

Censos nocturnos revelan abundantes poblaciones de erizos de mar con alto potencial erosivo en Cayo Arenas, Banco de Campeche

Elizabeth Cabrera-Rivera^{1,2}, Ana Molina-Hernández², Francisco Medellín-Maldonado^{1,2}, Sergio Guendulain-García², Esmeralda Pérez-Cervantes², Rodolfo Rioja-Nieto³, Alexis E. Medina-Valmaseda⁴, Lorenzo Alvarez-Filip^{2*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 20 de enero de 2025

Publicado 19 de febrero de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3508>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: lorenzo@cmarl.unam.mx

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Ciudad de México, México.

² Laboratorio de Biodiversidad Arrecifal y Conservación, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

³ Laboratorio de Análisis Espacial de Zonas Costeras, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 97302 Mérida, Yucatán, México.

⁴ Investigador Posdoctoral, Instituto de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 76230 Juriquilla, Querétaro, México.

RESUMEN. Los erizos de mar son animales que ejercen funciones ecológicas clave en los arrecifes de coral, como la herbivoría y la erosión de estructuras calcáreas, las cuales se intensifican durante la noche. El arrecife Cayo Arenas, Banco de Campeche, México, se encuentra alejado de la costa y eso ha favorecido que se mantenga protegido de amenazas antropogénicas directas. Sin embargo, no se cuenta con información sobre el estado de las poblaciones de erizos y los procesos de bioerosión que cumplen en el arrecife. Por tal motivo, realizamos monitoreos diurnos y nocturnos de erizos para caracterizar la densidad poblacional en función del ciclo diurno y estimar su potencial bioerosivo. Los monitoreos se realizaron en 3 sitios a diferentes profundidades de muestreo (10-19 m) y con distinta heterogeneidad arrecifal relacionada con 2 componentes: cobertura coralina y cobertura de arena. Todos los monitoreos se realizaron en julio de 2023. En general, se observó una población abundante de erizos, principalmente de *Diadema antillarum*. Durante la noche la abundancia (14.5 ± 3.8 ind) y la tasa de bioerosión (1.55 ± 0.53 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) fueron mayores que en el día (2.6 ± 0.8 ind y 0.2 ± 0.06 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$). Asimismo, observamos que la profundidad y la geomorfología del arrecife parecieron influir en el patrón de la densidad de los erizos. En sitios con alta heterogeneidad arrecifal, la densidad de erizos durante la noche fue mayor, lo que podría estar asociado con una mayor disponibilidad de refugios ante los depredadores. Nuestros resultados evidencian una subestimación de las densidades poblacionales de erizos en los muestreos diurnos y, por lo tanto, de su potencial impacto en el ecosistema como agentes bioerosionadores, ya que los erizos son mayormente de hábitos nocturnos, pero comúnmente son muestreados durante el día.

Palabras clave: equinodermos, funciones geoecológicas, especies clave, balances de carbonato, *Diadema antillarum*, Banco de Campeche.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral se caracterizan por presentar una compleja estructura tridimensional de carbonato de calcio (CaCO_3) desarrollada principalmente como resultado de la interacción de 2 procesos geo-ecológicos: (1) la producción bruta de CaCO_3 , impulsada principalmente por corales escleractinios, y (2) la bioerosión, derivada de la actividad de numerosos organismos que remueven el carbonato directamente de la matriz arrecifal (Chave et al. 1972, Perry 2011),

así como por la cementación, litificación y exportación física de materiales (Cornwall et al. 2021). Como mencionan Sheppard et al. (2018), en un arrecife en equilibrio ecológico los procesos de producción y erosión están presentes. Sin embargo, un balance positivo (i.e., tasa de producción superior a la tasa de erosión) es necesario para que el arrecife crezca. A pesar de la importancia de los procesos de erosión en los ecosistemas arrecifales, muchos trabajos se han dirigido principalmente a los procesos de producción de CaCO_3 de origen coralino (Perry y Lange 2019); mientras que, en

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3508>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

el caso de la bioerosión, el número de estudios especie-específico es mucho más reducido y limitado a pocos sitios y gradientes ambientales (Brown et al. 2020, Perry et al. 2023). Comprender el papel de los bioerosionadores es particularmente relevante en el contexto actual, donde las crecientes presiones humanas (e.g., incremento de temperatura, desarrollo costero y sobrepesca) no solo están afectando a los calcificadores, sino que también a los procesos de bioerosión, los cuales pueden variar en diversas escalas espaciales y temporales (Perry et al. 2014, Schönberg et al. 2017, Molina-Hernández et al. 2022). Actualmente, se observan escenarios como los reportados por Molina-Hernández et al. (2020), en los cuales los niveles bajos de bioerosión están determinando la dirección (i.e., acreción o erosión neta) y la velocidad con la que se modifican los balances de carbonatos hacia escenarios neutros ($\sim 1\text{-}0\text{ kg CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) en diversos arrecifes del Caribe que se encuentran altamente degradados.

Los erizos de mar son importantes bioerosionadores en los arrecifes coralinos (Bak 1994, Glynn y Manzello 2015). Históricamente, el principal erizo erosionador del Océano Atlántico tropical ha sido *Diadema antillarum* (Bak 1994, Hutchings 2011). Sin embargo, dada la mortalidad masiva de esta especie como producto de un brote de enfermedad en la década de 1980, sus poblaciones se redujeron drásticamente a lo largo de la región (Lessios et al. 1984). En la actualidad, la mayoría de los arrecifes del Caribe se caracterizan por una baja abundancia de erizos (Hughes et al. 2010). Si bien *D. antillarum* ha mostrado una recuperación puntual en ciertos sitios (Jorgensen et al. 2008, Keller 2011, Johnston et al. 2021), brotes recientes de enfermedades han causado nuevos eventos de mortalidad (Levitan et al. 2023), lo cual podría estar revirtiendo las tendencias de recuperación en sus poblaciones (Tuohy et al. 2020). En el Golfo de México, las poblaciones actuales de erizos son más grandes que en el Caribe; sin embargo, están dominadas por erizos del género *Echinometra* spp. y las poblaciones de *D. antillarum* son bajas respecto a este género (González-Azcárraga 2009, Morales-Quijano et al. 2017, Johnston et al. 2021). Los eventos de mortalidad masiva no solo han mermado la población de *D. antillarum*, sino también su contribución a la bioerosión de los arrecifes de coral, pasando de valores de hasta $5.3\text{ kg CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (Scoffin et al. 1980) hasta solo $0.1\text{ kg CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (Perry et al. 2014). En la actualidad, los peces loros son considerados los agentes dominantes de la bioerosión en el Caribe (Perry et al. 2014, Molina-Hernández y Álvarez-Filip 2024).

Si bien las tasas de bioerosión por erizos han disminuido hasta un 90% debido a la baja densidad poblacional en el Caribe (Perry et al. 2014), es posible que las estimaciones de las poblaciones de erizos estén subestimadas, ya que la mayoría se realizan durante el día, cuando los erizos se encuentran retraídos en sus refugios (Mills et al. 2000, Tuya et al. 2004, Young y Bellwood 2011). Dado que la mayoría de las especies de erizos son de hábitos nocturnos, muchas de ellas presentan un pico en su patrón de movimiento

(desplazamiento en el sustrato) durante la noche cuando se alimentan. Su actividad disminuye conforme amanece y durante el día los erizos son crípticos (Smith et al. 2024). Así mismo, bajo condiciones experimentales, se ha reportado que el 90% de los erizos de mar muestran fototaxis negativa y buscan refugiarse cuando se exponen a luz ultravioleta (Adams 2001). Sin embargo, falta corroborar si este comportamiento en condiciones naturales mantiene relación con otras variables como la profundidad y la radiación solar (Adams 2001). Adicionalmente, la heterogeneidad estructural del arrecife puede influir sobre la densidad poblacional de los erizos de mar, ya que conforme aumenta la profundidad, las colonias tienden a tener morfologías más aplanadas (por la disminución de la luz) y la cantidad de arena se incrementa, por lo cual existe menos espacio disponible para refugiarse (Griffin et al. 2003). Esto es importante porque las especies erosionadoras (*D. antillarum*, *Echinometra* spp. y *Eucidaris tribuloides*) tienen preferencia por sustratos rocosos y coralinos (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009), con picos de densidades poblacionales entre 3 m y 5 m de profundidad para *D. antillarum* (Sellers et al. 2010), entre 1 m y 6 m para *Echinometra viridis* (Griffin et al. 2003) y entre 1 m y 3 m para *E. tribuloides* (McPherson 2018).

En el Banco de Campeche, así como en la mayor parte del Golfo de México, la investigación de los erizos de mar se ha enfocado principalmente a la taxonomía (Durán-González et al. 2005, Solís-Marín et al. 2013), y a la distribución y composición de especies de todos los grupos de equinodermos (Vázquez-Bader et al. 2008). Han sido pocos los estudios que reportan información sobre la diversidad taxonómica, la descripción del hábitat de los erizos y las variaciones de densidad poblacional en *D. antillarum* entre el día y la noche, aunque este último se ha abordado de manera muy laxa (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009). Casi toda la información disponible para el sureste del Golfo de México está restringida al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) (Durán-González et al. 2005, Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009).

Para esta región, algunos autores han reportado que *Echinometra lucunter* es una de las especies más abundantes a profundidades someras, tanto en la zona de la cresta como en la laguna arrecifal, donde se encuentra asociada a sustrato rocoso-coralino (Lara et al. 1992, Celaya-Hernández et al. 2008). González-Azcárraga (2009) encontró que la densidad poblacional y la diversidad de especies son mayores en el Golfo de México que en el Caribe mexicano, y observó que estas 2 variables presentaron valores mayores a profundidades someras (1-10 m) que a mayores profundidades (10-15 m) en ambas regiones. Sin embargo, en los últimos años, *D. antillarum* ha presentado una baja densidad poblacional ($\sim 0.5\text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) en ambas regiones (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009).

A partir de lo anterior, se puede observar que el estudio sobre la funcionalidad ecológica de los erizos de mar con potencial erosivo (i.e., *D. antillarum*, *E. viridis*, *E. lucunter*

y *E. tribuloides*) aún presenta vacíos, tanto ecológicos como geográficos, en el Golfo de México y, sobretodo, en el Banco de Campeche. Por lo que en este estudio se evaluó y comparó la abundancia de erizos y su potencial de bioerosión entre muestreos visuales diurnos y nocturnos en 3 sitios con diferentes características de heterogeneidad arrecifal. Debido a los hábitos nocturnos de los erizos de mar y su preferencia por refugiarse durante el día, esperamos encontrar una mayor variación en la abundancia de erizos entre el día y la noche en lugares con mayor heterogeneidad arrecifal y, por consecuencia, tasas de bioerosión más altas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

Cayo Arenas (Fig. 1) pertenece a un conjunto de arrecifes del Banco de Campeche en el Golfo de México (Logan et al. 1969, Sanvicente-Añorve et al. 2014). El Banco de Campeche no presenta barreras arrecifales, lo cual deja a la plataforma desprovista de protección física ante la energía del oleaje y del viento, y abierta a la influencia de la Corriente de Lazo en la zona oeste del Golfo de México (Logan et al. 1969). Cayo Arenas es considerado un arrecife de plataforma con un complejo de estructuras arrecifales, también llamadas “paredes”, con profundidades de hasta 30 m (Tunnell y Chávez 2013). Asimismo, es un arrecife remoto de difícil acceso ya que se encuentra a ~200 km de la zona costera. Diversos autores han clasificado estas estructuras arrecifales con base en su ubicación: estructura noreste, que es la formación más grande y presenta 2 zonas emergentes, y estructura sureste, que es la más chica y tiene una pequeña zona emergente, y junto con la pared noreste, recibe el mayor impacto de energía del viento y del oleaje. La estructura este, presenta una laguna en la parte de barlovento y un cayo con vegetación sobre bloques de arena y esqueletos de coral; por su ubicación es una estructura protegida de la energía del oleaje y del viento (Logan et al. 1969, Chávez et al. 2007, Tunnell y Chávez 2013).

La zona de estudio abarcó 3 sitios (Bajo Tortugas, Cayo Arenas 1 [CA1] y Cayo Arenas 14 [CA14]), ubicados en la zona protegida del arrecife, con distintas profundidades de muestreo y cobertura de coral, arena y sustrato duro (i.e., matriz calcárea que no está cubierta por tejido de corales). Bajo Tortugas es un arrecife sumergido que se muestreó entre los 12 y 13 m de profundidad. Este sitio presentó una comunidad coralina bien desarrollada, con una cobertura de coral del 23%, ausencia de cobertura de arena (0%) y una cobertura de sustrato duro del 77%, lo que propició que fuera el sitio con mayor hábitat disponible y mayor heterogeneidad arrecifal. En Bajo Tortugas, la estructura arrecifal estuvo formada principalmente por cabezos continuos de corales con morfología masiva y de gran tamaño como *Orbicella* spp. y *Colpophyllia natans*. En cambio, CA1 se ubicó en el sotavento de la zona este y presentó parches de coral discontinuos

separados por grandes parches de arena. Además, este sitio mostró una cobertura de coral del 20%, cobertura de arena del 11.6% y una cobertura de sustrato duro del 68.4%. Por lo tanto, CA1 mostró una heterogeneidad arrecifal media. Cayo Arenas 14, un sitio profundo, se encontró en la laguna arrecifal de la zona de sotavento, y se muestreó hasta los 19 m. El sitio presentó una composición mixta de corales y algas, con una cobertura de coral de 12%, una cobertura de arena de 8.5% y una cobertura de sustrato duro del 79.5%. En comparación con CA1, CA14 mostró parches coralinos más continuos pero heterogeneidad arrecifal baja.

Trabajo en campo

Se realizaron censos visuales diurnos y nocturnos siguiendo la metodología *ReefBudget* propuesta por Perry y Lange (2019). Para los monitoreos diurnos y nocturnos, se desplegaron transectos de banda de 10 × 1 m. Sin embargo, para los monitoreos nocturnos se modificó a 20 × 0.5 m para enfocarnos en menos área y poder eficientizar la toma de datos utilizando las luces de buceo durante el muestreo. En todos los casos los transectos tuvieron 10 m². En cada transecto se registró el número de erizos por especie y la talla de la testa siguiendo clases de tallas de 20 mm (i.e., 0-20, 21-40, 41-60, 61-80 y 81-100 mm). Los registros se realizaron a nivel de especie considerando solamente especies erosionadoras, incluidas *D. antillarum*, *E. viridis*, *E. lucunter* y *E. tribuloides*. Todos los monitoreos se realizaron con equipo de buceo autónomo en julio de 2023. Los buceos diurnos se realizaron entre las 08:00 h y 14:00 h, mientras que los buceos nocturnos se realizaron una hora después de la puesta de sol en todos los sitios (i.e., alrededor de las 20:00 h). En la Figura 2, se muestran los horarios exactos para cada sitio. Debido a la complejidad de los monitoreos por la intensidad de corriente y la profundidad del arrecife, el número de transectos varió entre cada sitio y entre los monitoreos diurnos y nocturnos. En CA1, se realizaron 5 transectos en el día a 8 m de profundidad y 7 transectos en la noche a 9.8-10 m de profundidad. En Bajo Tortugas, se realizaron 6 transectos durante el día a 7.5-11.2 m de profundidad y 5 transectos por la noche a 8.5-11 m de profundidad. Finalmente, en CA14, se realizaron 6 transectos para ambos momentos del día a 18.5 m de profundidad en el día y a 17 m de profundidad en la noche. Para todos los sitios, solo se realizaron los monitoreos una vez en el día y una vez en la noche. Las profundidades de muestreo fueron aleatorias, ya que se trató de desplegar los transectos sobre sustrato coralino.

Estimación de la abundancia y la tasa de bioerosión por erizos

A partir de los censos, se estimó la abundancia de erizos por sitio (número de individuos). La tasa de bioerosión de

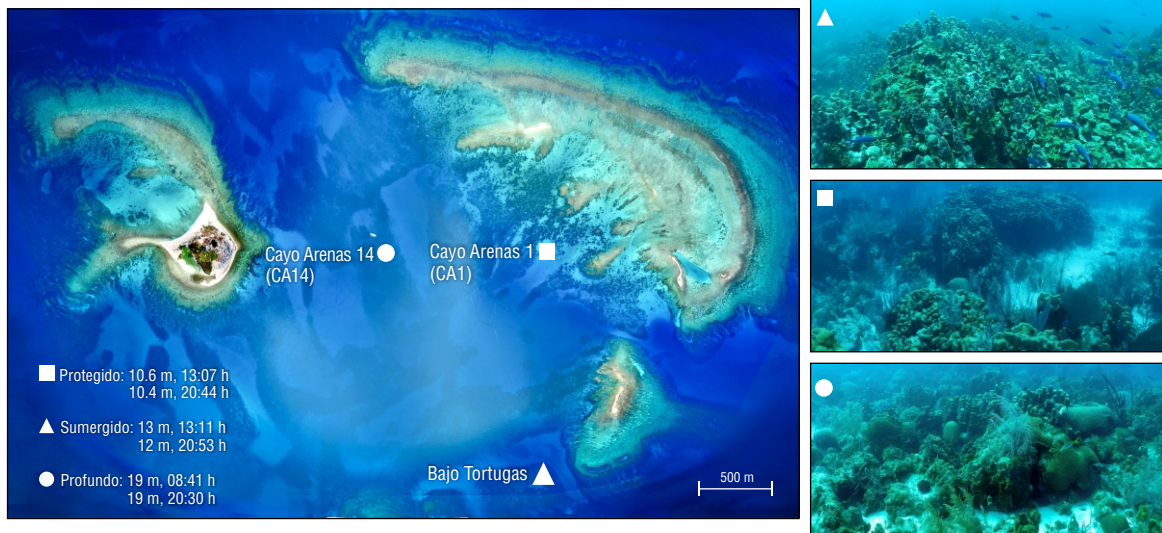


Figura 1. Ubicación de los 3 sitios de muestreo en Cayo Arenas, Banco de Campeche. En las fotos se muestran las características representativas de la comunidad coralina y también se muestran los datos de profundidad y el horario de muestreo para cada sitio. La foto de Cayo Arenas es un ortomosaico compuesto de fotos tomadas por dron; los vuelos y la construcción del ortomosaico fueron realizados por Lorenzo Alvarez-Filip. Las fotos del arrecife fueron tomadas por Lorenzo Alvarez-Filip y Esmeralda Pérez-Cervantes.

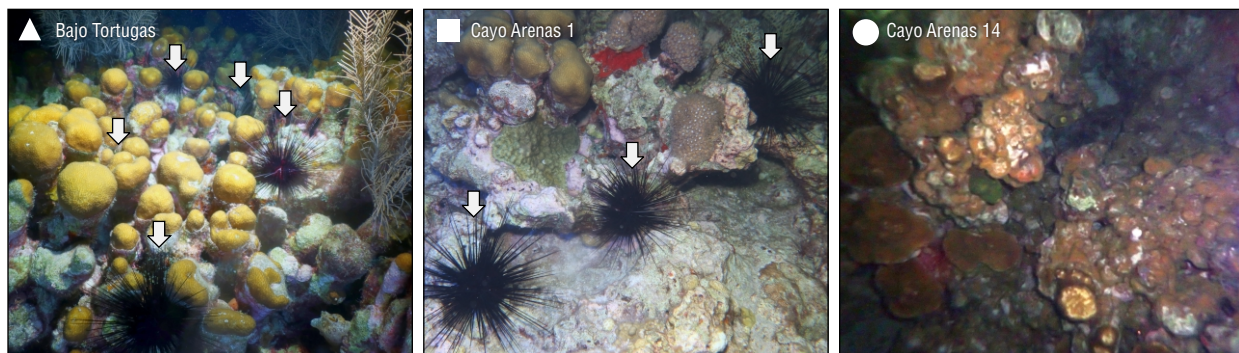


Figura 2. Representación gráfica de la cantidad de erizos de *Diadema antillarum* durante los muestreos nocturnos en los 3 sitios de muestreo. Se puede observar un gradiente en la abundancia de erizos que disminuye de izquierda a derecha: Bajo Tortugas (5 erizos), Cayo Arenas 1 (3 erizos) y Cayo Arenas 14 (ningún erizo). Las fotos de los erizos fueron tomadas por Lorenzo Alvarez-Filip y Esmeralda Pérez-Cervantes.

erizos se estimó a partir de la identidad de las especies, el número y tamaño de los erizos (con base en el diámetro de la testa) en cada transecto, y las constantes de las ecuaciones de regresión específicas para cada especie publicadas previamente y recopiladas en Perry y Lange (2019). Estas ecuaciones describen la relación entre el tamaño de la testa de los erizos y los valores de bioerosión ($\text{g erizo} \cdot \text{d}^{-1}$) a partir del análisis de contenido estomacal, reportadas para diferentes tamaños en la literatura (ver Perry y Lange 2019). La tasa anual se calculó a partir de la tasa diaria multiplicado por 365 (días del año), y se estandarizó a 1 m^2 ; los valores se reportan en $\text{kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Perry y Lange 2019). Esta aproximación asume tasas de bioerosión constantes a lo largo del año.

Descripción bentónica de los sitios

Los datos de cobertura de coral, de arena y de sustrato duro, se obtuvieron por medio de análisis de ortomosaicos. La información recabada ayudó a determinar la heterogeneidad arrecifal de los sitios a partir de la cantidad de cobertura de coralina, sustratos duros y arena. Se obtuvieron imágenes subacuáticas con equipo de buceo autónomo con 2 cámaras equipadas con carcasa impermeable. Para cada uno de los sitios se construyeron ortomosaicos mediante fotogrametría subacuática siguiendo la metodología propuesta por Hernández-Landa et al. (2020). Ésta consistió en delimitar parcelas de $\sim 400 \text{ m}^2$ con transectos y marcas de polivinilo ($6 \text{ m} \times 0.6 \text{ m}$). La parcela se dividió por en medio de la marca central y cada

mitad fue fotografiada por 2 buzos nadando a una velocidad aproximada de 5 m·min⁻¹. Las fotografías se tomaron a 2 m por encima de la profundidad media del fondo del arrecife. La profundidad se tomó al inicio y al final de cada transecto con una computadora de buceo estándar. Para cada sitio se obtuvieron ~4,000 imágenes con un alto nivel de solapamiento (>70%). Las imágenes se procesaron en AgiSoft *Metashape* v. 2.0.3 (AgiSoft 2024) con algoritmos *Structure from Motion*. Se siguieron 3 pasos para construir ortomosaicos y modelos digitales de elevación: (1) procesamiento inicial (orientación interna y externa de la cámara y la creación de nubes dispersas), (2) generación de nubes de puntos y mallas y (3) modelación de la superficie digital (MDS) y construcción de ortomosaicos. Debido a que las imágenes no contaban con geolocalización, se utilizaron las marcas de polivinilo como medida de contraste para transformar el modelo en medidas absolutas (Hernández-Landa et al. 2020).

Los ortomosaicos se analizaron en ArcMap v. 10.6 (ESRI 2017). Las secciones de cada parcela se unieron a lo largo de la marca central utilizando la extensión de ajuste espacial. De esta forma se construyó un ortomosaico por sitio, y se identificaron las colonias de corales escleractinios hasta nivel de especie (Human y Deloach 2002, Lang y Marks 2018). La cobertura coralina de tejido vivo de cada colonia se digitalizó manualmente siguiendo su contorno tomando en cuenta las colonias que median ≥ 5 cm². Se generaron matrices de datos para estimar la cobertura (cm²) de las colonias de cada sitio. Se generaron capas vectoriales de la cobertura de coral y cobertura de arena en un área de 380 m² para cada sitio. La cobertura de otros sustratos duros (i.e., matriz calcárea que no está cubierta por tejido de corales) se estimó mediante la resta del área digitalizada del área total analizada.

Análisis de datos

Para explorar las diferencias potenciales entre sitios y tiempo de muestreos (monitoreos diurnos y nocturnos), empleamos 2 modelos lineales generalizados (MLG). Optamos por MLG en lugar de modelos lineales debido a su capacidad para ajustar distribuciones de las variables de respuesta que no siguen una distribución normal. El primer modelo analizó la abundancia de erizos (número total de individuos observados [1]), mientras que el segundo evaluó las tasas de bioerosión (kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ [2]). Para evaluar diferencias entre individuos entre día y noche utilizamos la abundancia en lugar de densidad (ind·m⁻²), ya que el modelo requiere de datos discretos en forma de conteos (Crawley 2005). Sin embargo, en la sección de discusión reportamos los resultados en unidades de densidad para facilitar la comparación con estudios previos. Ajustamos los modelos utilizando la función ‘glm()’. Las variables dependientes fueron la abundancia (Y1) y la tasa de bioerosión por erizos (Y2), mientras que las variables predictoras incluyeron el sitio (Bajo Tortugas, CA1 y CA14), el tiempo de monitoreo (diurno o nocturno) y la interacción entre ambas variables. Los datos

no fueron transformados para su análisis; sin embargo, se emplearon distribuciones diferentes para abordar la distribución no normal para las variables de respuesta: (1) una distribución Poisson con enlace logaritmo (log) para la abundancia y (2) una distribución Gaussiana con función de enlace identidad para la tasa de bioerosión por erizos. La validación de los modelos se realizó mediante gráficos de residuos generados con la función ‘simulateResiduals()’ del paquete ‘DHARMa’. Posteriormente, para cada modelo, realizamos un análisis de varianzas (ANDEVA) de 2 vías (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) empleando la función ‘Anova()’ del paquete ‘car’. Realizamos pruebas post hoc mediante los análisis de medias marginales ajustadas con la corrección de Bonferroni con la función ‘emmeans()’ del paquete del mismo nombre. Todos los análisis se realizaron en R v. 2023.12.0 (R Core Team 2023).

Los modelos empleados se representaron matemáticamente de la siguiente forma:

$$\log(Y_1) = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \beta_3 \cdot (X_1 \cdot X_2) \quad (1)$$

$$X_2 = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \beta_3 \cdot (X_1 \cdot X_2) + \epsilon \quad (2)$$

donde Y_1 y Y_2 representan las variables dependientes (abundancia de erizos y tasa de bioerosión, respectivamente); β_0 es el intercepto; β_1 y β_2 son los coeficientes asociados al tiempo de monitoreo (X_1) y al sitio (X_2), respectivamente; β_3 corresponde al coeficiente de interacción entre tiempo de muestreo y sitio ($X_1 \cdot X_2$); y ϵ es el término de error residual, el cual sigue una distribución normal.

RESULTADOS

Abundancia de erizos

En Cayo Arenas, la abundancia de erizos fue mayor durante la noche (14.5 ± 3.8 ind) que durante el día (2.6 ± 0.8 ind); este patrón se repitió en los sitios de Bajo Tortugas y CA1 (Fig. 3). La especie más abundante para los 3 sitios fue *D. antillarum*, tanto en los muestreos diurnos (1.4 ± 0.4 ind) como en los nocturnos (10.2 ± 3.3 ind), le siguieron *E. viridis* (0.18 ± 0.1 ind y 3.9 ± 1.2 ind, respectivamente) y *E. lucunter* (1 ± 0.4 ind y 0.16 ± 0.2 ind, respectivamente), mientras que *E. tribuloides* solo se observó durante la noche (0.2 ± 0.2 ind). La evaluación por sitio indicó que la abundancia de erizos en los censos diurnos en Bajo Tortugas fue menor (2.7 ± 0.95 ind) que en los nocturnos (28.4 ± 09.5 ind); lo mismo ocurrió para CA1 (día: 5.6 ± 1.9 ind; noche: 16.8 ± 3.2 ind). En el caso de CA14, solo hubo un registro de la especie *D. antillarum* en la noche (Tabla 1).

La prueba de ANDEVA de 2 vías mostró que hubo diferencias en la abundancia de erizos entre los sitios ($\chi^2_{(2)} = 33$, $P < 0.05$), entre los monitoreos diurnos y nocturnos ($\chi^2_{(1)} = 93.9$, $P < 0.05$), y entre la interacción de estas variables ($\chi^2_{(2)} = 14$, $P < 0.05$). La prueba post hoc mostró diferencias entre la abundancia durante el día y durante la noche en Bajo Tortugas ($P < 0.05$) y en CA1 ($P < 0.05$) (Fig. 3).

Potencial de bioerosión

El potencial de bioerosión para Cayo Arenas fue significativamente mayor en los muestreos nocturnos ($1.55 \pm 0.53 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) que en los diurnos ($0.2 \pm 0.06 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$). La especie con mayor contribución al potencial de bioerosión, tanto en el día como en la noche en Cayo Arenas, fue *D. antillarum* ($0.19 \pm 0.06 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$; $1.5 \pm 0.53 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente), seguida de *E. viridis* ($0.002 \pm 0.001 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $0.05 \pm 0.014 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente), *E. lucunter* ($0.013 \pm 0.006 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $0.003 \pm 0.003 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente) y *E. tribuloides* ($0.003 \pm 0.002 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ en los muestreos nocturnos). En Bajo Tortugas, la tasa de bioerosión diurna fue de $0.29 \pm 0.1 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y la tasa de bioerosión nocturna fue de $3.9 \pm 1.49 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. En CA1 la tasa de bioerosión diurna y nocturna fue de $0.33 \pm 0.13 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $1.18 \pm 0.12 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente; mientras que, en CA14, la tasa de bioerosión nocturna fue de $0.02 \pm 0.02 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Tabla 1).

A partir de los análisis estadísticos en los que se comparó la tasa de bioerosión entre sitios y entre los monitoreos diurnos y nocturnos, se encontró que la tasa de bioerosión fue diferente entre sitios ($\chi^2_{(2)} = 14.8$, $P < 0.05$) y entre los 2 tipos de muestreos ($\chi^2_{(1)} = 11.4$, $P < 0.05$). Además, se observó una interacción significativa entre ambas variables en la tasa de bioerosión por erizos en Cayo Arenas ($\chi^2_{(2)} = 12.7$, $P < 0.05$). La prueba post hoc arrojó diferencias entre sitios y entre los 2 tipos de monitoreo (Fig. 4); sin embargo, solo Bajo Tortugas

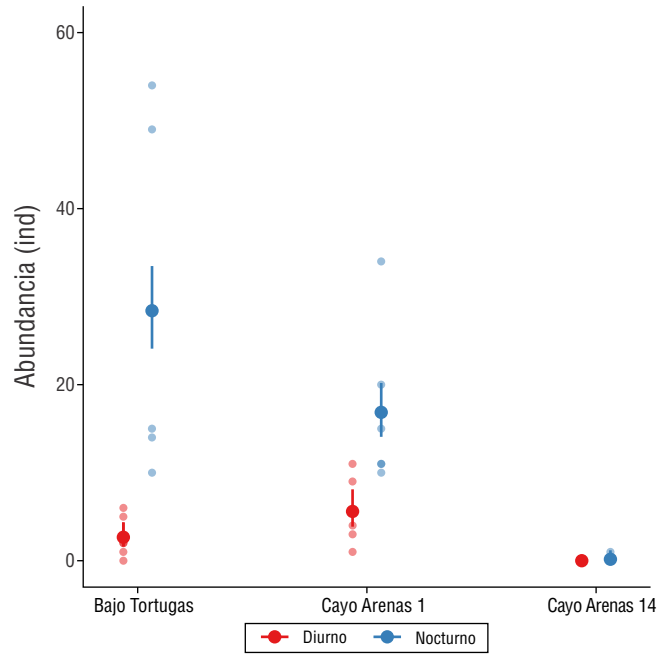


Figura 3. Abundancia (número de individuos) de erizos en el arrecife Cayo Arenas, Banco de Campeche. Los puntos indican las medias predichas para cada sitio y tipo de muestreo (diurno y nocturno) y las barras de error representan los intervalos de confianza (IC) del 95%. Ambos cálculos son provenientes de las medias marginales ajustadas basadas en el modelo lineal generalizado. Los IC del 95% que no se superponen; son significativamente diferentes.

Tabla 1. Abundancia y estimaciones de tasa de bioerosión diurna y nocturna de las especies de erizos erosionadores en Cayo Arenas.

Sitio	Especie	Tasa de bioerosión			
		Abundancia (ind)		(kg CaCO ₃ ·m ⁻² ·año ⁻¹)	
		Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Bajo Tortugas	<i>Diadema antillarum</i>	2.2 ± 0.7 $n = 13$	24.6 ± 9.0 $n = 123$	0.28 ± 0.1	3.85 ± 1.5
	<i>Echinometra viridis</i>	0.17 ± 0.2 $n = 1$	03.6 ± 1.0 $n = 18$	0.003 ± 0.003	0.05 ± 0.01
	<i>Echinometra lucunter</i>	0.33 ± 0.2 $n = 2$	-	0.005 ± 0.003	-
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.2 ± 0.2 $n = 1$	-	0.008 ± 0.008
	Promedio sitio	2.7 ± 0.95 $n = 16$	28.4 ± 9.5 $n = 142$	0.29 ± 0.1	3.9 ± 1.49

(continua en la siguiente página)

Tabla 1 (continuación)

Sitio	Especie	Tasa de bioerosión (kg CaCO ₃ ·m ⁻² ·año ⁻¹)			
		Abundancia (ind)			
		Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Cayo Arenas 1	<i>Diadema antillarum</i>	2.2 ± 1.0 n = 11	8.4 ± 1.0 n = 59	0.29 ± 0.12	1.1 ± 0.13
	<i>Echinometra viridis</i>	0.4 ± 0.2 n = 2	7.6 ± 2.4 n = 53	0.003 ± 0.003	0.09 ± 0.03
	<i>Echinometra lucunter</i>	3.0 ± 1.0 n = 15	0.43 ± 0.4 n = 3	0.04 ± 0.013	0.007 ± 0.007
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.43 ± 0.4 n = 3	-	0.003 ± 0.003
	Promedio sitio	5.6 ± 1.9 n = 28	16.8 ± 3.2 n = 118	0.33 ± 0.13	1.18 ± 0.12
Cayo Arenas 14	<i>Diadema antillarum</i>	-	0.17 ± 0.17 n = 1	-	0.02 ± 0.02
	Promedio sitio	-	0.17 ± 0.17 n = 1	-	0.02 ± 0.02
Especie	<i>Diadema antillarum</i>	1.4 ± 0.4 n = 24	10.2 ± 3.3 n = 183	0.2 ± 0.06	1.5 ± 0.5
	Promedio especie	5.9 ± 1.8 n = 207	-	0.86 ± 0.3	-
	<i>Echinometra viridis</i>	0.18 ± 0.1 n = 3	3.9 ± 1.2 n = 71	0.002 ± 0.001	0.05 ± 0.01
	Promedio especie	2.1 ± 0.7 n = 74	-	0.03 ± 0.008	-
	<i>Echinometra lucunter</i>	1.0 ± 0.4 n = 17	0.16 ± 0.2 n = 3	0.013 ± 0.006	0.003 ± 0.003
	Promedio especie	0.6 ± 0.2 n = 20	-	0.008 ± 0.003	-
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.2 ± 0.2 n = 4	-	0.003 ± 0.002
Cayo Arenas	Promedio especie	0.11 ± 0.1 n = 4	-	0.002 ± 0.001	-
	Promedio	2.6 ± 0.8 n = 44	14.5 ± 3.8 n = 261	0.2 ± 0.06	1.55 ± 0.53

Los datos se muestran como promedio ± error estándar y número de individuos (*n*). La hora de los monitoreos diurnos fue entre las 08:00-13:00 h para los monitoreos diurnos y alrededor de las 20:00 h para los monitoreos nocturnos (ver Fig. 2). Individuos de la especie no encontrados en el transecto monitoreado (-).

presentó diferencias entre la tasa de bioerosión nocturna y diurna ($P < 0.05$) (Fig. 4).

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos cambios significativos en la densidad poblacional y el potencial de bioerosión entre los muestreos diurnos y nocturnos en Cayo Arenas. Asimismo, encontramos que la especie más abundante y con los cambios más evidentes en su abundancia diurna y nocturna fue *D. antillarum*. Gracias a su alta abundancia nocturna, *D. antillarum* impulsó el potencial de bioerosión total, es decir, la sumatoria del efecto de las 4 especies de erizos erosionadores encontrados en los sitios de estudio. También pudimos observar que el sitio con mayores cambios entre el día y la noche para ambas variables fue el que tuvo un arrecife con mayor heterogeneidad arrecifal, es decir, con parches coralinos continuos y sin parches de arena (Bajo Tortugas). En el sitio con mayor profundidad y los parches de arena más grandes, solo se registró un erizo (CA14). En términos generales, los resultados indicaron que las tasas de bioerosión son proporcionales a la abundancia de erizos (Figs. 3, 4), por lo que, en sitios donde aún son abundantes, como en Cayo Arenas, los erizos tienen un rol importante en la dinámica de carbonatos en el arrecife.

Nuestros hallazgos son evidencia de que aún existen sitios dominados por *D. antillarum*, a pesar de los reportes históricos y actuales de la mortandad de esta especie (Lessios 2016, Levitan et al. 2023). Actualmente, la densidad de erizos en el Caribe continúa siendo nula en algunos sitios (Kuffner et al. 2019) y muy baja en otros, como los arrecifes posteriores en los Cayos de Florida donde la densidad promedio de erizos *D. antillarum* oscila entre 0.017 a 0.026 ind·m⁻² (Chiappone et al. 2013) o en los arrecifes frontales del norte del Caribe mexicano (Molina-Hernández et al. 2020). Por su parte, los estudios que han reportado la abundancia de erizos en el Golfo de México han registrado valores similares a los de Cayo Arenas. Por ejemplo, en SAV, se han estimado densidades promedio de erizos entre 0.646 (González-Azcárraga 2009) a 1.4 ind·m⁻² (Horta-Puga et al. 2017), mientras que los bancos arrecifales *Flower Gardens* y Banco Stetson en el norte del Golfo de México, se han reportado densidades promedio entre 0.28 a 1 ind·m⁻² (Nuttall et al. 2020, Johnston et al. 2021). En estos estudios, los datos fueron obtenidos durante censos diurnos, lo que sugiere que existe la posibilidad de que las densidades de erizos en SAV y *Flower Gardens* sean incluso mayores, por lo que, se recomienda confirmar esta observación en estos y otros sistemas del Golfo de México mediante censos nocturnos, particularmente en arrecifes de alta heterogeneidad estructural.

En cuanto a las especies reportadas para Cayo Arenas, la de mayor densidad fue *D. antillarum* (muestreos diurnos y nocturnos), lo que destaca la importancia de las poblaciones de esta especie en un contexto regional, ya que *D. antillarum* ha experimentado severas pérdidas poblacionales a lo largo de su distribución (Chiappone et al. 2002,

González-Azcárraga 2009, Levitan et al. 2023). Las 2 especies del género *Echinometra* registradas en este estudio presentaron densidades mucho más bajas en comparación con lo reportado en los sistemas arrecifales de Veracruz, México (González-Azcárraga 2009, Morales-Quijano et al. 2017). Por ejemplo, en el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, Veracruz, se ha reportado una densidad promedio para *E. viridis* de 6.8 ind·m⁻² y de 3.6 ind·m⁻² para *E. lucunter* (Morales-Quijano et al. 2017), mientras que en el SAV, se han registrado valores para estas especies de 2.5 y 0.34 ind·m⁻², respectivamente (González-Azcárraga 2009). Estos valores son superiores a las reportadas para *D. antillarum* en los mismos estudios (0.59 ± 0.18 ind·m⁻², Fig. 3) y a las registradas para todas las especies de erizos en este estudio en los muestreos diurnos y nocturnos. Esto es interesante, ya que sugiere que en los arrecifes con baja abundancia de *D. antillarum*, los erizos *E. viridis* y *E. lucunter* se han convertido en los principales erosionadores en los arrecifes al tener una mayor abundancia (Dunn et al. 2017, Morales-Quijano et al. 2017), lo que podría reflejarse en la disminución del potencial de bioerosión, como sucede actualmente en los arrecifes del Caribe (Perry et al. 2014). Desafortunadamente, existen pocos registros de las poblaciones de erizos, como la de *D. antillarum*, anteriores al evento de mortalidad masiva de la década de 1980. La

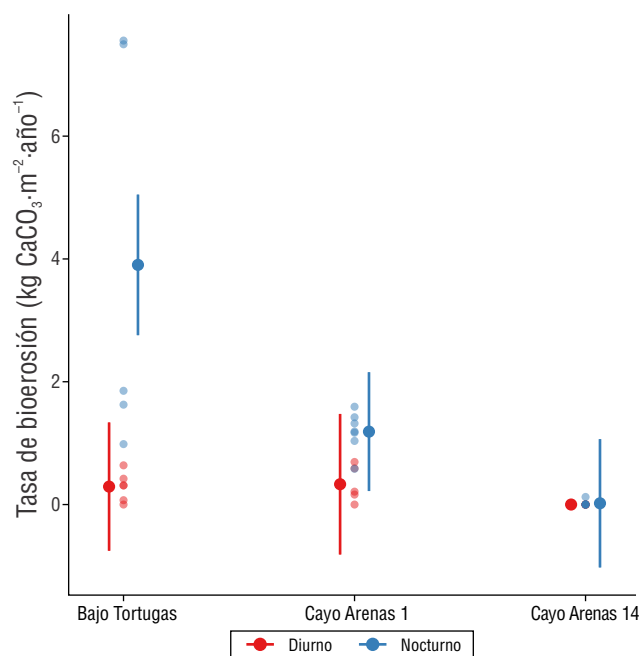


Figura 4. Contribución de los erizos de mar al potencial de bioerosión en el arrecife de Cayo Arenas, Banco de Campeche. Los puntos indican las medias predichas para cada sitio y el tipo de muestreo (diurno y nocturno) y las barras de error representan los intervalos de confianza (IC) del 95%. Ambos cálculos son provenientes de las medias marginales ajustadas basadas en el modelo lineal generalizado. Los IC del 95% que no se superponen; son significativamente diferentes

única fuente de evidencia que encontramos es para los arrecifes de *Flower Gardens*, donde se reportó que las densidades de *D. antillarum* oscilaban entre 0.5 a 1.40 ind·m⁻² antes del evento de mortalidad masiva (Johnston et al. 2021), lo cual es ligeramente superior a lo encontrado en el presente estudio.

Nuestra investigación muestra un patrón claro entre los muestreos realizados durante el día y la noche. Todas las especies de erizos presentaron mayores densidades durante la noche, cuando se encuentran más activos. Lo anterior puede deberse a que los erizos salen en la noche en búsqueda de alimento, ya que esto les confiere protección contra depredadores (Shulman 2020, Smith et al. 2024). Esto es particularmente importante en arrecifes con alta heterogeneidad estructural dado que una mayor heterogeneidad (González-Azcárraga 2009, Tuohy et al. 2020) proporciona más espacios de refugio para los erizos, reduciendo su gasto energético para evitar depredadores (Bodmer et al. 2021) e incluso modulando su funcionalidad en el arrecife (Lee y Hessen 2006), lo que podría implicar que la calidad del refugio puede minimizar los ataques de depredadores (Carpenter 1984). Los cambios más evidentes en *D. antillarum* entre el día y la noche podrían deberse a que son mayores las distancias recorridas por esta especie durante la noche (3.7 m; Tuya et al. 2004) en comparación con las recorridas por *E. viridis* y *E. lucunter* (10 y 5 cm, respectivamente; Shulman 2020). Esto fue más evidente en Bajo Tortugas, el sitio con alta heterogeneidad arrecifal, ya que no solo se encontraron las mayores densidades de erizos, sino que la diferencia entre la densidad diurna y nocturna fue más grande, probablemente debido a que las estructuras calcáreas les proveen mayor refugio contra los depredadores naturales durante el día. Por otro lado, en CA14, se presentó el caso contrario, ya que este sitio estaba mayormente cubierto por grandes parches de arena y tuvo la menor densidad poblacional. Mientras que en CA1, se observó un caso intermedio, ya que estaba cubierta por parches coralinos pequeños intercalados con parches de arena y presentó una densidad de erizos media, sin cambios significativos entre el día y la noche. Esto pone de manifiesto que la abundancia de los erizos en Cayo Arenas aún está sujeta a la heterogeneidad arrecifal.

La bioerosión es clave en los arrecifes coralinos, ya que modula otros procesos como la acreción arrecifal y la producción de sedimentos (Perry y Alvarez-Filip 2019). Nuestras observaciones muestran que en Cayo Arenas se encuentran poblaciones saludables de erizos, particularmente de *D. antillarum*, las cuales tienen el potencial de jugar un papel importante en la dinámica de carbonatos. Las tasas de bioerosión reportadas en este trabajo son las primeras para arrecifes del Banco de Campeche. Sin embargo, fue posible comparar las tasas con las de SAV, donde se ha reportado una tasa de bioerosión diurna por erizos, principalmente por *E. viridis*, de 0.43 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Cabrera-Rivera 2022). Este valor se triplica cuando se compara con la erosión nocturna de Cayo Arenas. Un hallazgo importante de nuestro estudio es que el potencial de bioerosión nocturna causada por los erizos en nuestra zona de estudio (1.55 ± 0.53 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹)

puede superar la producción de CaCO₃ aportada por los corales, incluso en arrecifes con producciones brutas elevadas como en arrecifes de Bonaire (>5 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹, Perry et al. 2018). Por ejemplo, Bajo Tortugas tendría que presentar una producción bruta excepcionalmente alta (~9 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹) para mantenerse en un estado de acumulación neta. Por lo cual, los resultados aquí reportados nos sugieren que los censos realizados durante el día pudieran estar subestimando los valores de densidad y bioerosión; sin embargo, faltan más estudios en otros arrecifes para corroborarlo.

Aun que no se analizó en este estudio, es posible que las diferencias en las abundancias observadas entre los muestreos diurnos y nocturnos también se reflejen en la estimación de otras funciones clave que desempeñan los erizos, como la herbivoría, dado que esta función depende también de la especie, el tamaño y la abundancia (Ogden y Lobel 1978, Lange y Perry 2019, Williams 2022). Futuras investigaciones serán necesarias para caracterizar las posibles variaciones, no solo en las tasas de erosión por erizos, sino también de herbivoría a lo largo de diferentes gradientes ambientales. Considerando el espectro funcional tan relevante de los erizos en los sistemas arrecifales, esta información contribuirá, de manera integral, a la implementación de estrategias de conservación y manejo (Molina-Hernández y Álvarez-Filip 2024), especialmente en localidades que han reportado aumentos en la abundancia de erizos (Myhre y Acevedo-Gutiérrez 2007, Vermeij et al. 2010, Keller 2011, Johnston et al. 2021).

Aun que se ha observado que los arrecifes en buen estado pueden soportar tasas de erosión altas (Hoey y Bellwood 2008), cualquier impacto que afecte los procesos de calcificación tendrá graves implicaciones para el equilibrio delicado entre la erosión y producción de CaCO₃, pudiendo provocar una transición abrupta a estados erosivos netos (Cornwall et al. 2021). Esto es particularmente relevante en sistemas arrecifales como Cayo Arenas, donde a pesar de no haberse documentado eventos de blanqueamiento masivo o enfermedades coralinas, cualquier suceso que resulte en mortalidades significativas de corales aumentará el impacto de la bioerosión por erizos, que podría llevar a desbalances inmediatos en las tasas de producción neta con consecuencias negativas a escala arrecifal. Un ejemplo de esto fue lo observado en los arrecifes del Pacífico oriental tropical, donde se estimó un aumento de hasta un 42% en la tasa de bioerosión por erizos después de un evento de mortalidad masiva de corales, lo que provocó una degradación generalizada de los arrecifes de la región (Alvarado et al. 2016).

En términos generales, nuestro estudio evidenció que el tamaño de las poblaciones de erizos es más grande de lo previamente reconocido y que estas tienen un alto potencial erosivo en el sistema arrecifal de Cayo Arenas, Banco de Campeche. Aún es necesario explorar en más detalle los factores ecológicos que pueden influir en esta circunstancia, como las zonas arrecifales, la heterogeneidad del sustrato arrecifal, los gradientes de profundidad, la cobertura de macroalgas y la presencia de depredadores naturales. Sin

embargo, es probable que la lejanía de la costa haya proporcionado a Cayo Arenas un cierto nivel de protección ante las amenazas antropogénicas directas, contribuyendo a la conservación de los arrecifes de coral y beneficiado indirectamente el hábitat de *D. antillarum*, manteniéndolo como el erizo erosionador más abundante en comparación con los de otros arrecifes del Golfo de México y el Caribe. Además, dado que la presión por pesca es relativamente baja debido a la lejanía de la costa (Ocaña et al. 2019), es posible que las interacciones ecológicas de depredación puedan incluso controlar las explosiones demográficas de erizos y, de esta manera, la presión de erosión en estos arrecifes. Sin embargo, aún es poca la información que se tiene al respecto en este arrecife y del resto del Banco de Campeche, por lo que es sumamente importante continuar e incentivar la investigación de largo plazo en este sistema. Con esto se puede generar información importante que permita comprender los procesos ecológicos, las respuestas a amenazas antropogénicas, los posibles mecanismos de recuperación de las poblaciones de erizos y sus funciones arrecifales importantes en otros arrecifes del Océano Atlántico, donde sus poblaciones continúan diezmasadas.

CONCLUSIONES

Cayo Arenas es un arrecife con una alta densidad de erizos erosionadores, cuya densidad fue más evidente durante la noche, cuando los erizos salen de sus refugios y resultan más fáciles de observar. Este patrón se observó en el sitio con mayor heterogeneidad arrecifal, y sobre todo con la especie *D. antillarum*, la cual fue la de mayor densidad poblacional. En este sistema arrecifal, los erizos aún están sujetos a condiciones naturales como la heterogeneidad del sustrato, la profundidad y los cambios ambientales (i.e., entre el día y la noche). Así mismo, estos organismos siguen desempeñando funciones geo-ecológicas, ya que evidencian un alto potencial de bioerosión dominado por *D. antillarum*. Es importante seguir monitoreando el sitio para entender la dinámica de las poblaciones de erizos y su posible interacción con depredadores naturales y variables geo-ecológicas ante los efectos del cambio climático en estos arrecifes remotos.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

Este trabajo no incluye material suplementario.

Agradecimientos

Al equipo de *Caribbean Kraken*, y especialmente a Manuel Victoria, por todo el apoyo durante los muestreos durante la expedición a Cayo Arenas.

Fondos

Este estudio fue financiado por Proyecto PAPIT IG201323: “Dinámica de los presupuestos de carbonato arrecifal, grado de perturbación y priorización sistemática en un sistema arrecifal remoto del Golfo de México”. Elizabeth Cabrera Rivera recibió una beca de maestría de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI, CVU 1249631).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: LA-F, EC-R; Curación de datos: EC-R, EP-C, AM-H; Análisis formal: LA-F, EC-R; Adquisición de financiamiento: LA-F, RR-N; Investigación: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M; Metodología: LA-F, EP-C, AM-H, FM-M, SG-G, AEM-V; Administración del proyecto: LA-F, RR-N; Recursos: LA-F, RR-N; Validación: LA-F, RR-N; Redacción—borrador original: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M, RR-N, SG-G, EP-C; Redacción—revisión y edición: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M, RR-N, SG-G, EP-C.

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor correspondiente bajo petición razonable.

Uso de herramientas de IA

Los autores no emplearon herramientas de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCIAS

- Adams NL. 2001. UV radiation evokes negative phototaxis and covering behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Ecol Prog Ser*. 213:87-95.
- Agisoft. 2024. Agisoft Metashape. v. 2.0.3. St. Petersburg (Russia): Agisoft LLC. <https://www.agisoft.com/>
- Alvarado JJ, Cortés J, Guzman H, Reyes-Bonilla H. 2016. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Mar Ecol*. 37(5):1088-1102. <https://doi.org/10.1111/MAEC.12372>
- Bak RPM. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*. 13:99-103. <https://dare.uva.nl/search?identifier=c4b3a598-4dc4-4671-aca6-0c660e9f1e80>
- Bodmer MDV, Wheeler PM, Anand P, Cameron SE, Hintikka S, Cai W, Borcsok AO, Exton DA. 2021. The ecological importance of habitat complexity to the Caribbean coral reef herbivore *Diadema antillarum*: three lines of evidence. *Sci Rep*. 11(1):1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87232-9>

- Brown KT, Bender-Champ D, Achlatis M, van der Zande RM, Kubicek A, Martin SB, Castro-Sanguino C, Dove SG, Hoegh-Guldberg O. 2020. Habitat-specific biogenic production and erosion influences net framework and sediment coral reef carbonate budgets. *Limnol Oceanogr.* 66(2):349-365. <https://doi.org/10.1002/LNO.11609>
- Cabrera-Rivera E. 2022. Tasas de calcificación, erosión y balance de carbonatos en arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carpenter RC. 1984. Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Marine Biology.* 82(1): 101-108. <https://doi.org/10.1007/BF00392768>
- Celaya-Hernández EV, Solís-Marín FA, Laguarda-Figueras A, Durán-González A de la L, Ruiz-Rodríguez T. 2008. Asociación a sustratos de los erizos regulares (Echinodermata: Echinoidea) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. *Rev Biol Trop.* 56(3):281-295. <https://doi.org/10.15517/RBTV56I3.27144>
- Chave KE, Smith SV, Roy KJ. 1972. Carbonate production by coral reefs. *Mar Geol.* 12(2):123-140. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(72\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(72)90024-2)
- Chávez EA, Tunnell JW, Withers K. 2007. Reef zonation and ecology: Veracruz Shelf and Campeche Bank. In: JW Tunnell, Chávez EA, Withers K (eds.), *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*. Texas (USA): Texas A&M University Press. p. 88-129.
- Chiappone M, Rutten LM, Miller, SL, Swanson DW. 2013. Recent trends (1999–2011) in population density and size of the echinoid *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Florida Acad Sci, Inc.* 76(1):23-35. <https://www.jstor.org/stable/24321897>
- Chiappone M, Swanson DW, Miller SL. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Mar Ecol Progr Ser.* 235:117-126. <https://doi.org/10.3354/MEPS235117>
- Cornwall CE, Comeau S, Kornder NA, Perry CT, van Hooideonk R, DeCarlo TM, Pratchett MS, Anderson KD, Browne N, Carpenter R, et al. 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proc Natl Acad Sci USA.* 118(21):1-10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015265118>
- Crawley MJ. 2005. *Statistical Modelling*. In: Crawley MJ (ed.), *Statistics: An Introduction Using R*. West Sussex (England): John Wiley & Sons, Ltd. p. 103-124.
- Dunn RP, Altieri AH, Miller K, Yeager ME, Hovel KA. 2017. Coral identity and structural complexity drive habitat associations and demographic processes for an increasingly important Caribbean herbivore. *Mar Ecol Prog Ser.* 577:33-47. <https://doi.org/10.3354/MEPS12230>
- Durán-González A, Laguarda-Figueras A, Solís-Marín FA, Sánchez BEB, Ahearn CG, Torres-Vega J. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. *Rev Biol Trop.* 53(3):53-68. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/26666>
- [ESRI] Environmental Systems Research Institute. 2017. ArcGIS (10.6): ESRI.
- Glynn PW, Manzello DP. 2015. Bioerosion and coral reef growth: A dynamic balance. In: Birkeland C (ed.), *Coral Reefs in the Anthropocene*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 67-97. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_4
- González-Azcárraga A. 2009. Estructura de las asociaciones y diversidad morfológica de erizos de mar (Echinoidea) en los parques nacionales Sistema Arrecifal Veracruzano y Arrecifes de Cozumel, México [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México. 87 p.
- Griffin SP, García RP, Weil E. 2003. Bioerosion in coral reef communities in southwest Puerto Rico by the sea urchin *Echinometra viridis*. *Mar Biol.* 143(1):79-84. <https://doi.org/10.1007/S00227-003-1056-1>
- Hernández-Landa RC, Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R. 2020. Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater photogrammetry. *PeerJ.* 8(4):e8957. <https://doi.org/10.7717/peerj.8957>
- Hoey AS, Bellwood DR. 2008. Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 27(1): 37-47. <https://doi.org/10.1007/S00338-007-0287-X>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Córdova-Morales AD, Gutiérrez-Carrillo GA, Gutiérrez-Martínez JF, Morales-Aranda AA. 2017. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Segunda etapa. Technical report, No 2.
- Hughes TP, Graham NAJ, Jackson JBC, Mumby PJ, Steneck RS. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol Evol.* 25(11):633-642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011>
- Human P, Deloach N. 2002. Reef fish identification, Florida, Caribbean, Bahamas. Florida (USA): New World Publications Inc. 512 p.
- Hutchings P. 2011. Bioerosion. In: Hopley D. (ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Dordrecht (The Netherlands): Springer Science & Business Media. p. 139-156.
- Johnston MA, O'Connell K, Blakeway RD, MacMillan J, Nuttall MF, Hu X, Embesi JA, Hickerson EL, Schmahl GP. 2021. Long-Term Monitoring at East and West Flower Garden Banks: 2019 Annual Report. Galveston (USA): National Oceanic and Atmospheric Administration. Technical report, No. 28744. <https://doi.org/10.25923/3Z81-Z829>
- Jorgensen P, Espinoza-Avalos J, Bahena-Basave H. 2008. High population density survival of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi 1845) to a category 5 hurricane in southern Mexican Caribbean. *Hidrobiológica.* 18(3):257-260. <https://www.redalyc.org/pdf/578/57822408009.pdf>
- Keller J. 2011. Recovery of the long-spine sea urchin, *Diadema antillarum*, in Discovery Bay, Jamaica, 27 years after its mass mortality [dissertation]. [USA]: Coastal Carolina University. 20 p.
- Kuffner IB, Toth LT, Hudson JH, Goodwin WB, Stathakopoulos A, Bartlett LA, Whitcher EM. 2019. Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ measurements. *Limnol Oceanogr.* 64(5):2283-2294. <https://doi.org/10.1002/lno.11184>
- Lang, JC, Marks, K, Kramer, PA, Kramer, PR, Ginsburg, RN. (2010). AGRRA protocols v. 5.4 [accessed 2024 09 23]. https://www.researchgate.net/publication/265148106_Agrra_protocols_version_54
- Lange ID, Perry CT. 2019. Bleaching impacts on carbonate production in the Chagos Archipelago: influence of functional coral groups on carbonate budget trajectories. *Coral Reefs.* 38(4):619-624. <https://doi.org/10.1007/S00338-019-01784-x>
- Lara M, Padilla C, García C, Espejel JJ. 1992. Coral Reef of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*; 22–27 June 1992 vol. 1. Mangilao (Guam): ICRS. p. 535-544.
- Lee SC, Hessen D. 2006. Habitat Complexity and Consumer-Mediated Positive Feedbacks on a Caribbean Coral Reef. *Oikos.* 112(2):442-447. <https://www.jstor.org/stable/3548682>
- Lessios HA. 2016. The great *Diadema antillarum* die-off: 30 years later. *Annu Rev Mar Sci.* 8:267-283. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033857>

- Lessios HA, Robertson DR, Cubitt JD. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 226(4672):335-337. <https://doi.org/10.1126/science.226.4672.335>
- Levitán DR, Best RM, Edmunds PJ. 2023. Sea urchin mass mortalities 40 y apart further threaten Caribbean coral reefs. *Proc Natl Acad Sci USA*. 120(10):e2218901120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2218901120>
- Logan BW, Bass MN, Cebulski DE, McBirney AR. 1969. Carbonate sediments and reefs, Yucatan shelf, Mexico. In: McBirney AR (ed.), *Tectonic Relations of Northern Central America and the Western Caribbean-The Bonacca Expedition and Other Papers on Florida and British Honduras*. Oklahoma (USA): American Association of Petroleum Geologists. p. 1-96
- McPherson BF. 2018. Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Bull Mar Sci*. 18(2):400-444. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1968/00000018/00000002/art00008#>
- Mills SC, Peyrot-Clausade M, France Fontaine M. 2000. Ingestion and transformation of algal turf by *Echinometra mathaei* on Tiahura fringing reef (French Polynesia). *J Exp Mar Biol Ecol*. 254(1):71-84. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00264-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00264-1)
- Molina-Hernández A, Álvarez-Filip L. 2024. Incorporating parrotfish bioerosion into the herbivory paradigm of coral reef resilience. *Conserv Lett*. 17:e13058. <https://doi.org/10.1111/CONL.13058>
- Molina-Hernández A, González-Barrios FJ, Perry CT, Álvarez-Filip L. 2020. Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states? *Proc R Soc B*. 287:1-9. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2020.2305>
- Molina-Hernández A, Medellín-Maldonado F, Lange ID, Perry CT, Álvarez-Filip L. 2022. Coral reef erosion: In situ measurement on different dead coral substrates on a Caribbean reef. *Limnol Oceanogr*. 67(12):2734-2749. <https://doi.org/10.1002/LNO.12234>
- Morales-Quijano I, Cruz-Francisco V de la, González-González M, Argüelles-Jiménez J. 2017. Diversidad y abundancia de los equinodermos y su relación con la cobertura bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Rev Cien Mar Cost*. 9(2):51-74. <https://doi.org/10.15359/revmar.9-2.3>
- Myhre S, Acevedo-Gutiérrez A. 2007. Recovery of sea urchin *Diadema antillarum* populations is correlated to increased coral and reduced macroalgal cover. *Mar Ecol Prog Ser*. 329:205-210. <https://doi.org/10.3354/MEPS329205>
- Nuttall MF, Somerfield PJ, Sterne TK, MacMillan JT, Embesi JA, Hickerson EL, Johnston MJ, Schmahl GP, Sinclair J. 2020. Stetson Bank Long-Term Monitoring: 1993-2015. Galveston (USA): National Oceanic and Atmospheric Administration [NOAA]. Technical report, No. 13934. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/13934>
- Ocaña FA, Pech D, Simões N, Hernández-Ávila I. 2019. Spatial assessment of the vulnerability of benthic communities to multiple stressors in the Yucatan Continental Shelf, Gulf of Mexico. *Ocean Coast Manag*. 181:104900. <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2019.104900>
- Ogden JC, Lobel PS. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environ Biol Fishes*. 3(1):49-63. <https://doi.org/10.1007/BF00006308>
- Perry CT. 2011. Carbonate budgets and reef framework accumulation. In: Hopley D (ed.), *Encyclopedia of Earth Sciences Series: Vol. Part 2*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 185-190. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_53
- Perry CT, Álvarez-Filip L, Graham NAJ, Mumby PJ, Wilson SK, Kench PS, Manzello DP, Morgan KM, Slangen ABA, Thomson DP, et al. 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*. 558(7710): 396-400. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>
- Perry CT, Álvarez-Filip L. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Funct Ecol*. 33(6):976-988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Perry CT, Lange ID. 2019. ReefBudget: Methodology Caribbean v. 2: online resource and methodology. Exeter (UK): University of Exeter; [accessed 2024 09 23]. <http://geography.exeter.ac.uk/reefbudget/>
- Perry CT, Lange ID, Stühr M. 2023. Quantifying reef-derived sediment generation: Introducing the SedBudget methodology to support tropical coastline and island vulnerability studies. *Cambridge Prisms: Coastal Futures*. 1:e26. <https://doi.org/10.1017/CFT.2023.14>
- Perry CT, Murphy GN, Kench PS, Edinger EN, Smithers SG, Steneck RS, Mumby PJ. 2014. Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proc R Soc B*. 281(1796). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2014.2018>
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing v. 2023.12.0. R Foundation for Statistical Computing. Viena (Austria). <https://www.R-project.org/>
- Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandía ME, Hermoso-Salazar M. 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Mar Ecol Prog Ser*. 498:27-41. <https://doi.org/10.3354/MEPS10631>
- Schönberg CHL, Fang JKH, Carreiro-Silva M, Tribollet A, Wisshak M. 2017. Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES J Mar Sci*. 74(4):895-925. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSW254>
- Scoffin T, Stearn C, Boucher D, Frydl P, Hawkins C, Hunter I, MacGeeachy J. 1980. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. II. Erosion, sediments and internal structure. *Bull Mar Sci*. 30(2):475-580.
- Sellers AJ, Casey LO, Burge EJ, Koepfler ET. 2010. Population Growth and Distribution of *Diadema antillarum* at Discovery Bay, Jamaica. *Open Mar Biol J*. 3(1):105-111. <https://doi.org/10.2174/1874450800903010105>
- Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM, Graham NAJ. 2018. The main reef builders and space occupiers. In: Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM, Graham NAJ (eds.), *The Biology of Coral Reefs*. 2nd ed. Oxford (UK): Oxford University Press. p. 35-67. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198787341.003.0002>
- Shulman MJ. 2020. *Echinometra* sea urchins on Caribbean coral reefs: Diel and lunar cycles of movement and feeding, densities, and morphology. *J Exp Mar Biol Ecol*. 530-531:151430. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2020.151430>
- Smith JE, Flukes E, Keane JP. 2024. The risky nightlife of undersized sea urchins. *Mar Freshwater Res*. 75(3):1-7. <https://doi.org/10.1071/MF23189>
- Solis-Marín FA, Honey-Escandón MBI, Herrero-Perezrul MD, Benítez-Villalobos F, Díaz-Martínez JP, Buitrón-Sánchez BE, Palleiro-Nayar JS, Durán-González A. 2013. The echinoderms of Mexico: biodiversity, distribution and current state of knowledge. In: Alvarado J, Solis-Marín F (eds.), *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Berlin (German): Springer. p. 11-65. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_2
- Tunnell Jr. JW, Chávez EA. 2013. Coral reef management and conservation in the southern Gulf of Mexico. In: Day JW, Yáñez-Arancibia A (eds.), *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota, Volume 4: Ecosystem-Based Management*. 1st ed. Texas (USA): Texas A&M University Press. p. 305-318.

- Tuohy E, Wade C, Weil E. 2020. Lack of recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Puerto Rico 30 years after the Caribbean-wide mass mortality. *Aquat Biol.* <https://doi.org/10.7717/PEERJ.8428/SUPP-2>
- Tuya F, Martin JA, Luque A. 2004. Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean). *Helgol Mar Res.* 58(1):26-31. <https://doi.org/10.1007/s10152-003-0164-0>
- Vázquez-Bader AR, Laguarda-Figueras A, Gracia A, Solís-Marín FA, Celaya-Hernández EV, Durán-González A. 2008. Seasonal changes in the density and species composition of the epifaunal echinoderms recorded from the southwestern Gulf of Mexico. *Rev Biol Trop.* 56(S3):297-310. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/27145>
- Vermeij MJA, van Moorselaar I, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, Visser PM. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLOS ONE.* 5(12):e14312. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0014312>
- Williams SM. 2022. The reduction of harmful algae on Caribbean coral reefs through the reintroduction of a keystone herbivore, the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Restor Ecol.* 30(1):e13475. <https://doi.org/10.1111/REC.13475>
- Young MAL, Bellwood DR. 2011. Diel patterns in sea urchin activity and predation on sea urchins on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 30(3):729-736. <https://doi.org/10.1007/S00338-011-0754-2>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.