

**DIVERSIDAD TAXONOMICA Y FUNCIONAL DE EQUINOIDEOS REGULARES
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) EN ISLA FUERTE, CARIBE COLOMBIANO**



DAVID CAMILO OLASCOAGA VALVERDE

**UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
2020-I**

**DIVERSIDAD TAXONOMICA Y FUNCIONAL DE EQUINOIDEOS REGULARES
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) EN ISLA FUERTE, CARIBE COLOMBIANO**

DAVID CAMILO OLASCOAGA VALVERDE

Trabajo de Grado presentado como requisito para optar el título Biólogo

DIRECTORES:

CARLOS A. NISPERUZA PEREZ, M.Sc. (c)

**Docente, Programa de Biología
Universidad de Córdoba**

JUAN YEPES ESCOBAR, Esp.

**Docente, Programa de Biología
Universidad de Córdoba**

**UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA: BIOLOGÍA**

2020-I

La responsabilidad ética, legal y científica de las ideas, conceptos y resultados del trabajo será solo de los autores (Artículo 61 del estatuto de investigación y extensión de la universidad de Córdoba, acuerdo N° 093 del 26 de noviembre de 2002)

NOTA DE ACEPTACIÓN

CARLOS A. NISPERUZA PEREZ, M.Sc. (c)

Universidad de Córdoba

Director del trabajo de grado

JUAN YEPES ESCOBAR, Esp.

Universidad de Córdoba

Director del trabajo de grado

JORGE ALEXANDER QUIRÓS RODRÍGUEZ, M.Sc.

Universidad de Córdoba

Jurado Evaluador

MARTHA MOGOLLÓN ARISMENDY, M.Sc.

Universidad de Córdoba

Jurado Evaluador

Montería-Colombia, 2020

DEDICATORIA

"Familia significa que nadie se queda atrás o se olvida"
David Odgen

"A Dios primero que todo, por ser de una u otra manera el hacedor de todo esto
A mis padres por su esfuerzo, al brindarme educación
A mi abuela por sus incansables consejos y su amor infinito
A mis hermanos, tías y primos.
A mi Angel, Saída V.C. Siempre te recuerdo.
Amor eterno"

David C. Olascoaga Valverde.

AGRADECIMIENTOS

- A la Universidad de Córdoba y el cuerpo de docentes adscritos del programa de Biología por todos los conocimientos compartidos durante estos años, los cuales son fundamentales para mi formación hoy en día como persona y como profesional. De igual manera agradezco al personal de laboratorio y almacén de suministros del programa.
- A mis directores Carlos Nisperuza Pérez y Juan Yepes Escobar, quienes con su acompañamiento, apoyo y consideración constante hicieron posible el desarrollo del presente trabajo. Gracias en verdad, porque más allá de su labor como tutores, hicieron de la relación Estudiante-Docente una amistad verdadera.
- A los jurados Jorge Alexander Quirós Rodríguez y Martha Mogollón Arismendy, por su valioso tiempo prestado para las diferentes asesorías requeridas, a pesar de sus apretadas agendas, gracias por sus diferentes sugerencias en los manuscritos. Gracias por afianzar en mí el amor a la vida Marina.
- A mis compañeros: Luisa, Edy, Hector, Carlos, Jolber, Aleja, Jera, Daniel, Liliana. Gracias por cada uno de los momentos buenos y malos que pasamos, de cada uno me llevo algo. De igual manera agradezco a aquellas personas con quien me crucé durante mi estancia en el programa, no alcanzo a mencionarlos todos, pero son importantes.
- A mi novia, por su acompañamiento incondicional a pesar de todas las adversidades, gracias por siempre darme ánimos, y apoyarme.
- Gracias a dos personas que fueron claves en el desarrollo de la fase de campo en Isla Fuerte, La Señora Roquelina por su hospitalidad, y a mi amigo Cleiber “El bebo” por toda su ayuda, desde recolectar los erizos hasta enseñarme de los proyectos de la isla.
- A mis mejores amigos, Melissa, Fernando y Jairo, que aunque nos veamos solo en las vacaciones, su compañía ha servido para darme cuenta de lo importante de las amistades.
- Agradezco de igual manera a la Dra. Rosa Sotelo-Casas, quien desde México desinteresadamente me brindó su apoyo en la realización de los análisis estadísticos.

Finalmente, agradezco al fundamento de mi vida, mi familia:

Mi Madre Lina Valverde Castillo, mujer incansable, por quien vivo y consigo motivos para esforzarme por lograr lo que me propongo.

Mi Padre Aiver Olascoaga Mendoza, un ejemplo de vida, mi motivo a seguir, cada una de tus enseñanzas y esfuerzos fueron claves para la consecución de este logro.

Mis hermanos Daniel, Kevin y Daivelis, los quiero mucho, gracias por ser compañía durante mi crecimiento personal.

Mi abuela Ligia Castillo Araujo, el pilar de mi familia materna, una señora que por cada año de vida, tiene miles de experiencias por contar, de tu mano aprendí que todo en la vida es luchado, que “El Ser humano es Jodido”, pero que la vida es “Una Belleza”.

A mis tías Mercy, Lilí, Julyssa por su querer incondicional y siempre abrirme las puertas de su casa. A mis primos y sobrinos Quiróz, Ojeda (Tous-Nuñez), Palacios, Zapateiro, por su afecto y cariño a lo largo de todos estos años. Un aparte para agradecer a mi Ángel más bonito, Saida Valverde Castillo.

RESUMEN

Dentro de los grupos taxonómicos más influyentes en los ecosistemas marinos se encuentran los equinoideos, debido a su importancia dentro de las redes tróficas, reciclado de materia orgánica y control de poblaciones algales. Con el fin de evaluar la diversidad taxonómica y funcional de equinoideos regulares de Isla Fuerte - Colombia, se realizaron siete salidas de campo en tres localidades: Punta el Inglés, Latal y San Diego, entre noviembre de 2018 y septiembre de 2019. Se utilizó la metodología de Transecto en banda (10 m x 2 m), efectuando tres repeticiones por sitio (abarcando así un área de 60 m²), se procedió a contabilizar el número de especies, número de individuos por especie realizando censos visuales mediante buceo Snorkel. Por otra parte se colectaron 10 individuos por especie para el análisis de diversidad funcional. Con los datos de riqueza y abundancia se estimaron ciertos índices ecológicos (H' , J' , λ , Δ^+ , Δ^*) y se revisaron cerca de 24 caracteres funcionales para calcular el índice de diversidad funcional de Rao (entropía cuadrática). Se reportaron un total de $n=4,061$ individuos, distribuidas en 4 familias, 5 géneros, y 6 especies, de las cuales el género *Echinometra* presentó las mayores abundancias ($n=3,744$). *Echinometra lucunter* presentó la mayor densidad (2.76 ind/m²), por su parte la menor la mostró *Lytechinus variegatus* (0.01 ind/m²). Los resultados indican diferencias estadísticamente significativas en todos los índices ecológicos entre los sitios de muestreo ($p<0.05$). Punta el Inglés presentó los mayores valores de diversidad de Shannon-Wiener, Uniformidad de Pielou y Dominancia de Simpson. De igual manera fue el sitio que evidenció mayor diversidad funcional (0.262). Así mismo, se encontró que esta sigue un patrón similar al de la diversidad de especies, reflejado en la alta correlación entre H' y Rao ($r= 0.96$, $p=0.001$). En conclusión, los resultados obtenidos ponen en manifiesto la importancia de complementar los estudios de diversidad taxonómica con el componente funcional, ya que revelan patrones más claros de cambios de la diversidad en los ensambles, además de ser importantes para el conocimiento de este grupo de invertebrados en el área de estudio y en general para el Caribe colombiano.

Palabras clave: Comunidad, equinodermos, Isla Fuerte, rasgo funcional.

ABSTRACT

Among the most influential taxonomic groups in marine ecosystems are the equinoids, due to their importance within the trophic networks, recycling of organic matter and control of algal populations. In order to evaluate the taxonomic and functional diversity of regular equinoids in Isla Fuerte - Colombia, seven field trips were conducted in three locations: Punta el Inglés, Latal and San Diego, between November 2018 and September 2019. We used the methodology of Transect in band (10 m x 2 m), making three repetitions per site (thus covering an area of 60 m²), we proceeded to count the number of species, number of individuals per species making visual census by snorkeling. On the other hand, 10 individuals per species were collected for the analysis of functional diversity. With the data of richness and abundance certain ecological indices were estimated (H' , J' , λ , $\Delta+$, Δ^*) and about 24 functional characters were reviewed to calculate the index of functional diversity of Rao (quadratic entropy). A total of $n=4,061$ individuals were reported, distributed in 4 families, 5 genera, and 6 species, of which the genus *Echinometra* presented the highest abundances ($n=3,744$). *Echinometra lucunter* presented the highest density (2.76 ind/m²), while *Lytechinus variegatus* showed the lowest (0.01 ind/m²). The results indicate statistically significant differences in all ecological indices between the sampling sites ($p<0.05$). Punta el Inglés presented the highest values of Shannon-Wiener diversity, Pielou Uniformity and Simpson Dominance. It was also the site that showed the greatest functional diversity (0.262). Likewise, it was found to follow a similar pattern to that of species diversity, reflected in the high correlation between H' and Rao ($r= 0.96$, $p=0.001$). In conclusion, the results obtained show the importance of complementing taxonomic diversity studies with the functional component, since they reveal clearer patterns of changes in diversity in assemblages, in addition to being important for the knowledge of this group of invertebrates in the area of study and in general for the Colombian Caribbean.

Key words: Community, echinoderms, Isla Fuerte, functional trait.

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA.....	2
AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	5
ABSTRACT	6
LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE TABLAS.....	11
1. INTRODUCCIÓN.....	13
2. OBJETIVOS	15
2.1 General	15
2.2 Específicos.....	15
3. MARCO REFERENCIAL	16
3.1. Antecedentes	16
3.2. Marco Teórico	17
3.2.1. Clase Echinoidea.....	17
3.2.2. Diversidad Funcional	20
3.2.3. Diversidad funcional en ecosistemas marinos.....	23
4. DISEÑO METODOLÓGICO	24
4.1. Área de estudio	24
4.2. Fase de campo	27
4.3. Fase de laboratorio	28
4.4. Análisis de la información.....	31
Diversidad Taxonómica	31
Diversidad funcional	34
5. RESULTADOS	36
5.1. Composición taxonómica de equinoideos regulares	36
5.1.1. Abundancia de las especies	37
5.1.2. Curvas de rango-abundancia.....	38
5.1.3. Densidad poblacional.....	40
5.1.4. Índices de estructura comunitaria	41
5.1.5. Análisis de Similaridad de Bray-Curtis	43
5.1.6. Estimación de la riqueza de especie esperada.....	44

5.2. Características funcionales y diversidad funcional	45
5.2.1 Análisis de Correspondencia Canónica (ACC)	48
5.2.2. Comparación del índice de entropía cuadrática de Rao con los índices de diversidad taxonómica.	49
6. DISCUSIÓN.....	50
6.1. Diversidad taxonómica	50
6.2. Diversidad Funcional.....	55
6.3. Relacion entre la diversidad taxonómica y el índice de diversidad funcional ...	57
7. CONCLUSIONES	59
8. RECOMENDACIONES.....	60
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61
ANEXOS	76

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 . Características morfológicas en un erizo regular de la familia Cidaridae. A- Vista lateral. B- Vista aboral. C- Vista oral. D- Sistema apical dicíclico. E- Sistema apical monocíclico. F- Sistema apical hemicíclico (A, B, C Fotografías Javier Alarcón; D Modificada de Hendler <i>et al.</i> , 1995; Modificadas de Mortensen, 1940 y Barnes, 1995).	18
Figura 2 . Ciclo de vida de erizo regular. Tomado y modificado de Khen (2017)	19
Figura 3. Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional. Tomado de Casanoves et al. (2008).	22
Figura 4. Área de estudio y ubicación de puntos de muestreo en Isla Fuerte, Caribe Colombiano (ArcGIS V 10.3.1.).	24
Figura 5. a) Punta el Inglés. b) Detalle de la heterogeneidad de sustratos de Punta el Inglés, que evidencia la de diversidad de grupos faunísticos.	26
Figura 6. a) El Latal. b) Detalle del sustrato de El Latal, evidenciando la mixtura de sustratos. Tomado por David Olascoaga.	26
Figura 7. a) San Diego. b) Detalle del sustrato de San Diego, evidenciando la predominancia del sustrato rocoso. Tomado por David Olascoaga.	27
Figura 8. Transecto en banda para la toma de datos de abundancia y diversidad de equinoideos regulares.	27
Figura 9. Abundancia de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano. n= abundancia de las especies.	37
Figura 10. Grafico Rango-abundancia de las especies de equinoideos regulares en los tres sitios de estudio en Isla Fuerte, Colombia. Abreviatura: E. luc (Echinometra lucunter), E. vir (E. viridis), E. tri (Eucidaris tribuloides), D. ant (Diadema antillarum), T. ven (Tripneustes ventricosus).	38
Figura 11. Grafico Rango-abundancia (equinoideos) por meses de estudio en Isla Fuerte, Colombia. Abreviatura: E. luc (Echinometra lucunter), E. vir (Echinometra viridis), E. tri (Eucidaris tribuloides), D. ant (Diadema antillarum), T. ven (Tripneustes ventricosus), L. var (Lytechinus variegatus).	40
Figura 12. Análisis de distintividad taxonómica para los equinoideos regulares de Isla Fuerte, Colombia A) Delta: Δ^+ promedio por sitio. B) Variación (Δ^+) por sitio. La línea sólida (límite de confianza del 95%). La línea punteada (valor Δ^+ + promedio).	43

Figura 13. Dendograma de clasificación según el índice de similitud de Bray- Curtis que muestra las asociaciones entre los sectores de Isla Fuerte- Colombia. Abreviatura: SD: San Diego, LA: Latal, PI: Punta el Inglés.	44
Figura 14. Curvas de acumulación de especies de los estimadores no paramétricos: Chao 1, Chao 2, y Bootstrap. S (est) representa a la Riqueza real.....	45
Figura 15. Índice de diversidad funcional de Rao (FD_Q) de los erizos regulares en los sitios de estudio.....	47
Figura 16. Análisis de correspondencia canónica (CCA) aplicado a las especies de equinoideos de Isla Fuerte. Abreviatura: DTA= Diámetro Testa-Ambitus; DL=Diámetro Linterna; DPG= Diámetro Testa/Placa Genital; LE= Largo de Espinas.....	48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Características funcionales de equinoideos regulares. Tomado y modificado de Rojas-Montiel (2015).	29
Tabla 2. Clasificación taxonómica de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano.....	36
Tabla 3. Densidad (ind/m ²) de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano.	41
Tabla 4. Índices de diversidad y abundancia de equinoideos regulares en las localidades de estudio en Isla Fuerte, Colombia (Valores en verde y rojo, son máximos y mínimos, respectivamente).....	42
Tabla 5. Características morfológicas y biológicas de los equinoideos utilizadas para el análisis de diversidad funcional.....	45
Tabla 6. Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (Shannon, Simpson, S, J, D* y D+) con el índice de diversidad funcional Rao para los equinoideos regulares de Isla Fuerte.	49

TABLA DE ANEXOS

Anexo 1. Tipos de pedicelarios: A- Trifilo. B- Globífero cerrado. C- Globífero abierto. D- Oficéfalo. E- Tridentado. F- Globífero. Gl: Glándula. Va: Valvas. Cu: Cuello. Ta: Tallo (Modificado de Mortensen, 1977).....	76
Anexo 2. Descripciones morfológicas de las especies de equinoideos registrados en Isla Fuerte, Caribe colombiano.	77
Anexo 3. Trabajo de campo: conteo visual y búsqueda de individuos para la medición de caracteres funcionales.	83
Anexo 4. Observaciones de características morfológicas en laboratorio.	84
Anexo 5. Base de datos de información taxonómica de las especies de equinoideos para el análisis de Distintividad taxonómica, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).	85
Anexo 6. Valores del índice de Rao (FD_Q) por meses en Isla Fuerte.....	86
Anexo 7. Pruebas estadísticas realizadas a los diferentes índices.	87

1. INTRODUCCIÓN

Los erizos de mar comprenden un grupo de invertebrados marinos pertenecientes a la clase Echinoidea dentro del phylum Echinodermata. Existen alrededor de 1,000 especies vivas y más de 10,000 especies fósiles (Appeltans *et al.*, 2012). Los equinoideos no sólo son importantes por su riqueza sino también por su papel dentro de las redes tróficas y su capacidad para modificar las condiciones del sustrato (Bronstein y Loya, 2014).

En los arrecifes coralinos los erizos ejercen control sobre las poblaciones de algas compitiendo por espacio y luz, cediendo lugar para el asentamiento del coral (Titlyanov & Titlyanova, 2009). Sin embargo, altas densidades de erizos incrementan la bioerosión en estos ecosistemas (Appana, 2006). Dentro de los sistemas arrecifales los erizos constituyen uno de los grupos más importante debido a su ubicuidad, su alta abundancia y sus actividades alimenticias (Glynn & Enochs, 2011). Sin embargo, desde hace varias décadas, las presiones antropogénicas han venido causando gran disminución en las poblaciones de erizos de mar, pudiendo afectar significativamente la diversidad taxonómica y funcional (Crain *et al.*, 2008).

En Colombia y el Caribe existe un vacío de información sobre la biología y ecología de estos organismos. En su mayoría, los estudios se han centrado en la realización de inventarios y notas taxonómicas, obviando aspectos poblacionales de interés (Gallo, 1988; Benavides-Serrato *et al.*, 2000; Borrero-Pérez *et al.* 2002; González *et al.*, 2002; Alvarado, 2010; Borrero-Pérez *et al.*, 2012). Alrededor del mundo se han generado diferentes estrategias para conservar la biodiversidad de los ecosistemas marinos, teniendo como principal argumento su composición; por lo general, estas estrategias de conservación no consideran los componentes de estructura y funcionalidad (Sgarlatta, 2015).

Una manera de caracterizar las comunidades ecológicas es mediante la diversidad funcional, esta caracterización no es un enfoque nuevo, pero recientemente se ha implementado por ser considerado un complemento al estudio taxonómico tradicional para el análisis de la biodiversidad (Heino, 2008). Muchos procesos y servicios

ecosistémicos dependen más de la diversidad funcional que de la diversidad de especies en sí, por lo que entender la importancia y el papel de las especies en su hábitat natural es significativo para la conservación y evaluación de dichas áreas (Villamor & Becerro, 2012). Es por esto que se ha considerado que la diversidad funcional se encuentra correlacionada positivamente con la diversidad de especies, basándose en la premisa de que cuanto mayor sea el número de especies, se espera que un mayor número de funciones se lleven a cabo (Petchey *et al.*, 2004). No obstante, esta relación no siempre se cumple, ya que puede estar influida por la redundancia funcional, los rasgos elegidos, la medida de diversidad funcional utilizada y los factores ambientales (Cadotte *et al.*, 2011).

La riqueza de especies puede ser mayor o menor que la diversidad funcional dependiendo qué tan funcionalmente similares sean las especies a la variación intraespecífica que exista (Song *et al.*, 2014). En ambientes marinos son escasos los estudios donde se aplique la diversidad funcional comparada con otras formas de estudio más clásicas. Por ende se considera necesario un uso más generalizado de este enfoque. Más aun cuando la aproximación funcional a través de la variación de los atributos de las especies provee herramientas para identificar, monitorear y predecir las consecuencias de los efectos antrópicos (Francisco-Ramos & De la Cueva- Salcedo, 2017).

Debido a la gran importancia del papel ecológico que cumplen los erizos de mar, se hizo necesario el estudio de la diversidad de equinoideos regulares en Isla Fuerte, Caribe colombiano, haciendo uso del enfoque taxonómico como del funcional. Así mismo, la información generada en esta investigación será útil para conocer las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, evaluar su funcionalidad dentro del ecosistema, y para establecer posibles sitios prioritarios de conservación teniendo en cuenta los criterios de diversidad taxonómica y funcional.

2. OBJETIVOS

2.1 General

Evaluar la diversidad taxonómica y funcional de equinoideos regulares (Echinodermata: Echinoidea) en Isla Fuerte, Caribe colombiano.

2.2 Específicos

- Determinar la riqueza y abundancia de equinoideos regulares en Isla Fuerte, Caribe colombiano.
- Estimar la diversidad funcional a partir de caracteres funcionales morfológicos, ecológicos e historia de vida de los equinoideos regulares en tres sectores de Isla Fuerte.
- Comparar los índices de diversidad taxonómica con el índice de diversidad funcional aplicados a las poblaciones de equinoideos regulares en el área de estudio.

3. MARCO REFERENCIAL

3.1. Antecedentes

En diversos lugares del mundo, los estudios sobre equinoideos han sido enfocados al componente taxonómico, particularmente aquellos que están asociados a arrecifes rocosos o coralinos. Para el Caribe se destaca el trabajo realizado por Alvarado (2010) quien evaluó los patrones de diversidad de los equinodermos del Caribe, para el cual hace una completa revisión incluyendo 433 especies, de las cuales 76 pertenecían a la clase Echinoidea.

México ha sido uno de los países que se ha centrado en el estudio de este grupo de invertebrados destacándose los trabajos de González-Azcárraga (2006) quien analizó la estructura comunitaria de erizos en arrecifes rocosos someros del golfo de California encontrando ocho especies, concluyendo que no existía diferencias en la estructura de la fauna de erizos a nivel regional.

González-Azcárraga (2009) comparó la estructura comunitaria, así como la diversidad morfológica de los erizos regulares en el Sistema Arrecifal Veracruzano y los arrecifes de Cozumel. En donde indica que Veracruz presentó los mayores valores en los índices de estructura comunitaria por efecto de la heterogeneidad de sustratos.

Por su parte, Rojas-Montiel *et al.* (2020) cuantificaron la diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano. Donde los equinoideos mostraron picos de diversidad funcional tanto en la latitud más alta (Bahía de los Ángeles Rao= 15.11) como en la más baja (Huatulco Rao= 12.64). En general, encontraron que la diversidad funcional sigue un patrón similar al de la diversidad de especies, lo que se ve reflejado en la alta correlación encontrada entre la riqueza y la diversidad de Shannon-Wiener (H'), y el índice de entropía cuadrática de Rao.

Para Colombia, Borrero-Pérez *et al.* (2012) enlistaron la fauna de erizos del Caribe Colombiano, en donde fueron reportadas 48 especies distribuidas en 34 géneros, 16 familias y 9 órdenes. Además, brindan información ecológica y su respectivo rango de distribución. Por otra parte, el componente funcional ha sido poco explorado en ambientes marinos colombianos, resaltándose el trabajo realizado por Monroy (2003), quien estudió la distribución de *Ophiothrix synoecina* Schoppe, 1996 asociado al erizo *Echinometra lucunter* Linneus, 1758, el cual cumple un importante papel ecológico, gracias a sus hábitos excavadores, crean estructuras que forman hábitats para el refugio y protección otras especies.

3.2. Marco Teórico

3.2.1. Clase Echinoidea

La Clase Echinoidea Leske, 1778 en particular, es una de las mejor representadas, con una distribución geográfica que va desde los trópicos hasta los polos, y batimétricamente se encuentran desde el intermareal hasta los 5.000 metros de profundidad (Lawrence, 2013). La mayoría de las especies de esta clase presentan altas frecuencias de ocurrencia en las comunidades litorales marinas ocupando diversos hábitats que van desde colonias coralinas, sustratos rocosos y arenales tanto someros como profundos (Bak *et al.*, 1994; Hendler *et al.*, 1995; Barnes, 1995).

Tradicionalmente, los erizos de mar se han dividido en dos categorías: en primer lugar los denominados “regulares” que presentan una clara simetría radial y cuerpo esférico, mientras que en segundo lugar se encuentran aquellos con aparente simetría bilateral y forma aplanada u ovalada llamados “irregulares” (Birkeland, 1989; Hendler *et al.*, 1995).

Los erizos regulares tienen una testa que tiende a ser sub o hemiesférica; la boca está generalmente en la mitad del lado ventral de la testa y el ano está opuesto a la boca sobre el lado aboral dentro del sistema apical. En estos erizos las placas del sistema apical pueden estar organizadas de tres formas diferentes: sistema apical monocíclico (las 10 placas forman un solo anillo continuo), sistema apical dicíclico (las cinco placas genitales forman un anillo más interno que el de las oculares) (Hendler *et al.*, 1995) y sistema apical hemicíclico (combinación de los dos anteriores) (fig. 1) (Barnes, 1995).

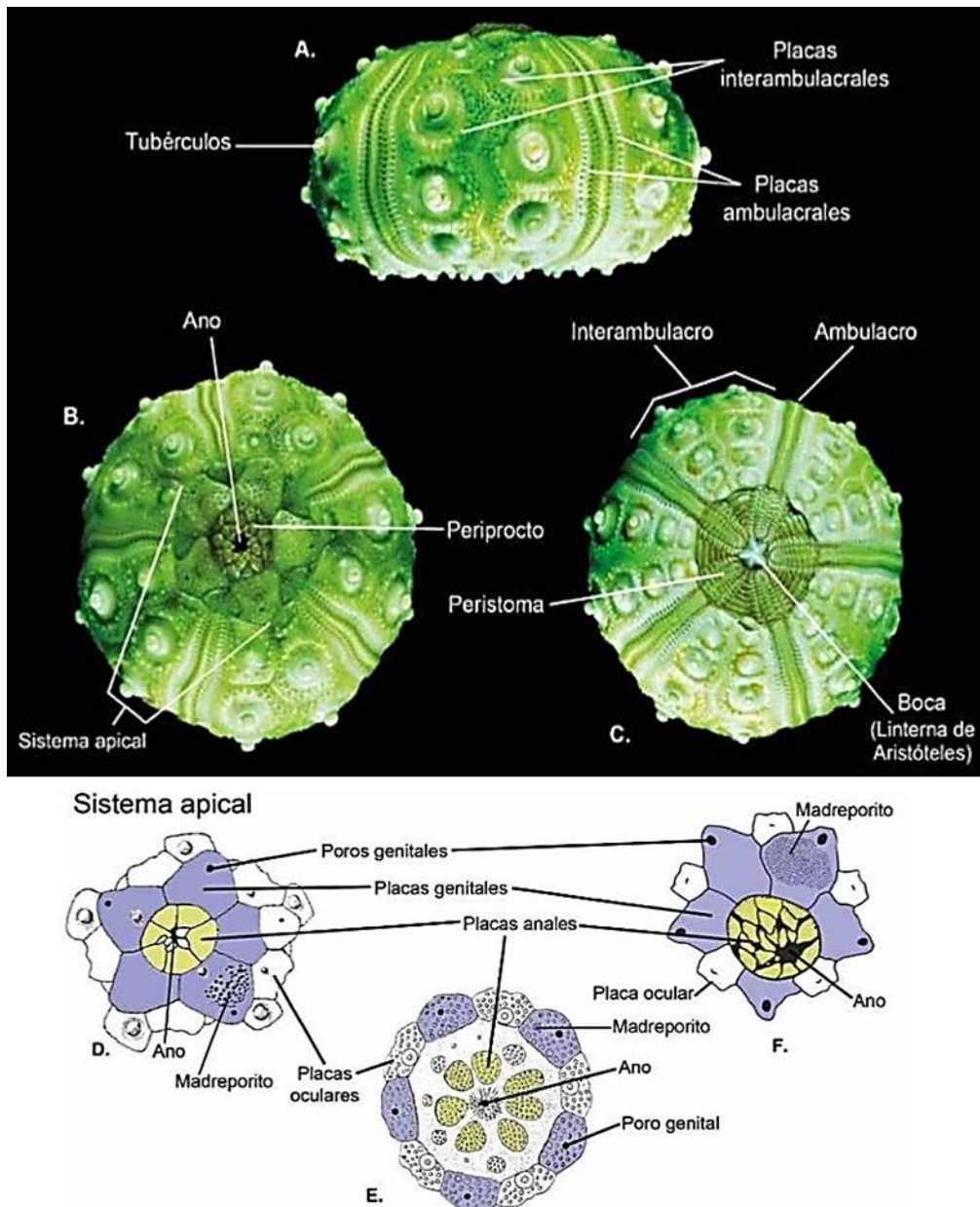


Figura 1 . Características morfológicas en un erizo regular de la familia Cidaridae. A- Vista lateral. B- Vista aboral. C- Vista oral. D- Sistema apical dicíclico. E- Sistema apical monocíclico. F- Sistema apical hemicíclico (A, B, C Fotografías Javier Alarcón; D Modificada de Hendler *et al.*, 1995; Modificadas de Mortensen, 1940 y Barnes, 1995).

Las espinas generalmente son de dos tamaños, las más grandes o espinas primarias, las cuales están adheridas a grandes tubérculos y las espinas más pequeñas o secundarias que están sobre numerosos tubérculos pequeños. Cada espina está adherida al tubérculo

a través de un collar muscular y un tendón que controlan su movimiento. Los tubérculos primarios pueden ser perforados o no perforados, y con el borde de unión del collar carinado o liso (Hendler *et al.*, 1995). Los erizos regulares presentan la linterna de Aristóteles muy desarrollada, y con gran movilidad. Las placas ambulacrales pueden ser simples o pueden ser compuestas es decir que están divididas en placas más pequeñas; además puede variar la disposición de los poros ambulacrales en cada especie (Hendler *et al.*, 1995). Se presentan cinco bandas de pies ambulacrales que recorren la testa desde la boca hasta la placa ocular; la cantidad varía entre especies y tienen varias funciones entre ellas locomoción, percepción sensorial, adhesión al sustrato y manipulación de objetos que están cerca (Hickman *et al.*, 2001).

Algunos erizos regulares presentan hábitos sedentarios y obtienen su alimento de materiales alimenticios que están a la deriva en corrientes de agua, mientras que otros son raspadores activos, tanto herbívoros u omnívoros, pudiendo combinar ambas estrategias. Existen especies que también han desarrollado hábitos carroñeros y pueden presentar tendencia a la carnivoría. Estos mecanismos de alimentación variados han propiciado la presencia de altas densidades en algunas poblaciones y la ocupación de diversos ambientes marinos (Lawrence, 2001).

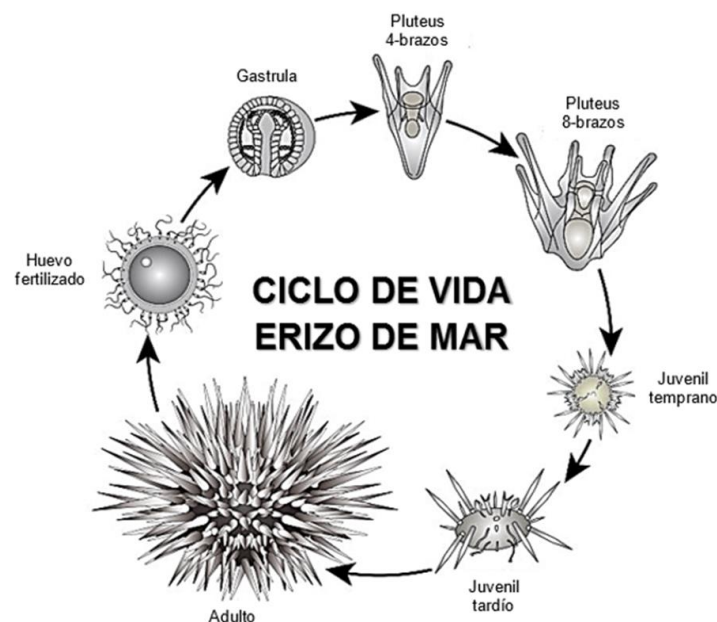


Figura 2 . Ciclo de vida de erizo regular. Tomado y modificado de Khen (2017)

En los erizos de mar, los sexos están separados, aunque en la mayoría de los casos los machos y las hembras son externamente idénticos. Poseen un desarrollo larvario muy característico, pasando primero por una etapa larval planctónica bilateral llamada “equinopluteus” (Smith & Kroh, 2011). Estas larvas migran a las aguas superficiales superiores y tienen brazos largos y ciliados que utilizan para capturar el fitoplancton del que se alimentan. Después de varias semanas, esta larva sufre una metamorfosis que da lugar a la forma del cuerpo adulto, y el juvenil se deposita en el fondo del mar.

La larva planctónica es morfológicamente compleja y los diversos grupos taxonómicos tienen sus propias formas larvarias distintivas. Los erizos de mar que deben pasar por una etapa de alimentación de larvas en su ciclo de vida se denominan planctótrofos. La condición opuesta, donde la larva se desarrolla directamente en la forma adulta sin necesidad de alimentarse, se llama lecitotrofia (figura 2) (Smith & Kroh, 2011).

3.2.2. Diversidad Funcional

El componente de la diversidad funcional aplicado a estudios sobre la biodiversidad de las especies existe desde hace ya varias décadas, sin embargo, no ha logrado alcanzar una posición, debido a que sus conceptos o aplicaciones, aunque coinciden en ciertas características, no han tenido una definición común dentro de la comunidad científica. Tilman (2001) define a la diversidad funcional como la variación de las características de las especies que influyen en como un ecosistema opera o en su función. Por otro lado, Carmona *et al.* (2016) la definen como la variación de características biológicas en el espacio funcional ocupado por una unidad ecológica, siendo esta una escala donde se puede calcular la diversidad funcional, desde un organismo hasta una metacomunidad, región geográfica o continente.

La diversidad funcional se refiere al valor, rango, abundancia relativa y distribución de los rasgos funcionales de los organismos de un ecosistema (Casanoves *et al.*, 2011). La diversidad funcional evalúa las relaciones entre los impulsores del cambio global, la biodiversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios que brindan los ecosistemas a la humanidad.

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas, y fenotípicas medibles a nivel individual que influyen en el crecimiento, reproducción, y supervivencia de los organismos frente a factores ambientales. Los caracteres funcionales de los organismos influyen en las propiedades del ecosistema y en su respuesta ante las condiciones ambientales (Violle *et al.*, 2007; Salgado-Negret, 2015).

Para su estudio, la diversidad funcional incluye diversos métodos relativamente sencillos y relacionados con rasgos funcionales (características) medidas a nivel de especies, las cuales se puede dividir en dos categorías principales: grupos funcionales e índices de diversidad funcional.

De acuerdo a la similitud de sus rasgos funcionales, las especies pueden organizarse en grupos discretos, que permiten comprender los mecanismos generales de los procesos ecosistémicos (Tilman *et al.* 1997). Por lo tanto, se puede definir como grupos funcionales a aquellas agremiaciones de especies que poseen atributos similares (morfológicos, fisiológicos, historia de vida y/o adaptaciones en común) y que, a su vez, desempeñan funciones ecológicas equivalentes (Ballesteros y Pérez-Torres, 2016). La organización de especies en grupos funcionales tiene ciertas limitantes, ya que depende del número y tipo de rasgos elegidos para los objetivos del estudio, así como del método de clasificación, por lo que se decide arbitrariamente de forma visual el corte para la conformación de grupos (Wright *et al.*, 2006). Por otro lado, no toma en cuenta los cambios ontogénicos y el cambio en la ecología alimentaria de las especies, partiendo del supuesto que la variación interespecífica es mayor que la intraespecífica (Rosenfeld, 2002; Botta-Dukát, 2005; Hubbell, 2005). Además, la mayoría de estudios que utilizan grupos funcionales ignoran la abundancia de las especies y algunas pueden tener un impacto mayor en el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001; Villéger *et al.*, 2010).

Respecto a los índices de diversidad, los puntos críticos son la elección de rasgos funcionales apropiados a las preguntas de interés, cómo resumir la información de esa diversidad de rasgos en una medida de diversidad funcional (análisis estadístico), y que esas medidas de diversidad funcional sean validadas a través de análisis cuantitativos y pruebas experimentales en campo (Petchey y Gaston 2006).

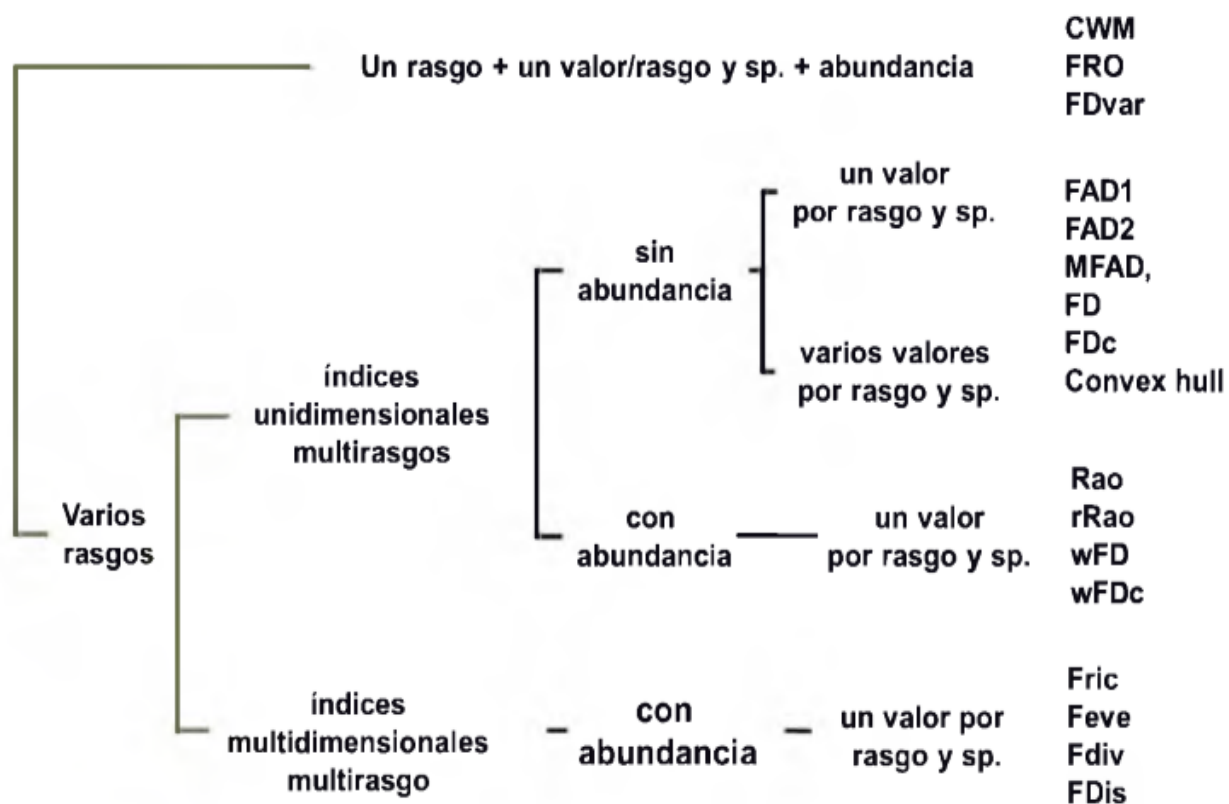


Figura 3. Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional. Tomado de Casanoves *et al.* (2008).

Casanoves *et al.* (2008) presentan una clasificación de los diferentes índices utilizados para medición de la diversidad funcional, la cual se basa en el número de rasgos utilizados para el cálculo de los índices, en la inclusión o no de ponderadores para los rasgos y en la forma de presentación de los resultados (Figura 3).

3.2.3. Diversidad funcional en ecosistemas marinos

Los ambientes marinos están sujetos a presiones antropogénicas que afectan su biodiversidad y funcionalidad. Sin embargo, sólo los atributos tróficos han sido considerados en la mayoría de los análisis tradicionales de diversidad funcional, donde se utilizan gremios como grupos funcionales, limitando el análisis de la funcionalidad del hábitat. Los estudios con enfoque funcional identifican el papel de las especies en el ecosistema mediante el análisis de sus atributos; esto representa una alternativa más robusta que los estudios clásicos de enfoque taxonómico (Francisco-Ramos & De la Cueva-Salcedo, 2017). El enfoque funcional presenta alternativas diferentes a las taxonómicas, a través del análisis de los atributos de una especie que definen su rol en el ecosistema (Francisco-Ramos & De la Cueva-Salcedo, 2017).

En ambientes acuáticos la mayoría de trabajos relacionados con la diversidad funcional se han desarrollado en macroinvertebrados riparios, enfocado en el análisis de los atributos funcionales (Heino *et al.*, 2007; 2008), así como en zonas costeras de sustrato rocoso (Crowe & Russel, 2009; Clemente *et al.*, 2010), fondos blandos (Pacheco *et al.*, 2011) y estuarios (Villéger *et al.*, 2008, 2010; McLenaghan *et al.*, 2011). La diversidad funcional se ha empleado, además, para la evaluación de reservas marinas (Micheli & Halpern, 2005; Raymundo *et al.* 2009).

En arrecifes coralinos existe una línea de investigación que estudia el funcionamiento del ecosistema y su relación con la biodiversidad (Bellwood & Choat, 1990; Arias-González *et al.*, 2008; Pratchett *et al.*, 2011); en ninguno de estos casos se cuantifica la diversidad funcional. En general, la mayoría de los trabajos que se basan en grupos funcionales se refieren a gremios y estudian cómo un grupo en particular (herbívoros), interviene en el funcionamiento del ecosistema (Hoey & Bellwood, 2009). Sin embargo, en este tipo de estudios no se cuantifica la diversidad funcional.

4. DISEÑO METODOLÓGICO

4.1. Área de estudio

Este estudio se realizó en Isla Fuerte, Caribe colombiano (entre 9° 20' 30" a 9° 24' 30" N y 76° 10' 00" a 76° 12' 30" W), la cual se encuentra distanciado de la costa norte de Córdoba por unos 11 km (Paso Nuevo corregimiento del municipio de San Bernardo del Viento) (Figura 3).

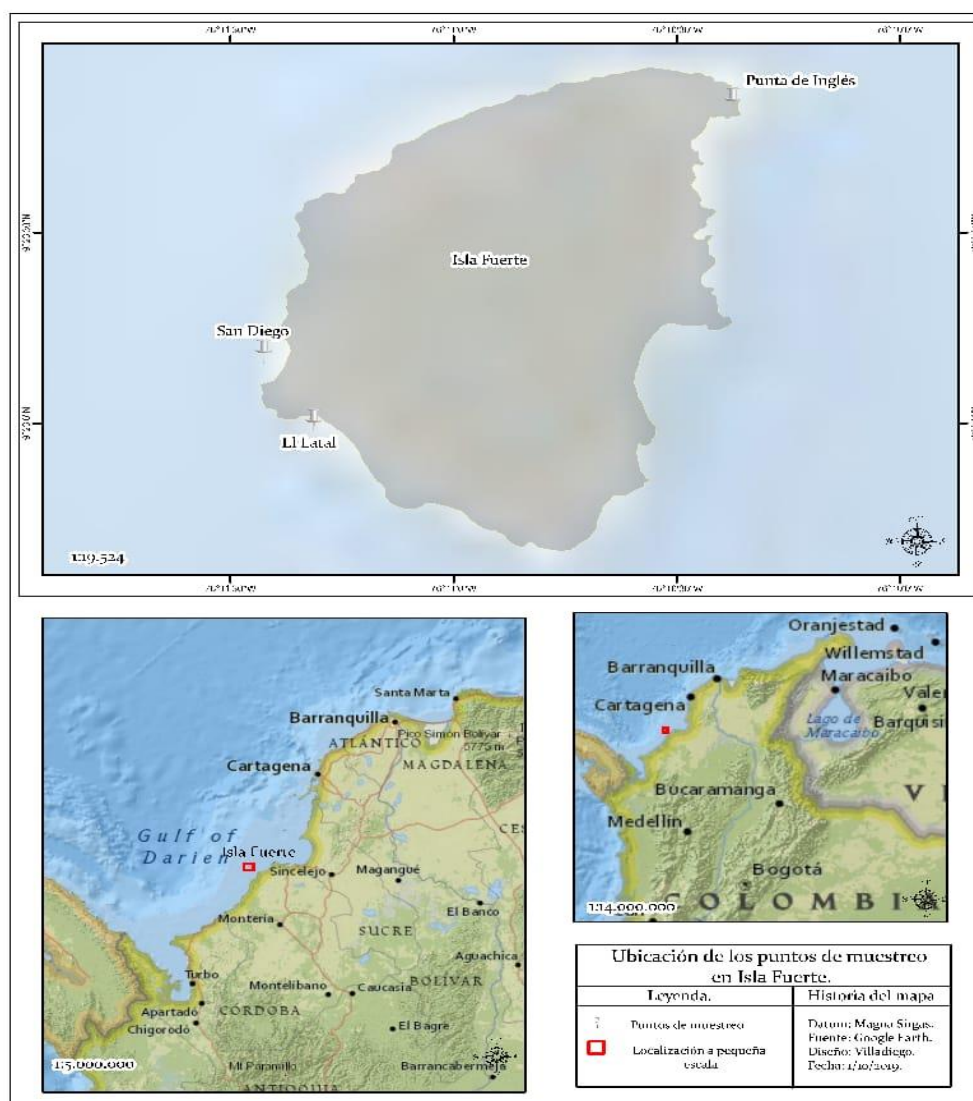


Figura 4. Área de estudio y ubicación de puntos de muestreo en Isla Fuerte, Caribe Colombiano (ArcGIS V 10.3.1.).

La plataforma de Isla Fuerte pertenece al mismo origen del cinturón diapírico que va desde el archipiélago de Islas del Rosario, pasando por las islas de San Bernardo hasta Isla Fuerte a una distancia aproximada de 100 km (INVEMAR, 2009) y se caracteriza por poseer sobre su territorio fondos rocosos, fondos blandos de praderas y pequeños parches de bosques de manglar (Díaz *et al.*, 2000).

El clima de Isla Fuerte es semi-seco, y corresponde al ecosistema de bosque seco Tropical (Bs-T), según las unidades ecosistémicas de Holdridge (Etter, 1993). La temperatura promedio anual varía entre los 25–30°C y posee precipitaciones promedio mensual que varían entre los 900 y 1400 mm de lluvia, el cual tiene una tendencia unimodal, que para el caso de Isla Fuerte está separado por el veranillo de San Juan entre junio y julio donde la tendencia de las lluvias cae cerca de 50 mm promedio, convirtiendo la tendencia de las lluvias a bimodal (Correa, 2007).

La temperatura superficial del mar se encuentra alrededor de 28 °C y la salinidad en 36 partes por mil, pero es probable que en Isla Fuerte este factor se vea influenciado por la turbiedad a causa de la escorrentía continental e insular (Díaz *et al.*, 1996).

Las corrientes dependen de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) Norte-Sur, en donde de diciembre al mes abril los vientos soplan en su mayoría del norte generando fuerte oleaje en la costa norte de Isla Fuerte, descargándose en la cresta arrecifal del norte y generando mayor impacto por parte de la sedimentación proveniente de Boca Tinajones del río Sinú (Díaz *et al.*, 1996). Así mismo, de mayo a noviembre la corriente predominante del sur aumenta la contracorriente del Darién, cambiando el estado de la mayoría de las playas (Correa, 2007).

Se escogieron tres sitios de muestreo teniendo en cuenta la exposición al oleaje y la disponibilidad de acceso:

- **Punta el Inglés (9°23'50.76"N 76°10'21.05"O):** Se reconoce como un arrecife litoral, ubicado en la zona nororiental de la isla, con profundidades no mayores a 2 m, con embates de las olas a lo largo de todo el año, siendo más fuertes de abril a septiembre. Los diferentes factores geofísicos y oceanográficos permiten una heterogeneidad de sustratos y hábitats (Ángel, 2017; Caraballo, 2019) (figura 5).



Figura 5. a) Punta el Inglés. **b)** Detalle de la heterogeneidad de sustratos de Punta el Inglés, que evidencia la de diversidad de grupos faunísticos.

- **El Latal (9°22'59.05"N 76°11'17.15"O):** Se caracteriza por poseer una heterogeneidad de sustratos en su intermareal, como sustratos rocosos, pastos marinos, y un fragmento de bosque de manglar, lo cual permite el establecimiento de una gran variedad de especies (Ángel, 2017; Caraballo, 2019) (figura 6).

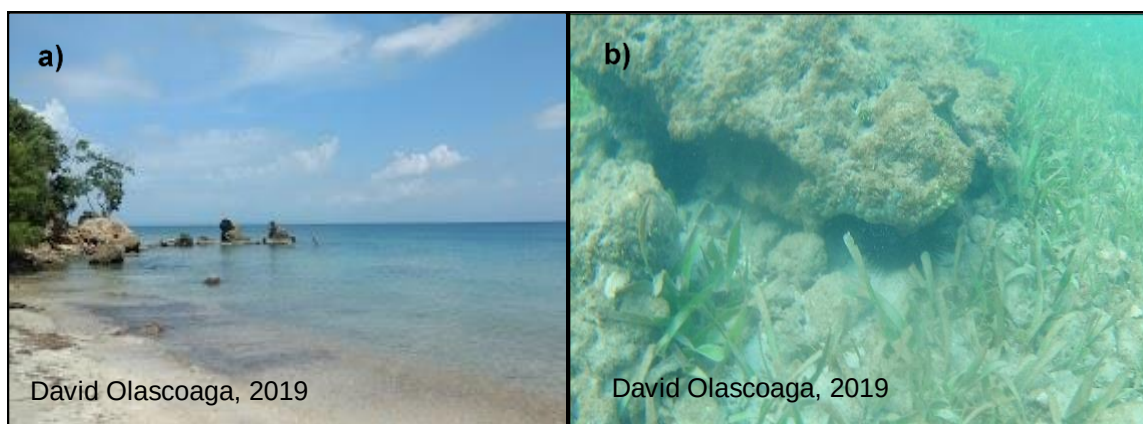


Figura 6. a) El Latal. **b)** Detalle del sustrato de El Latal, evidenciando la mixtura de sustratos. Tomado por David Olascoaga.

- **San Diego (9°23'11.63"N 76°11'23.68"O):** Este sitio es descrito por su directa exposición al oleaje, y caracterizado por poseer un sustrato conformado por fondos arenosos y rocas de diferentes tamaños y morfologías; lo cual permite el asentamiento de diferentes comunidades biológicas (Bernal, 2010) (figura 7).

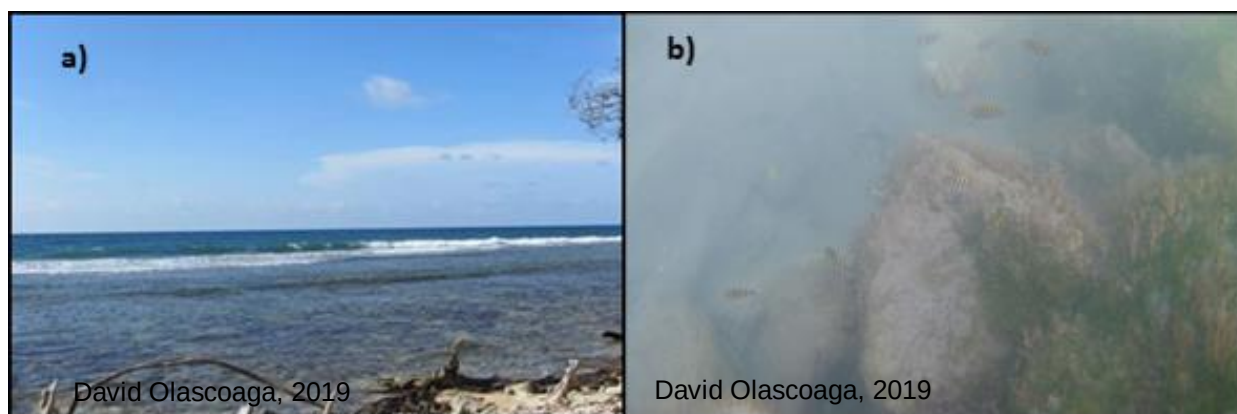


Figura 7. a) San Diego. b) Detalle del sustrato de San Diego, evidenciando la predominancia del sustrato rocoso. Tomado por David Olascoaga.

4.2. Fase de campo

Para evaluar la diversidad taxonómica y funcional de equinoideos regulares en los sitios seleccionados se llevaron a cabo siete muestreos entre los meses de noviembre de 2018 y septiembre de 2019, con el fin de tener representación de las diferentes condiciones oceanográficas, y así mismo abarcar las épocas climáticas que se presentan en el área de estudio.

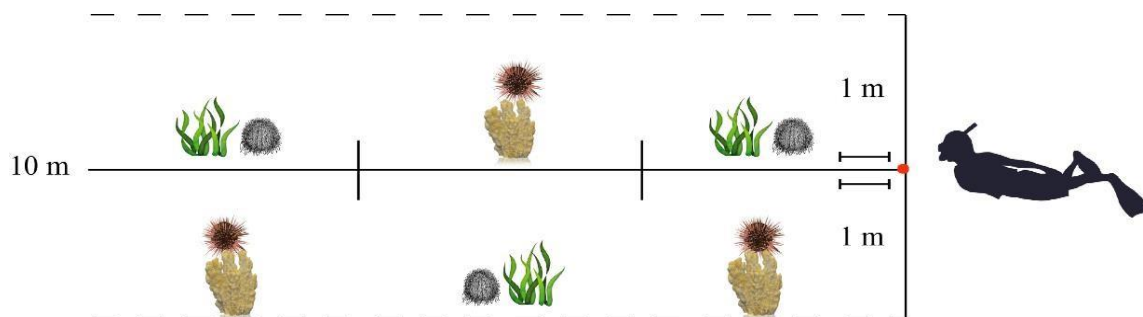


Figura 8. Transecto en banda para la toma de datos de abundancia y diversidad de equinoideos regulares.

En cada uno de los sectores se utilizó la metodología de transecto en banda (Rogers *et al.* 1994), mediante tres transectos lineales de 10 m de largo por 2 m de ancho (figura 8) separados cada uno por una distancia superior a 5 m, cubriendo así un área de 60 m². De acuerdo con Rogers *et al.* (1994) este método es propicio para coleccionar datos sobre abundancia relativa y diversidad de comunidades bentónicas.

En cada uno de estos transectos se realizaron inmersiones mediante buceo a pulmón, utilizando equipo de snorkel, para así registrar el número de especies y la abundancia de cada una de estas en los distintos hábitats disponibles del área delimitada, el proceso de identificación se llevó de manera *in situ* con la ayuda de fichas de identificación sumergibles previamente elaboradas. Los organismos que no lograron ser identificados, fueron capturados y depositados en bolsas ziplock, contenidas con agua de mar y Cloruro de magnesio para anestesiarse a los individuos. Una vez relajados se procedió a inyectar con alcohol al 70% para su conservación y fijación. Posteriormente se trasladaron al Laboratorio de Zoología de la Universidad de Córdoba donde se realizó su respectiva identificación taxonómica.

Para el estudio de la diversidad funcional, se coleccionaron 10 individuos por especie, con la finalidad de no alterar significativamente el ecosistema de acuerdo a lo establecido por Rojas-Montiel (2015). Durante la recolección de los individuos se tuvo en cuenta la profundidad y el tipo de sustrato (rocas, coral, lodo, arena, algas o pastos) en donde fueron encontrados, y se sometieron a las mismas técnicas de fijación, conservación y transporte anteriormente mencionadas, para la posterior determinación de las características funcionales.

4.3. Fase de laboratorio

Los organismos transportados al Laboratorio de Zoología de la Universidad de Córdoba, se identificaron mediante observaciones morfológicas a través de un estereoscopio marca LEICA ES2 y el empleo de claves de identificación taxonómica de Caso (1977; 1978) y las descripciones propuestas por Borrero-Pérez *et al.* (2012). Con ayuda de un Calibrador Vernier con precisión de 0.1 mm, se tomaron medidas de diferentes

características morfológicas como lo son: Diámetro de la linterna de Aristóteles, largo de espinas, diámetro de testa a la altura del ambitus, altura de la testa, diámetro de la placa genital, diámetro de la madreporita, diámetro de la espina en su base. Además, se observó la estructura y el tipo de espina, número de espinas por cm², tipo de pedicelario, y se calculó la relación diámetro de testa/largo de espina, la relación diámetro total/altura de la testa, y la relación entre el diámetro total/placa genital (Tabla 1).

Cabe resaltar que la clasificación de los diferentes tipos de pedicelarios y espinas se realizó según Caso (1977, 1978). De igual manera, se llevó a cabo revisiones bibliográficas para obtener información correspondiente a las características biológicas (Para constatar el nivel trófico de las especies, se realizaron disecciones y revisiones del contenido estomacal) y ecológicas de cada una de las especies encontradas.

A continuación, se muestran las características funcionales tenidas en cuenta para este estudio:

Tabla 1. Características funcionales de equinoideos regulares. Tomado y modificado de Rojas-Montiel (2015).

CARACTERES	CATEGORÍAS
ESTRUCTURA DE ESPINA	Compacta Hueca
DIÁMETRO LINTERNA	<5mm >5mm
LARGO ESPINA	5-10mm 10-20mm 20-30mm >30mm
DIÁMETRO TESTA AMBITUS	<50mm 50-100mm >100mm

DIÁMETRO PLACA GENITAL	1-3mm
	>3mm
DIÁMETRO MADREPORITA	<1mm
	1-2mm
	>2mm
TIPO ESPINA	Rugosa
	Estriada
	Verticilada
	Aserrada
N° ESPINAS/cm²	<5
	5-10
	>10
ALTURA	5-10mm
	10-20mm
	>20mm
TIPO PEDICELARIO	Globosos
	Tridentes
	Oficéfalos
	Trifoliados
	Valvas dilatadas distalmente
DIÁMETRO/LARGO ESPINAS	
DIÁMETRO TOTAL/ALTURA	
DIÁMETRO TOTAL/PLACA GENITAL	
NIVEL TRÓFICO	Herbívoro
	Omnívoro
	Carnívoro
DESOVE	Época seca
	Época de lluvia

RITMO REPRODUCTIVO	Lunar
	No lunar
NÚMERO DE HÁBITAT	1
	2
	3
	>4
SUSTRATO	Rocas
	Lodo
	Coral
	Arena
	Vegetación marina
PROFUNDIDAD	<0.5m
	0.5-1m
	>1m

4.4. Análisis de la información

La información recolectada en campo y laboratorio se organizó en matrices de datos en la hoja de cálculo de Microsoft Excel® 2016. La riqueza fue representada con el número total de taxones encontrados por sitios de estudio y en total para Isla Fuerte (Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012). Posteriormente, se construyeron curvas de rango-abundancia (Log (X+1) para comparar las abundancias relativas de las especies de equinoideos a nivel espacial y temporal empleando el software GraphPad Prism 6. La densidad poblacional fue expresada como el número de individuos / m² en cada uno de los sitios.

Diversidad Taxonómica

La diversidad taxonómica se refiere a la variedad de especies que no están emparentadas, que conviven en determinado ecosistema. El análisis de diversidad taxonómica, permite visualizar el estado en el que se encuentra un sitio a través de la variabilidad en la diversidad de especies presentes en él (Whittaker, 1972). Para esto se utilizó el paquete de estadístico de datos ecológicos PRIMER® v 6.1 (Anderson *et al.*, 2008), para calcular los siguientes índices de diversidad taxonómica:

Riqueza de Especies (S): Número total de especies obtenido por un censo de la comunidad. La riqueza específica (S) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta sus valores de importancia. Se basan en la relación entre S y el “número total de individuos observados” o (n), que se incrementa con el tamaño de la muestra (Moreno, 2001).

Índice de Shannon- Wiener (H’): Es la medida del grado de incertidumbre que existe para predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de la comunidad. Para un número dado de especies e individuos, la función tendrá un valor mínimo cuando todos los individuos pertenecen a una misma especie y un valor máximo cuando todas las especies tengan la misma cantidad de individuos (Magurran, 1988).

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \log_{10} p_i$$

Donde S es la riqueza de especie y p_i la proporción de individuos de la especie i (n_i) respecto al total de individuos (N), es decir la abundancia relativa de la especie (n_i/N).

Índice de Equidad de Pielou (J’): Mide la proporción de la diversidad observada (H’) con relación a la máxima diversidad esperada (H'_{max}). Indica en una escala de 0 a 1 qué tan homogénea es la distribución de la abundancia de las especies, donde 0 implica una distribución completamente heterogénea y 1 representa una distribución completamente homogénea (Clarke y Warwick, 2001; Magurran, 2013).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Donde $H'_{max} = \log(S)$ y S es el número de especies en el sitio.

Índice de dominancia de Simpson: Es otro método comúnmente utilizado ya que determina la diversidad de una comunidad (Mostacedo & Fredericksen 2000), este índice es inverso al concepto de equidad de la comunidad, ya que toma en cuenta las especies con mayor importancia sin considerar al resto de especies, siendo menos sensible con la riqueza de las especies (Magurran 1991; Feinsinger 2003). El valor de λ oscila entre 0 y 1, donde 0 indica diversidad infinita, y si el valor da 1, significa que no hay diversidad.

$$\lambda = \sum P_i^2$$

Índice de distintividad taxonómica (Δ^*): Se define como la longitud promedio de la trayectoria taxonómica entre dos individuos, condicionada a que estos deben pertenecer a especies diferentes (Warwick y Clarke, 1995). Esto equivale a dividir la diversidad taxonómica (Δ), por el valor que tomaría si no existiera una jerarquía taxonómica (por ejemplo, que todas las especies pertenezcan al mismo género, lo que equivaldría a dividirlo por el índice de Simpson). Este índice puede considerarse como medida puramente de distinción taxonómica, sin la contribución de la diversidad de especies.

$$\Delta^* = \frac{[\sum_{i=1}^n \sum_{i < j} (!)_{ij} x_i x_j]}{\sum_{i=1}^n \sum_{i < j} x_i x_j}$$

Donde ω_{ij} es la distancia taxonómica entre cada par de individuos en el árbol de clasificación, X_i es el número de individuos de la especie i y X_j es el número de individuos de la especie j .

Índice de distintividad taxonómica promedio (Δ^+): Este índice evalúa la riqueza de las especies por transecto junto con la distancia taxonómica entre cada par de especies definida como la distancia que existe entre ellas a través de un árbol de clasificación Linneana. Cada nivel jerárquico taxonómico recibe un valor discreto y proporcional en escala de 100 unidades, es decir, entre mayor sea el número de especies que pertenezcan a diferentes jerarquías taxonómicas (clase, orden, familia, género, especie) mayor será el valor del índice (Clarke y Warwick, 2001).

$$\Delta^+ = \frac{[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}]}{[\frac{S(S-1)}{2}]}$$

Donde S es el número de especies en la muestra, ω_{ij} es la distancia taxonómica otorgada a la longitud de la rama que une a las especies i y j a través de un árbol taxonómico. El efecto del término del denominador es el de eliminar la dependencia del índice con

respecto al número de especies. Este índice es efectivo para evidenciar situaciones donde existe un número restringido de taxones superiores, géneros con alta riqueza de especies o niveles superiores con poco o gran número de especies tiende a la reducción del resultado (Clarke y Warwick, 2001).

Para estos índices se realizaron pruebas *a priori* de normalidad Shapiro-Wilk y homocedasticidad de varianza de Bartlett (Zar, 1999). Debido a que no cumplieron los supuestos se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). Estas pruebas se realizaron en el programa R ver. 3.1.3. (Dessau & Pipper, 2008).

Así mismo, para comparar las comunidades de equinoideos en los tres sitios, se empleó el índice de Bray-Curtis. El dendrograma de similitud se construyó por el método de promedios no ponderados (UPGMA). Las pruebas se realizaron en el programa estadístico PRIMER® v 6.1 (Anderson *et al.*, 2008). El esfuerzo de muestreo y los valores de riqueza específica fueron evaluados con curvas de acumulación basadas en el número de especies por muestreo, utilizando EstimateS 9.1. (Colwell, 2013).

Diversidad funcional

Para calcular la diversidad funcional se empleó el índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) utilizando R ver. 3.1.3. (Dessau & Pipper, 2008).

Índice de entropía cuadrática Rao, (FDQ): Se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies como ponderado (Ricotta, 2005; Rao, 2010; Pla *et al.*, 2012). El índice refleja la probabilidad de que, tomando al azar dos individuos en una comunidad, sean diferentes funcionalmente hablando (diferentes rasgos), por lo que valores altos de este índice indican una mayor diversidad funcional. Además, su valor no incrementa automáticamente conforme aumenta la riqueza de especies (Izsak y Szeidl, 2002), e incluso un incremento en la riqueza de especie puede resultar en una disminución del índice de FDQ (Botta-Dukát, 2005), si las nuevas especies consideradas en la muestra son funcionalmente similares a las previamente revisadas.

El índice de entropía cuadrático Rao se puede estimar como:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} P_i P_j \quad d_{ij} = \frac{u_{ij}}{n}$$

Donde **S** es el número de especies, **d_{ij}** es la distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie, **P_i** y **P_j** son las probabilidades de abundancia o biomasa relativa asociadas a ambas especies, **U_{ij}** es el número de rasgos funcionales con valores diferentes en las especies **i** y **j** y **n** es el número de rasgos funcionales considerados.

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (Hotelling, 1935). Para determinar si las abundancias de las especies de equinoideos muestran alguna relación con las diferentes variables del entorno ambiental: sitios de estudio, y características funcionales.

Finalmente se efectuó un análisis de correlación de Spearman (ρ) para la comparación de los índices de diversidad taxonómica y la diversidad funcional, a partir del valor del coeficiente y de la significancia de la prueba. La matriz de correlación se obtuvo con el programa R ver. 3.1.3. (Dessau & Pipper, 2008).

5. RESULTADOS

5.1. Composición taxonómica de equinoideos regulares

A lo largo del estudio se registraron un total de 4,061 organismos distribuidos en 3 órdenes, 4 familias, 5 géneros y 6 especies. Estas especies representan el 11.7% de las reportadas para el Caribe colombiano.

A continuación, se muestra el listado de especies de equinoideos regulares encontrados en Isla Fuerte, Colombia. Las categorías taxonómicas a nivel de orden y familia se definieron de acuerdo a la clasificación aceptada en “The Echinoid Directory” (Smith y Kroh, 2011) y la base de datos World Registered of Marine Species (WoRMS).

Tabla 2. Clasificación taxonómica de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano.

Phylum Echinodermata Klein, 1734

Subphylum Eleutherozoa Bather, 1900

Clase Echinoidea Leske, 1778

Subclase Euechinoidea Bronn, 1860

Superorden Diadematacea Duncan, 1889

Orden Diadematoida Duncan, 1889

Familia Diadematidae Gray, 1855

Género *Diadema* Gray, 1825

Diadema antillarum (Philippi, 1845)

Superorden Echinacea Claus, 1876

Orden Temnopleuroida Mortensen, 1942

Familia Toxopneustidae Troschel, 1872

Género *Tripneustes* L. Agassiz, 1841

Tripneustes ventricosus (Lamarck, 1816)

Género *Lytechinus* A. Agassiz, 1863

Lytechinus variegatus (Lamarck, 1816)

Orden Echinoida Claus 1876

Familia Echinometridae Gray, 1825

Género *Echinometra* Gray, 1825

Echinometra lucunter (Linneus, 1758)

Echinometra viridis Agassiz, 1863

Subclase Perischoechinoidea M'coy, 1849

Orden Cidaroida Claus, 1880

Familia Cidariidae Gray, 1825

Género *Eucidaris* Pomel, 1883

Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)

5.1.1. Abundancia de las especies

La especie que mostró mayores valores de abundancia fue *E. lucunter* (n= 3,475), seguido de *E. viridis* (n=269), por otra parte *L. variegatus* fue la especie con menor abundancia a lo largo del estudio (n=9) (fig. 9).

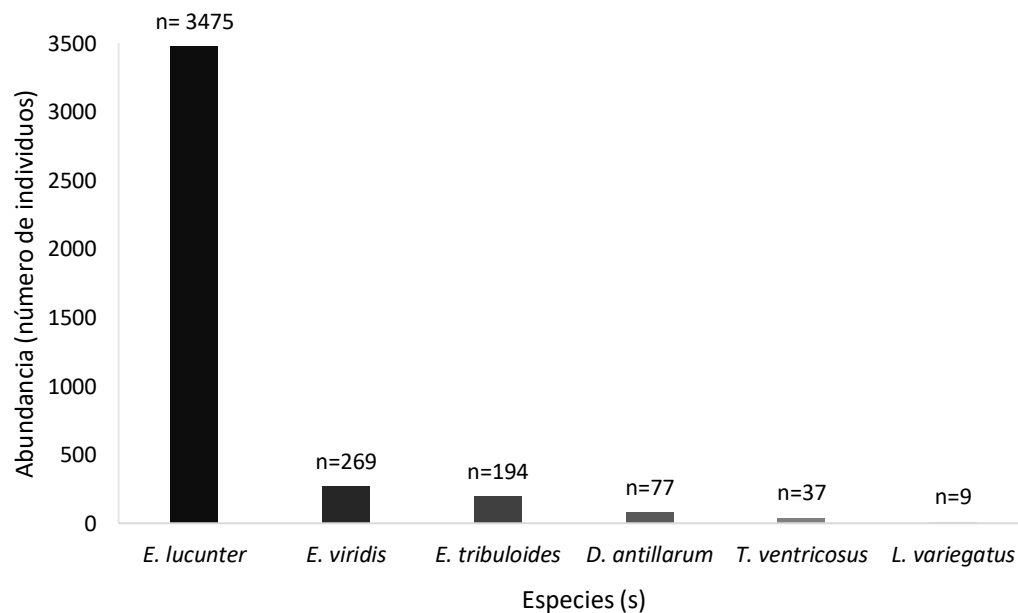


Figura 9. Abundancia de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano. n= abundancia de las especies.

A nivel espacial, San Diego y Punta el Inglés fueron los sitios que presentaron los mayores y menores valores de abundancia con 2,052 y 911 individuos, respectivamente. En las tres localidades el género *Echinometra* presentó el mayor porcentaje de individuos, con dominancia de las especies *E. lucunter* y *E. viridis*.

5.1.2. Curvas de rango-abundancia

A lo largo del estudio, la especie dominante para los tres sitios fue *E. lucunter* con un 85.57% del total de individuos contabilizados, seguida de *E. viridis* con un 6.62%. Las curvas de rango-abundancia muestran una mayor equidad, representada en una menor pendiente en El Latal y Punta el Inglés, con respecto a San Diego. Este último al ser el sector con menor uniformidad de especies, la curva rango-abundancia se hace más empinada como se logra observar en la figura 10. Cabe resaltar que existieron especies restringidas a un sitio en particular, como lo fue *L. variegatus* en Punta el Inglés, y *T. ventricosus* para el sector El Latal.

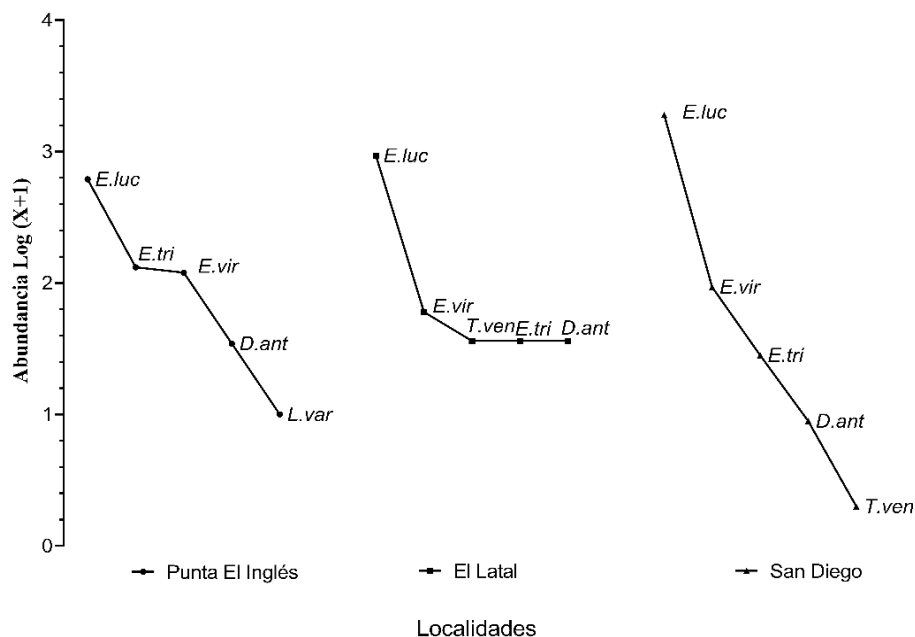
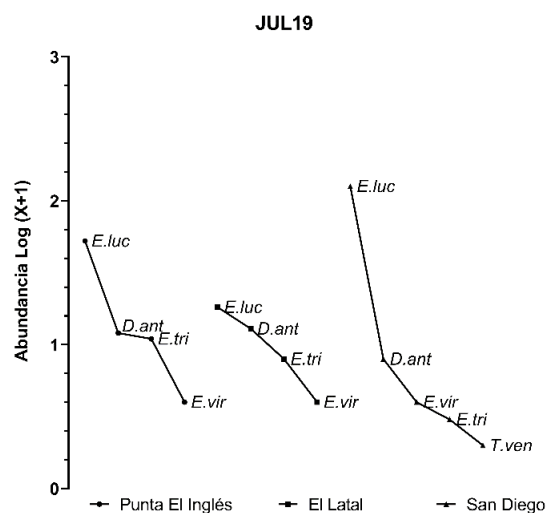
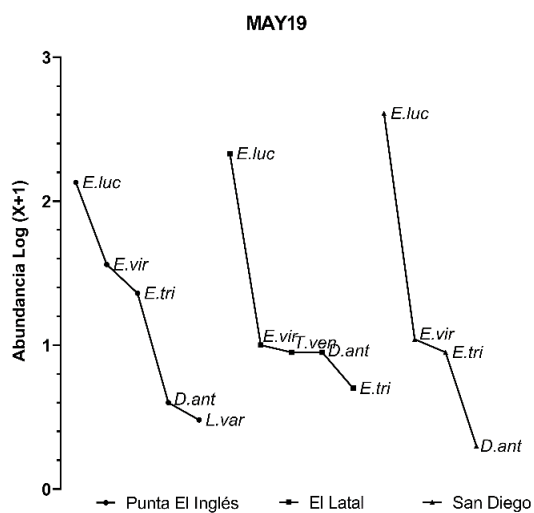
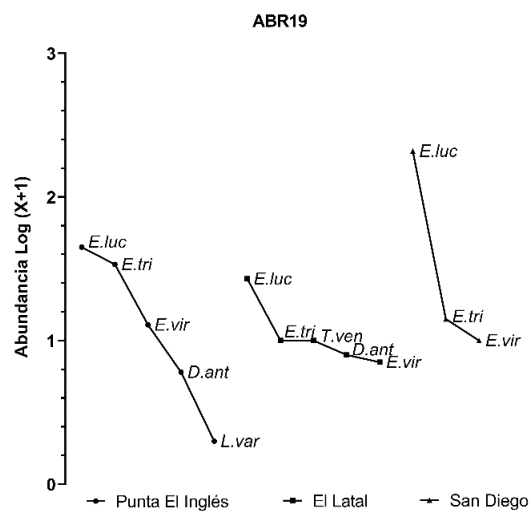
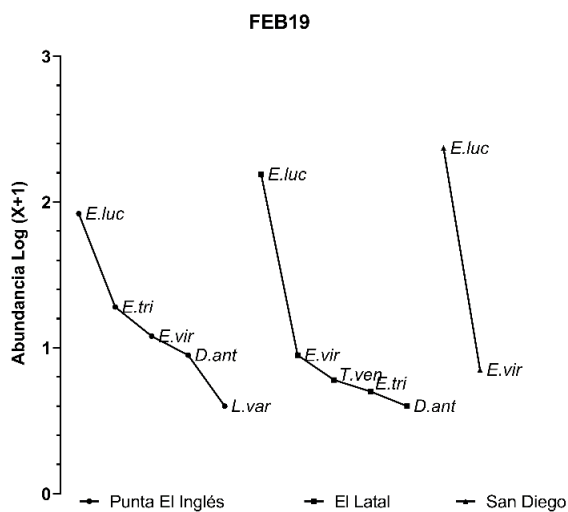
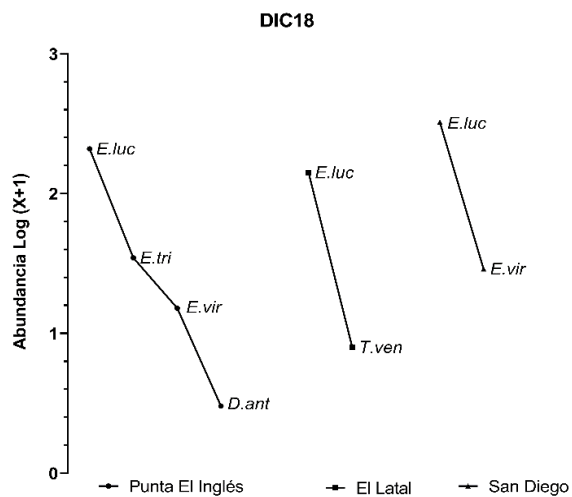
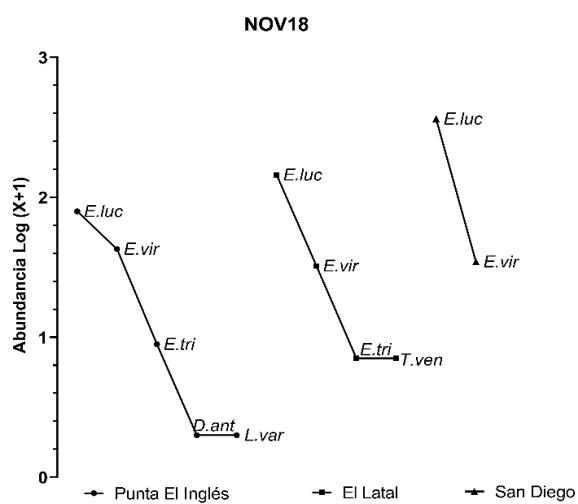


Figura 10. Grafico Rango-abundancia de las especies de equinoideos regulares en los tres sitios de estudio en Isla Fuerte, Colombia. Abreviatura: *E. luc* (*Echinometra lucunter*), *E. vir* (*E. viridis*), *E. tri* (*Eucidaris tribuloides*), *D. ant* (*Diadema antillarum*), *T. ven* (*Tripneustes ventricosus*), *L. var* (*Lytechinus variegatus*).



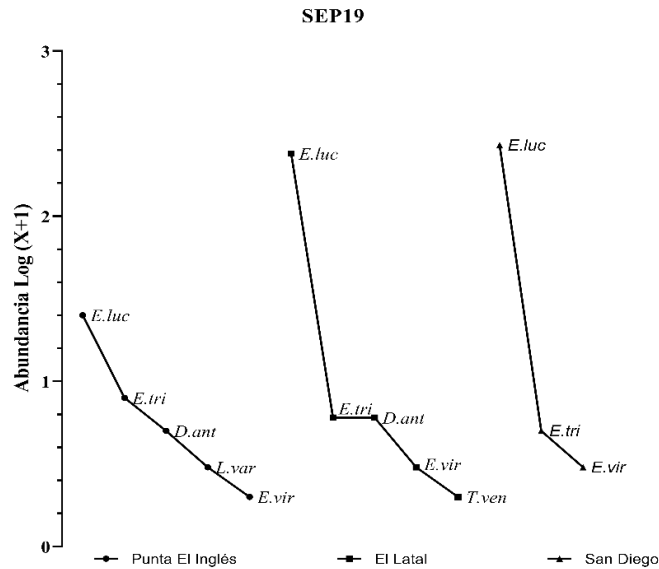


Figura 11. Grafico Rango-abundancia (equinoideos) por meses de estudio en Isla Fuerte, Colombia. Abreviatura: *E. luc* (*Echinometra lucunter*), *E. vir* (*Echinometra viridis*), *E. tri* (*Eucidaris tribuloides*), *D. ant* (*Diadema antillarum*), *T. ven* (*Tripneustes ventricosus*), *L. var* (*Lytechinus variegatus*).

A escala temporal las gráficas de rango-abundancia muestran que las especies del género *Echinometra* fueron predominantes a lo largo de todos los meses en los tres sitios de estudio, también se puede evidenciar la aparición de otras especies menos dominantes en los meses de abril, mayo y julio para San Diego (fig. 11).

5.1.3. Densidad poblacional

La densidad media de equinoideos en el área de estudio fue de 0.54 ± 0.24 ind/m², donde San Diego presentó la mayor densidad promedio del estudio (0.81 ± 1.85), seguida de El Latal (0.43 ± 0.88), y por último Punta el Inglés, quien presentó la menor densidad promedio por sitios (0.36 ± 0.56). A nivel específico, *E. lucunter* mostró predominancia en las tres localidades, con valores de densidades máximas en San Diego (4.58 ind/m²), por su parte las menores densidades las presentaron *D. antillarum* (0.02 ind/m² en San Diego) y *L. variegatus* (0.02 ind/m²), quien estuvo restringida para Punta el Inglés (Tabla 3). Se presentaron diferencias estadísticamente significativas de los valores de densidad de *E. lucunter* entre los distintos sectores de estudio ($F_{9,79} = 0.0013 < 0.05$), al igual que *E. tribuloides* ($F_{9,02} = 0.0019 < 0.05$). Por otra parte; *E. viridis* ($F_{0,73} = 0.496 > 0.05$) y *D.*

antillarum ($F_{2,6} = 0.101 > 0.05$), no arrojaron diferencias significativas para las densidades entre dichos sitios (Tabla 3).

Tabla 3. Densidad (ind/m²) de las especies de equinoideos regulares presentes en Isla Fuerte, Caribe colombiano.

Isla Fuerte				
Especies	Punta el Inglés N=911	El Latal N=1098	San Diego N=2052	Densidad Promedio
<i>E. lucunter</i>	1.47	2.22	4.58	2.76 ± 1.62
<i>E. viridis</i>	0.28	0.14	0.22	0.21 ± 0.07
<i>E. tribuloides</i>	0.31	0.08	0.06	0.15 ± 0.14
<i>D. antillarum</i>	0.08	0.08	0.02	0.06 ± 0.03
<i>T. ventricosus</i>	0	0.09	0	0.03 ± 0.05
<i>L. variegatus</i>	0.02	0	0	0.01 ± 0.01
Densidad promedio en conjunto	0.360 ± 0.56	0.435 ± 0.88	0.813 ± 1.85	0.54 ± 0.24

5.1.4. Índices de estructura comunitaria

Índice de diversidad Shannon-Wiener (H')

En el caso del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), Punta el Inglés fue el sitio que mostró el valor más alto de diversidad (0.98) y San Diego el menor (0.28) (Tabla 4), evidenciando una variabilidad espacial marcada en los sitios de estudio. La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias estadísticamente significativas para el índice de diversidad de Shannon-Wiener entre las localidades de estudio ($p < 0.05$).

Equidad o uniformidad de Pielou (J')

Para el índice J', Punta el Inglés presentó el mayor valor (0.61) y San Diego el menor (0.18), lo cual fue consistente con los valores obtenidos en el índice de Shannon-Wiener. La prueba de Kruskal-Wallis arrojó diferencias estadísticamente significativas entre sitios en cuanto a la uniformidad de las especies ($p < 0.05$).

Dominancia de Simpson (λ)

Este índice es inversamente proporcional al índice de J' , por lo que mayores valores de Simpson reflejan alta densidad de algunas especies que representan las muestras. San Diego presentó la mayor dominancia (0.88), respecto a El Latal (0.73) y Punta el Inglés (0.50). La prueba de Kruskal-Wallis muestra que existen diferencias estadísticamente significativas entre los sitios de estudio respecto a este índice ($p < 0.05$).

Tabla 4. Índices de diversidad y abundancia de equinoideos regulares en las localidades de estudio en Isla Fuerte, Colombia (Valores en verde y rojo, son máximos y mínimos, respectivamente).

Sitios de estudio	S	N	H'	J'	λ	Delta+	Lambda +
Punta el Inglés	5	911	0.98	0.61	0.50	39.52	190.72
El Latal	5	1098	0.63	0.39	0.73	39.52	190.72
San Diego	5	2052	0.28	0.18	0.88	39.52	190.72

Índices de distintividad taxonómica

Los resultados mostrados en la figura 12 indican que ninguno de los tres sitios de muestreo, se localizó fuera de los contornos probabilísticos de la distribución esperada en ambos índices: Delta+ (Δ^+) y variación (Λ^+). Puesto que el valor del índice de distintividad taxonómica promedio Δ^+ en los tres sitios fue 39.52 y la variación Λ^+ fue de 190.72, encontrándose ambos índices dentro un límite de confianza de 95%.

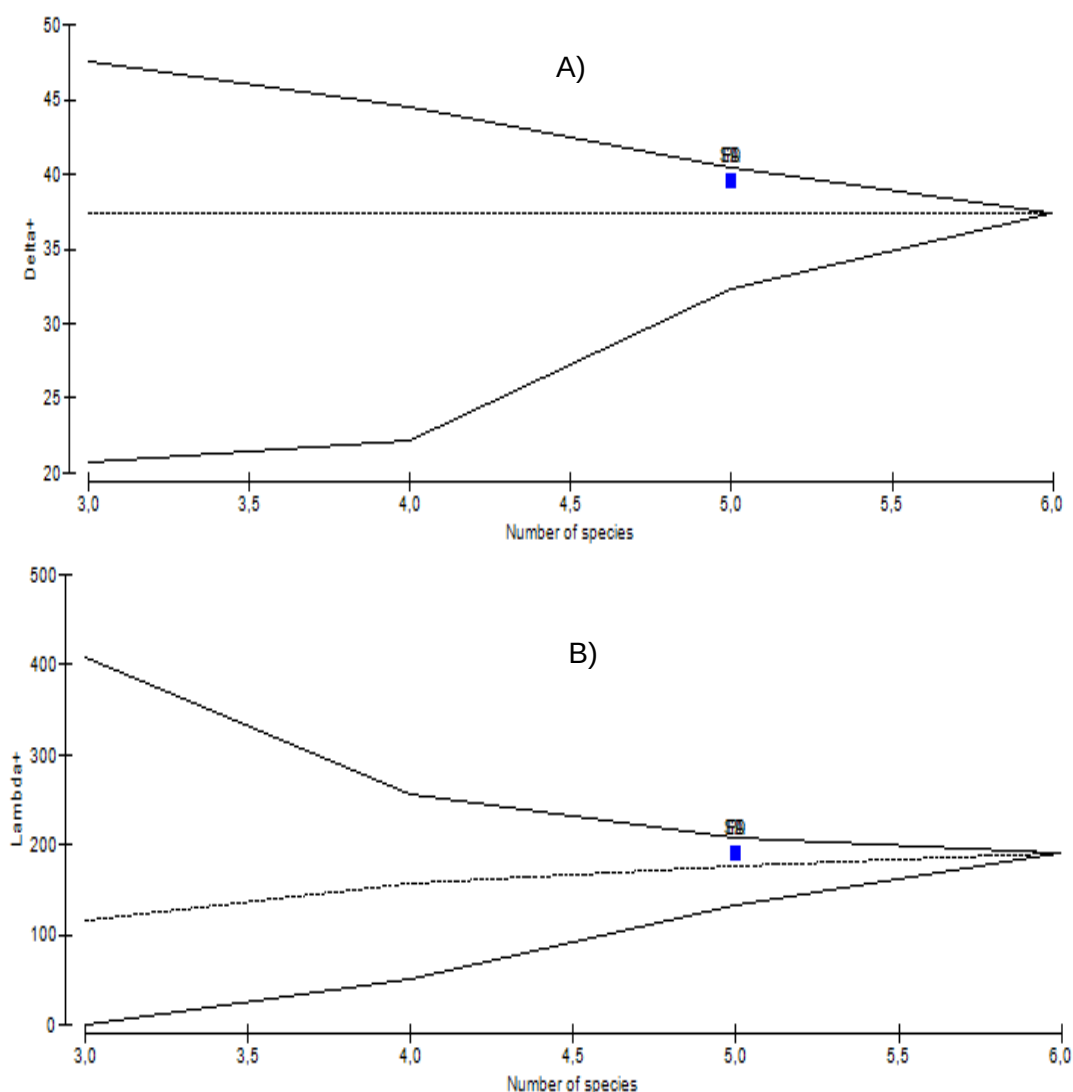


Figura 12. Análisis de distintividad taxonómica para los equinoideos regulares de Isla Fuerte, Colombia A) Delta: Δ^+ promedio por sitio. B) Variación (Λ^+) por sitio. La línea sólida (límite de confianza del 95%). La línea punteada (valor Δ^+ promedio).

5.1.5. Análisis de Similitud de Bray-Curtis

El análisis de similitud de Bray-Curtis muestra una asociación entre San Diego y El Latal (87.54), mientras que Punta Inglés forma una agrupación independiente (79.59) (fig. 13). Los tres sitios presentan la misma riqueza de especies. Sin embargo, San Diego y El Latal tuvieron valores de abundancia muy parecidos en comparación con Punta el Inglés.

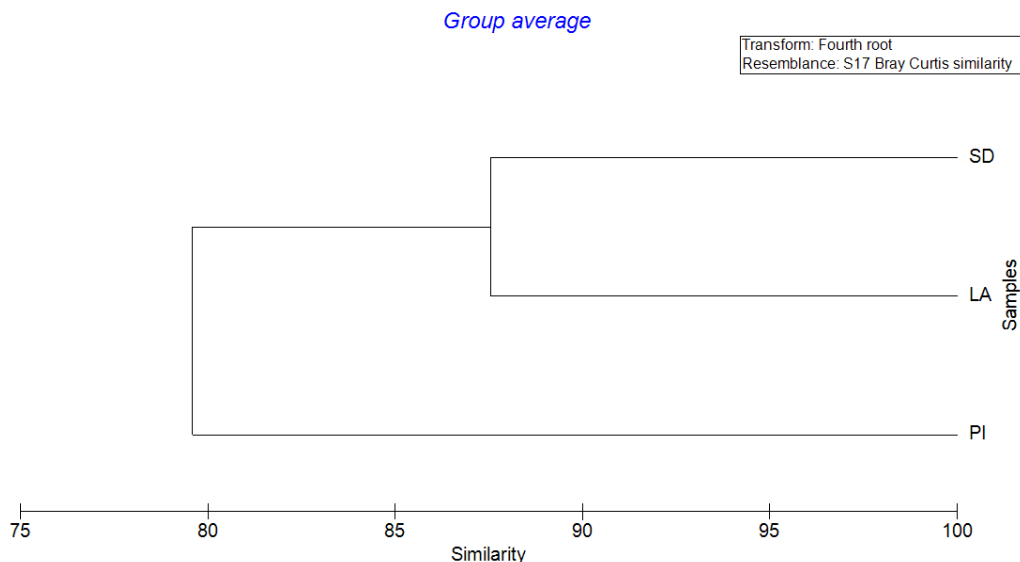


Figura 13. Dendrograma de clasificación según el índice de similitud de Bray - Curtis que muestra las asociaciones entre los sectores de Isla Fuerte- Colombia. Abreviatura: SD: San Diego, LA: Latal, PI: Punta el Inglés.

5.1.6. Estimación de la riqueza de especie esperada

El esfuerzo de muestreo realizado en los tres sitios de estudio en Isla Fuerte, permitió registrar el 100% de las especies de equinoideos. La curva de acumulación de especies presentó una tendencia asintótica, alcanzando un valor máximo de seis especies de acuerdo con los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2 (fig. 14). De esta manera, con base en estos estimadores, el valor de la riqueza observada (seis especies) se encuentra muy cercano al valor esperado, lo que indica una buena representatividad y la implementación de una metodología adecuada para el estudio de erizos regulares en Isla Fuerte-Colombia.

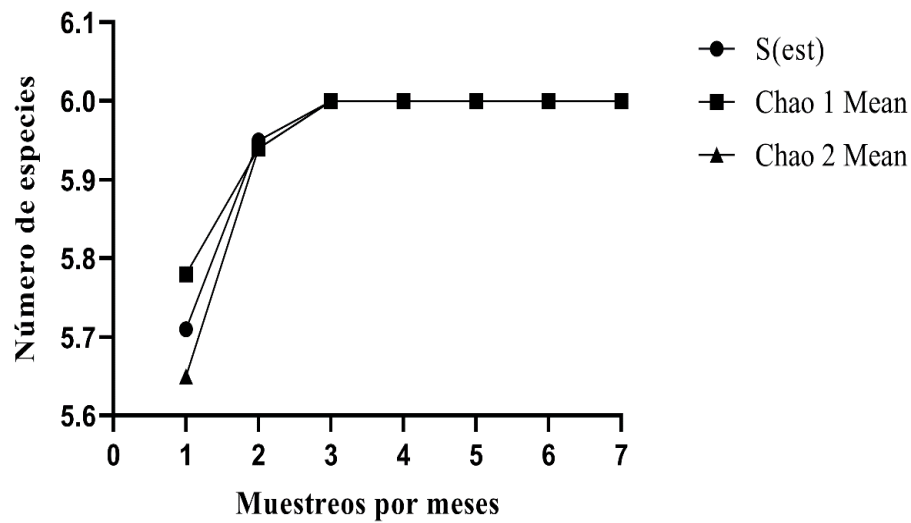


Figura 14. Curvas de acumulación de especies de los estimadores no paramétricos: Chao 1, Chao 2, y Bootstrap. S (est) representa a la Riqueza real.

5.2. Características funcionales y diversidad funcional

En la tabla 5 se muestran las características funcionales codificadas, las cuales fueron obtenidas de las especies de equinoideos regulares de Isla Fuerte. Con estas, se calculó el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q).

Tabla 5. Características morfológicas y biológicas de los equinoideos utilizadas para el análisis de diversidad funcional.

Caracteres	Categorías	Especies					
		<i>E. lucunter</i>	<i>E. viridis</i>	<i>E. tribuloides</i>	<i>T. ventricosus</i>	<i>D. antillarum</i>	<i>L. variegatus</i>
Estructura de espina	Compacta	1	1	1	1	0	1
	Hueca	0	0	0	0	1	0
Diámetro linterna	<5mm	1	1	1	1	1	1
	>5mm	1	0	1	1	1	1
Largo espina	5-10mm	1	1	1	1	1	1
	10-20mm	1	1	1	0	1	0
	20-30mm	0	0	0	0	1	0
	>30mm	0	0	0	0	1	0
	<50mm	1	1	1	1	1	1

Diámetro testa ambitus	50-100mm	0	0	0	1	1	0
	>100mm	0	0	0	0	0	0
Diámetro placa genital	1-3mm	1	1	1	1	1	1
	>3mm	1	0	0	1	1	0
Diámetro madreporita	<1mm	1	1	1	1	1	1
	1-2mm	1	1	1	1	1	1
	>2mm	1	1	1	1	1	1
Tipo espina	Rugosa	0	0	1	0	0	0
	Estriada	1	1	0	1	0	1
	Verticilada	0	0	0	0	1	0
	Aserrada	0	0	0	0	0	0
Nº espinas/cm²	<5	1	1	1	1	1	1
	5-10	1	1	0	1	1	1
	>10	1	1	0	1	1	1
Altura	5-10mm	1	1	1	1	1	1
	10-20mm	1	1	1	1	1	1
	>20mm	0	0	1	1	0	0
Tipo pedicelario	Globosos	1	1	1	1	0	1
	Tridentes	0	1	1	1	1	0
	Oficéfalos	0	1	0	1	0	0
	Trifoliados	0	0	0	0	0	0
	Valvas dilatadas	0	0	0	0	0	0
Diámetro/largo espinas		1.796	1.618	1.367	6.649	0.772	5.910
Diámetro total/altura		1.723	1.583	1.336	1.645	2.288	1.935
Diámetro total/placa genital		15.085	19.472	8.450	18.732	27.153	21.098
Nivel trófico	Herbívoro	1	1	0	1	1	1
	Omnívoro	0	0	1	0	0	0
	Carnívoro	0	0	0	0	0	0
Desove	Época seca	1	1	1	1	1	1
	Época de lluvia	0	1	0	0	1	0
Ritmo reproductivo	Lunar	1	0	0	0	1	1
	No lunar	0	1	1	1	0	0
Número de hábitats	2	0	0	0	1	0	1
	3	0	1	1	0	1	0

	4	1	0	0	0	0	0
Sustrato	Rocas	1	1	1	0	1	0
	Lodo	0	0	0	0	0	0
	Coral	1	1	1	0	1	0
	Arena	1	1	1	1	1	1
	Vegetación marina	0	0	0	1	0	1
Profundidad	<0.5m	0	0	0	0	0	0
	0.5-1m	1	1	1	1	0	1
	>1m	0	1	0	0	1	0

El valor medio del índice de Rao para Isla fuerte fue de 0.16 ± 0.10 siendo Punta Inglés, el sitio que presentó mayor diversidad funcional respecto a los otros sitios de muestreo (0.262). En el caso de El Latal, este tuvo un valor de 0.146 y San Diego, el menor valor con 0.05 (fig. 15), por lo cual, la probabilidad de que dos especies en San Diego sean funcionalmente iguales fue menor que en El Latal y el Inglés. La prueba de Kruskal Wallis mostró que existieron diferencias estadísticamente significativas entre los valores del índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) ($p < 0.05$).

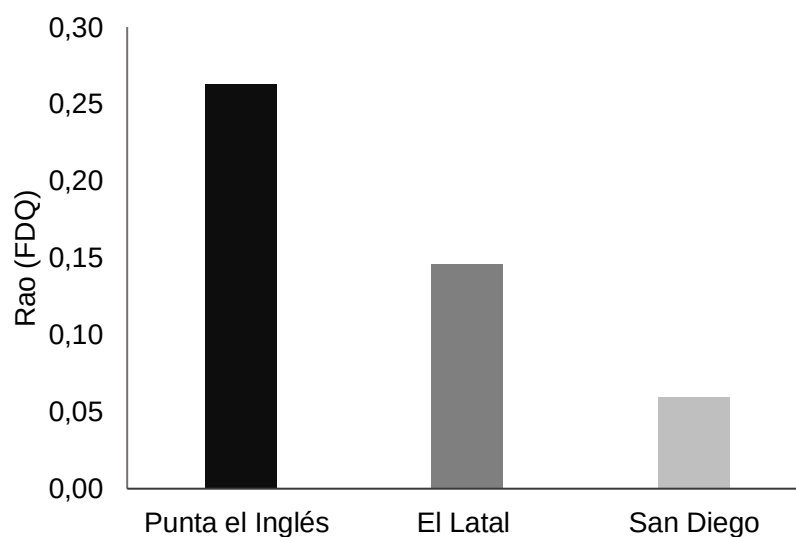


Figura 15. Índice de diversidad funcional de Rao (FDQ) de los erizos regulares en los sitios de estudio.

5.2.1 Análisis de Correspondencia Canónica (ACC)

El primer eje explicó el 21.3 % y el segundo un 78.63% de la variación mostrada por las especies. Las variables que resultaron significativas para explicar los caracteres morfológicos que presentan las distintas especies de equinoideos en los distintos sectores de estudio fueron: Estructura de espina compacta, Diámetro Linterna > 5 mm, largo espina 10-20 mm, Diámetro testa ambitus 50-100 mm, Diámetro placa genital > 3 mm.

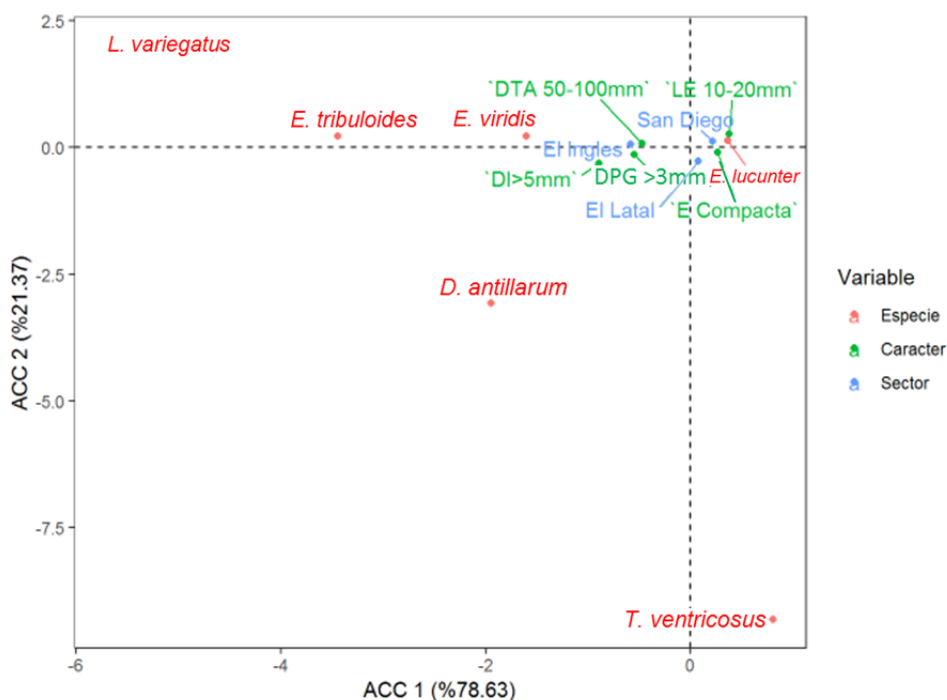


Figura 16. Análisis de correspondencia canónica (CCA) aplicado a las especies de equinoideos de Isla Fuerte. Abreviatura: DTA= Diámetro Testa-Ambitus; DL=Diámetro Linterna; DPG= Diámetro Testa/Placa Genital; LE= Largo de Espinas.

El diagrama de ACC (fig. 16) muestra que en el sector San Diego hay la mayor frecuencia de individuos de *E. lucunter* para la variable largo espina 10-20 mm, en cambio *T. ventricosus* presentó la menor proporción de individuos con respecto a la variable antes mencionada. Para el caso del Diámetro testa ambitus (DTA), la especie con el mayor número de individuos con DTA entre 50-100m fue *E. viridis* en el sector San diego, por el contrario *E. lucunter* presentó poca frecuencia de organismos en cuanto a esta variable.

En el caso de *D. antillarum* mostró directa relación con $DL > 5$ mm y $DPG > 3$ mm, asimismo se evidenció que *L. variegatus* y *T. ventricosus* no estuvieron relacionados fuertemente con ningún carácter funcional.

5.2.2. Comparación del índice de entropía cuadrática de Rao con los índices de diversidad taxonómica.

Se efectuó un análisis de correlación de Spearman (ρ) para identificar cuál de los índices de estructura comunitaria podría ser el mejor estimador de la diversidad funcional, a partir del valor del coeficiente y de la significancia de la prueba (Tabla 6).

Tabla 6. Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (H' , λ , S , J , $D+$ y $\Lambda+$) con el índice de diversidad funcional Rao para los equinoideos regulares de Isla Fuerte.

	H'	λ	S	J	Rao	$D+$	$\Lambda+$
H'							
λ	$r=0.90$ $p=0.0129$						
S	$r=0.35$ $p=0.4472$	$r=0.34$ $p=0.485$					
J	$r=0.79$ $p=0.0632$	$r=0.75$ $p=0.0719$	$r=-0.15$ $p=0.6005$				
Rao	$r=0.96$ $p=0.001$	$r=0.94$ $p=0.0047$	$r=0.4$ $p=0.5590$	$r=0.83$ $p=0.0415$			
$D+$	$r=-0.18$ $p=0.6291$	$r=0.1$ $p=0.7766$	$r=-0.24$ $p=0.1385$	$r=0.08$ $p=0.4884$	$r=-0.16$ $p=0.6626$		
$\Lambda+$	$r=0.18$ $p=0.6731$	$r=0.26$ $p=0.6216$	$r=0.64$ $p=0.1416$	$r=0.22$ $p=0.5534$	$r=0.17$ $p=0.7107$	$r=0.54$ $p=0.2189$	

6. DISCUSIÓN

6.1. Diversidad taxonómica

Isla Fuerte, hace parte del Archipiélago de San Bernardo e Islas del Rosario, la cual es un área que presenta una gran variabilidad de ecosistemas marino-costeros, entre los cuales se encuentran los arrecifes de coral, los manglares, los litorales rocosos, praderas de fanerógamas y los fondos blandos, los cuales debido a sus características propician la estabilización de diversas especies de invertebrados marinos, entre esos los equinoideos (Molina *et al.*, 1994; Díaz *et al.*, 2000).

El número de especies identificadas en el presente estudio representan el 7.89% de los equinoideos para el Caribe y el 11.7% de las reportadas para el Caribe colombiano (Alvarado, 2010; Benavides-Serrato *et al.*, 2013). Así mismo, estas, corresponden al 19.35% de las presentes en el Complejo de archipiélagos de Islas del Rosario y San Bernardo (PNNCRSB, 2011). De este modo se puede considerar que el presente estudio constituye un análisis representativo de las especies de equinoideos regulares que se observan en los arrecifes coralinos someros y litorales rocosos de Isla Fuerte.

Al comparar la riqueza de especies encontrada en este estudio con otras investigaciones realizadas en arrecifes coralinos someros y litorales rocosos en diversas áreas del Caribe y en Colombia, se observa que las especies encontradas en el presente estudio figuran como las mas representativas en ecosistemas litorales y arrecifes someros a lo largo del Caribe (Celaya-Hernández *et al.*, 2008; Gaitán-Espitia, 2008; Urrego-Salinas *et al.*, 2016). Holguín-Quiñones *et al.* (2000) y Reyes-Bonilla *et al.* (2005) mencionan que la riqueza de equinoideos en arrecifes se debe probablemente a la gran variedad de tipos de fondo existentes, así como a la alta productividad local como resultado de aportes fluviales, surgencias, y al aporte continuo de nutrientes de manglares adyacentes (Millán-Núñez y Lara-Lara, 1995; Morgan y Cowles, 1997).

En cuanto a la de abundancia de especies registrada en este trabajo, *E. lucunter* y *E. viridis* presentaron los valores más altos. Lawrence (2001) manifiesta que las especies del genero *Echinometra* son los erizos de mar de aguas someras más ubicuos y abundantes en la zona tropical, lo cual se le puede atribuir a su pequeño tamaño corporal, forma de cuerpo oblongo, comportamiento y dieta flexible, tasas de reproducción y reclutamiento y los bajos requisitos de recursos. Todas estas características de la historia de vida les permiten sobrevivir en ambientes crípticos y estresantes para el medio, lo cual explicaría los resultados obtenidos en esta investigación.

Las máximas abundancias de *E. lucunter* y *E. viridis*, concuerdan con lo reportado por Lara *et al.* (1995), donde *E. lucunter* fue la especie más abundante en zonas de sustrato duro (cresta arrecifal) del Sistema Arrecifal Veracruzano, con densidades de hasta 20 ind/m² y con la información obtenida por Quijano *et al.* (2017), donde *E. viridis* fue la especie más abundante los arrecifes de Lobos-Tuxpan, México. Celaya-Hernández *et al.* (2008) sugieren que ambas especies cohabitan y muestran las mismas preferencias por sustratos rocosos y coralinos.

Por el contrario, *L. variegatus* presentó la menor abundancia a lo largo del estudio y su presencia estuvo restringida al sector Punta el Inglés. Las bajas abundancias de esta especie pueden ser el resultado de factores bióticos o abióticos episódicos, Beddingfield & McClintock (2000) manifiestan que una de las variables que incide directamente sobre la abundancia de *L. variegatus* es la predación por parte de aves marinas, peces, crustáceos y gasterópodos, además su exposición a la desecación puede ser fatal para su sobrevivencia.

La presencia exclusiva de *L. variegatus* en Punta el Ingles puede estar relacionada con las extensiones de praderas de *Thalassia testudinum* que se encuentra en el sector, el cual es su hábitat más frecuente, debido a sus hábitos alimenticios como herbívoro clave en estos ecosistemas. Cabe aclarar que las poblaciones de *L. variegatus* en algunas áreas, pueden mostrar una distribución espacial muy irregular y sus densidades pueden variar, tanto estacional como anualmente (Sánchez-Jerez *et al.* 2001).

En cuanto a los gráficos de rango-abundancia, Whittaker (1965) sugirió su uso para determinar los patrones de distribución de la abundancia de las especies en las comunidades ecológicas. En este estudio, la utilización de este tipo de gráficos evidenció una línea más empinada en el sector San Diego en comparación con los sectores Punta el Inglés y El Latal, esto puede atribuírsele a que en comunidades en las que unas pocas especies son dominantes, se evidenciará una pendiente más pronunciada, en este caso las especies *E. lucunter* y *E. viridis* presentaron dominancia en este sector a lo largo de todo el estudio, además el comportamiento de este tipo de curvas se debe a la presencia de especies raras, cuya densidad poblacional suele ser baja e influenciada por la variación en los ciclos reproductivos estacionales, o por la disponibilidad de alimento a lo largo del año (Macip-Ríos y Muñoz-Alonzo, 2008; Vitt y Caldwell, 2013). En el caso del sector Punta el inglés y El Latal se muestra que las comunidades de equinoideos son más equitativas debido a que las abundancias de *E. lucunter* son menores que San Diego.

Respecto al valor de densidad general de *E. lucunter*, éste se encuentra muy por debajo según lo reportado por López y Solano (2005) quienes muestran una densidad de 46 ± 8.66 Ind/m² en ocho localidades del Caribe colombiano donde no se tuvo en cuenta regiones insulares. Sin embargo, si se compara con respecto a otras regiones del Atlántico, las densidades promedio registradas en el estudio son altas, lo que hace suponer que en el Caribe colombiano se presentan condiciones favorables para el desarrollo del erizo, tales como gran oferta de alimento tanto en la capa de agua como de macroalgas, sitios expuestos al oleaje y poca presencia de predadores (Abbott, 1974). En general, las zonas intermareales con sustrato rocoso y oleaje intenso favorecen el establecimiento de las poblaciones de *E. lucunter* (Celaya-Hernández *et al.*, 2008). Así mismo, las mayores densidades reportadas en el sector San Diego, pueden ser explicadas debido a que este sitio se caracterizó por la presencia de rocas de diferentes tamaños y especies de corales lo cual brinda a los erizos mayor superficie de fijación (Pompa *et al.*, 1989).

Las bajas densidades reportadas en este estudio para *D. antillarum*, *T. ventricosus* y *L. variegatus* pueden estar determinadas por varios procesos y factores, donde el tipo de

sustrato, la disponibilidad de alimento y los atributos del oleaje son importantes (Noriega *et al.*, 2006).

En relación a *D. antillarum*, cabe recordar que esta especie ha sufrido diferentes eventos de mortandad en años anteriores, sin embargo, a pesar de tener bajas densidades su presencia es un indicativo de la salud de los arrecifes coralinos, debido a que, al ser netamente herbívoro, juega un papel ecológico muy importante regulando el crecimiento de algas y facilitando el asentamiento de larvas de coral (Lessios *et al.* 2001). Las densidades obtenidas en el presente estudio se relacionan con las reportadas por Noriega *et al.* (2006) en la costa de Venezuela y González-Gaviria (2011) en el PNN Tayrona donde alcanzaron densidades de 4 ind/m² y 1.16 ind/m² respectivamente. De acuerdo al comportamiento característico de *D. antillarum*, más activo durante la noche y permanecer escondido durante el día (Weil *et al.*, 2005) se podría explicar la baja densidad reportada en el estudio.

Para el caso de *T. ventricosus* y *L. variegatus*, estas especies se relacionan con las áreas en calma, las cuales permiten el desarrollo de pastos marinos y con ellos la presencia de especies herbívoras (Watts *et al.*, 2013), estos fragmentos fueron característicos de los sectores Punta el Inglés y El Latal. Las densidades que presentó *L. variegatus* estuvieron alejadas de las obtenidas por Noriega *et al.* (2002), quienes reportaron una densidad de 3.6 ind/m².

En cuanto a los índices ecológicos relacionados con la estructura comunitaria de equinoideos en Isla Fuerte, se evidenció que la diversidad H' fue mayor en Punta el Inglés. Según Bronstein y Loya (2014), la diversidad de erizos puede estar determinada por las condiciones estructurales y ambientales del hábitat. Sin embargo, no es posible realizar una comparación entre estudios con diferente tamaño de muestra, debido a que los valores de H' dependen de este (Moreno, 2001), por lo cual, dicha dependencia puede ser mayor en ecosistemas con alta diversidad (Soetaert & Heip, 1989).

Para el caso del índice de Pielou, sus valores son interpretados como probabilidades (Moreno, 2001). En el presente estudio, a nivel general, se presentó una probabilidad

moderada (0.389) de que las especies de equinoideos sean igualmente abundantes. Una comparación entre los valores por sitio, indica que San Diego es más heterogéneo que El Latal y Punta el Inglés. Esto deja en evidencia el criterio propuesto por Feinsinger (2004), quien considera la diversidad como el inverso de la dominancia.

En cuanto al índice de distintividad taxonómica, este brinda información extra sobre la estructura de las comunidades, ya que considera qué tan diferentes son las especies encontradas, taxonómicamente hablando (Clarke y Warwick, 2001). En este estudio se evidenció similitud entre la estructura comunitaria de equinoideos regulares en los tres sitios de muestreo, indicando que la mayoría de las especies pertenecen a pocos taxones superiores. Es importante mencionar que este índice se ha aplicado principalmente con fines de conservación y evaluación de impacto ambiental dentro de los ecosistemas marinos (Leonard *et al.*, 2006). Por ende, la integración del estudio de la distinción taxonómica resulta de gran ayuda. Algunos autores indican que valores bajos de los índices sugieren un deterioro en las condiciones ambientales (Rogers *et al.*, 1999; Clarke y Warwick, 2001; Gristina *et al.*, 2006). Sin embargo, otros autores sugieren que el gran parentesco taxonómico de las especies puede ser explicado por la historia evolutiva y ecológica del taxa (Anderson *et al.*, 2012; Morrone *et al.*, 2014), en función del reclutamiento local (Olabarría *et al.*, 2001), de la disponibilidad de alimento y de respuesta similares a variaciones ambientales (Bates *et al.*, 2005; Bevilacqua *et al.*, 2011). Lo que hace suponer que Isla Fuerte presenta ambientes favorables para el desarrollo y diversidad de los diferentes taxones de la clase Echinoidea distribuidas en el Caribe.

El análisis de similaridad de Bray-Curtis mostró la conformación de dos grupos entre los tres sitios de muestreo. San Diego y El Latal estuvieron asociados, debido a que comparten las mismas especies, además se refleja una marcada dominancia por *E. lucunter*, de igual manera influye la presencia de especies exclusivas como lo fueron *L. variegatus* y *T. ventricosus*. La diferenciación entre estructura comunitaria se debe a que el análisis considera las abundancias de las especies para la conformación de grupos (Clarkey & Gorley, 2006).

De acuerdo con Gladstone (2007) existe una relación directa entre la riqueza de especies y la heterogeneidad ambiental. Adicionalmente la complejidad estructural determina la

percepción y comportamiento de los organismos bentónicos, que a su vez influye en la dinámica de las poblaciones y la estructura comunitaria del ecosistema (Kostylev *et al.*, 2003).

6.2. Diversidad Funcional

Los resultados obtenidos mediante el índice de Rao demostraron que Punta el Inglés fue el sitio con mayor diversidad funcional. Cabe recordar que en este sitio se encontraron cinco de las seis especies reportadas en el estudio, sin embargo, las densidades por especie fueron menores respecto a los demás sitios, evidenciando una mayor equidad en las mismas, lo que indica que la probabilidad de que dos especies escogidas al azar sean funcionalmente distintas es mayor en Punta el Inglés que en El Latal o San Diego.

Por otro lado, San Diego presentó una baja diversidad funcional, respecto a los demás sitios. En este sector se encontró una dominancia marcada por la especie *E. lucunter*. El índice de entropía cuadrática de Rao es sensible a este tipo de situaciones, debido a que no sólo toma en cuenta las especies que están presentes sino también su abundancia o densidad, lo cual se refleja a través de los bajos valores (Botta-Dukát, 2005).

No se tienen precedentes para los valores de los índices de diversidad funcional de Rao en el mar Caribe, por lo que los valores obtenidos constituyen una primera aproximación en este tipo de estudios.

La descripción de los caracteres funcionales y el análisis de la diversidad funcional permiten evaluar de manera más completa la biodiversidad (Sgarlatta, 2015; Díaz *et al.*, 2006; Chapin *et al.*, 1997). Según Walker *et al.*, (1999) el número de rasgos funcionales y las categorías en que se subdividen repercuten en los resultados obtenidos en los diferentes índices a emplear.

Este trabajo incluyó 19 caracteres funcionales (52 categorías) que compartieron la mayoría de las especies de equinoideos regulares, dichos caracteres fueron de tipo morfológico, ecológico, biológico, y de historia de vida. Es de mencionar que la relación

entre la forma y la función, es de gran importancia, puesto que cada estructura, tiene un papel importante dentro del ambiente en el que habita el organismo (Ricklefs & Travis, 1980; Koehl, 1996; Roy *et al.*, 2000).

E. lucunter presentó la mayor frecuencia de abundancia respecto al carácter “Largo de espinas 10-20 mm” asociado a San Diego. Las espinas realizan varias funciones, entre ellas la defensa (por su forma puntiaguda, y a dado que algunas son venenosas), excavar, reducir la energía de las olas y la locomoción (Nichols, 1969; Cavey & Märkel, 1994). Aunque, cabe mencionar que estas difieren en longitud según la especie. Hendler *et al.* (1995); Humann & DeLoach, (2002) destacan que *E. lucunter* presenta una longitud media de espinas de hasta aproximadamente 30 mm. Rogers-Bennett *et al.* (1995) mencionan, que los erizos de mar que habitan en áreas con oleaje fuerte, suelen tener espinas más cortas, para resistir la energía del embate de las olas, y así proteger la testa (Strathmann, 1981). Esta relación se ve representada en los individuos de San Diego.

E. viridis, presentó la frecuencia más alta respecto al rasgo Diámetro testa-ambitus 50-100 mm. De acuerdo con Ebert (1968) el diámetro de la testa es una de las medidas más utilizada al momento de evaluar las tallas y/o tamaños en los erizos de mar. Ebert & Russell (1992) atribuyen el tamaño de la testa a gastos energéticos de los individuos, relacionando así los más pequeños con las áreas expuestas al oleaje, lo cual incide en la rotura de espinas, dirigiendo toda la energía a la reparación de las mismas. En general, las especies del género *Echinometra* tienen un crecimiento moderado, aunque variable, en relación con otras especies de erizos de mar (Ebert, 1975). El rango de diámetro de la testa relacionado, difiere de los reportados por Griffin *et al.* (2003) en Puerto Rico, donde el diámetro de testa promedio de *E. viridis* osciló 20 y 41 mm.

La especie *D. antillarum* se caracterizó por presentar un Diámetro de la linterna >5 mm. La linterna de Aristóteles, figura como una mandíbula (órgano raspador) en los erizos de mar. El tamaño relativo de la linterna de Aristóteles es mayor para los erizos que viven en hábitats con escasos recursos alimenticios, puesto que los erizos necesitan desarrollar una mayor capacidad de raspado (Ebert, 1980). Asimismo, cuando la disponibilidad de alimentos es alta, los erizos presentan una linterna pequeña (Black *et*

al., 1984; Fernández y Boudouresque, 1997; Ebert *et al.*, 2014). Por lo cual, la relación diámetro de la linterna con respecto al diámetro de la testa se plantea como una adaptación de plasticidad morfológica (Ebert, 1980; Ebert *et al.*, 2014). Los resultados obtenidos evidencian dicha relación, lo cual pudo deberse a la escasa cobertura vegetal en los sitios donde se encontraron los individuos de *D. antillarum*, teniendo en cuenta que esta es una especie predilectamente herbívora (Tuya *et al.*, 2004).

De igual manera, *D. antillarum* mostró una relación directa con el diámetro de la placa genital >3 mm. Kume (1929) y Moore (1937) determinaron la existencia de zonas de crecimiento en las placas genitales de *Pseudocentrotus depressus* y *E. esculentus*. Por consiguiente, la formación de anillos de crecimiento en las placas resulta ser un rasgo importante para determinar la edad y el crecimiento de los individuos (Gebauer y Moreno, 1995; Schuhbauer *et al.*, 2010). Sin embargo, las placas genitales en muchas especies son pequeñas y, en cualquier caso, las líneas de crecimiento son difíciles de ver con claridad (Ouréns *et al.*, 2013).

6.3. Relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

En el análisis de correlación de Spearman se observa una relación positiva entre el índice de diversidad funcional Rao (FDQ) con los índices ecológicos de diversidad taxonómica Shannon-Wiener (H'), Pielou (J') y Simpson (λ), ajustándose a la premisa propuesta por Petchey *et al.* (2004), quienes mencionan una correlación positiva entre la diversidad de especies con la diversidad funcional (rasgos).

La correlación entre ambos índices para el grupo de estudio coincide con los resultados obtenidos por Rojas-Montiel (2015) quien estudió la diversidad de equinoideos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico México encontrando que el índice de diversidad Shannon-Wiener y el índice de entropía cuadrática de Rao seguían un patrón similar.

Por otro lado, Alexandridis *et al.* (2017) hallaron una fuerte correlación entre el índice de Rao y el índice de diversidad H' en el estudio de las comunidades de macroinvertebrados de fondos duros y suaves en un estero de Francia. De igual manera se ha podido establecer relación entre diversidad funcional y la diversidad taxonómica mediante otros

tipos de análisis en diferentes estudios alrededor del mundo (Micheli & Halpern, 2005; Culhane *et al.*, 2014; Castañeda-Rivero, 2017).

Este enfoque multidimensional resulta importante para la conservación ya que la diversidad funcional está relacionada con el mantenimiento de servicios ecosistémicos o restauración ecosistémica (Cadotte *et al.* 2011). Tilman *et al.* (1997) plantean que, aunque la diversidad taxonómica y la diversidad funcional pueden estar correlacionadas, no todas las especies contribuyen de igual manera dentro de la funcionalidad de los ecosistemas. La pérdida o ganancia de ciertas especies con determinados caracteres funcionales genera impactos diferentes sobre los procesos del ecosistema. Además, puede haber diferentes procesos que sean más o menos susceptibles a diferencias en sus resultados generados por distintas especies y/o grupos funcionales.

Los resultados obtenidos en esta investigación son representativos en el concepto de la relación existente entre los índices de diversidad taxonómica y funcional. Sin embargo, resulta necesario implementar otros índices de diversidad funcional que contemplen los aspectos de riqueza funcional (FR), uniformidad funcional (FE) y divergencia funcional (FD) (Mason *et al.*, 2005), para ampliar la información sobre la comunidad de equinoideos de Isla Fuerte.

El presente trabajo figura como el puntapié inicial en el estudio de la diversidad de ecosistemas marinos, empleando el componente funcional, para Colombia, y por ende para Isla Fuerte, lo cual resulta importante, debido a que genera una línea base sobre la diversidad funcional de equinoideos en el Caribe colombiano, la cual puede ser cotejada con estudios futuros. Además de aportar información sobre el estado del ecosistema, para la implementación de posibles áreas de conservación.

7. CONCLUSIONES

- Se identificaron seis especies de equinoideos regulares en las tres localidades de Isla Fuerte-Colombia, evidenciándose mayores abundancias de *Echinometra lucunter* y *Echinometra viridis*. Por su parte, *Lytechinus variegatus*, y *Tripneustes ventricosus* estuvieron limitadas a un sector cada uno, con las abundancias más bajas.
- La localidad de Punta el Inglés presentó una riqueza de cinco especies, con los valores más altos de diversidad y uniformidad. Al ser un sitio relativamente heterogéneo, por la presencia de corales vivos, fondos rocosos y pastos marinos, puede ofrecer buenas condiciones para la supervivencia de las especies encontradas.
- El índice de Rao mostró una mayor diversidad funcional para Punta el Inglés, a diferencia de El Latal y San Diego, lo que indica que la probabilidad de que dos especies escogidas al azar sean funcionalmente distintas es mayor en Punta el Inglés en comparación con los otros sectores. Además este índice se ve influenciado por las diferencias entre densidades de ciertas especies dentro de la comunidad de equinoideos en Isla Fuerte, Colombia.
- Dentro de los caracteres funcionales escogidos, el diámetro testa-ambitus, diámetro linterna, diámetro testa/placa Genital y largo de espinas fueron los mas signitificativos para explicar diferencias funcionales de las especies de equinoideos en los tres sitios de estudio.
- Los índices de estructura comunitaria (H' , J' y D') estuvieron correlacionados de forma positiva con el índice de diversidad funcional (índice de entropía cuadrática de Rao), por lo cual es importante.

8. RECOMENDACIONES

- Realizar estudios específicos sobre la ecología de estas especies en esta región del Caribe colombiano permitirán conocer de manera precisa su papel en los ecosistemas costeros y su uso potencial para la conservación de las comunidades marinas de la región.
- Se recomienda realizar estudios de la diversidad de equinoideos incluyendo mediciones de variables físicas y químicas del agua, además de contemplar con datos oceanográficos.
- Si bien este trabajo contribuyó al conocimiento del 11.7 % de las especies de equinoideos del Caribe, debido a la metodología empleada las especies encontradas durante el estudio se restringen a aquellas de hábitos diurnos y presentes en profundidades no mayores a 3 m. Por ende resulta necesario ampliar el estudio haciendo uso de metodologías que abarquen la mayor cantidad posible de estaciones de la isla que presenten diferentes hábitats y profundidades, además de realizar inmersiones nocturnas. Esto permitiría encontrar mayores resultados en cuanto a riqueza y densidad de especies.
- En vista de las altas densidades del erizo *Echinometra lucunter*, se recomienda la realización de un detallado estudio poblacional para establecer sus atributos, y así demostrar el rol de esta especie como agente bioerosivo. Además en lo posible, evaluar las tasa de remoción de CaCO_3 .
- Los estudios donde se utilicen los análisis de asociación taxonómica de equinoideos en el Caribe son escasos o inexistentes, por tal motivo se debe considerar la introducción de estos índices en futuros estudios de biodiversidad de los ambientes marinos.
- Resulta necesario el estudio de la diversidad taxonómica en conjunto con la diversidad funcional en todas las clases del phylum Equinodermos, con el fin de profundizar el conocimiento sobre sus funciones específicas dentro del ecosistema.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, D. 1974. Introduction and review. Chapter 1, p.1-7. In D. Abbott, J. Ogden & I. Abbott (eds.). Studies on the activity pattern, behavior, and food of the echinoid *Echinometra lucunter* L. on beachrock and algal reefs at St. Croix, U.S. Virgin Islands.
- Alexandridis, N., Bacher, C., Desroy, N., Jean, F. 2017. Building functional groups of marine benthic macroinvertebrates on the basis of general community assembly mechanisms. *Journal of Sea Research*, 121, 59-70.
- Allain, J. 1976. Erizos de la Costa Norte de Colombia. Informe Museo del Mar, 15:1-18.
- Alvarado, J.J., y F.A. Solís-Marín (eds.). 2013. Echinoderm Research and Diversity in Latin America. Springer, Berlin. 675 p. DOI: 10.1007/978-3-642-20051-9_2.
- Alvarado, JJ. (2010). Echinoderm diversity in the Caribbean Sea. *Marine Biodiversity*, (41), 261–285
- Álvarez, L.R. 1981. Listado preliminar de los equinodermos de la costa Atlántica colombiana. Boletín Museo del Mar, 10:24-39.
- Anderson, M. & Gorley, R; Clarke, K. (2008). PERMANOVA+ for primer: Guide to software and statistical methods.
- Anderson, R.J., Bolton, J.J., Smit, A.J., da Silva Neto. 2012. The seaweeds of Angola: The transition between tropical and temperate marine floras on the west coast of southern Africa. *African Journal of Marine Science* 34(1), 1-13.
- Ángel, A.M. (2017). Guía ilustrada básica para la identificación de los invertebrados marinos de Isla Fuerte, Bolívar.
- Appana S. (2006). Foraging behavior, substrate preference and influence of *Echinometra* sp. a on the carbonate budget of Nukubuco Reef, Fiji Islands. *Micronesica*. 38(2), 191-205.
- Appeltans W. et al. (2012). The Magnitude of Global Marine Species Diversity. *Curr Biol*. 22(23), 2189-2202.
- Arias-González JE, Legendre P. y Rodríguez-Zaragoza, FA, (2008). Scaling up beta diversity in Caribbean Coral Reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 366(1-2), 28–36.
- Bak, RPM, Carpay MJE & Ruyter van Steveninck ED, (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

- Ballesteros, J. y Perez-Torres, J. (2016). Diversidad Funcional: Un aspecto clave en la provisión de servicios ecosistémicos. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*. 8(1), 94-111.
- Barnes, RD, (1995). *Zoología de los invertebrados*. Sexta edición. Madrid, España: McGraw-Hill Interamericana.
- Bates, C.R., Saunders, G.W., Chopin, T. 2005. An assessment of two taxonomic distinctness indices for detecting seaweed assemblage responses to environmental stress. *Botanica Marina*, 48(3), 231-243.
- Bayer, F., G. Voss y R. Robin. 1970. Bioenvironmental and radiological safety feasibility studies Atlantic-Pacific interoceanic Canal. Report on the marine fauna and benthic shelf slope communities of the Isthmian Region. University of Miami, La Florida. 11 tablas. 70 figs. 99 p.
- Beddingfield, S. D., & McClintock, J. B. (2000). Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. *Marine Ecology*, 21(1), 17-40.
- Bellwood, D. R., & Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. In *Alternative life-history styles of fishes* (pp. 189-214). Springer, Dordrecht.
- Benavides-Serrato, M. 2006. Taxonomic list of the shallow water echinoderms of Puerto Rico with new information for La Parguera. Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, 334 p.
- Benavides-Serrato, M., G.H. Borrero-Pérez, J.R. Cantera K., M. Cohen-Rengifo y R. Neira. 2013. Chapter 5 Echinoderms of Colombia, p. 145-182. En: Alvarado, J.J., y F.A. Solís-Marín (eds.). 2013. *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer, Berlin. 675 p. DOI: 10.1007/978-3-642-20051-9_2.
- Bernal, (2010). Cobertura arrecifal de Isla Fuerte, en relación con su uso y normativas de manejo, Cartagena, Bolívar (Tesis de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana Facultad De Estudios Ambientales Y Rurales, Programa de Ecología, Bogotá, Colombia.

- Bevilacqua, S., Frascchetti, S., Musco, L., Guarnieri, G., Terlizzi, A. 2011. Low sensitiveness of taxonomic distinctness indices to human impacts: Evidences across marine benthic organisms and habitat types. *Ecological Indicators*, 11(2), 448-455.
- Birkeland, C. (1989). The influence of echinoderms on coral-reef communities. *Echinoderm studies*, 3, 1-79.
- Black, R., Codd, C., Hebbert, D., Vink, S., & Burt, J. (1984). The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometramathaei* (de Blainville). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 77(1-2), 81-97.
- Borrero-Pérez, G.H., O.D. Solano y M. Benavides-Serrato. 2002a. Lista revisada de los erizos (Echinodermata: Echinoidea) del mar Caribe colombiano. *Biota Colombiana*, 3(1):141–148
- Borrero-Pérez, GH; Benavides-Serrato, M. & Díaz-Sánchez, C. (2012). Equinodermos del Caribe Colombiano II: Echinoidea y Holothuroidea. *Serie de Publicaciones Especiales de Invemar No. 30*. Santa Marta, 250 Pág.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540.
- Bronstein, O. y Loya, Y. (2014). Echinoid community structure and rates of herbivory and bioerosion on exposed and sheltered reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol.456: 8-7
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., and Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087
- Caraballo M.J. (2019) Composición, abundancia y preferencia de sustrato de las babosas marinas (Mollusca: Opisthobranchia) en zonas del intermareal de Isla Fuerte, Bolívar Caribe, colombiano. (Tesis de pregrado). Biología, Facultad de Ciencias Básicas; Universidad de Córdoba; Montería-Colombia. 100 pag.
- Carmona, C., de Bello, F., Mason, N. y Leps, J. (2016). Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5).
- Casanoves, F.; Pla, L.; Di Rienzo, JA. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos Serie Técnica. Informe Técnico (CATIE) (384).

- Casanoves, F; Di Rienzo, JA; Pla, L. 2008. User Manual f-Diversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina. 52 p. Disponible en www.fdiversity.nucleodiversus.org
- Caso, ME, (1977). Órdenes Cidaroidea y Aulodonta. *Publicaciones Especiales, Centro de Ciencias del mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México (83p).
- Caso, ME, (1978). Los equinoideos del Pacífico Mexicano; Parte segunda. Ordenes Stiriidonta y Camarodonta. *Publicaciones Especiales, Centro de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México (38-49).
- Castañeda-Rivero, F. R. (2017). Ecología funcional de los ensambles de macroinvertebrados epibentónicos en el norte del Golfo de California.
- Cavey, M. J., & Märkel, K. (1994). Microscopic anatomy of invertebrates. *Echinoidea*, 14, 14-345.
- Caycedo, I.E. 1979. Observaciones de los Equinodermos en las Islas del Rosario. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 11:39-47.
- Celaya-Hernández, Solís-Marín, Laguarda-Figueras, Durán-González y Ruiz-Rodríguez (2008). Asociación a sustratos de los erizos regulares (Echinodermata: Echinoidea) en la laguna arrecifal de isla Verde, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* (Supl.3): 281-295.
- Champely, S., & Chessel, D. (2002). Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, 9(2), 167-177.
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504.
- Chiappone, M., Swanson, D. W., & Miller, S. L. (2002). Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 117-126.
- Clarke, K, Warwick RM, (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth, 172pp
- Clarke, K., & Gorley, R. (2006). "Primer v6." user manual/tutorial, plymouth routine in multivariate ecological research.
- 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.

- Colwell, RK (2013). *Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*.
- Correa, D. (2007). Análisis multitemporal de la transformación de las coberturas terrestres entre 1946 y 2006, como aporte al fortalecimiento del área marina protegida en isla fuerte, Caribe Colombiano (Tesis de posgrado). Ecología, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales; Pontificia Universidad Javeriana; Bogotá, Colombia.
- Crain, CM, Kroeker, K. & Halpern, BS (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11(12), 1304–15.
- Crowe, TP & Russell R. (2009). Functional and taxonomic perspectives of marine biodiversity: relevance to ecosystem processes. In: M. Wahl (ed.). *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, change*. Elsevier, Amsterdam, 375-390.
- Culhane, F. E., Briers, R. A., Tett, P., and Fernandes, T. F. (2014). Structural and functional indices show similar performance in marine ecosystem quality assessment. *Ecological Indicators*, 43, 271–280.
- Dessau, R. B., & Pipper, C. B. (2008). "R"--project for statistical computing. *Ugeskrift for laeger*, 170(5), 328-330.
- Díaz, JM, Barrios LM, Cendales MH, Garzón-Ferreira J., Geister J., López- Victoria M., Ospina G. H., Parra-Velandia F., Pinzón J., Vargas-Ángel B., Zapata FA., y Zea S. (2000). Áreas Coralinas de Colombia. *Serie Publicaciones Especiales INVEMAR No. 5.*, Santa Marta, 176p.
- Díaz, JM, Sánchez JA, Y Diaz-Pulido G. (1996). Geomorfología y Formaciones Arrecifales Recientes de Isla Fuerte y bajo Bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 25, 87-105.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
- Ebert, TA. (1968). Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology*, 49(6), 1075-1091.
- Ebert, TA., & Russell, M. P. (1992). Growth and mortality estimates for red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* from San Nicolas Island, California. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 81(1), 31-41.

- Ebert, TA., (1975). Growth and mortality of post-larval echinoids. *American Zoologist*, 15(3), 755-775.
- Ebert, TA., (1980). Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bulletin of Marine Science*, 30(2), 467-474.
- Ebert, TA., Hernández, J. C., & Clemente, S. (2014). Annual reversible plasticity of feeding structures: cyclical changes of jaw allometry in a sea urchin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779), 20132284.
- Etter, A. (1993). *Diversidad ecosistémica en Colombia hoy*. Colombia: Fundación Alejandro Angel Escobar.
- Feinsinger, P. (2004). El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad., pp. 242. (Editorial FAN: Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.).
- Fernández, C., & Boudouresque, C. F. (1997). Phenotypic plasticity of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 145-154.
- Francisco-Ramos, V. y De la Cueva HJ. (2017). Nuevas perspectivas de la diversidad funcional de ambientes marinos. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(2), 261-275.
- Gaitán-Espitia, J. (2008). Estructura de la comunidad del phylum echinodermata en aguas someras de la bahía de Taganga, Caribe Colombiano. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 11(1), 85-93.
- Gallo, N.J. 1988b. Contribución al conocimiento de los equinodermos del Parque Nacional Natural Tayrona: I Echinoidea. *Trianea (Acta Científica Técnica)*. Inderena, 1: 99-118.
- Gebauer, P. & Moreno, C.A., 1995. Experimental validation of the growth rings of *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile (Echinodermata: echinoidea). *Fish. Res.* 21, 423–435.
- Gladstone, W. (2007). Requirements for marine protected areas to conserve the biodiversity of rocky reef fishes. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 17, 71-87.
- Glynn, PW, and Enochs, IC. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. *Springer*, (273–325).

- González, D.N., O.D. Solano, y G.R. Navas. 2002. Equinodermos colectados por la expedición CIOH-INVEMAR-SMITHSONIAN desde Cartagena hasta el Golfo de Urabá, Caribe colombiano. *Boletín de investigaciones Marinas y Costeras*, 31:85-132.
- 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 (Tesis de Posgrado). *Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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 de Licenciatura*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 67.
- González-Gaviria, Fanny-Tatiana, y García-Urueña, R. (2011). Estado actual de las poblaciones del erizo negro *Diadema antillarum philippi* (Echinoidea: Diadematidae) en el Parque Nacional Natural Tayrona y Playa Blanca, Santa Marta, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR*, 40(2), 401-417.
- 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(1), 79-84.
- Gristina, M., Bahri, T., Fiorentino, F., & Garofalo, G. (2006). Comparison of demersal fish assemblages in three areas of the Strait of Sicily under different trawling pressure. *Fisheries Research*, 81, 60-71.
- Heino, J. (2008). Patterns of functional biodiversity and function–environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology Oceanography*, 53(4), 1446-1455.
- Heino, Jani & Mykrä; Heikki & Kotanen; Juho & Muotka, T. (2007). Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate Communities: Do Taxonomic and Functional structure follow the same path. *Ecography*, 30, 217-230.
- Hendler, G. (1995). *Sea stars, sea urchins, and Allies Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Hickman C.P., Roberts R. y Parson A. 2001. Integrated Principles of Zoology. 11ra ed. McGraw-Hill College St. Augustine, Florida. USA. pp 899
- Hoey, AS., Bellwood, DR. (2009). Limited Functional Redundancy in a High Diversity

System: Single Species Dominates Key Ecological Process on Coral Reefs. *Ecosystems* 12, 1316–1328.

- Holguín-Quñones, O., Wright López, H., & Solís Marín, F. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 749-757.
- Hubbell, SP. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19, 166-172.
- Humann, P., & DeLoach, N. (2002). Reef Creature Identification: Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications, Star Standard Industries.
- INVEMAR. (2009). Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia. Santa Marta: *Serie de publicaciones periodicas N° 8*.
- Izsak, J., & Szeidl, L. (2002). Quadratic diversity: Its maximization can reduce the richness of species. *Environmental and Ecological Statistics*, 9, 423-430.
- Khen, A. (2017). Juvenile urchins. ADLYSIA. Web electronic publication. [26 de febrero 2020].
- Koehl, M. A. R. (1996). When does morphology matter?. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 501-542.
- Kostylev, V., Courtney, R., Robert, G., & Todd, B. (2003). Stock evaluation of giant scallop (*Placopecten magellanicus*) using high-resolution acoustics for seabed mapping. *Fisheries Research*, 60, 479-492.
- Kume, M. 1929. On the growth of the test in sea urchins [in Japanese]. *Rigakukai* 27:209-213.
- Laguarda-Figueras, A., Solís-Marín, FA., Durán-González, A., Ahearn, C., Buitrón-Sánchez, E., y Torres-Vega J. (2005). Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 53(Supl. 3): 109-122.
- Lara, M., Jacome L. y Padilla C. (1995). Caracterización de la comunidad de los equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. *Resumen. XIII Congreso Nacional de Zoología*. Morelia Michoacán, México. 65 p.
- Lawrence J.M. (2001) *The edible sea urchin In: Biology and Ecology*. Netherlands: Elsevier Sci.
- Lawrence, J.M. (Ed.) (2013). *Sea urchins: biology and ecology*. Academic Press.

- Lawrence, J.M. (Ed.) (2020). Sea urchins: biology and ecology. Academic Press.
- Lawrence, J.M. (Ed.) (2006). Sea urchins: biology and ecology. Academic Press
- Lawrence, J.M. (1987). *A functional biology of echinoderms*. London: Croom Helm.
- Leonard, D. R. P., Clarke, K. R., Somerfield, P. J., & Warwick, R. M. (2006). The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. *Journal of Environmental Management*, 78(1), 52-62.
- Lessios, H. A., Garrido, M. J., & Kessing, B. D. (2001). Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1483), 2347-2353.
- López, M., y Solano, O. (2005). Estado poblacional de *Echinometra lucunter* (Echinoida: Echinometridae) y su fauna acompañante en el litoral rocoso del Caribe Colombiano. *Revista de biología tropical*, 291-297.
- Macip-Ríos, R., & Muñoz-Alonso, A. (2008). Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista mexicana de biodiversidad*, 79(1), 185-195.
- Magurran, AE. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.
- McLenaghan, NA., Tyler, AC., Mahl, UH., Howarth RW. & Marino RW. (2011). Benthic macroinvertebrate functional diversity regulates nutrient and algal dynamics in shallow estuary. *Marine Ecology Progress Series* 426, 171-184.
- Micheli, F., and Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391–400.
- Millán-Núñez, R., y Lara-Lara, J. R. (1995). Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico mexicano: un diagnóstico. *Temas Selectos de Oceanografía Biológica en Mexico*, 2, 3.
- Molina, A.; Molina, C.; Giraldo, L.; Parra, C. y Chevillot, P. (1994). Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del Golfo de Morrosquillo. *Bol. Cient. CIOH*, 15: 93-113.
- Monroy M. (2003). Distribución geográfica y estado actual de *Ophiothrix synoecina*

(Echinodermata: Ophiuroidea) asociado obligado a *Echinometra lucunter*, en el litoral rocoso del Caribe colombiano. *Biólogo thesis*, Fund Universitaria Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.

- Moore, H. B. 1937. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part III.
- Moreno, CF. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza, 84 pp
- Morgan, M. B., & Cowles, D. L. (1997). The effects of temperature on the behaviour and physiology of *Phataria unifascialis* (Gray) (Echinodermata, Asteroidea) Implications for the species' distribution in the Gulf of California, Mexico. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 208(1-2), 13-27.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.
- Mortensen, T.H. (1940). *A monograph of the Echinoidea*. Copenhagen: C.A. Reitzel.
- Mortensen, T.H. (1928). A monograph of the Echinoidea. Cidaroida. Vol I. C. A. Reitzel, Copenhagen. 551 pp, 88 pls.
- Mortensen, T.H. (1943a). A monograph of the Echinoidea. Camarodonta. I. Orthopsidae, Glyphocyphidae, Temnopleuridae and Toxopneustidae. Vol III.2. C. A. Reitzel, Copenhagen. 553 pp, 56 pls.
- Nichols, D. (1969). *Echinoderms* (Vol. 23). Hutchinson Radius.
- Noriega, N., Cróquer, A., & Pauls, S. M. (2002). Población de *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Toxopneustidae) y características estructurales de las praderas de *Thalassia testudinum* en la Bahía de Mochima, Venezuela. *Revista de biología tropical*, 49-56.
- Noriega, N., S. Pauls y C. Del Monaco. (2006). Abundancia de *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) en las costas de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 54: 793-802.
- Olabarría, C., Caraballo, J., & Vega, C. (2001). Cambios espacio-temporales en la estructura trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencias Marinas*, 27(2), 235-254.
- Ouréns, R., Flores, L., Fernández, L., Freire, J. (2013). Habitat and density-dependent

growth of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain). *J. Sea Res.* 75, 50–60.

- Pacheco, AS., González MT., Bremner J., Oliva M., Heilmayer O., Laudien J. & Riascos JM. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65, 413- 424.
- Parque Nacional Natural Corales del Rosario y de San Bernardo (PNNCRSB) (2011). *El Entorno ambiental del Parque Nacional Natural Corales Del Rosario Y de San Bernardo*. Colombia, 416p.
- Pawson, D., Vance D., Messing C., Solis-Marin F. y Mah C. (2009). Echinodermata of the Gulf of Mexico. Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota, Volume 1, Biodiversity. Darryl, L., Felder y K. David (Eds). 1177-1204 p.
- Petchey, O.L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Petchey, O.L., Hector, A., Gaston, KJ. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85(3), 847-857.
- Pielou, E.C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13,131-144.
- Pla, L; Casanoves, F; Di-Rienzo, J. (2012). *Quantifying Functional Biodiversity. Springer Briefs in Environmental Science*. Amsterdam: Springer Netherlands.
- Pompa, L., Prieto, A., & Manrique, R. (1989). Abundancia y distribución espacial en la población del erizo *Echinometra lucunter* (L.) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 40, 289-294.
- Pratchett, M. & Hoey; Andrew & Wilson; Shaun & Messmer; Vanessa & Graham; Nicholas & Au, N. (2011). Changes in Biodiversity and Functioning of Reef Fish Assemblages following Coral Bleaching and Coral Loss. *Diversity*. 3, 424-452.
- Quijano, I.M., de la Cruz Francisco, V., González, M.G., y Jiménez, J.A. (2017). Diversidad y abundancia de los equinodermos y su relación con la cobertura bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 9(2), 51-74.
- Quiñones, R. (1981). Lista preliminar de los equinodermos. En Werding, B., J. Garzón y S. Zea (Eds.) 1981. Informe sobre los resultados de la expedición a las islas de

Providencia y Santa Catalina. INVEMAR, Santa Marta. 35-45 p.

- Randall, J. E., Schroeder, R. E., & Starck, W. A. (1964). Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribbean Journal of Science*, 4(2-3), 421-433.
- Rao, CR. (2010). Quadratic Entropy and Analysis of Diversity. *Sankhya*, 72, 70-80.
- Raymundo & Halford; Andrew & Maypa; Aileen & Kerr, A. (2009). Functionally diverse reef-fish communities ameliorate coral disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106, 17067-70.
- Reyes-Bonilla, H., Azcárraga, A.G., & Sierra, A.R. (2005). Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México. *Revista de biología tropical*, 53(3), 233-244.
- Ricklefs, R.E., & Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, 97(2), 321-338.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6, 479-486.
- Rogers C., Garrison G., Gorber G., Hillis Z. y Franke M. (1994). Coral Manual de Monitoreo de Arrecifes para el Caribe y Western Atlantic. USVI: US National Park Service.
- Rogers, S.I., Clarke, K.R., Reynolds, J.D., (1999). The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the North-east Atlantic. *Journal of Animal Ecology* 68, 769-782.
- Rogers-Bennett, L., Bennett, W.A., Fastenau, H.C., & Dewees, C.M. (1995). Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: implications for harvest refugia. *Ecological Applications*, 5(4), 1171-1180.
- Rojas-Montiel B. (2015). Diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano (Tesis de Posgrado en Ciencias en Ecología Marina). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California, México.
- Rojas-Montiel, B., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L.E. et al. (2020). Echinoderm functional diversity does not correlate with the protection level of marine protected areas in the Mexican Pacific. *Biodivers Conserv* 29, 1871–1896.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98:162.

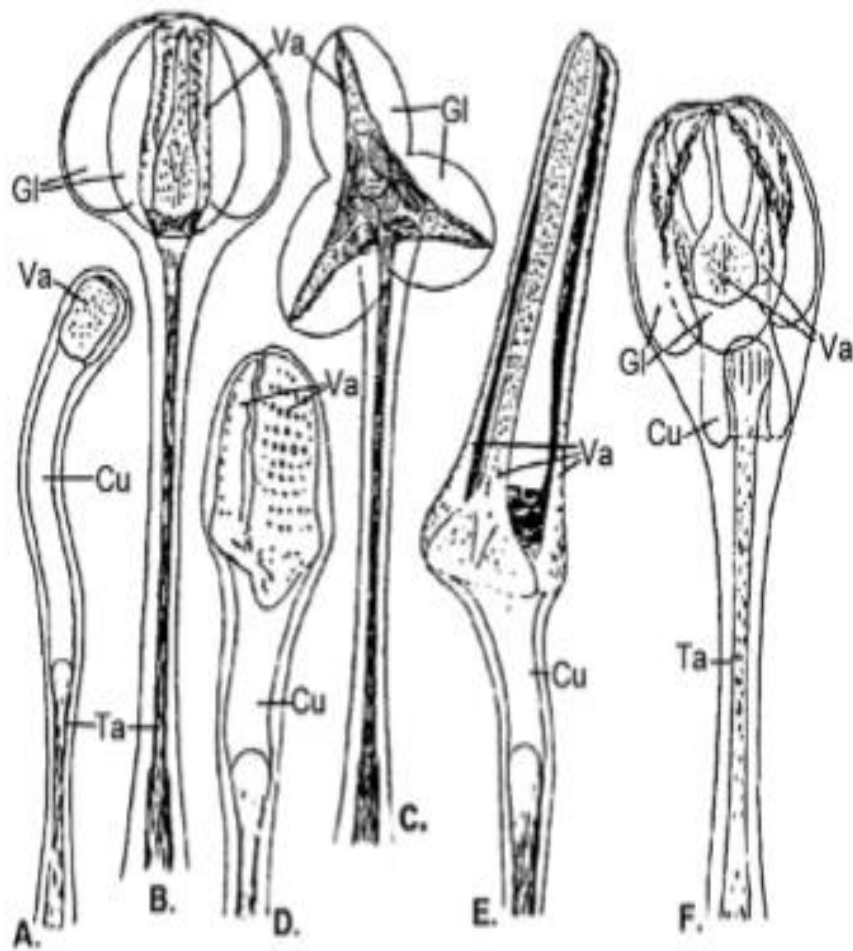
- Roy, K., Jablonski, D., & Valentine, J. W. (2000). Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1440), 293-299.
- Salgado-Negret, B. (2015). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sánchez-Jérez, P.; Augusto C.; Cortez, F.; Pereira, C.; Silva, S. (2001) Distribución espacial de las poblaciones de erizos más abundantes de la costa sudeste del litoral de São Paulo (Brasil). *Ciencias Marinas*, 27(1), 139-153.
- Schuhbauer, A., Brickle, P., & Arkhipkin, A. (2010). Growth and reproduction of *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) at the southerly peripheries of their species range, Falkland Islands (South Atlantic). *Marine Biology*, 157(8), 1837-1847.
- Serafy, D.K. (1979). Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). *Memoirs of the Hourglass Cruises* 5:1-120.
- Sgarlatta, M. (2015). Análisis de la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de peces de arrecifes rocosos y de bosques de macroalgas de Baja California, México. Maestría. Centro de Investigación Científica y de educación superior de Ensenada.
- Smith, AB & Kroh, A. (2011). The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory> [26 de febrero 2020]
- Soetaert, K., Heip, C. (1989). The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Deep Sea Res.* 36: 93-10.
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. (2014). Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), 85-91.
- Strathmann, R. R. (1981). The role of spines in preventing structural damage to echinoid tests. *Paleobiology*, 7(3), 400-406.
- Tilman, D. (2001) *Functional Diversity*. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109-120.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.

- Titlyanov EA & Titlyanova TV. (2009). The Dynamics of the Restoration of Mechanical Damage to Colonies of the Scleractinian Coral *Porites lutea* under Conditions of Competition with Algal Settlers for Substratum. *Russian Journal of Marine Biology*. 35, 230-235.
- Torreblanca-Ramírez C., Flores-Garza R., Flores-Rodríguez P., García-Ibáñez S., & Galeana-Rebolledo L. (2012). Riqueza, composición y diversidad de la comunidad de moluscos asociada al sustrato rocoso intermareal de playa Parque de la Reina, Acapulco, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 47(2): 283-294.
- Tuya, F., Boyra, A., Sánchez-Jerez, P., Barbera, C., & Haroun, R. J. (2004). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 157-169.
- Urrego-Salinas, M., Pena-Quevedo, Helena y Dueñas-Valderrama, F. (2016). Equinodermos del Cabo de la Vela (La Guajira, Colombia) en la colección de referencia de la Universidad El Bosque. *Biota Colombiana*. 17. 124-130.
- Villamor, A., & Becerro, MA. (2012). Species, trophic, and functional diversity in marine protected and non-protected areas. *Journal of Sea Research*, 73, 109-116.
- Villéger, S., Mason, NW., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89: 2290–2301.
- Villéger, S., Ramos-Miranda J., Flores-Hernández D., & Mouillot D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation *Ecol. Appl.*, 20, 1512-1522.
- Violle, C., Navas, ML., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional, 116, 882-892
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95-113.
- Watts, S. A., A. L. Lawrence y J. M. Lawrence. (2013). Nutrition. In: Lawrence, J. M. (ed.). *Sea Urchins: Biology and Ecology*. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. United States American. Pp. 155-170

- Weil, E., Torres, J. L., & Ashton, M. (2005). Population characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. *Revista de biología tropical*, 53(3), 219-231.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Whittaker, R.H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- Wright, J. P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P. B., Schmid, B. & Tilman, D., (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9, 111–120.
- Zar, JH. (1999). *Biostatistical Analysis*. 4th Edition, Prentice Hall: Upper Saddle River.
- Zoppi de Roa, E. (1967). Contribución al estudio de los equinodermos de Venezuela. *Acta Biológica de Venezuela*, 5:267-333.

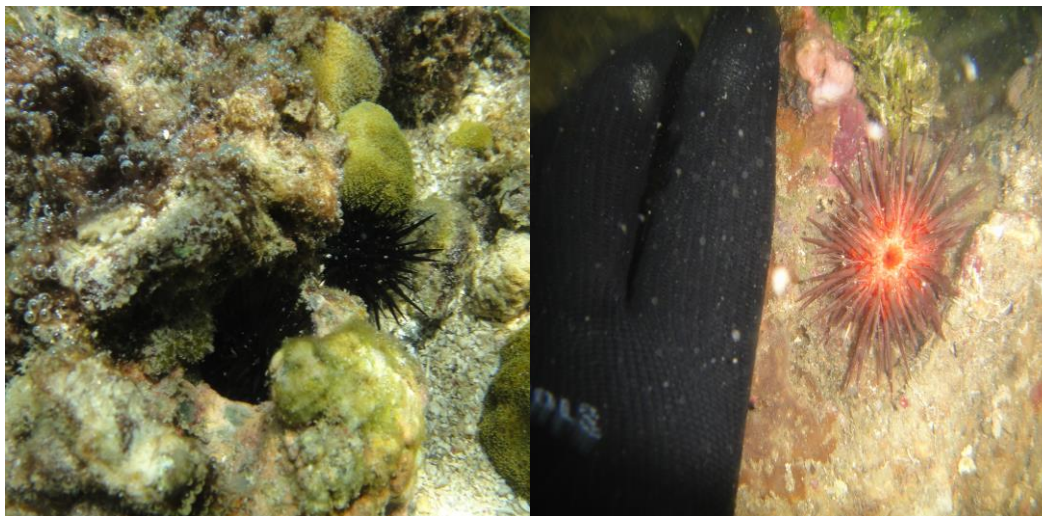
ANEXOS

Anexo 1. Tipos de pedicelarios: A- Trifilo. B- Globífero cerrado. C- Globífero abierto. D- Oficéfalo. E- Tridentado. F- Globífero. Gl: Glándula. Va: Valvas. Cu: Cuello. Ta: Tallo (Modificado de Mortensen, 1977).



Anexo 2. Descripciones morfológicas de las especies de equinoideos registrados en Isla Fuerte, Caribe colombiano.

***Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758)**



Nombre común: Erizo negro de espinas cortas o erizo de roca común.

Distribución: En el Atlántico oriental se ha encontrado en el occidente de África, y en el Atlántico occidental se registra desde Carolina del Norte hasta Brasil (Pawson *et al.*, 2009). A lo largo del Caribe colombiano, incluyendo San Andrés y Providencia (Borrero-Pérez *et al.*, 2002a).

Características morfológicas: Especie con testa oval elongada con dos filas de tubérculos grandes a lo largo de las placas ambulacrales e interambulacrales. Poros pareados en arcos de a seis. Peristoma grande. Espinas largas pero más cortas que en *E. viridis*, gruesas en la base volviéndose más delgadas hacia la punta. En general el color de las espinas es negro, aunque en algunos especímenes suele ser de color rojizo (Hendler *et al.*, 1995).

***Echinometra viridis* (A. Agassiz, 1863)**



Nombre común: Erizo negro de espinas cortas o erizo de roca común.

Distribución: A lo largo del Atlántico oriental. Se ha encontrado a lo largo del Caribe colombiano, incluyendo San Andrés y Providencia (Álvarez, 1981; Gallo, 1988b; Borrero-Pérez *et al.*, 2002a).

Características morfológicas: Testa circular. Presenta dos filas de tubérculos grandes sobre cada ambulacro e interambulacro. Generalmente tiene cinco pares de poros ambulacrales por cada arco. Espinas fuertes. Los pies ambulacrales son tan largos como las espinas primarias. Sistema apical con placas genitales y oculares desnudas, usualmente con un tubérculo (espina) simple y pequeño. Pedicelarios tipo tridentado con valvas muy delgadas se encuentran solamente en la parte distal (Hendler *et al.*, 1995; Mortensen, 1943b).

***Eucidaris tribuloides* (Lamarck, 1816)**



Nombre común: Erizo punta de lápiz

Distribución: Ha sido reportada desde Carolina del Norte hasta Brasil (Zoppi de Roa, 1967; Serafy, 1979; Benavides-Serrato, 2006; Pawson *et al.*, 2009 Alvarado y Solís-Marín, 2013). Se ha registrado a lo largo del Caribe colombiano (Bayer *et al.*, 1970; Caycedo, 1979; Álvarez, 1981; Quiñones, 1981; Gallo, 1988b).

Características morfológicas: Testa gruesa y globular, conspicuamente aplanada en la parte oral y aboral, y arqueada a los lados. Espinas primarias muy gruesas, cilíndricas y macizas, con protuberancias sobre el cuerpo de la espina a manera de verruga; hacia la punta hay una pequeña corona distintiva, con pequeñas prominencias centrales; las espinas orales son lisas y simples. Presentan pedicelarios tipo globíferos grandes y pequeños; en algunos organismos también se ha observado un número escaso de pedicelarios tipo tridentados (Mortensen, 1928; Hendler *et al.*, 1995).

***Diadema antillarum* (Philippi, 1845)**



Nombre común: Erizo negro de espinas largas

Distribución: Se distribuye en el Atlántico oriental desde las islas Canarias hasta el golfo de Guinea en África y en el Atlántico occidental desde el Golfo de México, hasta Brasil (Serafy, 1979; Hendler *et al.* 1995; Laguarda-Figueras *et al.*, 2005; Benavides-Serrato, 2006). Ha sido observada y recolectada a lo largo del Caribe colombiano (Benavides-Serrato, 2006) incluyendo San Andrés y Providencia (Quiñones, 1981).

Características morfológicas: Erizo grande y de caparazón circular, aplanado en la parte oral; muy frágil y delgado. Erizo muy característico por sus espinas largas, frágiles y huecas, generalmente de color negro uniforme, que están equipadas con numerosos espineletes. Testa pequeña más ancha que alta. Interambulacros amplios; sistema apical y áreas centrales de los interambulacros hundidos; ambulacros estrechos ligeramente inflados con pares de poros en dos series consecutivas en cada área. Los tubérculos son perforados y crenulados (Hendler *et al.*, 1995).

***Tripneustes ventricosus* (Lamarck, 1816)**

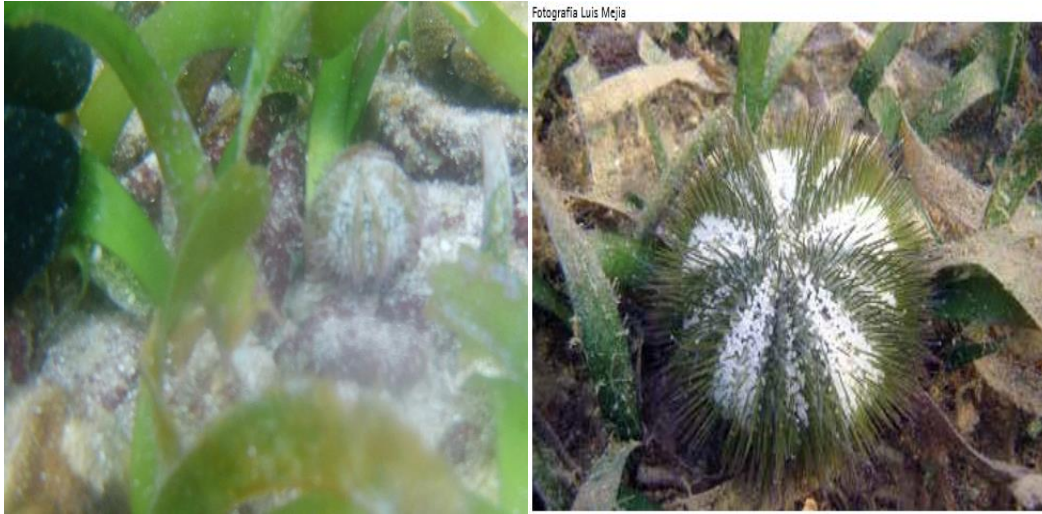


Nombre común: Erizo blanco o Erizo león

Distribución: Ésta especie ha sido registrada en el occidente de África y en a lo largo del Caribe, incluyendo las Antillas (Mortensen, 1943; Hendler *et al.*, 1995; Alvarado y Solís-Marín, 2013). Se encuentra a lo largo de todo el Caribe colombiano (Bayer *et al.*, 1970; Allain, 1976; Caycedo, 1979; Álvarez, 1981; Gallo, 1988b)

Características morfológicas: Testa hemisférica con poros ambulacrales en tres series verticales, con numerosos tubérculos pequeños que tienden a formar series horizontales de cinco o seis sobre cada placa interambulacral. Espinas primarias y secundarias cortas que contrastan entre ellas por su color blanco. Periprocto con bandas de cientos de pedicelarios tipo globífero con pedúnculos calcáreos. El peristoma tiene pequeños grupos de espineletes y pedicelarios (Hendler *et al.*, 1995).

***Lytechinus variegatus variegatus* (Lamarck, 1816)**

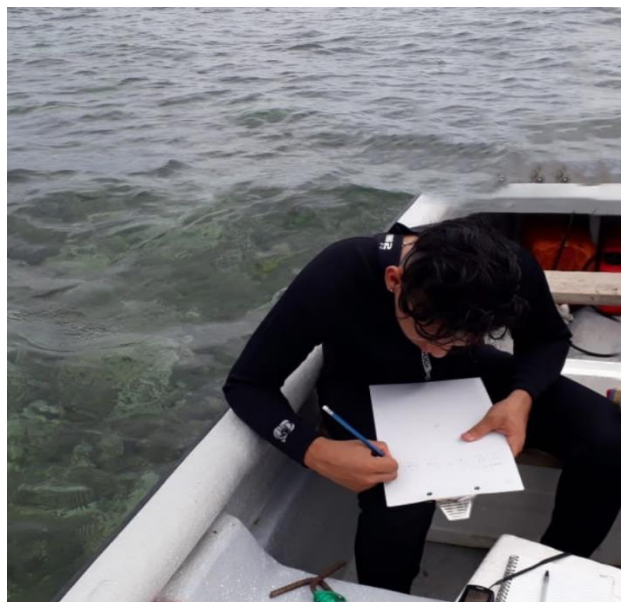


Nombre común: Erizo blanco de estrías verdes o Erizo verde

Distribución: Carolina del Norte, Golfo de México, Mar Caribe incluyendo las Antillas mayores y menores y desde México hasta Brasil (Hendler *et al.*, 1995; Alvarado y Solís-Marín, 2013). En Colombia ha sido vista la subespecie *Lytechinus variegatus variegatus* a lo largo de las costas del Caribe colombiano (Borrero-Pérez *et al.*, 2002a).

Características morfológicas: Testa hemiesférica con bordes curvados la cual lleva muchos tubérculos pequeños. La tuberculación está pobremente desarrollada en las porciones aborales de los surcos ambulacrales e interambulacrales, resaltándose áreas desnudas conspicuas. Los poros ambulacrales están dispuestos en arcos regulares de a tres. Pedicelarios de tipo globífero fácilmente diferenciables en especímenes vivos. Espinas cortas usualmente verdes o más o menos de color púrpura-rojizo (Hendler *et al.*, 1995).

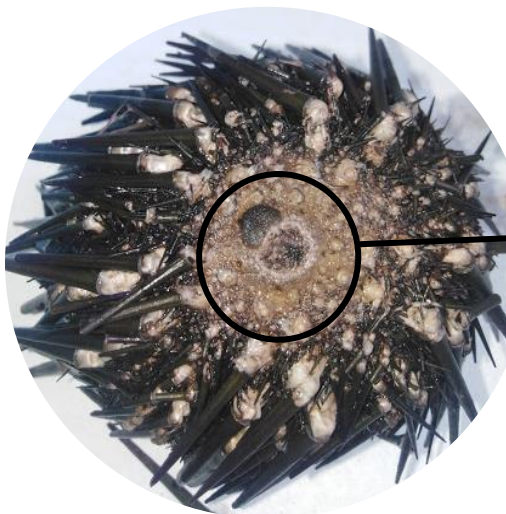
Anexo 3. Trabajo de campo: conteo visual y búsqueda de individuos para la medición de caracteres funcionales.



Anexo 4. Observaciones de características morfológicas en laboratorio.



Linterna de
Aristóteles de
E. lucunter



Placas
genitales y
madreporito
de *E. lucunter*

Anexo 5. Base de datos de información taxonómica de las especies de equinoideos para el análisis de Distintividad taxonómica, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).

PHYLUM	SUBCLASE	CLASE	ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
Echinodermata	Cidaroidea	Echinoidea	Cidaroida	Cidaridae	<i>Eucidaris</i>	<i>E. tribuloides</i>
Echinodermata	Euechinoidea	Echinoidea	Diadematoida	Diadematidae	<i>Diadema</i>	<i>D. antillarum</i>
Echinodermata	Euechinoidea	Echinoidea	Camarodonta	Echinometridae	<i>Echinometra</i>	<i>E. lucunter</i>
Echinodermata	Euechinoidea	Echinoidea	Camarodonta	Echinometridae	<i>Echinometra</i>	<i>E. viridis</i>
Echinodermata	Euechinoidea	Echinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	<i>Tripneustes</i>	<i>T. ventricosus</i>
Echinodermata	Euechinoidea	Echinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	<i>Lytechinus</i>	<i>L. variegatus</i>

Anexo 6. Valores del índice de Rao (FD_Q) por meses en Isla Fuerte.

Muestreo	Punta el Ingles	El Latal	San Diego
1er Muestreo	0.2636083	0.1921128	0.0757544
2do Muestreo	0.1747657	0.0518908	0.0705286
3er Muestreo	0.2749088	0.1139265	0.0233241
4to Muestreo	0.3492086	0.4055147	0.0919673
5to Muestreo	0.2499057	0.1195262	0.0445515
6to Muestreo	0.2803663	0.3930111	0.0974534
7mo Muestreo	0.3047759	0.0544746	0.0221728

Anexo 7. Pruebas estadísticas realizadas a los diferentes índices.

Punta el Inglés

- Shapiro-Wilk normality test

W = 0.74488, p-value = 7.247e-08

- Bartlett test of homogeneity of variances

Bartlett's K-squared = 50.854, df = 6, p-value = 3.168e-09

El Latal

- Shapiro-Wilk normality test

W = 0.74517, p-value = 7.343e-08

- Bartlett test of homogeneity of variances

Bartlett's K-squared = 53.981, df = 6, p-value = 7.442e-10

San Diego

- Shapiro-Wilk normality test

W = 0.72355, p-value = 2.819e-08

- Bartlett test of homogeneity of variances

Bartlett's K-squared = 110.7, df = 6, p-value < 2.2e-16

Kruskal-Wallis Test

S

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 7.3618, df = 2, p-value = 0.0252

Diversidad Shannon-Wiener

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 10.36, df = 2, p-value = 0.005628

Dominancia de Simpson

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 10.709, df = 2, p-value = 0.004727

Uniformidad de Pielou

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 8.5788, df = 2, p-value = 0.01371

D*

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 2.0312, df = 2, p-value = 0.3622

D+

KW= 0.65756, df = 2, p-value = 0.7198

Diversidad Funcional de Rao

Kruskal-Wallis rank sum test

KW= 10.709, df = 2, p-value = 0.004727