

Diadema mexicanum, erizo de mar clave en los arrecifes coralinos del Pacífico Tropical Oriental: lo que sabemos y perspectivas futuras (Diadematoidea: Diadematoidea)

Juan José Alvarado^{1,2}, Héctor Reyes-Bonilla³ & Francisco Benítez-Villalobos⁴

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
2. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica; 11501-2060, San José, Costa Rica; juan.alvarado@ucr.ac.cr; juanalva76@yahoo.com
3. Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México; hreyes@uabcs.mx
4. Instituto de Recursos, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México; fbv@angel.umar.mx

Recibido 30-VI-2014. Corregido 10-X-2014. Aceptado 13-I-2015.

Abstract: *Diadema mexicanum*, a key species of sea urchin in coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: state of knowledge and future perspectives. Diadematoidea are among the most ecologically important sea urchin families. This review presents the state of knowledge of an important member of that family, *Diadema mexicanum*, in the Tropical Eastern Pacific based on studies carried out mainly in Panama, Costa Rica and Mexico. Density of *D. mexicanum* is low, fluctuating between 0.008 and 9.5 ind m⁻², however under particular conditions such as El Niño, densities reach up to 150 ind m⁻². On the other hand, just one event of mass mortality at a local level has been reported for this species in Mexico. Bioerosion caused by *D. mexicanum* is more intense in southern reefs, whereas in localities from Mexico values are lower. According to studies carried out in Panama and Mexico it has been determined that *D. mexicanum* reproduces between April and November and its reproduction is influenced by ocean dynamics of winds and currents. It is necessary to extend the study areas in order to determine if populations of *D. mexicanum* have a similar behavior along its entire geographical distribution. Finally, it is necessary to assess the effect of extraction for different purposes on this species and identify the actions that should be taken in order to protect its populations. Rev. Biol. Trop. 63 (Suppl. 2): 135-157. Epub 2015 June 01.

Key words: Echinodermata, distribution, evolution, food, bioerosion, reproduction, diseases, threats.

Los diademátidos constituyen una de las familias de erizos de mar más importantes ecológicamente. Su habilidad para ocupar diferentes ambientes ha sido un factor importante para explicar su éxito, viviendo en arrecifes coralinos, raíces de mangle, pastos marinos, fondos duros (o rocosos) y fondos arenosos. Además, su éxito está asociado con su dieta generalista y su eficiencia para utilizar diferentes recursos. Se encuentran en grietas y cavidades que les sirven de protección contra depredadores, y son más abundantes en zonas con oleaje intenso. Poseen un papel importante en áreas arrecifales debido a su efecto significativo en la biomasa, estructura y distribución

de algas, así como en la composición de corales y la geomorfología del arrecife debido a que son bioerosionadores importantes (Birkeland, 1989). Densidades bajas o moderadas pueden causar una erosión substancial, pero densidades altas pueden llevar a una rápida pérdida de la estructura arrecifal (Glynn, 1997).

La familia Diadematoidea está compuesta por diez géneros (Mortensen, 1940; Kroh & Hansson, 2012): *Astropyga* Gray, 1825, *Centrostephanus* Peters, 1855, *Chaetodiadema* Mortensen 1903, *Echinothrix* Peters, 1853, *Eodiadema* Duncan, 1889, *Eremopyga* A. Agassiz & H.L. Clark, 1908, *Diadema* Gray, 1825, *Goniodiadema* Mortensen, 1939,

Leptodiadema A. Agassiz & H.L. Clark, 1907 y *Lissodiadema* Mortensen, 1903. *Diadema* ha sido el más estudiado y está compuesto por ocho especies (Coppard & Campbell, 2006a; Rodríguez et al., 2013): *D. antillarum* Philippi, 1845 (Caribe y Atlántico), *D. ascensionis* Mortensen, 1909 (islas del Atlántico Sur, Ascensión y Santa Helena), *D. mexicanum* A. Agassiz, 1863 (Pacífico Tropical Oriental), *D. palmeri* Baker, 1967 (Nueva Zelanda), *D. paucispinum* A. Agassiz, 1863 (Hawái), *D. savignyi* (Audouin, 1829) (Indo-Pacífico), *D. setosum* (Leske, 1778) (Indo-Pacífico) y la recientemente descrita *D. africanum* Rodríguez, Hernández, Clemente y Coppard (2013) (Atlántico oriental). El género debe su nombre a la similitud de su caparazón con una corona o diadema, el cual se reconoce por ser largo y hemisférico, con espinas primarias huecas y largas, ambas siendo generalmente negras (Mortensen, 1940). Los diademátidos son organismos principalmente litorales, que viven especialmente en arrecifes coralinos (Mortensen, 1940), en arena, cascajo o coral muerto (Bauer, 1980), y en fondos duros o rocosos. Éste es uno de los géneros de erizos de mar más abundantes, de mayor distribución y de importancia ecológica en aguas someras tropicales (Lessios et al., 2001) y es capaz de aprovechar una gran variedad de condiciones, estando su dieta determinada más por la disponibilidad de alimento que por sus preferencias alimenticias. *Diadema* es considerado un organismo muy adaptable; su papel en la comunidad depende de la situación, pudiendo ser principalmente un herbívoro, pero en casos cuando las algas no estén disponibles, algunas especies pueden actuar como coralívoras o detritívoras (Birkeland, 1996).

La presencia de este género en el registro fósil es extremadamente pobre, consistiendo de espinas que pueden o no pertenecer al género, remontándose al Mioceno (5.3 - 23.7 millones de años) (Smith & Wright, 1990). La aparición del grupo se remonta al Mioceno Medio (9 y 14 millones de años) y ha seguido un modelo de especiación básicamente alopátrico (Lessios et al., 2001). Coppard y Campbell analizaron la importancia de las espinas (2004), de la

morfología del caparazón (2006a) y de los pedicelarios tridentados (2006b) para diferenciar las especies, encontrando resultados muy similares a los de Lessios et al. (2001).

Diadema antillarum ha sido la especie que ha recibido mayor atención debido al evento de mortandad masiva que ocurrió en 1983 en el Mar Caribe, el cual eliminó el 95 % de los individuos maduros (Lessios et al., 1984). Este evento evidenció el papel que posee este erizo en la dinámica arrecifal (Karlson, 1999), y ha generado una extensa serie de investigaciones sobre sus procesos de recuperación y de cambio de fase en los arrecifes del Caribe (Hughes, 1994). Previo a la mortandad masiva, se comprobó experimentalmente que altas densidades de este erizo reducen la biomasa de macroalgas, permitiendo que dominen las algas filamentosas, lo que facilita una mayor supervivencia de reclutas de coral y favorece una competencia de recursos entre erizos y peces herbívoros (Sammarco et al., 1974; Sammarco, 1980, 1982a, 1982b). Esto provoca que la comunidad coralina esté dominada por corales y tapetes algales (Carpenter, 1997). Así mismo, un menor número de erizos permite un incremento en la biomasa algal, provocando que dominen las macroalgas, lo que disminuye la supervivencia de reclutas de coral, sobrecreciendo y causando abrasión en el coral, e incrementando el tamaño de la población de peces herbívoros (Sammarco, 1980, 1982a, 1982b; Carpenter, 1997). Posterior al evento de mortandad masiva, se observó un cambio en la composición arrecifal con una disminución en la cobertura de coral vivo y un aumento en la de macroalgas, ocasionando un cambio en el grupo dominante de la comunidad (Hughes, 1994; Aronson et al., 2004; Bellwood et al., 2004).

En esta revisión se presenta el estado de conocimiento del erizo de mar *Diadema mexicanum* en el Pacífico Tropical Oriental, detallando aspectos conocidos de su taxonomía, ecología, reproducción y evolución. Así mismo, se hace un breve análisis de los vacíos en conocimiento que aún quedan para esta especie.

Taxonomía y diagnosis

Orden DIADEMATOIDA Duncan, 1889

Familia DIADEMATIDAE Gray, 1855

Género *Diadema* Gray, 1825

Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863

Pls. XLIX, Fig. 3; LIII, Figs. 6-7; LIV, Fig. I; LVIII, Fig. 7; LX; Figs. 7-11; LXXIV, Fig. 9.

Diadema mexicanum. A. Agassiz. 1863. List of Echinoderms. Bull. Mus. Comp. Zool. I, p. 20.

Diadema mexicanum. Bölsche. 1865. Zusammenstellung d. Diadematiden, p. 328.

Diadema mexicana. Verrill. 1867. Notes on Radiata, p. 294.

Diadema mexicanum. Mackintosh. 1875. Res. Struc. Spines Diadematidae. Trans. R. Irish Acad. XXV, p. 529; Pl. XXXI. 1-4; Ibidem. XXVI. 1878, Pl. IX. 2; Ibidem. XXVIII. 1883, Pl. IX. 1-4.

Diadema mexicanum. H.L. Clark. 1902. Echinodermata. Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Exped. 1898-99. Proc. Wash. Acad. Sci. IV, p.526.

Diadema mexicanum. Mortensen. 1904. "Siam" Ech., p.15; Pls. III. 2, 20; V. 1.

Diadema mexicanum. A. Agassiz & H.L. Clark. 1908. Hawaiian Ech. Salenidae. Diadematidae, p. 113.

Centrostephanus mexicanus. Lambert & Thiéry. 1910. Ess. Nom. Rais., p. 163.

Diadema mexicanum. H.L. Clark. 1925. Cat. Rec. Sea-Urchin Brit. Mus., p.42.

Centrechinus mexicanus. Ziesenhenne. 1937. Echinoid of the West coast of Lower California, Gulf of California and Clarion Island. Zoologica. XXII, p. 231.

Diadema mexicanum. Mortensen. 1940. A Monograph of the Echinoidea. III. 1, Aulodonta. p. 275, pi. 60, Figs. 7-11.

Diadema mexicanum. H.L. Clark. 1948. A report on the Echini of the warmer Eastern Pacific, based on the collections of the Velero III. p. 235-236; Pl. 38, p.243.

Diadema mexicanum (Fig. 1) se caracteriza por poseer una coloración negra con líneas verticales azules en cada lado de los poros genitales que se extienden hasta el ambitus (Schultz, 2010). Los especímenes adultos pueden medir entre 70 - 80 mm en diámetro y poseer una altura del caparazón de aproximadamente la mitad del diámetro (Clark, 1940).



Fig. 1. *Diadema mexicanum* en A) la Isla del Coco, Costa Rica (Agosto 2007. Fotografía cortesía de Stuart Banks), y B) en Ixtapa-Zihuatanejo, México (Febrero 2010).

Fig. 1. *Diadema mexicanum* at A) Isla del Coco, Costa Rica (August 2007. Photograph courtesy of Stuart Banks) and at B) Ixtapa-Zihuatanejo, México (February 2010).

Posee espinas largas y puntiagudas, las cuales están cubiertas con una epidermis que posee toxinas. Las espinas primarias pueden exceder en dos el diámetro del caparazón y son muy frágiles (Clark, 1940), son finas, largas, huecas y verticiladas con 20 - 28 series longitudinales de dientecillos (Caso, 1978). Las espinas secundarias son muy delgadas y aciculares, pero no muy largas (Clark, 1940). La ausencia de espinas secundarias en

el peristoma, es una característica distintiva de esta especie (Caso, 1978; Hickman, 1998). En los adultos las espinas son negras con un tinte de marrón, mientras que en los juveniles poseen bandas negro/marrón/purpura y blanco (Clark, 1940; Coppard & Campbell, 2004; Lessios, 2005). Este aspecto ha hecho que algunas veces individuos jóvenes sean confundidos con especímenes del erizo de mar *Centrostephanus coronatus*, provocando en algunas ocasiones una mala identificación (Alvarado, 2004). Así mismo, a diferencia de *Diadema*, *Centrostephanus* posee espinas y pedicelarios en las placas bucales, y espinas con forma de “garrote” en las placas apicales, las cuales poseen un pigmento rosa o púrpura en la punta (Fig. 2) (Pawson & Miller, 1983).

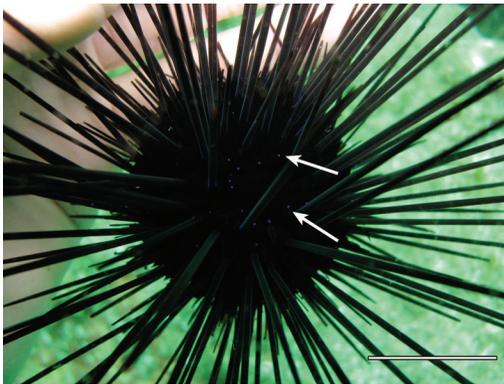


Fig. 2. Ejemplar adulto de *Centrostephanus coronatus* de Bahía de los Ángeles, México. Se indica con flechas las puntas púrpuras de las espinas en forma de garrote en la parte aboral. Escala: 2 cm.

Fig. 2. Adult exemplar of *Centrostephanus coronatus* at Bahía de los Ángeles, México. Arrows indicate the purples tips of the club-spines on the aboral side. Scale: 2 cm.

Cuando *D. mexicanum* aumenta de tamaño, las partes blancas presentes en individuos juveniles, se hacen más oscuras y los especímenes adultos pueden suprimir enteramente esas bandas, resultando en espinas uniformemente oscuras. Las espinas bandeadas en especímenes adultos son comunes, pero generalmente sólo algunas de las primarias muestran esta característica (Clark, 1940). La región distal de las espinas carece de bordes serrados y de

una capa de tejido hinchado, teniendo solo una delgada capa de epidermis (Coppard & Campbell, 2004).

El caparazón de esta especie es levemente más aplastado que la de su especie gemela *D. antillarum*, siendo tan parecidas que sin saber el lugar de procedencia es difícil distinguir una especie de la otra (Mortensen, 1940). Solamente el patrón de puntos iridiscentes distingue a ambas. En *D. mexicanum* no hay puntos blancos en la parte media del interambulacro, y los puntos azules están presentes como dos líneas paralelas (Schultz, 2010), además posee hasta ocho tubérculos en una serie horizontal en el interambulacro (Schultz, 2010).

El sistema apical está levemente deprimido, es hemicíclico y mide entre 20 y 25 % del diámetro horizontal del caparazón (Coppard & Campbell, 2006a), siendo más pequeño que en cualquier especie del género (Caso, 1978). El aparato apical es una estructura muy característica en esta especie, siendo más pequeño en relación con el actinostoma y midiendo aproximadamente la mitad de este último, con tubérculos esparcidos irregularmente (Caso, 1978).

El ambulacro mide entre el 25 y 30 % del interambulacro medido en el ambitus. El periprocto mide entre el 12 y 16 % del ambitus y es negro con un cono anal pequeño. El peristoma es café oscuro y mide entre 45 y 50% del diámetro horizontal (Coppard & Campbell, 2006a) y posee hendiduras branquiales anchas y poco profundas (Caso, 1978). El número de placas ambulacrales coincide con el número de orificios ambulacrales, siendo mayor que el de *D. antillarum*. Los orificios ambulacrales, también son más grandes que en la especie Atlántica. En las zonas poríferas adorales hay tres orificios en cada serie transversa. Los orificios ambulacrales son más grandes en la superficie aboral que en la superficie actinal. Las zonas ambulacrales al nivel del ambitus miden aproximadamente la tercera parte de las zonas interambulacrales. Los tubérculos ambulacrales primarios se disponen en series regulares del periprocto al actinostoma, variando poco con respecto al tamaño y siendo más

pequeños los que quedan próximos al peristoma (Caso, 1978).

Diadema mexicanum posee dos formas distintas de pedicelarios tridentados, similares a los de *D. antillarum*. La forma angosta, que es la más frecuente, posee un cuello esbelto con un tallo largo, mientras que la forma ancha tiene un cuello ancho con un tallo corto y valvas relativamente grandes. Estos pedicelarios se diferencian de los de *D. antillarum* en la presencia de ganchos y cortes en las puntas de las regiones próximas de las valvas (Coppard & Campbell, 2006b).

La especie debe su nombre a la localidad tipo (Acapulco, Estado de Guerrero) en el Pacífico mexicano. El ejemplar tipo se encuentra depositado en el Museo de Zoología Comparada (M.C.Z. no. 635) de la Universidad de Harvard, Boston (E.U.A.) (Clark, 1940).

Distribución y ecología poblacional

Diadema mexicanum se distribuye a lo largo de la costa Pacífica de América, desde el Mar de Cortez en el Golfo de California, México, hasta Perú (Caso, 1978; Sonnenholzer & Lawrence, 2002; Barraza & Hasbún, 2005; Hooker, Solís-Marín & Llellish, 2005; Lessios, 2005; Neira-Ortíz & Cantera, 2005; Solís-Marín, Laguarda-Figueras, Durán, Ahearn & Torre-Vega, 2005; Alvarado & Cortés, 2008), incluyendo las islas oceánicas de Revillagigedo, Clipperton, Coco, Malpelo y Galápagos (Maluf, 1991; Reyes-Bonilla, 1995; Glynn et al., 1996; Hickman, 1998; Neira-Ortíz & Cantera, 2005; Alvarado & Chiriboga, 2008; Cohen-Rengifo, 2008), desde la zona litoral hasta 113 m de profundidad (Lessios, 2005; Schultz, 2010). Es importante recalcar que Schultz (2010) en su monografía de Equinoideos menciona la presencia de esta especie en la Isla de Pascua (Chile), sin embargo este es un error y la especie corresponde a *Diadema paucispinum* (Lessios et al., 2001). A pesar de las distancias, existe un alto flujo de genes entre las poblaciones de este erizo en el PTO, que hacen que estas pertenezcan a la misma población genética (Lessios et al., 2001).

La densidad de *D. mexicanum* es baja (~ 1 ind m^{-2}), con valores que rondan entre 0.008 y 9.5 ind m^{-2} (Cuadro 1). Sin embargo, bajo condiciones particulares como la presencia de El Niño las densidades pueden alcanzar hasta 150 ind m^{-2} . En la Isla Uva, Golfo de Chiriquí, Panamá, se ha podido observar cómo esta especie pasó de densidades bajas (< 3 ind m^{-2}) previo a El Niño a 50-80 ind m^{-2} , las cuales han venido disminuyendo paulatinamente a través del tiempo (Glynn, 1988, 1990; Eakin, 2001), hasta alcanzar valores cercanos a 1 ind m^{-2} en el 2000 (Eakin, 2001). En Oaxaca, México las densidades se han mantenido relativamente constantes a través del tiempo (Herrera-Escalante et al., 2005; Benítez-Villalobos et al., 2008; López-Pérez et al., 2008).

El diámetro de los individuos puede variar entre 1.5 y 8.1 cm (Caso, 1978; Espino-Barr et al., 1996) (Cuadro 1). Sin embargo, en términos generales (Cuadro 1) el diámetro de los erizos es pequeño ($\sim 3 - 4$ cm). Las tallas promedio del caparazón de los erizos también se han mantenido constantes a través del tiempo en México (~ 4 cm) (Herrera-Escalante, López-Pérez & Leyte-Morales, 2005; Benítez-Villalobos, Domínguez-Gomez & López-Pérez, 2008; López-Pérez et al., 2008).

La distribución de los erizos puede variar dependiendo de la profundidad y tipo de hábitat. En el Parque Nacional Machalilla, Ecuador, se observaron altas densidades de *D. mexicanum* en condiciones hidrodinámicas moderadas con un patrón de distribución agregado con agrupaciones de 5 a 50 individuos (Sonnenholzner & Lawrence, 2002). En la Entrega, México, determinaron que *D. mexicanum* presentó la mayor densidad de cuatro especies de equinoideos (5.96 ± 0.85 ind m^{-2}), siendo mayor en aguas profundas (6 - 12 m) que en someras (0 - 6 m) (Zamorano & Leyte-Morales, 2005). Sin embargo, para la Isla del Coco, Costa Rica, no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre zonas someras y profundas, aunque si se observó una mayor concentración del erizo entre 8 y 12 m (Alvarado & Chiriboga, 2008). Luego de los eventos de El Niño de 1982-1983 y 1986-1987,

CUADRO 1

Densidades (ind m⁻²) y tallas (cm) de *Diadema mexicanum* en diferentes localidades del Pacífico Tropical Oriental

TABLE 1

Densities (ind m⁻²) and size (cm) of *Diadema mexicanum* in different localities along the Eastern Tropical Pacific

Sitio	Año	Densidad (ind m ⁻²)	Talla (cm)	Referencia
México				
Archipiélago de Revillagigedo	2006	0.45	-	Bedolla-Guzmán, 2007
Santa Rosalía, Golfo de California (GC)	2004-2005	0.003	-	González-Azcárraga, 2006
Bahía de Loreto, GC	1997-1998	0.023	-	Holguín-Quiñones et al., 2000
Isla Espíritu Santo, GC	2001-2002	0.02	-	González-Medina et al., 2006
Islas Mariás, Nayarit	2008	0.12	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Isla Isabel, Nayarit	2008	0.48	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Tenacatita, Jalisco	2008	0.05	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Colima	1994-1995	1.5	1.5-8.5	Espino-Barr et al., 1996
Manzanillo, Colima	2008	0.03	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Caleta de Campos, Michoacán	2008	0.28	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Ixtapa-Zihuatanejo/Acapulco, Guerrero	2004	1.45	-	Zamorano & Leyte-Morales, 2009
	2008	0.24	-	Ramírez-Ortíz, 2010
Acapulco, Guerrero	2008	0.94	-	Ramírez-Ortíz, 2010
La Entrega, Oaxaca	2002-2003	5.96	-	Zamorano & Leyte-Morales, 2005
Bahías de Huatulco, Oaxaca	2000-2001	1.0-6.8	2.9-4.0	Herrera-Escalante et al., 2005
	2006-2007	0.26-4.17	4.41-4.72	Benítez-Villalobos et al., 2008
Isla Cacaluta, Oaxaca	2006-2007	0.46	4.38	López-Pérez et al., 2008
Francia				
Atolón de Clipperton	1994	0.1-2.2	-	Glynn et al., 1996
Nicaragua				
San Juan del Sur	2009	0.35	-	Alvarado et al., 2010
Costa Rica				
Parque Nacional Marino Ballena	2004	0.04-1.03	-	Alvarado & Fernández, 2005
Isla del Caño	1984-1985	0.35-3.9	-	Guzmán, 1988; Guzmán & Cortés, 1993
Isla del Coco	1968	-	3.3-5.3	Pearse, 1968
	1987	14.5	-	Guzmán & Cortés, 1992
	1990	6.1	-	Lessios et al., 1996
	2002	0.84	-	Guzmán & Cortés, 2007
	2006	1.06	-	Alvarado & Chiriboga, 2008
Panamá				
Isla Uva, Golfo de Chiriquí	1987	50-150	1.8-3.1	Glynn, 1988
	1974-2000	3-60	-	Eakin, 2001
Saboga, Golfo de Panamá	1987	27.2	3.4-3.5	Glynn, 1988
Islas Golfo de Chiriquí	2007	0.01-9.05	-	Alvarado et al., 2012b
Colombia				
Azufrada, Isla Gorgona	1996-1998	2.27	-	Vargas-Angel, 2003
Playa Blanca, Isla Gorgona	1997-1998	13.8-28.1	-	Toro-Farmer, 1998
Chola, Ensenada Utría	1996-1998	0.49	-	Vargas-Angel, 2003
Isla Malpelo	2006-2007	2.9-3.1	-	Cohen-Rengifo, 2008
Bahía Malaga	-	2.77	4.56	Lozano-Cortés et al., 2011
Ecuador				
Punta los Frailes, Parque Nacional Machalilla	1994-1996	0.35-0.73	-	Sonnenholzer & Lawrence, 2002
Islas Galápagos	2000-2001	0.1	-	Shepherd et al., 2003
	2000-2001	0.088	-	Edgar et al., 2004
Isla Santa Cruz, Islas Galápagos	2002	0.008-0.5	-	Lawrence & Sonnenholzer, 2004

se determinaron diferencias significativas entre profundidades, siendo las profundidades intermedias donde se hallaron las mayores

densidades (24.2-27.1 ind m⁻²) (Guzman y Cortés, 1992).

Para los arrecifes de Zihuatanejo y Acapulco, México, *D. mexicanum* incrementa

considerablemente su densidad durante la época de lluvias. Este aumento se vio asociado a un aumento en la temperatura del mar, y disminuciones en la salinidad, en la concentración de oxígeno disuelto y en la transparencia del agua en época de lluvias (Zamora & Leyte-Morales, 2009). Así mismo, en localidades donde la actividad turística es mayor, *D. mexicanum* presenta altas abundancias (Zamora & Leyte-Morales, 2009). Estos resultados requieren un mayor análisis ya que solo se presentan posibles causas de este aumento, sin analizar realmente si existe una relación causal entre ellas. Así mismo, es importante notar que de manera general la sedimentación y cambios en la calidad del agua generalmente afectan negativamente la presencia de diadematidos en los arrecifes (Bauer, 1980; Roller & Stickle, 1993; Grignard, Flammang, Lane & Jangoux, 1996; Metaxas & Young, 1998; Vázquez-Domínguez, 2003; Alvarado & Fernández, 2005). En el caso de los incrementos en época lluviosa observados en Zihuatanejo, es necesario determinar, si previo a las evaluaciones existió algún periodo de reclutamiento que causara este incremento poblacional, y cuál fue la supervivencia de los erizos durante la época lluviosa.

Díaz-Martínez (2010) estimó mensualmente la abundancia, mortalidad natural, distribución espacial y crecimiento poblacional de *D. mexicanum* en dos localidades de Bahía de Huatulco entre abril 2008 y marzo 2009. En La Entrega, la abundancia fluctuó entre 434 - 865 individuos para el arrecife utilizando el modelo de Zippin, y entre 270-655 individuos para el arrecife con el modelo de Seber-LeCren. En la Isla Montosa la población fluctuó entre 165 - 450 individuos con el primer modelo, y entre 55 - 324 individuos con el segundo. La tasa mensual de mortalidad fue de 0.06 - 0.09 para La Entrega y de 0.11 - 0.25 para la Isla Montosa. La distribución espacial mensual en ambas localidades fue agregada en todos los meses, con oscilaciones en la intensidad de agregación. De acuerdo con análisis estadísticos usados en este estudio, en la Isla Montosa, las altas temperaturas del mar y la baja salinidad registradas durante la época de lluvias, afectaron

de manera negativa a la especie, observándose bajas densidades del erizo. En contraste, en La Entrega, la cual es una localidad con alta actividad turística, se observó un efecto negativo de la salinidad sobre la densidad del erizo en la época de lluvias, similarmente a lo descrito por Zamorano y Leyte Morales (2009), lo que probablemente evidencia que la dinámica de las poblaciones de *D. mexicanum* depende fuertemente de las condiciones a nivel de microescala en las localidades donde habita.

A nivel regional, dentro del Corredor de Conservación Marina del Pacífico Tropical Oriental (PTO), se determinó que las AMPs que no permiten actividad pesquera y que cuentan con un alto grado de protección (i.e. Isla del Coco) poseen una biomasa mayor de peces carnívoros, bajas densidades de erizos y una cobertura de coral alta en comparación con AMP con protección limitada o en sitios sin ningún estatus de protección (Edgar et al., 2011). Inclusive, en estas últimas dos categorías las cadenas tróficas fueron muy similares. En el caso de *D. mexicanum* las densidades fueron siempre mayores en AMP que no permiten pesca que en el resto de categorías, siendo las islas oceánicas las localidades más importantes. En las AMP continentales sin pesca las densidades fueron menores, siendo más similares a las zonas de pesca que a las AMP que si permiten pesca; en esta última categoría se observaron los valores más bajos de densidad de *D. mexicanum*. Esto implica que el impacto de la sobrepesca sobre las cadenas tróficas ha sido más intenso en la parte continental que en las islas oceánicas (Edgar et al., 2011). Así mismo, ciertos grupos de peces, como los planctívoros, herbívoros y ciertos depredadores de macroinvertebrados no muestran una reducción significativa en sus poblaciones en zonas de pesca en relación con las AMP sin pesca, a diferencia de lo que se ha reportado en otras regiones como el Indo-Pacífico o Caribe. La consecuencia de este tipo de pesca se manifiesta en la reducción en las poblaciones de macroinvertebrados en zonas con bajo nivel de protección. *Arothron meleagris* es más abundante en AMP con bajo nivel de

protección que en zonas de pesca, lo cual repercute en las poblaciones de erizos presentes en dichas localidades (Edgar et al., 2011).

Evolución

Mortensen (1940) en su monografía de la Clase Echinoidea indica que *D. antillarum* y *D. mexicanum* tuvieron un ancestro común, distribuido a lo largo de los mares tropicales de América previo al cierre de la conexión interoceánica entre los océanos Pacífico y Atlántico. Sin embargo, luego de la división de estas zonas por el Istmo de Panamá, esta especie fue separada en dos grupos que resultaron en los taxa arriba señalados.

De acuerdo a estudios filogeográficos (Lessios et al., 2001), *D. mexicanum* se originó en el Plioceno (4-2 millones de años) debido al aislamiento del Pacífico Oriental y Central y al surgimiento del Istmo de Panamá. Existen dos posibles hipótesis para explicar el surgimiento de *D. mexicanum* (Lessios et al., 2001). La primera postula que la especie se formó previamente al surgimiento del istmo. Esta hipótesis requiere la postulación de dos eventos de extinción, uno de un ancestro pan-Pacífico y otro de los descendientes de *D. mexicanum* en el Atlántico. La segunda hipótesis, postula que *D. mexicanum* y *D. antillarum* son en realidad especies gemelas en consistencia con las distribuciones de hoy día, y por lo tanto no necesita la postulación de ningún evento de extinción o de especiación debido a barreras desconocidas. Solo requiere que el aislamiento del PTO del Pacífico Central por la barrera del Pacífico Oriental se diera antes del surgimiento del Istmo de Panamá, lo cual es consistente con la evidencia biogeográfica y geológica (Lessios et al., 2001).

Alimentación

Diadema mexicanum es principalmente herbívoro, pero también se alimenta de ciertos animales y ocasionalmente de coral (Hickman, 1998). Sin embargo, hace falta aumentar los estudios que describan en detalle la dieta de

este erizo, sus preferencias alimenticias y el proceso de asimilación del alimento.

Impacto bioerosivo

En el PTO, luego del evento de El Niño de 1982 - 1983, se registró una alta mortalidad coralina (50 - 90 %) en Costa Rica, Panamá e Islas Galápagos, lo que propició un aumento en la cobertura de macroalgas y como consecuencia un incremento en el impacto bioerosivo de los erizos de mar (Glynn, 1988; Guzmán & Cortés, 1992, 2007; Eakin, 1996, 2001). Los casos mejor documentados fueron los de *Eucidaris thouarsii* para Islas Galápagos (Glynn et al., 1979; Glynn, 1988; Reaka-Kudla et al., 1996) y *D. mexicanum* en el arrecife de Isla Uva, Panamá (Glynn, 1988, 1997; Eakin, 1992, 1996, 2001). En estas localidades el impacto bioerosivo de los erizos de mar superó la capacidad bioacresiva de los arrecifes coralinos, provocando la destrucción parcial del basamento coralino.

El arrecife coralino de Isla Uva sufrió una reducción de un 50% en la cobertura de coral vivo luego de El Niño de 1982 / 1983 (Glynn, 1985). Las densidades de *D. mexicanum* previas a este evento eran inferiores a 3 ind m⁻², pero luego del evento llegaron a ser superiores a los 50 ind m⁻² (Glynn, 1988, 1990; Eakin, 1991, 1992, 1996). Probablemente la baja depredación y el continuo reclutamiento, así como la alta disponibilidad de alimento permitieron que *D. mexicanum* alcanzara altas densidades en este arrecife, esto debido a que los corales muertos fueron sobrecrecidos por algas filamentosas, lo que constituyó la principal fuente de alimento de los erizos de mar (Glynn, 1988). La remoción por acción humana de peces depredadores potencialmente importantes (i.e. *Pseudobalistes naufragium* y *Sufflamen verres*) y competidores de *D. mexicanum* actuaron como un desencadenante, permitiendo que los erizos alcanzaran altas densidades poblacionales (Glynn, 1988). A causa de la acción de este erizo, la erosión en el arrecife aumentó de 10 a 20 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Cuadro 2) (Eakin, 1992, 1996; Glynn, 1988, 1997), excediendo la

CUADRO 2
Tasas de bioerosión de diferentes especies de erizos de mar alrededor del mundo

TABLE 2
Bioerosion rates from different sea urchin species worldwide

Especie	Localidad	Densidad (ind m ⁻²)	talla (cm)	Erosión diaria por erizo (g ind ⁻¹ d ⁻¹)	Tasa de bioerosión (kg m ⁻² año ⁻¹)	Fuente	
Cidaridae							
<i>Eucidaris galapagensis</i>	Galápagos	10	4.9-5.5	1.98	20	Glynn, 1988	
		50			40		
		10-60	-	-	22.8	Reaka-Kudla et al., 1996	
<i>Eucidaris thourarsii</i>	México	0.17	4.32	1.83	0.67	Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera, 1999	
Diademátidae							
<i>Diadema antillarum</i>	Barbados	-	-	-	9.7	Hunter, 1977	
		23	0.5-6.0	0.3-7.4	9.0	Stearn & Scoffin, 1977	
		23	1.0-6.0	0.27-2.26	9.7	Scoffin et al., 1980	
		9	6.0	-	4.6	Ogden, 1977	
		4	-	-	6.0	Weil, 1980 en Griffin et al., 2003	
	Curaçao	3			5.9		
		2.6			3.8		
		12	-	-	2.9	Bak et al., 1984	
		1.0	-	-	0.0016	Mallela & Perry, 2007	
		0.2	-	-	0.0002		
	<i>Diadema mexicanum</i>	Uva, Panamá	3	1.8-2.7	0.19	5.0	Glynn, 1988
			150			20.0	
			1.78	-	0.27-0.32	0.08	Eakin, 1996
			0.06			0.01	
			18.76			1.04	
48.26				4.38			
Saboga, Panamá		27.2	3.4-3.5	0.47	13-17	Glynn, 1988	
Bahía Malaga, Colombia		2.77	4.56	-	0.38	Lozano-Cortés et al., 2011	
Huatulco, México		1.0	4.0	2.08	0.91	Herrera-Escalante et al., 2005	
México		1.3	3.4		0.96		
		2.9	3.0		2.01		
		6.8	2.9		3.28		
		0.26	4.72	-	0.25	Benitez-Villalobos et al., 2008	
		0.36	4.83		0.37		
		0.48	4.41		0.40		
	4.17	4.71		4.00			
	0.03	3.1		0.001	Herrera-Escalante, 2011		
	0.65	4.8		0.211			
	0.18	4.1		0.009			
3.26	4.2		8.103				
Puerto Angel, México	1.74	6.21		0.034	López-López, 2011		
Bahías de Huatulco, México	0.75	4.86		0.011			
Ixtapa-Zihuatanejo, México	0.40	5.45		0.007			
<i>Diadema savignyi</i>	Polinesia Francesa	4.87	5.5-5.9	-	3.87	Bak, 1990	
	Kenia	0-0.1	5.7-8.3	0.72	0.05-1.2	Carreiro-Silva & McClanahan, 2001	
<i>Diadema setosum</i>	Golfo de Eliat	0.1	3.0	0.31	0.01	Mokady et al., 1996	
		6.4			0.72		
		0.01-0.4	5.3-7.8	1.79	0.65	Carreiro-Silva y McClanahan, 2001	
Tailandia	0.4-11.8	2.0-7.0	0.99	1.64-5.5	Ruengsawang & Yeemin, 2000		
<i>Echinothrix diadema</i>	Polinesia Francesa	0.65	8.8	-	0.80	Bak, 1990	
	Kenia	0.02-0.07	9.1-12.0	5.49	2.00	Carreiro-Silva & McClanahan, 2001	
<i>Centrostephanus coronatus</i>	Isla Gorgona, Colombia	6.86	0.91-2.58	0.075	0.19	Toro-Farmer et al., 2004	
	Bahía Malaga, Colombia	0.13	3.82	-	0.02	Lozano-Cortés et al., 2011	
Echinometridae							
<i>Echinostrephus aciculatus</i>	Isla Marshall	0.50	2.4	0.40	0.073	Russo, 1980	
		1.05	1.8	0.18	0.068		
		0.66	1.68	0.15	0.036		

CUADRO 2 (Continuación) / TABLE 2 (Continued)

Especie	Localidad	Densidad (ind m ⁻²)	talla (cm)	Erosión diaria por erizo (g ind ⁻¹ d ⁻¹)	Tasa de bioerosión (kg m ⁻² año ⁻¹)	Fuente
<i>Echinometra</i> sp. A	Fiji	1.08	38	-	0.043	Appana & Vuki, 2006
		0.62	37		0.035	
		0.39	39		0.030	
		0.36	41		0.037	
<i>Echinometra mathaei</i>	Isla Marshall	0.16	2.2	0.13	0.008	Russo, 1980
		6.50	1.9	0.11	0.257	
		1.75	1.95	0.11	0.072	
	La Reunión	49.1	-	-	8.3	Conand et al., 1997
		12.4			2.9	
		2.5			0.4	
		3.8-73.6	-	-	0.4-8.3	
	Polinesia Francesa	7.38	1.5-1.9	0.1	0.372	Peyrot-Clausade et al., 2000 Bak, 1990
			2-2.4	0.16		
			2.5-2.9	0.23		
4.8		-	-	0.89	Pari et al., 1998	
210				6.87		
Kenia	8			0.63	McClanahan & Muthiga, 1988	
	1.7	3.8	0.7	0.43		
	14.2			3.63		
	0.03-5.6	2.6-4.9	0.42	0.15		
<i>Echinometra lucunter</i>	Okinawa, Japón	10	-	-	0.2	Carreiro-Silva & McClanahan, 2001
	Golfo de Eliat	3.7	2.3	0.12	0.57	Hibino & van Woesik, 2000 Mokady et al., 1996
		10.5			1.61	
	Kuwait	30	3.7	1.4	0.33	Downing & El-Zahr, 1987
	St Croix, US Islas Virgenes	100	-	-	3.9	Ogden, 1977
<i>Echinometra viridis</i>	Bermuda	25	-	0.77	7.0	Hunt, 1969 en Russo, 1980
	Puerto Rico	0.8-62.6	2-2.5	0.18	1.14-4.14	Griffin et al., 2003
Temnopleuridae						
<i>Toxopneustes roseus</i>	Panamá	-	5.1-7.5	1.57	-	Glynn, 1988
	Golfo de California, México*	0.02-0.09	-	3.87-7.96	-	James, 2000
Otros						
Varias especies	Belize ¹	17.6	2.75	-	1.2	Brown-Saracino et al., 2007
		6.5	2.87		0.6	
		0.8	3.41		0.2	
		12.5	2.44		0.8	
		17.3	2.86		1.4	
		32.8	2.37		1.2	
		30	2.11		1.1	
		25	2.56		1.3	
		17.8	1.64		0.3	
		31.6	1.40		0.3	
		40.0	1.33		0.3	
		Polinesia Francesa ²	7.12-10.0	-	-	

1. *E. viridis*, *E. lucunter*, *D. antillarum*, *Eucidaris tribuloides*, *Lytechinus variegatus*, *L. williamsi*

2. *Echinometra* types A y B, *E. diadema*, *Echinothrix calamaris*, *D. savignyi*.

* Determinado en camas de rodolitos.

deposición neta de carbonatos de 10 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Glynn, 1997).

Luego de El Niño de 1982 - 1983 el arrecife de Isla Uva experimentó una pérdida neta de carbonatos debido a las altas tasas de bioerosión en la base arrecifal. El balance en la parte trasera del arrecife fue positivo debido a

la alta cobertura coralina, las bajas densidades de *D. mexicanum* y la baja erosión de peces, pero debido a lo pequeño de esta zona, su contribución fue poca al balance total. Por el contrario, en la base arrecifal las densidades de *D. mexicanum* fueron de alrededor de 48.26 ind m⁻², produciendo una bioerosión promedio

de 4.38 kg m⁻² año⁻¹, siendo mucho mayor que la producción de carbonatos (Eakin, 1996). El pastoreo de *D. mexicanum* contribuyó con un 78% de los 13 kg m⁻² año⁻¹ removidos por los bioerosionadores bénticos (Glynn, 1988; Eakin, 1991), doblando el impacto de otros herbívoros (Eakin, 1992).

El incremento en las densidades sobre los arrecifes muertos no ocurrió uniformemente sobre todo el sustrato arrecifal, sino más bien estuvieron distribuidos en parches. Pocos erizos estuvieron presentes en el sustrato arrecifal que estaba cubierto por peces damiselas (*Stegastes acapulcoensis*) (Glynn, 1990). Este comportamiento de expulsión estaba correlacionado significativamente con la calidad del jardín, el tamaño del pez, y la densidad de erizos (Eakin, 1987). De esta manera se redujo la bioerosión de *D. mexicanum* por la acción territorial de la damisela (Eakin, 1987, 1988, 1991; Glynn, 1988). En estos jardines, la bioerosión fue menor (6.3 mm año⁻¹) que en los hábitats sin jardines (21.8 mm año⁻¹) (Eakin, 1992). Cuando las damiselas estuvieron presentes, la tasa de bioerosión estimada decayó a un intervalo de 3.7 a 14.8 g CaCO₃ m⁻² d⁻¹, mientras que sin damiselas las tasas de bioerosión estuvieron entre 9.5 y 28.5 g CaCO₃ m⁻² d⁻¹ (Glynn, 1988).

El evento de El Niño aletró el balance de carbonatos en Isla Uva de una acumulación neta de 8 600 kg CaCO₃ año⁻¹ antes de 1982, a una erosión neta de 4 800 kg CaCO₃ luego de este evento (Eakin, 2001). Las densidades de *D. mexicanum*, altas en la base y el frente arrecifal luego de El Niño de 1982-1983, continuaron así hasta mediados de 1990s (~ 40 - 60 ind m⁻²) cuando en el 2000 empezaron a bajar a niveles similares a los de 1974 (> 10 ind m⁻²). El incremento en las densidades durante 1980s y 1990s fue el resultado de un incremento en la disponibilidad de hábitat luego de las mortandades por blanqueamiento coralino, y probablemente un aumento en el reclutamiento de erizos debido a la productividad de las aguas durante el subsecuente evento La Niña (Glynn, 1988; Eakin, 1996, 2001). La disminución en la densidad del erizo al mismo tiempo que la disminución en la complejidad

arrecifal, lo encaminaron a su propia reducción a través de su actividad bioerosiva al reducir los espacios de refugio (i.e. grietas y huecos en el arrecife) y alimento (Eakin, 2001). Al perder disponibilidad de refugio *D. mexicanum* pudo haber sido más vulnerable a sus depredadores (i.e. *Arothron meleagris*, *Bodianus diplotaenia*, *Pseudobalistes naufragium*, y *Sufflamen verrens*). La falta de hábitat adecuado pudo haber llevado a un colapso en las poblaciones del erizo en el 2000 (Eakin, 2001).

Previo a El Niño de 1982 - 1983, la parte anterior del arrecife estuvo caracterizada por balances positivos de CaCO₃, con una alta cobertura coralina. Luego del evento de mortalidad masiva y blanqueamiento la cobertura coralina disminuyó, pero los aumentos rápidos en la abundancia de *D. mexicanum*, resultaron en altas tasas de destrucción del basamento coralino, moviendo el ambiente arrecifal a un estado de casi cero acreción. Subsecuentemente, en la parte anterior del arrecife se incrementó la cobertura de coral a mediados de 1990s y las densidades de *D. mexicanum* se redujeron a niveles cercanos a los encontrados a inicios de 1970s. El arrecife inicialmente incrementó sus tasas de acreción neta, pero más recientemente cambió a un estado de baja erosión neta (Perry et al., 2008).

En Isla del Coco, el impacto fue similar al observado en Panamá a finales de 1980s, donde a su vez se dio un incremento en las densidades poblacionales y en la actividad bioerosiva (Guzman & Cortés, 1992). Luego de El Niño de 1982-1983, se pronosticó que la recuperación coralina iba a tomar siglos debido a las altas densidades de bioerosionadores y las bajas tasas de reproducción coralina (Guzman & Cortés, 1992). Sin embargo, en el 2002, se cuantificó un incremento de cinco veces en la cobertura de coral y una notable reducción en las poblaciones de *D. mexicanum*, indicando que este erizo ya no estaba jugando un papel importante en la bioerosión arrecifal (Guzman & Cortés, 1992). Sin embargo, este todavía podía cumplir con su papel como herbívoro clave ayudando en el reclutamiento de corales, como lo hace *D. antillarum* en arrecifes del

Caribe (Sammarco et al., 1974; Sammarco 1980, 1982a, 1982b; Mumby et al., 2006). A través del tiempo el efecto de los erizos de mar varió de un estado negativo (década de los 80's) sobre el balance arrecifal de carbonatos a un efecto positivo (década del 2000's), favoreciendo el reclutamiento coralino y la recuperación del arrecife (Alvarado et al., 2012a). En Isla del Caño, se observó que *D. mexicanum* presentó un efecto neutro, al no tener una participación preponderante en el balance de carbonatos de la isla (Alvarado et al., 2012a). En Bahía Culebra, los efectos de los erizos de mar pasaron de tener un efecto positivo, a uno negativo, posiblemente asociado a un incremento en condiciones eutróficas de la bahía que están favoreciendo un incremento en la bioerosión del basamento coralino (Alvarado et al., 2012a).

A finales de la década de los 1970s, Fischer (1981, 1990) describió la importancia de *D. mexicanum* como bioerosionador en la costa Pacífica de Costa Rica, encontrándose en aguas someras hasta 8 m de profundidad, y produciendo una fuerte bioerosión en el basamento de rocas basálticas. Sin embargo, la especie que Fischer (1981, 1990) indica como *D. mexicanum* en su estudio sea probablemente *Echinometra vanbrunti*, ya que las densidades que informa son de hasta 250 ind m⁻² asociada a plataformas inter y submareales en zonas rocosas de Costa Rica (Fischer, 1981), donde esta especie es bastante común.

Para Isla Gorgona, se analizó el comportamiento bioerosivo del erizo de mar *Centrostephanus coronatus* en el arrecife de Playa Blanca (Cuadro 2) (Toro-Farmer, 1998; Toro-Farmer et al., 2004). De acuerdo a la clase de talla hay una diferencia significativa en el impacto bioerosivo entre las clases, incrementándose el impacto conforme aumenta la talla (Cuadro 2). Así mismo, se observó un impacto diferencial por zona del arrecife, siendo mayor en la parte trasera del arrecife (1.41 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹), intermedia en la cresta-plataforma (0.75 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) y menor en el frente arrecifal (0.51 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹). Sin embargo, si tomamos en consideración la cobertura

de coral vivo y la tasa de crecimiento de *Pocillopora* (80 % y 3.4 cm año⁻¹, respectivamente; Vargas-Ángel et al., 2001), y la densidad del esqueleto de este coral (0.168 g cm⁻³; Eakin, 1996), se puede calcular una tasa de acreción de 5.02 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹. En este sentido, el impacto bioerosivo de *C. coronatus* representa solamente 3.8% de la tasa de bioacreción. Sin embargo, puede ser que el impacto bioerosivo de *D. mexicanum* sea mayor debido a las altas densidades de este erizo en la localidad (14 ind m⁻²) (Toro-Farmer, 1998). Estas altas densidades también pudieron ser el producto del mismo fenómeno de reclutamiento y disponibilidad de alimento ocurrido en Panamá luego de eventos fuertes de El Niño (*sensu* Eakin, 2001). Por otro lado, persiste la duda si el erizo que indican en su investigación sea *C. coronatus* y no individuos juveniles de *D. mexicanum*, pues la profundidad, la distribución latitudinal y la clase de talla concuerdan con este último.

En México, luego del evento de El Niño de 1997 - 1998 se observó una alta mortalidad coralina (20 - 60 %) en Revillagigedo, Oaxaca y Nayarit, un aumento en la cobertura de algas coralinas y filamentosas, y un aumento en las poblaciones de *D. mexicanum* lo que causó una fuerte bioerosión y la reducción de la tridimensionalidad del arrecife (Glynn & Leyte-Morales, 1997; Lirman et al., 2001; Reyes-Bonilla, 2003). A diferencia de lo ocurrido en Galápagos, Panamá y Costa Rica, el impacto bioerosivo de estas especies fue bajo sobre el basamento coralino en los arrecifes de México (Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera, 1999; Hernández-Ballesteros, 2002; Herrera-Escalante et al., 2005; Benítez-Villalobos et al., 2008). Los eventos de El Niño no son tan catastróficos en el Pacífico Tropical Mexicano como lo han sido en otras regiones del PTO, probablemente debido a la protección que poseen estos arrecifes contra elevaciones excesivas de temperatura por el enfriamiento producto de los huracanes en verano y otoño, y por los afloramientos estacionales en el Golfo de Tehuantepec, Bahía Banderas y en la entrada del Golfo de California (Reyes-Bonilla, 2003).

En los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, el impacto de *D. mexicanum*, causó una pérdida de carbonatos entre 5 % y 27 % durante 2000-2001 (Herrera-Escalante et al., 2005). El impacto bioerosivo fue mayor en arrecifes donde la densidad promedio de erizos fue alta y el diámetro del caparazón fue pequeño (Cuadro 2). En arrecifes donde la densidad fue baja y el diámetro promedio del caparazón fue mayor, el impacto bioerosivo fue menor (Herrera-Escalante et al., 2005). En este sentido la densidad de *D. mexicanum* parece ser un factor más importante que la talla, a pesar de que tallas intermedias (3 - 5 cm) o grandes (> 5 cm) produjeran una tasa de consumo individual diario mayor (1.83 and 3.88 g CaCO₃ ind⁻¹ d⁻¹, respectivamente) que las tallas pequeñas (> 3 cm, 0.54 g CaCO₃ ind⁻¹ d⁻¹). A su vez la abrasión causada por espinas representó entre 13% y 24% de la erosión total (Herrera-Escalante et al., 2005). *Diadema mexicanum* no ejerce un papel significativo en la estructura de los arrecifes coralinos de Huatulco (Herrera-Escalante et al., 2005)

Entre enero 2006 y febrero 2007, Benítez-Villalobos et al. (2008) reevaluaron el área de Huatulco y encontraron una reducción en la intensidad de la bioerosión en todos los sitios evaluados previamente por Herrera-Escalante et al. (2005). Benítez-Villalobos et al. (2008) encontraron una reducción considerable en la densidad poblacional de *D. mexicanum* pero un ligero incremento en la talla promedio en todos los sitios. Así mismo, sus hallazgos apoyan la relación entre la densidad del erizo y las tasas de bioerosión, donde altas densidades tuvieron una mayor tasa de bioerosión que bajas densidades, a pesar de que todos los sitios presentaran tallas del caparazón promedio similares (Cuadro 2).

Herrera-Escalante (2011) encontró que existe un gradiente en el impacto bioerosivo y la densidad de *D. mexicanum* de norte a sur en Pacífico mexicano (Cabo Pulmo, Isla Isabel, Islas Marietas y La Entrega) en mayo y noviembre 2008. Ambos parámetros aumentaron de norte a sur, estando los valores más bajos en Cabo Pulmo, intermedios en las Islas

Isabel y Marietas, y más altos en La Entrega (Cuadro 2). Así mismo, encontró que los erizos entre 3 y 5 cm fueron los que causaron el mayor impacto erosivo. Por su parte López-López (2011) analizó tres localidades arrecifales: Puerto Ángel, Bahías de Huatulco (ambas en el Estado de Oaxaca) e Ixtapa-Zihuatanejo (Estado de Guerrero); de septiembre 2008 a agosto 2009. Puerto Ángel fue la localidad que presentó los mayores valores de densidad, tallas y bioerosión, seguida por Bahías de Huatulco y por último Ixtapa-Zihuatanejo (Cuadro 2). A su vez determinó que los erizos con una talla entre 3.4 y 6.1 cm remueven más aragonita (21.78% del total de carbonatos removidos por la actividad erosiva), que las tallas < 3.4 cm (5.77 %) ó > 6.1 cm (19.14 %) (López-López, 2011).

Al comparar las tasas de bioerosión entre las diferentes especies de erizos de mar en diferentes arrecifes coralinos alrededor del mundo (Cuadro 2), es notable que el PTO posee los valores más altos reportados (40.00 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹), mientras que en el Caribe o en el Indo-Pacífico los valores fueron menores (9.69 y 4.14 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹, respectivamente). Esto indica que la bioerosión por erizos de mar posee mayor influencia en la dinámica de carbonatos en los arrecifes del PTO que en otras regiones arrecifales.

Entre las familias de erizos de mar que son consideradas bioerosionadoras en los arrecifes coralinos a nivel mundial (Cuadro 2), Cidaridae contribuye con los valores de bioerosión más altos, seguida por Diadematidae, y Echinometridae. En este sentido, es notable que los representantes del PTO de cada familia, con la excepción de Echinometridae que no se ha evaluado todavía, posean las mayores tasas de bioerosión.

Así mismo, dentro del PTO podemos indicar que las localidades coralinas más sureñas fueron las que presentaron los valores más altos de bioerosión, mientras que localidades de México presentaron valores más bajos (Cuadro 2). Las localidades de Galápagos y Panamá fueron más afectadas por blanqueamiento y mortalidad coralina luego de los eventos de El Niño de 1982-1983 y 1997-1998 (Glynn, 1990,

2003; Maté, 2003), que los arrecifes coralinos en México (Reyes-Bonilla, 2001, 2003).

Reproducción

Se ha determinado en el Golfo de Panamá que *D. mexicanum* se reproduce de agosto a noviembre (Lessios, 1981) desovando en la fase de luna llena (Lessios, 1984). En el Golfo de California, su periodo reproductivo se extiende de abril a noviembre, dándose el desove cuando la luna se encuentra en la fase llena o nueva (Olivares-González, 1986). En Colima, México, posee una época de madurez gonadal que va de mayo a septiembre, aunque se pueden observar máximos en diciembre (Espino-Barr et al., 1996). Existe una relación positiva entre el índice gonadal y la temperatura, incrementándose la actividad reproductiva a temperaturas superiores a 23 °C (Olivares-González, 1986). Así mismo, el índice gonadal alcanza un valor máximo cuando el diámetro del caparazón es de 4.5 - 5.0 cm (Olivares-González, 1986). En las costas de Oaxaca México, el periodo de madurez va de abril a agosto y desove de julio a octubre para ambos sexos. Con respecto al índice gonadal (IG), las fluctuaciones reflejan el ciclo de desarrollo gonádico caracterizado histológicamente, sin embargo en diciembre y febrero se observaron valores altos del IG que no correspondieron a etapas de madurez gonadal, sino al incremento en volumen debido a la presencia de material nutritivo, fagocitos y células granulares. El periodo de desove de la especie está fuertemente influenciado por la dinámica oceánica de vientos y corrientes para garantizar la permanencia y supervivencia de las larvas (Ruíz-Bravo, 2013).

En Isla del Coco no hay sincronía por lo que se puede hallar individuos en todas las etapas gametogénicas (Pearse, 1968). En promedio, el diámetro de sus huevos es de 69.54 µm (Lessios, 1990), y no varía significativamente a través del tiempo, ni entre localidades (Lessios, 1987). La duración de vida de su larva en condiciones de laboratorio es de 42 días (Emlet, 1995). Las larvas no se liberan en las épocas de mayor productividad por fitoplancton, sino

que se asientan previo a la época de afloramiento con lo que aseguran asentarse en zonas costeras, evitando ser alejadas de la costa por efecto de los vientos y las corrientes (Lessios, 1981). Las diferencias en la heterogeneidad de niveles de fitoplancton como alimento pueden influenciar la evolución y expresión del largo de los brazos de las larvas de *D. antillarum* y *D. mexicanum* en Panamá. Las larvas de *D. antillarum* poseen brazos más largos en relación a su cuerpo que *D. mexicanum*, siendo una mejor estrategia evolutiva tener brazos largos para obtener alimento en un ambiente pobre como lo es el Caribe (McAlister, 2008).

Parasitismo y enfermedades

Existe una relación parasitaria del gasterópodo *Echineulima mittrei* en *D. mexicanum* en el Golfo de California, con una mayor incidencia de parasitismo en tallas entre los 2.0 - 2.9 cm de diámetro del erizo, y principalmente durante primavera. Este gasterópodo parasita principalmente la zona interambulacral del lado oral del caparazón (Olivares-González, 1986). Esta relación parasitaria ha sido observada en las islas Taboga y Gorgona, en Panamá y Colombia respectivamente (Mortensen, 1940; Lützen & Nielsen, 1975). También se ha observado la presencia del camarón *Tuleariocaris holthuisi* asociado a las espinas de *D. mexicanum* en el Golfo de Chiriquí, en Isla de Coiba (Marin & Anker, 2009)

Se han aislado varias bacterias potencialmente patógenas para *D. mexicanum* obtenidas de la Linterna de Aristóteles, estómago y gónadas (Bauer & Agerter, 1994). Las bacterias encontradas corresponden: *Bacillus* sp., *Clostridium* sp., *C. perfringens*, *C. innocuum*, *C. glycolium*, *Flavimonas orzihabitans*, *Pseudomonas* sp., *Streptococcus* sp., y *Vibrio alginolyticus*, encontrándose entre estas, varias especies causantes de enfermedades en erizos. Los especímenes colectados en el Golfo de Panamá (Isla Taboga) mostraron una flora bacteriana persistente de *C. perfringens*, lo cual puede estar asociado a exposición a contaminación fecal humana, siendo indicativo de las

condiciones locales, ya que especímenes colectados en el Golfo de Chiriquí (Isla Uva) no contienen esta bacteria (Bauer & Agerter, 1994).

En mayo 2009 se registró por primera vez, una mortandad masiva de *D. mexicanum* en la localidad La Entrega, en el Pacífico sur mexicano (Benítez-Villalobos, Díaz-Martínez & Martínez-García, 2009). Se encontraron cientos de caparazones vacíos dispersos en el fondo, así como una gran cantidad de espinas sueltas. Algunos individuos presentaban una capa de moco sobre el caparazón, con heridas cerca del peristomo y zonas sin tejido en el caparazón. Las características de este evento concuerdan con las señales descritas por Bak et al. (1984) durante la mortandad masiva de *D. antillarum* en 1983 en el Caribe. A la fecha, este evento parece un hecho aislado ya que no existen reportes para otras zonas de México o del PTO (Benítez-Villalobos et al., 2009).

De acuerdo con estudios recientes, el agente causante de la enfermedad pudo haber sido un dinoflagelado epibentónico similar a *Ostreopsis* cf. *Ovata*, debido a que los síntomas que presentó la población de *D. mexicanum* durante la mortandad masiva en mayo del 2009, también fueron observados en la población de *Echinometra lucunter* en 1998 durante afloramiento de *O. cf. ovata* en Arraial do Cabo al suroeste de la costa de Brasil (Ferreira, 2006). O como el caso de mortalidad del erizo *D. antillarum* en noviembre del 2009 en Isla de Madeira (al oeste de la costa Africana), cuando se registraron abundancias considerables de *Ostreopsis* sp. (Nascimento et al., 2012). En concordancia con lo anterior, se infiere que el patógeno pudo haber encontrado en La Entrega los elementos necesarios para su proliferación, afectando específicamente a *D. mexicanum*, como ocurrió en el caso de *D. antillarum* (Bak et al., 1984), ya que en ambos casos no se observó que las otras especies de erizos presentes en el área mostraran signos de la enfermedad.

De acuerdo con estudios realizados en un periodo posterior al evento de mortandad masiva se evidencia la importancia de *D. mexicanum*

como una especie clave en la estructura arrecifal, ya que se observaron cambios en la comunidad de peces (Valencia-Méndez, 2012), específicamente en las especies que mantienen una alimentación similar con la población del erizo, como *Stegastes acapulcoensis* para la que se registró un incremento importante en su abundancia, aparentemente debido al aumento de algunos grupos de macroalgas. La ausencia de *D. mexicanum* produjo un cambio positivo en la cobertura de grupos funcionales de algas debido a la ausencia de ramoneo de este erizo (López-Yllescas 2012).

La disminución de la competencia de *D. mexicanum* propició un evento de sustitución ecológica reflejado en el incremento de las damiselas en compensación por la ausencia del erizo, mientras que de manera indirecta otras especies de peces de hábitos carnívoros aumentaron sustancialmente sus densidades por el incremento en alimento que representaban los peces herbívoros (Valencia-Méndez, 2012). La variación espacial del reclutamiento en La Entrega realizado en un periodo posterior al evento de mortandad presentó un desfase con el periodo del incremento más grande de las abundancias (mayo 2010), y la presencia de reclutas, y larvas en la columna de agua (Méndez-Aquino 2013).

Actividad biológica y bioprospección

Mediante técnicas cualitativas se determinó la actividad antibacteriana y hemolítica de *D. mexicanum* utilizando sepas de *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus*, *S. pyogenes*, *Vibrio harveyi* y *V. parahaemolyticus*. El extracto calcáreo fue el que presentó mayor actividad, del cual las fracciones CC₁FN-F₁₋₃ y CC₁FN-F_{4,5,7 y 8} presentaron actividad contra *S. aureus* y *S. pyogenes*, respectivamente (Juárez-Espinosa, 2010). Por lo tanto, hay ciertos compuestos presentes en este erizo que presentan un potencial antibiótico contra estas dos sepas bacterianas, así como una función antioxidantes. Sin embargo, se requiere mayores estudios para caracterizar mejor su actividad (Juárez-Espinosa, 2010).

Depredadores

Entre los depredadores conocidos de *D. mexicanum* en el PTO se encuentran los peces *Arothron meleagris*, *Arothron hispidus* (Familia Tetradontidae), *Diodon holocanthus* (Familia Diodontidae), *Bodianus diplotaenia* (Labridae), *Pseudobalistes naufragium*, *Balistes polylepis* y *Sufflamen verres* (Familia Balistidae) (Glynn et al., 1972; Guzmán 1988; Eakin 2001). En el Caribe, *D. antillarum* representa el 73 % de la dieta del género *Balistes*, 35 % de la dieta de *Diodon*, 14 % de la dieta de *Bodianus* y entre 10 - 86 % de la dieta de *Haemulon* (Randall, 1967), género que hasta la fecha no está listado como depredador de *D. mexicanum* en el PTO. Para Islas Canarias, los principales depredadores y controladores de las poblaciones de *D. aff. antillarum* (ahora *D. africanum*) son *Balistes caprisiscus*, *Canthidermis sufflamen* y *Bodianus scrofa*, por su capacidad de depredar tanto sobre individuos juveniles como adultos (Clemente & Hernández, 2007; Clemente, Hernández, Rodríguez & Brito, 2010).

Extracción pesquera

El potencial pesquero de esta especie se estudio para la región de Colima, México (Espino-Barr et al., 1996). Para esta región se recomienda que la especie pueda ser explotada comercialmente entre junio y septiembre, cuando la gónada alcanza un mayor peso; sin embargo recomiendan que debe de restringirse su captura a una talla mínima de caparazón que no fue cuantificada en el estudio.

En México, *D. mexicanum* es capturado solo para comercio ornamental y uso en acuarios, sin proporcionar estadísticas (Piña-Espallargas, 2004). Sin embargo, hay una mayor demanda por *Centrostephanus coronatus*, otro diademático que es comúnmente confundido con juveniles de *D. mexicanum*, por lo que la extracción de la última especie puede ser mayor a lo indicado por la autora (Piña-Espallargas, 2004).

Necesidades de investigación de *Diadema mexicanum* en el PTO

Probablemente *D. mexicanum* es la especie de equinoideo más estudiada en el PTO, y a la cual se le ha brindado mayor importancia debido al papel que juegan congéneres en otros arrecifes del mundo. Este hecho se hace más evidente luego del incremento de las poblaciones de este erizo a consecuencia de El Niño de 1982 - 1983 (Glynn, 1988; Guzman & Cortés, 1992; Eakin, 1996, 2001) y de la mortandad masiva de *D. antillarum* en el mar Caribe (Lessios et al., 1984). El primer evento llamó la atención debido al alto impacto bioerosivo que pueden causar explosiones poblacionales de este erizo sobre los arrecifes del PTO. El segundo evento llamó la atención debido a la importancia del género *Diadema* como herbívoro en la dinámica arrecifal, cuya ausencia, se reconoce, fue clave en el cambio de fase de los arrecifes coralinos del Caribe. Además, gracias a la amplia investigación sobre *D. antillarum* en el Caribe, previo al evento de mortandad masiva, se conoce el papel positivo y negativo que tiene esta especie en el reclutamiento de corales y en la dinámica de carbonatos en el arrecife.

La mayor parte de los estudios en el PTO sobre *D. mexicanum* han estado enfocados en describir la densidad poblacional en los arrecifes de la región, y su impacto erosivo principalmente en Isla Uva, Panamá, y en Bahías de Huatulco, México. Aspectos sobre su reproducción han sido estudiados en México, pero los principales estudios se han llevado a cabo en Panamá. Así mismo, es en este país donde se han realizado la mayor parte de las investigaciones relacionadas con aspectos evolutivos y genéticos de la especie.

Es evidente, que quedan todavía muchos vacíos de conocimiento sobre esta especie. En aspectos reproductivos, las investigaciones han sido realizadas principalmente en Panamá, por lo que hace falta ampliar las áreas de estudio con el fin de determinar si siguen el mismo

comportamiento de esta zona, además de comparar poblaciones dentro y fuera de áreas afectadas por afloramiento. Relacionado con este tópico, hace falta investigar los patrones de asentamiento y reclutamiento larval en los arrecifes, y determinar la presencia estacional de larvas en la columna de agua.

La actividad bioerosiva de esta especie se ha estudiado en México y Panamá principalmente, pero es poco lo que se conoce de la composición de su dieta. Hace falta hacer ensayos de herbivoría para determinar preferencias de alimentación, y evaluar de manera efectiva el grado en qué esta especie influye sobre la composición de algas en los arrecifes del PTO. Así mismo, es necesario cuantificar competencias por recursos versus otras especies de erizos o de herbívoros presentes en los arrecifes, así como determinar cuantitativamente los efectos de los principales depredadores del erizo y los cambios tróficos que ocurren.

Hace falta investigar sobre tasas de crecimiento del erizo, y como estas se ven influenciadas por factores ambientales, así como tasas de crecimiento poblacional y desarrollo de diferentes cohortes de edad. Otro aspecto importante a desarrollar es la presencia de enfermedades y tumores en las poblaciones del erizo, y como el cambio climático y la acidificación de las aguas del mar pueden afectar el desarrollo larval y de juveniles. Finalmente, hace falta cuantificar el grado de afectación que realmente experimenta esta especie por extracción, ya sea para consumo humano, con fines ornamentales o para acuarismo, además de identificar las medidas que se deben tomar para proteger a sus poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de la vicerrectoría de investigación de la Universidad de Costa Rica, del Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica (MICIT), del Consejo Nacional para Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Costa Rica (CONICIT), y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México

(CONACYT). Agradecemos los comentarios de tres revisores que enriquecieron este trabajo.

RESUMEN

En esta revisión se presenta el estado de conocimiento de *Diadema mexicanum* en el Pacífico Tropical Oriental con base en estudios realizados principalmente en Panamá, Costa Rica y México. La densidad de *D. mexicanum* es baja, con valores entre 0.008 y 9.5 ind m⁻², sin embargo, bajo condiciones particulares como la presencia de El Niño, las densidades pueden alcanzar hasta 150 ind m⁻², por otra parte se ha reportado solo un evento de mortandad masiva a nivel local de esta especie en México. La bioerosión de *D. mexicanum* es más marcada en arrecifes más sureños, mientras que en localidades de México existen valores más bajos. De acuerdo con los estudios realizados en Panamá y México se ha determinado que *D. mexicanum* se reproduce entre abril y noviembre y su reproducción está influenciada por la dinámica oceánica de vientos y corrientes. Hace falta ampliar las áreas de estudio para determinar si las poblaciones de *D. mexicanum* siguen el mismo comportamiento reproductivo en toda su distribución geográfica. Finalmente, hace falta cuantificar el grado en que esta especie es afectada por extracción con distintos fines, e identificar las medidas que se deben tomar para proteger a sus poblaciones.

Palabras clave: Echinodermata, distribución, evolución, alimentación, bioerosión, reproducción, enfermedades, amenazas.

REFERENCIAS

- Alvarado, J. J. (2004). Abundancia del erizo de mar *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867) (Echinoidea: Diadematidae) en aguas del Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 52, 911-913.
- Alvarado, J. J. & Fernández, C. (2005). Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53(Supl. 3), 275-284.
- Alvarado, J. J. & Chiriboga, A. (2008). Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Revista de Biología Tropical*, 56(Supl. 2), 99-111.
- Alvarado, J. J., & Cortés, J. (2008). Echinodermata. In I. S. Wehrmann & J. Cortés (Eds.), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America, Monographiae Biologicae* (pp. 771-800). Berlin: Springer-Verlag.
- Alvarado J. J., Cortés, J., & Reyes-Bonilla, H. (2012a). Reconstruction of *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 bioerosion impact on three Costa Rican Pacific

- coral reefs. *Revista de Biología Tropical*, 60(Suppl. 2), 121-132.
- Alvarado, J. J., Guzman, H. M., & Breedy, O. (2012b). Distribución y diversidad de equinodermos (Asterozoa, Echinozoa, Holothurozoa) en las Islas del Golfo de Chiriquí, Panamá. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47, 13-22.
- Apana, S. D., & Vuki, V. C. (2006). Bioerosion patterns and abundance and spatial distribution of *Echinometra* sp. A (green white tip) ecomorph on Nukubuco reef, Fiji. *Proceedings of the 10th International Coral Reefs Symposium, Okinawa*, 938-945.
- Aronson, R. B., Macintyre, I. G., Wapnick, C. M., & O'Neill, M. W. (2004). Phase shifts, alternative states, and the unprecedented convergence of two reef systems. *Ecology*, 85, 1876-1891.
- Bak, R. P. M. (1990). Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 66, 267-272.
- Bak, R. P. M., Carpay, M. J. E., & de Ruyter 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.
- Barraza, J. E. & Hasbún, C. R. (2005). Los equinodermos (Echinodermata) de El Salvador. *Revista de Biología Tropical*, 53(Supl. 3), 139-146.
- Bauer, J. C. (1980). Observations on geographical variations in population density of the echinoid *Diadema antillarum* within the Western North Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 30, 509-515.
- Bauer, J. C., & Agerter, C.J. (1994). Isolation of potentially pathogenic bacterial flora from tropical sea urchins in selected west Atlantic and East Pacific sites. *Bulletin of Marine Science*, 55, 142-150.
- Bedolla-Guzmán, Y. R. (2007). *Caracterización ecológica de la comunidad de macroinvertebrados submareales rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, México* (Tesis). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827-833.
- Benítez-Villalobos, F., Domínguez-Gómez, M. T., & López-Pérez, R. A. (2008). Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(Suppl. 3), 255-263.
- Benítez-Villalobos, F., Díaz-Martínez, J. P., & Martínez-García, M. (2009). Mass mortality of the sea urchin *Diadema mexicanum* in La Entrega at Bahía de Huatulco, Western Mexico. *Coral Reefs*, 28, 1017.
- Birkeland, C. (1989). The influence of echinoderms on coral-reef communities. In M. Jangoux & J. M. Lawrence (Eds.), *Echinoderm Studies 3* (pp. 1-79). Rotterdam: A. A. Balkema.
- Birkeland, C. (1996). Why some species are especially influential on coral-reef communities and others are not. *Galaxea*, 13, 77-84.
- Brown-Saracino, J., Peckol, P., Curran, H. A. & Robbart, M. L. (2007). Spatial variation in sea urchins, fish predators, and bioerosion rates on coral reefs of Belize. *Coral Reefs*, 26, 71-78.
- Carpenter, R. C. (1997). Invertebrate predators and grazers. In C. Birkeland (Ed.), *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 198-229). New York: Chapman & Hall.
- Carreiro-Silva, M., & McClanahan, T. R. (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.
- Caso, M. E. (1978). Los Equinoideos del Pacífico de México, Parte Primera: órdenes Cidarzoa y Aulodonta. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial*, 1, 1-104.
- Clark, H. L. (1940). Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXI. Notes on Echinoderms from the West Coast of Central America. *Zoologica*, 25, 331-352.
- Clemente, S. & Hernández, J. C. (2007). *Identificación de los depredadores capaces de controlar las poblaciones del erizo de lima (Diadema aff. antillarum) y su importancia para la gestión, conservación y recuperación de los fondos marinos de Canarias*. Tenerife, Canarias: Servicio de publicaciones de la Caja General de Ahorros de Canarias, Tenerife.
- Clemente, S., Hernández, J. C., Rodríguez, A., & Brito, A. (2010). Identifying keystone predators and the importance of preserving functional diversity in sublittoral rocky-bottom areas. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 55-67.
- Cohen-Rengifo, M. A. (2008). *Equinodermos del santuario de fauna y flora Malpelo, Pacífico Colombiano* (Tesis). Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Conand, C., Chabanet, P., Cuet, P., & Letourneur, Y. (1997). The carbonate budget of a fringing reef in La Reunion Island (Indian Ocean): sea urchin and fish bioerosion and net calcification. *Proceeding of 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, 1, 953-958.
- Coppard, S. E., & Campbell, A. C. (2004). Taxonomic significance of spine morphology in the echinoid genera *Diadema* and *Echinothrix*. *Invertebrate Biology*, 123, 357-371.
- Coppard, S. E., & Campbell, A. C. (2006a). Taxonomic significance of test morphology in the echinoid genera *Diadema* Gray, 1825 and *Echinothrix* Peters, 1853 (Echinodermata). *Zoosystema*, 28, 93-112.

- Coppard, S. E., & Campbell, A. C. (2006b). Systematic significance of tridentate pedicellariae in the echinoid genera *Diadema* and *Echinothrix*. *Invertebrate Biology*, 125, 363-378.
- Díaz-Martínez, J. P. (2010). *Ecología poblacional del erizo de mar Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de las Bahías de Huatulco, Oaxaca* (Tesis). Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- Downing, N., & El-Zahr, C. R. (1987). Gut evacuation and filling rates in the rock-boring sea urchin, *Echinometra mathaei*. *Bulletin of Marine Science*, 41, 579-584.
- Eakin, C. M. (1987). Damselfishes and their algal lawns: a case of plural mutualism. *Symbiosis*, 4, 275-288.
- Eakin, C. M. (1988). Avoidance of damselfish lawns by the sea urchin *Diadema mexicanum* at Uva Island, Panamá. *Proceeding of 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, 2, 21-26.
- Eakin, C. M. (1991). *The damselfish-algal lawn symbiosis and its influence on the bioerosion of an El Niño impacted coral reef, Uva Island, Pacific Panama* (Dissertation). Miami University, Miami.
- Eakin, C. M. (1992). Post-El Niño Panamanian reefs: less accretion, more erosion and damselfish protection. *Proceeding of 7th International Coral Reef Symposium, Guam*, 1, 387-396.
- Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982 - 1983 El Niño at Uva Island in the Eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15, 109-119.
- Eakin, C. M. (2001). A tale of two ENSO events: carbonate budgets and the influence of two warming disturbances and intervening variability, Uva Island, Panama. *Bulletin of Marine Science*, 69, 171-186.
- Edgar, G. J., Banks, S., Fariña, J. M., Calvopiña, M., & Martínez, C. (2004). Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography*, 31, 1107-1124.
- Edgar, G. J., Banks, S. A., Bessudo, S., Cortés, J., Guzman, H. M., Henderson, S., ... Zapata, F. A. (2011). Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 730-743.
- Emlet, R. B. (1995). Development mode and species geographic range in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Evolution*, 49, 476-489.
- Espino-Barr, E., Cibrián-Rodríguez, R., & García-Boa, A. (1996). Estructura y densidad de la población del erizo tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. *Ciencia Pesquera*, 12, 60-67.
- Ferreira, C. E. L. (2006). Sea urchins killed by toxic algae. *Journal of Marine Biology Association Global Marine Environment*, 3, 23-24.
- Fischer, R. (1981). Bioerosion of basalt of the Pacific coast of Costa Rica. *Senckenberg Marine*, 13, 1-41.
- Fischer, R. (1990). Biogenetic and nonbiogenetically determined morphologies of the Costa Rican Pacific coast. *Zeitschrift für Geomorphologie N.F.*, 34, 313-321.
- Glynn, P. W. (1985). Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982 - 1983) associated coral mortality in Panama. *Proceeding of the 5th International Coral Reefs Symposium, Tahiti*, 4, 183-188.
- Glynn, P. W. (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea*, 7, 129-160.
- Glynn, P. W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reef in the Tropical Eastern Pacific. In P. W. Glynn (Ed.), *Global ecological consequences of the 1982 - 83 El Niño-Southern Oscillation* (pp. 55-126). Amsterdam: Elsevier.
- Glynn, P. W. (1996). Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology*, 2, 495-509.
- Glynn, P. W. (1997). Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance. In C. Birkeland (Ed.), *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 68-95). New York: Chapman & Hall.
- Glynn, P. W. (2003). Coral communities and coral reefs of Ecuador. In J. Cortés (Ed.), *Latin American Coral Reefs* (pp. 449-472). Amsterdam: Elsevier.
- Glynn, P. W., & Leyte-Morales, G. E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45, 1033-1047.
- Glynn, P. W., Stewart, R. H., & McCosker, J. E. (1972). Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution and predators. *Geologische Rundschau*, 61, 483-519.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., & Wellington, G. M. (1996). Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15, 71-99.
- Glynn P. W., Wellington, G. M., & Birkeland, C. (1979). Coral reef growth in the Galápagos: limitation by sea urchins. *Science*, 203, 47-49.
- González-Azcárraga, A. (2006). *Estructura de las asociaciones de erizos de mar (Echinoidea: regularia) en arrecifes rocosos del oeste del Golfo de California, México* (Tesis). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- González-Medina, F. J., Holguín-Quiñones, O. E., & De la Cruz-Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda,

- Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 32, 33-44.
- Griffin, S. P., García, R. P., & Weil, E. (2003). Bioerosion in coral reef communities in southwest Puerto Rico by the sea urchin *Echinometra viridis*. *Marine Biology*, 143, 79-84.
- Grignard, J. C., Flammang, P., Lane, D. J. W., & Jangoux, M. (1996). Distribution and abundance of the echinoid *Diadema setosum* (Echinodermata) on sediment stressed coral reefs in Singapore. *Asian Marine Biology*, 13, 123-132.
- Guzman, H. M. (1988). Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 36, 191-207.
- Guzman, H. M., & Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Revista de Biología Tropical*, 40, 309-324.
- Guzman, H. M., & Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical*, 41, 535-557.
- Guzman, H. M., & Cortés, J. (2007). Reef recovery 20 years after the 1982 - 1983 El Niño massive mortality. *Marine Biology*, 151, 401-411.
- Hernández-Ballesteros, L. M. (2002). *Aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales zooxantelados (Scleractinia) en el arrecife La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México* (Tesis). Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- Herrera-Escalante, T. (2011). *Potencial bioerosivo de Diadema mexicanum (Echinodermata: Echinoidea) en cuatro arrecifes del Pacífico Mexicano* (Tesis). Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, México.
- 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.
- Hibino, K., & Van Woesik, R. (2000). Spatial differences and seasonal changes of net carbonate accumulation on some coral reefs of the Ryukyu Islands, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 252, 1-14.
- Hickman, C. P. Jr. (1998). *A field guide to Sea Stars and other Echinoderms of Galápagos*. Lexington: Sugar Spring Press.
- Holguín-Quiñones, O., Wright-López, H., & Solís-Marín, F. A. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48, 749-757.
- Hooker, Y., Solís-Marín, F. A., & Lleellish, M. (2005). Equinodermos de las Islas Lobos de Afuera (Lambayeque, Perú). *Revista Peruana de Biología*, 12, 77-82.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551.
- Hunter, I. G. 1977. Sediment production by *Diadema antillarum* on a Barbados fringing reef. *Proceeding of the 3th International Coral Reefs Symposium, Miami*, 2, 105-109.
- James, D. W. (2000). Diet, movement, and covering behavior of the sea urchin *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology*, 137, 913-923.
- Juárez-Espinoza, P. A. (2010). *Determinación de la actividad biológica de los extractos orgánicos del erizo de mar Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863* (Tesis). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Karlson, R. H. (1999). *Dynamics of Coral Communities*. Netherlands: Kluwer Academic.
- Kroh, A. & H. Hansson. (2012). Diadematidae. In A. Kroh & R. Mooi (Eds.), *World Echinoidea Database, World Register of Marine Species*. Retrieved from <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123163>
- Lawrence, J., & Sonnenholzer, J. (2004). Distribution and abundance of asteroids, echinoids, and holothuroids in Galápagos. In T. Heinzeller & J. H. Nebelsick (Eds.), *Echinoderms: München* (pp. 239-244). Leiden: Balkema.
- Lessios, H. A. (1981). Reproductive periodicity of the echinoid *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50, 47-61.
- Lessios, H. A. (1984). Possible prezygotic reproductive isolation in sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Evolution*, 38, 1144-1148.
- Lessios, H. A. (1987). Temporal and spatial variation in egg size of 13 Panamanian echinoids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 114, 217-239
- Lessios, H. A. (1990). Adaptation and phylogeny as determinants of egg size in echinoderms from the two sides of the Isthmus of Panama. *American Naturalist*, 135, 1-13.
- Lessios, H. A. (2005). Echinoids of the Pacific waters of Panama: status of knowledge and new records. *Revista de Biología Tropical*, 53(Supl. 3), 147-170.
- Lessios, H. A., Robertson D. R., & Cubit, J. D. (1984). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226, 335-337.

- Lessios, H.A., Kessing, B. D., & Pearse, J. S. (2001). Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55, 955-975.
- Lirman, D., Glynn, P. W., Baker, A. C., & Leyte-Morales, G. E. (2001). Combined effects of three sequential storms on the Huatulco Coral Reef tract, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 69, 267-278.
- López-López, D. A. (2011). *Bioerosión provocada por el erizo Diadema mexicanum A. Agassiz 1863 en localidades de Oaxaca y Guerrero, México* (Tesis). Universidad del Mar, Puerto Ángel, México.
- López-Pérez, R. A., Benítez-Villalobos, F., Pérez-Maldonado, A. M., Granja-Fernández, M. R. & Domínguez-Gómez, M. T. (2008). La comunidad arrecifal en Isla Cacaluta, Oaxaca. In J. M. Domínguez-Licona (Ed.), *Diagnostico de los Recursos de la Bahía y Micro-Cuenca del Río Cacaluta, Municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca, Universidad del Mar* (pp. 243-255). Puerto Ángel, México: SEMARNAT, CONACYT.
- López-Yllescas, M. (2012). *Relación entre la densidad poblacional de Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863 y la cobertura de algas en dos arrecifes coralinos del Pacífico Sur Mexicano, después de un evento de mortandad masiva* (Tesis). Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Lozano-Cortés, D. F., Londoño-Cruz, E., & Zapata, F. A. (2011). Bioerosión de sustrato rocoso por erizos en Bahía Málaga (Colombia), Pacífico Tropical. *Revista Ciencias*, 15, 9-22.
- Lützen, J., & Nielsen, K. A. J. (1975). Contribution to the anatomy and biology of *Echineulima* n.g. (Prosobranchia: Eulimidae), parasitic on sea urchins. *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening*, 138, 171-99.
- Mallela, J., & Perry, C. T. (2007). Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral Reefs*, 26, 129-145.
- Maluf, L. Y. (1991). Echinoderm Fauna of the Galápagos Islands. In M. J. James (Ed.), *Galápagos Marine Invertebrates: Taxonomy, Biogeography, and Evolution in Darwin's Islands* (pp. 345-367). New York: Plenum Press.
- Marin, I., & Anker, A. (2009). On the presence of the pontoniine shrimp *Tuleariocaris holthuisifipeau* Jacquotte, 1965 (Decapoda, Pontoniinae) on the Pacific coast of Panama. *Crustaceana*, 82, 505-508.
- Maté, J. L. (2003). Corals and coral reefs of the Pacific coast of Panamá. In J. Cortés (Ed.), *Latin American Coral Reefs* (pp. 387-417). Amsterdam: Elsevier.
- McAlister, J. S. (2008). Evolutionary responses to environmental heterogeneity in Central American echinoid larvae: plastic versus constant phenotypes. *Evolution*, 62, 1358-1372.
- McClanahan, T. R., & Muthiga, N. A. (1988). Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiology*, 66, 269-276.
- Méndez-Aquino, C. E. (2013). *Reclutamiento de Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863 después de un evento de mortandad masiva en bahía La Entrega e Isla Montosa, Huatulco, Oaxaca* (Tesis). Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Metaxas, A., & Young, C. M. (1998). Behaviour of echinoid larvae around sharp haloclines: effects of the salinity gradient and dietary condition. *Marine Biology*, 131, 443-459.
- Mokady, O., Lazar, B., & Loya, Y. (1996). Echinoid bioerosión as a major structuring force of Red Sea coral reefs. *Biological Bulletin*, 190, 367-372.
- Mortensen, T. 1940. *A monograph of the Echinoidea. Volume III. I, Aulodonta*. Copenhagen: C. A. Reitzel.
- Mumby, P. J., Hedley, J. D., Zychaluk, K., Harborne, A. R., & Blackwell, P. G. (2006). Revisiting the catastrophic die-off of the urchin *Diadema antillarum* on Caribbean coral reefs: fresh insights on resilience from a simulation model. *Ecological Modelling*, 196, 131-148.
- Nascimento S. M., França, J. V., Gonçalves, J. E. A., & Ferreira, C. E. L. (2012). *Ostreopsis* cf. *ovata* (Dinophyta) bloom in an equatorial island of the Atlantic Ocean. *Marine Pollution Bulletin*, 64, 1074-1078.
- Neira-Ortiz, R., & Cantera, J. R. (2005). Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 53(Supl. 3), 195-206.
- Ogden, J. C. (1977). Carbonate-sediment production by parrot fish and sea urchins on Caribbean reefs. *Studies in Geology*, 4, 281-288.
- Olivares-González, E. (1986). *Algunos aspectos sobre la biología del erizo de espina larga Diadema mexicanum (Echinoidea: Echinodermata). I. Periodos reproductivos y II. Parasitismo* (Tesis). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Pari, N., Peyrot-Clausade, M., Le Campion-Alsumard, T., Hutchings, P., Chazottes, V., Golubic, S., ... Fontaine, M. F. (1998). Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years of exposure. *Marine Ecology Progress Series*, 166, 119-130.
- Pawson, D. L., & Miller, J. E. (1983). Systematics and ecology of the sea-urchin genus *Centrostephanus* (Echinodermata: Echinoidea) from the Atlantic and Eastern Pacific oceans. *Smithsonian Contribution in Marine Science*, 20, 1-15.

- Pearse, J. S. (1968). Gametogenesis and reproduction in several abyssal and shallow water echinoderms of the Eastern Tropical Pacific. *Stanford Oceanographic Expedition Cruise 20 Te Vega Report*, 225-234.
- Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. (2008). Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, 27, 853-866.
- Peyrot-Clausade, M., Chabanet, P., Conand, C., Fontaine, M. F., Letourner, Y., & Harmelin-Vivien, H. (2000). Sea urchin and fish bioerosion on La Réunion and Moorea reefs. *Bulletin of Marine Science*, 66, 477-485.
- Piña-Espallargas, R. (2004). *La pesquería de especies marinas con fines de ornato en México: El Parque Marino Loreto como estudio de caso* (Tesis). Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, México.
- Ramírez-Ortiz, G. (2010). *Estructura comunitaria comparativa de los erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes del Pacífico Mexicano* (Tesis). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Randall, J. E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5, 665-847.
- Reaka-Kudla, M. L., Feingold, J. S., & Glynn, P. W. (1996). Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs*, 15, 101-107.
- Reyes-Bonilla, H. (1995). Asteroidea and echinoidea (echinodermata) of Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipiélago, México. *Revista de Investigaciones en Ciencias Series Marinas UABCS*, 6, 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. (2001). Effects of the 1997 - 1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, México. *Bulletin of Marine Science*, 69, 251-266.
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In J. Cortés (Ed.), *Latin American Coral Reefs* (pp. 331-349). Amsterdam: Elsevier.
- Reyes-Bonilla, H., & Calderón-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California. *P.Z.N.S.I.: Marine Ecology*, 20, 347-357.
- Rodríguez, A., Hernandez, J. C., Clemente, S., & Coppard, S. E. (2013) A new species of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea: Diadematidae) from the eastern Atlantic Ocean and a neotype designation of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845). *Zootaxa*, 3636, 144-170.
- Roller, R. A., & Stickle, W. B. (1993). Effects of temperature and salinity acclimation of adults on larvae survival, physiology and early development of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea). *Marine Biology*, 116, 583-591.
- Ruengsawang, N., & Yeemin, T. (2000). Bioerosion caused by grazing activities on coral communities in the Gulf of Thailand. *Proceeding of the 9th International Coral Reef Symposium, Indonesia*, 1, 289-294.
- Ruiz-Bravo, A. (2013). *Patrones reproductivos de *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea) en Bahía La Entrega, Huatulco, Oaxaca* (Tesis). Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Russo, A. R. (1980). Bioerosion by two rock boring echinoids (*Echinometra mathaei* and *Echinostrephus aciculatus*) on Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Journal of Marine Research*, 38, 99-110.
- Sammarco, P. W. (1980). *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 45, 245-472.
- Sammarco, P. W. (1982a). Echinoid grazing as a structure force in coral communities: whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61, 31-55.
- Sammarco, P. W. (1982b). Effects of grazing by *Diadema antillarum* Phillipi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 65, 83-105.
- Sammarco, P. W., Levington, J. S., & Ogden, J. C. (1974). Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Phillipi (Echinodermata: Echinoidea): A preliminary study. *Journal of Marine Research*, 32, 47-53.
- Shepherd, S. A., Toral-Granda, V., & Edgar, G. J. (2003). Estimating the abundance of clustered and cryptic marine macro-invertebrates in the Galápagos with particular reference to sea cucumbers. *Noticias de Galápagos*, 62, 36-39.
- Schultz, H. (2010). *Sea Urchins*. Hemdingen: Heinke & Peter Schultz Partner Scientific Publications.
- Scoffin, T. P., Stearn, C. W., Boucher, D., Frydl, P., Hawkins, C. M., Hunter, J. G., & MacGeachy, J. K. (1980). Calcium carbonate budget of fringing reef of the West coast of Barbados. Part II. Erosion, sediments and internal structure. *Bulletin of Marine Science*, 30, 475-508.
- Smith, A. B., & Wright, C. W. (1990). British Cretaceous echinoids. Part 2, Echinothuroidea, Diadematoida, and Stirodonta (1, Calycina). *Monograph of the Palaeontological Society Publications*, 583, 101-198.
- Solis-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., Durán, A., Ahearn, C., & Torre-Vega, J. (2005). Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(Supl. 3), 123-137.

- Sonnenholzer, J. I., & Lawrence, J. (2002). A brief survey of the echinoderms communities of the central and southern marine-coastal wetlands of the continental coast off Ecuador. *Boletín Ecotrópica*, 36, 27-35.
- Stearn, C. W., & Scoffin, T. P. (1977). Carbonate budget of a fringing reef, Barbados. *Proceeding of the 3th International Coral Reef Symposium, Miami*, 2, 471-476.
- Toro-Farmer, G. A. (1998). *Estimación de la intensidad bioerosionadora de los erizos (Echinodermata) en un arrecife coralino de la isla Gorgona-Pacífico colombiano* (Tesis). Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Toro-Farmer, G., Cantera, J. R., Londoño-Cruz, E., Orozco, C. & Neira, R. (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.
- Valencia-Méndez, O. (2012). *Consecuencias de un evento de mortandad masiva del erizo Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863 sobre la comunidad ictica arrecifal de Bahías de Huatulco, México* (Tesis). Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Vargas-Ángel, B. (2003). Coral community structure off Pacific coast of Colombia: onshore vs offshore coral reefs. *Atoll Research Bulletin*, 499, 1-21.
- Vargas-Ángel, B., Zapata, F. A., Hernández, H., & Jiménez, J. M. (2001). Coral and coral reef responses to the 1997 - 98 El Niño event on the pacific coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*, 69, 111-132.
- Vázquez-Domínguez, E. (2003). Diversidad y distribución de crustáceos y equinodermos y su relación con los niveles de sedimentación en arrecifes coralinos. *Revista de Biología Tropical*, 51, 183-194.
- Zamorano, P., & Leyte-Morales, G. E. (2005). Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. *Océanides*, 20, 65-72.
- Zamorano, P., & Leyte-Morales, G. E. (2009). Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38, 7-28.

