Huatulco, Oaxaca* (Tesis de licenciatura). Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Barrientos-Villalobos, J. (2000). *Diversidad y abundancia de la ictiofauna de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca* (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Benítez-Villalobos, F., Díaz, J. P., & Martínez, M. (2009). Mass mortality of sea urchin *Diadema mexicanum* in La Entrega at Bahías de Huatulco, Western México. *Coral Reefs*, 28, 10-17.
- Bohnsack, J. A., & Bannerot, S. P. (1986). A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, 41.
- Carpenter, R. C. (1988). Mass-mortality of caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 85, 511-514.
- Carpenter, R. C. (1990a). Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*, 104, 67-77.
- Carpenter, R. C. (1990b). Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology*, 104, 79-86.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities an approach to statistical analysis and interpretation* (Segunda edición ed.). Ukrania: PRIMER-E, Plymouth.
- Davis, W. P., & Birdsong, R. S. (1973). Coral reef fishes which forage in the water column. *Helgolander wiss. Meeresunters*, 24, 292-306.
- Eakin, C. M. (1988). Avoidance of damselfish lawns by the sea urchin *Diadema mexicanum* at Uva Island. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, II*, 21-26.
- Eakin, C. M. (2001). A tale of two ENSO events: carbonate budgets and the influence of two warming disturbances and intervening variability, Uva Island, Panama. *Bulleting of Marine Science*, 69, 171-186.
- Ebeling, A. W., & Hixon, M. A. (1991). Tropical and temperate reef fishes: comparison of community structures. In P. F. Sale (Ed.), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (pp. 509-563). San Diego, California: Academic Press.
- Edmunds, P. J., & Carpenter, R. C. (2001). Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 98, 5067-5071.
- Emery, A. R. (1968). Preliminary observations on coral reef plankton. *Institute of Marine Sciences, University of Miami*, 924, 293-303.
- Eschmeyer, W. N., & Fong, J. D. (2014). *Species by Family/Subfamily*. Recuperado de <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Fiedler, P. C. (1992). Seasonal climatologies and variability of Eastern Tropical Pacific Surface waters. *NOAA Technical reports NMFS*, 109, 1-65.
- Glynn, P. W., & Leyte-Morales, G. E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45, 1033-1047.
- Granja-Fernández, M. R. & López-Pérez, R. A. (2008). Sedimentación en comunidades arrecifales de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56, 1179-1187.
- Herrera-Escalante, T., López-Pérez, R. A., & Leyte-Morales, G. E. (2005). Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea)

- at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 53(Suppl. 3), 263-273.
- Hughes, T. P., Reed, D. C., & Boyle, M. J. (1987). Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113, 39-59.
- Jones, G. P., & Syms, C. (1998). Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology*, 23, 287-297.
- Lavin, M. F., Robles, J. F., Argote, M. L., Barton, E. D., Smith, R., Brown, J., ... García, J. (1992). Física del Golfo de Tehuantepec. *Ciencia y Desarrollo*, 8, 97-109.
- Lessios, H. A. (1988). Mass Mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: What Have We Learned? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 371-393.
- Lessios, H. A. (2005). *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reef*, 24, 125-127.
- Lessios, H. A., Glynn, P. W., & Robertson, D. R. (1983). Mass mortalities of coral reef organisms. *Science*, 222, 715.
- Lessios, H. A., Cubit, J. D., Robertson, D. R., Shulman, M. J., Parker, M. R., ... Levings, S. C. (1984a). Mass Mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean Coast of Panama. *Coral Reefs*, 3, 173-182.
- Lessios, H. A., Robertson, D. R., & Cubit, J. D. (1984b). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226, 335-337.
- Lessios, H. A., Garrido, M. J., & Kessing, B. D. (2001). Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proceeding of the Royal Society of London Series B*, 268, 2347-2353.
- Liddell, W. D., & Ohlhorst, S. L. (1986). Changes in the benthic community composition following the mass mortality of *Diadema antillarum* at Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 95, 271-278.
- López-Pérez, R. A. & Reyes-Bonilla, H. (2000). Los corales constructores de arrecifes en el Pacífico mexicano. Una historia de 65 millones de años. *Ciencia*, 51, 4-12.
- López-Pérez, R. A., López, I., López, A. M., Barranco, L. M., Barrientos, J., & Leyte, G. E. (2010). Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa*, 2422, 53-62.
- López-Pérez, R. A., Calderon-Aguilera, L. E., Zepeta-Vilchis, R. C., López Pérez-Maldonado, I., & López-Ortiz, A. M. (2013). Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 29, 437-448.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. London: Croom Helm.
- McClanahan, T. R., Kamukuru, A. T., Muthiga, N. A., Yebio, M. G., & Obura, D. (1996). Effect of sea urchin reduction on algae, coral, and fish population. *Conservation Biology*, 10, 136-154.
- McCloskey, L. R. (1970). The dynamics of the community associated with a marine scleractinian coral. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 55, 13-81.
- Monreal-Gómez, M. A., & Salas de León, D. A. (2000). Dinámica y estructura termohalina. In M. Tapia-García, *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos* (pp. 13-26). México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Montgomery, W. L., Gerrodette, T., & Marshall, L. D. (1980). Effects of grazing by the yellow tail surgeonfish, *Prionurus punctatus*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 30, 901-908.
- Ogden, J. C., & Lobel, P. S. (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, 3, 49-63.
- Ramírez-Gutiérrez, M., Tapia-García, M., Ramos-Santiago, E., & Ulloa, R. (2007). Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 419-430.
- Randall, J. E. (1961). Overgrazing of Algae by Herbivorous Marine Fishes. *Ecology*, 42, 812.
- Ravera, O. (2001). A comparison between diversity, similarity and biotic indices applied to the macro-invertebrate community of a small stream: the Ravella river (Como Province, Northern Italy). *Aquatic Ecology*, 35, 97-107.
- Robertson, D. R., & Allen, G. R. (2006). *Shorefishes of the tropical eastern Pacific: an information system: An Information System*. Balboa, Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.
- Rocha, L. A., Robertson, D. R., Roman, J., & Bowen, B. W. (2005). Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: biological Science*, 272, 573-579.
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reef-organismstosedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62, 185-202.
- Sale, P. F. (1977). Maintenance of High Diversity in Coral Reef Fish Communities. *The American Naturalist*, 111, 337-359.
- Sale, P. F. (1980). The ecology of fishes on coral reef. *Oceanography and Marine Biology*, 18, 367-421.
- Sale, P. F. (1991). *The Ecology of fishes on Corals Reefs*. San Diego: Academic Press.

- Sammarco, P. W., & Williams, A. H. (1982). Damselfish territoriality: influence on *Diadema* distribution and implications for coral community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 8, 53-59.
- Sammarco, P. W., Levinton, J. S., & Ogden, J. C. (1974). Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *Journal of Marine Research*, 32, 47-53.
- Sandin, S. A., & McNamara, D. E. (2012). Spatial dynamics of benthic competition on coral reefs. *Oecologia*, 168, 1079-1090.
- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., & Haroun, R. (2004a). Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia*, 519, 211-214.
- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., & Haroun, R. J. (2004b). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *D. antillarum* and macroalgae throughout the canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 157-169.
- Villareal-Carvazos, A., Reyes-Bonilla, H., Bermúdez-Almada, B., & Arizpe-Covarrubias, O. (2000). Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical*, 48, 413-424.
- Wanders, J. B. (1977). The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands, Antilles) III. The significance of grazing. *Aquatic Botany*, 3, 357-390.
- Wellington, G. M. (1982). Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs*, 52, 223-241.
- Wellington, G. M., & Victor, B. C. (1985). El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia*, 68, 15-19.
- Wellington, G. M., & Victor, B. C. (1988). Variation in components of reproductive success in an undersaturated population of coral-reef damselfish: a field perspective. *The American Naturalist*, 131, 588-601.

