

UCLV
Universidad Central
"Marta Abreu" de Las Villas



FCA
Facultad de
Ciencias Agropecuarias

Departamento de Biología

TRABAJO DE DIPLOMA

Caracterización de la población de *Diadema antillarum* Philippi en el
Oeste de Cayo Santa María

Autora: Elena Rodríguez Hernández

Tutor: Lic. Rodolfo Arias Barreto

Santa Clara, mayo de 2019
Copyright©UCLV

UCLV
Universidad Central
"Marta Abreu" de Las Villas



FCA
Facultad de
Ciencias Agropecuarias

Academic Department of Biology

DIPLOMA THESIS

Characterization of the population of *Diadema antillarum* Philippi in
the West of Santa María Key

Author: Elena Rodríguez Hernández

Thesis Director: Lic. Rodolfo Arias Barreto

Santa Clara, May, 2019
Copyright©UCLV

Este documento es Propiedad Patrimonial de la Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, y se encuentra depositado en los fondos de la Biblioteca Universitaria “Chiqui Gómez Lubian” subordinada a la Dirección de Información Científico Técnica de la mencionada casa de altos estudios.

Se autoriza su utilización bajo la licencia siguiente:

Atribución- No Comercial- Compartir Igual



Para cualquier información contacte con:

Dirección de Información Científico Técnica. Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas. Carretera a Camajuaní. Km 5½. Santa Clara. Villa Clara. Cuba. CP. 54 830

Teléfonos.: +53 01 42281503-1419

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Departamento de Biología

Caracterización de la población de *Diadema antillarum*
Philippi en el Oeste de Cayo Santa María



TESIS DE DIPLOMA

Autora: Elena Rodríguez Hernández

Santa Clara, 2019

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Departamento de Biología



TESIS DE DIPLOMA

**Caracterización de la población de *Diadema antillarum*
Philippi en el Oeste de Cayo Santa María**

Autora: Elena Rodríguez Hernández

Tutor: Lic. Rodolfo Arias Barreto

Institución: Centro de Estudios y Servicios Ambientales de Villa Clara

Correo: ariasr@cesam.vcl.cu

Dirección: Carretera Central #716 entre Colón y Cabo Brito. Santa Clara. Villa Clara.

Santa Clara, 2019

A mis padres

Agradecimientos

La vida está compuesta por momentos, algunos buenos, otros malos y algunos imperceptibles. A pesar de sus diferencias, todos ellos en conjunto forjaron nuestro pasado, guían nuestro presente y aseguran nuestro futuro. Por todos los momentos que han hecho posible cumplir hoy mi sueño, quiero agradecer a:

RRRichard y Mariela, las personas más importantes de mi vida. Mi padre, por sus consejos, su sabiduría, por ser la persona más brillante que he conocido, por todos sus resabios y su gran corazón. Mi madre, la mujer más fuerte que conozco, por su apoyo incondicional, su confianza en mí y por ser la fuerza que utilizo para día tras día seguir adelante.

A mi pequeña familia, mi hermana, mi abuela, mis niños Dieguito y Daniel, por adorarme tal y como soy, por ser lágrimas y sonrisas en estos largos y trabajosos años.

A Víctor, mi amigo, mi locura y mi tranquilidad, mi brazo derecho e izquierdo, por aprender a comprenderme, por tu dedicación y por existir.

A mi tutor Rodolfo, gracias por tus consejos y críticas, tu tiempo, entrega y paciencia, sobre todo en el campo. Este trabajo hizo que me enamorara de la biología marina y me confirmó que es lo que me apasiona, aunque a veces entre en descompresión.

A la familia que elegí y que se comporta como tal, Blanquita y Rangel, gracias por ser tan especiales y por tenerme como a su niñita.

A los mejores amigos del mundo, Naye, Vítico, Daniel, José Javier y Giovanny, por su apoyo en todos los momentos difíciles y por ser la luz invisible en la oscuridad.

A Mayia por sus buenos consejos tanto en lo profesional como en lo personal, por su tiempo y por los cafecitos. Y a mí tocapita, por ser la distracción más bonita del mundo en momentos de tensión.

A mis compañeros de grupo, por todos los momentos que vivimos juntos y porque cada cual, a su forma, contribuyó a formar la persona que soy hoy.

A todos los profesores del departamento de Biología de la UCLV y a los compañeros del CESAM, por su ejemplo de profesionalidad, por contribuir a mi formación como bióloga y porque algunos más que educadores fueron amigos.

A todos, muchas gracias por ayudarme a cumplir mi sueño

Resumen:

En 1983 y 1984, las poblaciones de *Diadema antillarum* sufrieron una mortalidad masiva en todo el Caribe; la cual redujo las densidades de entre 93 y 98%. Este evento indujo cambios en la estructura y funcionamiento de las comunidades coralinas; provocando un cambio de fase, de arrecifes dominado por corales pétreos a arrecifes dominados por macroalgas. En Cuba sólo hay un registro sobre el estado de sus poblaciones antes del evento de mortalidad y los estudios recientes se concentran en el occidente del país. Este estudio caracteriza la población de la especie al Oeste de cayo Santa María. Para esto se realizaron un total de 103 transectos de 20 m² durante tres muestreos, entre junio de 2016 y junio de 2018. Se obtuvo un total de 432 registros de *D. antillarum*, de los cuales el 97,16% se encontraba protegido y el 2,84% expuesto. La densidad media sufrió una disminución durante los tres años, provocado por una disminución significativa de la densidad de individuos adultos. Esto se reflejó en una disminución del tamaño y la cantidad de grupos. Por lo que, durante el año 2016 el patrón de distribución espacial fue fuertemente agregado y este cambió hacia un patrón regular. La estructura etaria de la población también cambió a partir de disminución de la densidad, de un predominio de individuos adultos a un predominio de juveniles. Además, se ratifica a *D. antillarum* como el herbívoro principal, dado que cuando la densidad del erizo fue mayor a 0,5 ind/m² la cobertura de macroalgas no superaba el 40%.

Palabras clave:

Echinoidea, Estructura poblacional, Herbivoría.

Abstract:

In 1983 and 1984, a massive mortality of *Diadema antillarum* populations occurred in the Caribbean; the densities were depleted at 93 and 98 %. This event induced changes in the structure and functioning of the coral reefs communities; by causing a phase shift, from reefs dominated by stony coral to macroalgae dominated. In Cuba there is only a report of population status before the event and recent studies are concentrated in the western half of the country. This study characterizes the population of the species westwards of Santa María key. For this, a total of 103 transects were carried out, of 20 m² each, during three years, between June 2016 and June 2018. A total of 432 records of *D. antillarum* were obtained, of which 97.16% found protected and 2.84% exposed. The population density suffered a decrease during the three years, caused by significant reduction of the density of adult individuals. This was reflected in a decrease of the size and the quantity of groups. During the year 2016 the pattern of spatial distribution was highly aggregated and changed towards a regular pattern. The age structure of the population also changed along the density diminution, from a predominance of adult individuals to a predominance of juvenile. Moreover, *D. antillarum* is confirmed as the main herbivore, because when the density of the species was over to 0.5 ind/m² the cover of macroalgae did not surpass 40%.

Keywords:

Echinoidea, Herbivory, Population structure.

Tabla de contenido

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	4
2.1 UBICACIÓN TAXONÓMICA DE <i>DIADEMA ANTILLARUM</i>	4
2.2 BIOLOGÍA DE LA ESPECIE	4
2.2.1 Distribución geográfica	4
2.2.2 Características generales	4
2.2.3 Depredadores.....	5
2.2.4 Reproducción	6
2.3 PAPEL ECOLÓGICO EN LOS ARRECIFES CORALINOS.....	7
2.4 EPISODIO DE MORTALIDAD MASIVA.....	8
2.5 RECUPERACIÓN Y ESTADO ACTUAL DE LAS POBLACIONES DE LA ESPECIE	9
2.6 ESTUDIOS EN CUBA ANTES Y POSTERIOR AL EPISODIO DE MORTALIDAD MASIVA.....	11
2.7 MÉTODOS DE ESTUDIO.....	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1 ZONA DE ESTUDIO	14
3.2 MÉTODOS DE MUESTREO	16
3.3 PROCESAMIENTO DE DATOS	17
4. RESULTADOS.....	19
4.1 ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE <i>DIADEMA ANTILLARUM</i>	19
4.2 ESTRUCTURA ETARIA DE LA POBLACIÓN DE <i>DIADEMA ANTILLARUM</i>	23
4.3 RELACIÓN ENTRE LA DENSIDAD DE <i>D. ANTILLARUM</i> Y LA COBERTURA DE MACROALGAS ..	26
5. DISCUSIÓN.....	29
5.1 ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE <i>DIADEMA ANTILLARUM</i>	29
5.2 ESTRUCTURA ETARIA DE LA POBLACIÓN DE <i>DIADEMA ANTILLARUM</i>	35
5.3 RELACIÓN ENTRE LA DENSIDAD DE <i>D. ANTILLARUM</i> Y LA COBERTURA DE MACROALGAS ..	37
6. CONCLUSIONES.....	40
7. RECOMENDACIONES.....	41
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

1. Introducción

Los arrecifes de coral son los ecosistemas marinos más complejos estructuralmente y más diversos taxonómicamente (Myhre y Acevedo-Gutiérrez, 2007). Estos poseen una extraordinaria belleza, por lo que atraen a las personas de diferentes países hacia los mares donde habitan, regiones tropicales y subtropicales, siendo muy importantes para el turismo. Desde los años ochenta se viene documentando un deterioro creciente de la salud de los arrecifes coralinos en el Caribe (Schutte *et al.*, 2010). La pérdida continua de la cobertura coralina se refleja principalmente en los acropóridos, que constituyen los constructores fundamentales de las crestas arrecifales (Aronson y Precht, 2000). Esto se ha atribuido a los efectos sinérgicos de presiones locales y regionales, la mayoría de las cuales provienen directa e indirectamente de actividades antropogénicas (Ginsburg y Glynn, 1994; Jackson *et al.*, 2001 y Hughes *et al.*, 2010) y a varios factores como son el blanqueamiento, enfermedades infecciosas y la drástica merma de las poblaciones del erizo negro *Diadema antillarum* Philippi 1845 (Carpenter, 1990a).

Diadema antillarum sufrió una mortalidad masiva, en todo el Caribe, durante los años 1983 y 1984 (Lessios, 1988). La reducción de las densidades poblacionales fue de entre 93 y 98% a lo largo de toda el área que ocupaba la especie originalmente (Lessios, 2016). Sin la presión de pastoreo ejercida por altas densidades de *D. antillarum*, muchos arrecifes se han visto dominados por las macroalgas foliosas erectas (Hughes, 1994 y Edmunds y Carpenter, 2001). Dicho evento de mortalidad fue descrito por Lessios (1995) como “la mortalidad en masa más severa que ha ocurrido en el mundo marino”. La ausencia del erizo negro provocó cambios en la estructura de las comunidades bentónicas, incluyendo composición, biomasa y la productividad primaria de las algas. Afectó a la abundancia, distribución y salud de otros organismos sésiles que se encuentran en los arrecifes; provocando un cambio de fase, de arrecifes dominados por corales pétreos a dominados por macroalgas (Hughes, 1994 y Schutte *et al.*, 2010).

En Cuba sólo hay un registro sobre el estado de poblaciones de *D. antillarum* antes del evento de mortalidad (Herrera-Moreno *et al.*, 1981) y sus objetivos eran de corte estadístico. No obstante, brinda información sobre la abundancia de la especie en una localidad muy específica del Oeste de La Habana. La mayoría de los estudios que incluyen datos recientes de la especie se han realizado en el occidente del país y no con el objetivo de realizar un estudio poblacional de *D. antillarum*, sino que han brindado datos de abundancia como

indicador para el diagnóstico de arrecifes coralinos. Solo existe un estudio poblacional de la especie realizado en el Archipiélago Jardines de la Reina entre los años 2004-2005 (Martín-Blanco *et al.*, 2010). Los resultados obtenidos no pudieron demostrar si la población se había recuperado por la falta de documentación posterior a la mortalidad (Martín-Blanco *et al.*, 2010). La mayor información sobre el estado de la población de la especie se encuentra en Rincón de Guanabo y en Playa Baracoa. En estas localidades se han realizado estudios donde se brindan datos de las densidades poblacionales (Alzugaray, 2004; Castellanos-Iglesias *et al.*, 2004; Caballero *et al.*, 2005; Piloto- Cubero, 2005; Perera-Pérez, 2008 y Hernández- Delgado *et al.*, 2017).

En Villa Clara se tiene referencia de la presencia de esta especie en 15 localidades de la provincia (Arias- Barreto *et al.*, 2010). En junio de 2016 se realizó un estudio en una población ubicada al Oeste de Cayo Santa María. Este estudio reporta densidades de 0,514 ind/m² y evidencia el efecto que la especie tiene sobre las macroalgas (Arias-Barreto *et al.*, 2018).

D. antillarum es una especie clave para los programas de conservación de la diversidad biológica, a causa de la importancia de esta para la salud y estabilidad de los arrecifes coralinos. Las metas Aichi establecen la necesidad de salvaguardar los arrecifes de coral, así como las especies que dependen de ellos. En Cuba, también se han propuesto metas para controlar las amenazas principales a la diversidad biológica y promover la utilización sostenible, la conservación de ecosistemas, hábitat, especies y genes. El plan de Estado “Tarea Vida”, entre muchas de las acciones planteadas, dispone detener el deterioro, rehabilitar y conservar los arrecifes de coral en todo el archipiélago, con prioridad en las crestas que bordean la plataforma insular y protegen playas urbanizadas de uso turístico.

En el Oeste de Cayo Santa María se encuentra el arrecife de Punta Madruguilla, uno de los arrecifes más grandes y diversos del cayo, la formación arrecifal El Guanal y la Cresta de Madruguilla. Entonces, debido a la influencia de *D. antillarum* en el hábitat como controlador de las macroalgas (Lessios, 1988), se hace necesario reflejar la situación actual de la población de *Diadema antillarum* en el sublitoral Oeste de Cayo Santa María y evaluar el efecto sobre la cobertura algal.

De acuerdo a lo anterior, se plantea como hipótesis de investigación

Una población estable y abundante de *Diadema antillarum* disminuye la cobertura de macroalgas en el hábitat.

Para verificar esta hipótesis se plantea el objetivo general siguiente

- Caracterizar la población de *Diadema antillarum* Philippi en el Oeste de Cayo Santa María.

Con los siguientes objetivos específicos

1. Determinar la abundancia y distribución de *Diadema antillarum* en Punta Matamoros, Oeste de Cayo Santa María.
2. Describir la estructura etaria de la población de *Diadema antillarum* en Punta Matamoros, Oeste de Cayo Santa María.
3. Relacionar la abundancia de *Diadema antillarum* con la cobertura de macroalgas.

1. Revisión Bibliográfica

1.1 Ubicación taxonómica de *Diadema antillarum*

El phylum Echinodermata posee aproximadamente 7 000 especies vivientes; distribuidas en cinco clases: Asteroidea (1 745 especies), Crinoidea (580 especies), Echinoidea (900 especies), Holothuroidea (1 430 especies) y Ophiuroidea (2 300 especies) (Pawson, 2007). Todas son exclusivamente marinas y presentan una amplia distribución, ya que pueden encontrarse en todos los mares y a distintas profundidades. *Diadema antillarum* es una de las ocho especies pertenecientes al género *Diadema*, que a su vez da nombre a la familia Diadematidae del orden Diadematoidea de la clase Echinoidea (Hendler *et al.*, 1995).

1.2 Biología de la especie

1.2.1 Distribución geográfica

Las especies del género *Diadema* están distribuidas en todo el mundo, solo *Diadema africanum* y *Diadema antillarum* se encuentran en el océano Atlántico (Rodríguez *et al.*, 2013). *Diadema clarki* se reporta en las costas de Japón, *Diadema mexicanum* en las costas del Pacífico americano, *Diadema palmeri* en Nueva Zelanda, *Diadema setosum* en el Indo-Pacífico y en el mar Mediterráneo, *Diadema paucispinum* en el océano Indico y en Nuweiba (Mar Rojo) y *Diadema savignyi* en África del Este y en el Pacífico (Lessios *et al.*, 2001b).

Hace algunos años se pensaba que *D. antillarum* habitaba todas las costas tropicales y subtropicales del océano Atlántico (Lessios *et al.*, 2001b). Pero, debido a estudios moleculares basados en ADN mitocondrial y diferencias morfológicas, se separó la especie en dos; sin llegar a nombrar la especie nueva (Lessios *et al.*, 2001a). No fue hasta el año 2013 que se estableció que las poblaciones de la costa africana pertenecían a una nueva especie, *Diadema africanum* (Rodríguez *et al.*, 2013). Por lo que *D. antillarum* solo se distribuye por el Caribe y zonas tropicales y subtropicales del Oeste del Océano Atlántico (Precht y Precht, 2015).

1.2.2 Características generales

La especie presenta espinas de entre 300 y 400 mm de longitud, frágiles, delgadas, huecas y generalmente de color negro; aunque pueden variar entre grises y blancas en los adultos. En juveniles se observan bandas blancas alternadas con las oscuras a todo lo largo

(Hendler *et al.*, 1995). Además, se encuentran cubiertas de un mucus tóxico que le confieren protección adicional contra depredadores (Randall *et al.*, 1964; Bauer, 1976 y Ogden y Carpenter, 1987).

D. antillarum se encuentra comúnmente en arrecifes coralinos, en praderas de fanerógamas marinas, manglares, sobre arena o rocas; con preferencias por cualquier sustrato rocoso con aguas tranquilas, debido a su baja resistencia a las fuerzas hidrodinámicas unidireccionales (Hendler *et al.*, 1995). Tuya *et al.* (2004), en un estudio realizado en Gran Canaria, plantean que la necesidad de refugio podría ser la explicación de que exista una relación positiva entre la abundancia de erizos y la complejidad de sustrato; mientras que, datos reportados por Rodríguez-Barreras (2015) al Norte de Puerto Rico indican que no existe una correlación entre ambos factores.

Es una especie de erizo altamente móvil (Lessios, 2016); durante el día permanecen refugiados, mientras que en las noches migran hacia áreas más expuestas para alimentarse. Haley y Solandt (2001) reportaron que se alimentan principalmente de macroalgas de los géneros *Padina*, *Dyctiota*, *Lobophora*, *Cystoseira*, *Halopteris*, *Galaxaura* y *Halimeda*. Mientras que, Herrera-López *et al.* (2004) demostraron, utilizando isotopos estables, que, entre su dieta incluye, además de macroalgas y corales, esponjas, hidroides, briozoos, nematodos, rotíferos, gastrópodos, bivalvos y copépodos.

D. antillarum es de hábitos gregarios y alcanzaba, en sus lugares preferidos, densidades de entre 4 y 40 individuos por metro cuadrado (Hendler *et al.*, 1995) y estas densidades variaban en dependencia de la profundidad (Hughes, 1994). Se ha observado que esta característica tiene como propósito mutua protección, desove y aumento de la tasa de fecundación, que no necesariamente se refleja en el reclutamiento de individuos.

1.2.3 Depredadores

Dentro de sus principales depredadores se encuentran los peces de las familias Balistidae, Haemulidae, Labridae, Sparidae (Serafy, 1979 y Carpenter, 1984), dos especies de moluscos de género *Cassis* y la langosta espinosa *Panulirus argus* (Leviton y Genovese, 1989). Idjadi *et al.* (2010) encontraron que había mayores densidades en áreas sobrexplotadas por la pesca en Discovery Bay, Jamaica. Reforzando lo anterior, Rodríguez-Barreras (2015) realizó un experimento, en Puerto Rico, de extracción de peces de la familia Labridae para comprobar el efecto de estos depredadores en la estructura de talla y

abundancia de la especie; como resultado obtuvo que la depredación ejerce un fuerte efecto en la estructura de la población, pues disminuye la abundancia de las clases pequeñas.

1.2.4 Reproducción

Esta especie se reproduce sexualmente y la fecundación es externa. Usualmente los machos liberan sus gametos primero, las hembras lo hacen de 10 a 15 minutos después y se producen alrededor de 1 millón de óvulos por individuo en cada desove (Lessios, 1981). La reproducción ocurre a lo largo de todo el año durante la fase de luna nueva (Bauer, 1976), con picos de desove diferentes en cada localidad reportada, por ejemplo: en Fort Randolph en octubre, en Bermuda en invierno, en Islas Vírgenes en todo el año, en Barbados en marzo y abril y en la Florida en noviembre (Rodríguez-Barreras *et al.*, 2015).

Los datos sobre la etapa larval son escasos, y los pocos estudios disponibles se han enfocado en medir la abundancia en la etapa pelágica, pero no la supervivencia o éxito de colonización (Vermeij *et al.*, 2010 y Williams *et al.*, 2010). La larva es planctotrófica y puede vivir en el zooplancton entre 30 y 60 días, manteniéndose viable por al menos 52 días (Leber *et al.*, 2010). Estas prefieren asentarse en sustratos rocosos libres de algas filamentosas, al igual que los corales pétreos (Lessios, 1995). Pennington (1985) y Hay y Fenical (1988) reportaron que la presencia de algas marinas podía afectar el éxito de la fertilización, la supervivencia, el asentamiento de las larvas y la detección de señales químicas por erizos adultos, debido a la producción de compuestos como taninos, fenoles y otros metabolitos secundarios.

La mortalidad en los primeros tres meses después del asentamiento es baja, a causa de que la depredación es relativamente baja, debido a su comportamiento críptico y a la disponibilidad de refugios (Levitan *et al.*, 2014). Los individuos que sobreviven hasta las clases de mediana a grande (de 4 a más 6 cm) tienen alta tasa de supervivencia (Levitan *et al.*, *op. cit.*).

Levitan (1991) demostró experimentalmente que la tasa de reclutamiento era independiente de la densidad. Argumentando que una densidad baja se contrarrestaba con una mayor producción de gametos per cápita, debido a un mayor tamaño del cuerpo resultado de la misma baja densidad.

1.3 Papel ecológico en los arrecifes coralinos

La comunidad de macroalgas que crece encima de los arrecifes coralinos es considerada un componente importante en la productividad primaria de estos ecosistemas y normalmente eran controladas por numerosas especies de peces herbívoros y de erizos (Carpenter, 1997). *D. antillarum*, dada su condición de herbívoro, ejercía un intenso pastoreo sobre los fondos duros; removiendo grandes cantidades de carbonato de calcio. Lo que lo calificaba como el principal bioerosionador de los arrecifes coralinos, con un importante aporte en la formación de arena (Lessios, 2016).

Dart (1972) notó que esta especie jugaba un papel más importante, incluso que los peces herbívoros, como controlador de macroalgas y favorecía la colonización del sustrato por larvas de coral al eliminar la competencia entre estas especies por dicho nicho. Mumby *et al.* (2006) reforzando lo anterior, plantea que *D. antillarum* confiere una resistencia significativa a los arrecifes de coral del Caribe. Por lo que la reducción de estos es inevitable mientras que las poblaciones del erizo negro sean escasas.

Los estudios de los efectos directos e indirectos de la actividad de ramoneo de *D. antillarum* constituyen evidencia de que esta especie tiene un rol principal en el control de la estructura de la comunidad de arrecifes coralinos (Lacey *et al.*, 2013). Liddell y Ohlhorst (1986) reportaron que la cobertura de macroalgas en Jamaica se incrementó de un 30,71% a 72,3% en solo cuatro meses después de la mortalidad masiva. Por eso, se ha planteado que quizás no exista otra especie en el arrecife con características similares (Ogden y Carpenter, 1987).

Hay (1984) propone una hipótesis alternativa, argumentando que el componente dominante en los arrecifes del Caribe eran los peces herbívoros. Al intensificarse la pesca, las poblaciones de peces empezaron a decrecer y es cuando *D. antillarum* comienza a tener un papel importante en los ecosistemas de arrecife de coral. Basado en la hipótesis de Hay, Jackson *et al.* (2001) explican que la sobrepesca no solo eliminaba a los peces herbívoros; sino que también eliminaba a los peces depredadores de la especie y que ambas causas contribuyeron al predominio del erizo negro.

Sin embargo, otras evidencias científicas apuntan a que *D. antillarum* era el herbívoro más importante en los arrecifes coralinos. Lessios *et al.* (2001a) realizaron estudios genéticos de las poblaciones de esta especie y determinaron que densidades poblacionales similares a

las de pre-mortalidad databan de la época del Pleistoceno; mucho tiempo antes de que los humanos ejercieran influencia sobre los procesos ecológicos (Precht y Precht, 2015).

Independientemente de cuál de las dos teorías sea la correcta; el papel que *D. antillarum* jugaba en los arrecifes del Caribe, en los últimos 50 años, se reafirmó. El cambio de fase en la dominancia de la cobertura del sustrato en este ecosistema después del evento de mortalidad masiva que diezmó a la especie; despejó las dudas de su importancia. Previo a este los arrecifes se encontraban dominados por corales pétreos y, a partir de la segunda mitad de la década de los ´80, se encuentran dominados por macroalgas (Hughes, 1994 y Jackson *et al.*, 2014).

1.4 Episodio de mortalidad masiva

La última mitad del siglo XX fue testigo de un alarmante número de colapsos en las poblaciones marinas. Las causas pueden deberse a varios factores: sobrepesca, enfermedades, pérdida de hábitats, cambios en las temperaturas, contaminación o la combinación algunos de ellos (Lessios, 2016).

En enero de 1983 se observaron signos de mortalidad de *D. antillarum* en toda la costa cercana a la entrada atlántica del Canal de Panamá (Lessios *et al.*, 1983). A los pocos meses la mortalidad se extendió a lo largo de las costas de América Central por todas las Bahamas, así como por Jamaica; al mismo tiempo avanzó hacia el Este de Venezuela, Barbados y a las Antillas Menores. Desde la Florida avanzó a las Bahamas, Puerto Rico, La Española e Islas Vírgenes (Lessios *et al.*, 1984). La reducción de las densidades poblacionales de *D. antillarum* fue de entre 93 y 98% a lo largo de toda el área que ocupaba la especie originalmente. Incluso 25 años después las poblaciones son 25 veces menos densas que las poblaciones pre-mortalidad (Lessios, 2016).

Esta mortalidad masiva de *D. antillarum* es considerada por muchos como el declive natural más catastrófico, que se tenga referencia, de una especie marina (Precht y Precht, 2015). Knowlton (2004) hizo un paralelo en un contexto humano, al expresar que la enfermedad era provocada por un organismo con la letalidad del Ébola y el poder de contagio de la Viruela Aviar.

La secuencia de los síntomas fue descrita por Bak *et al.* (1984). Primero se observaba una acumulación de detritus sobre las espinas. Luego desaparecía la epidermis alrededor de la

boca y en algunos sitios de la testa. Después perdían las espinas y, como resultado, se exponían inicialmente los tubérculos hasta que era visible todo el esqueleto. Finalmente se descomponía todo el tejido y morían.

La causa original de tal evento no ha sido completamente confirmada. Se plantea que la causa más probable fueran las bacterias *Clostridium perfringens* (Veillon y Zuber) Hauduroy y/o *Clostridium sordellii* Sordelli, pero ninguna se ha podido autenticar utilizando los postulados de Koch (Bauer y Agerter, 1987). No obstante, la coincidencia de este evento con la presencia en el Caribe de grandes nubes de polvo provenientes del Sahel, sugiere que estas puedan haber influido en el mismo (Arias-Barreto, com. pers.).

1.5 Recuperación y estado actual de las poblaciones de la especie

Debido a las características reproductivas de *D. antillarum* y a que los ciclos reproductivos no fueron interrumpidos por el evento de mortalidad; se estimaba una recuperación rápida de las poblaciones a lo largo del Caribe (Lessios, 2016). Sin embargo, no fue así. Entonces, ¿Por qué ha sido tan lenta la recuperación? Lessios (2016) plantea cuatro hipótesis que explican las posibles causas por las cuales, aún pasadas tres décadas de la mortalidad masiva, las poblaciones de esta especie no se han recuperado.

La primera causa posible es que el patógeno causante de la enfermedad podría estar presente aun y afectando a los individuos de la especie. Se han encontrado síntomas, similares a los originales, en Panamá en 1985 y en la Florida en 1991; por lo que es posible que los individuos de la especie que padezcan la enfermedad mueran antes de que se detecte. Beck *et al.* (2014) realizaron pruebas inmunológicas con diferentes especies de erizo y probaron que *D. antillarum*, en contraste con las demás especies, no responde ante lipopolisacáridos, por lo que su sistema inmune podría estar comprometido.

La segunda hipótesis plantea que las densidades bajas estarían afectando la fecundación. Debido a que cuando los óvulos alcanzan tres metros de distancia del individuo adulto, tienen muy poca posibilidad de ser fecundados; un ejemplo clásico del efecto Allee.

En tercer lugar, la presencia de macroalgas, especialmente en lugares donde las poblaciones de peces herbívoros se mantienen bajas, evita el asentamiento de las larvas. Además, la disminución de la cobertura coralina provoca una disminución de la complejidad

del hábitat necesaria para un asentamiento y supervivencia exitosa de las larvas de estos equinodermos (Lacey *et al.*, 2013).

Por último, los depredadores con preferencia por esta especie están ejerciendo más presión de la que ejercían antes de la mortalidad masiva. Se ha demostrado que existe un tamaño de escape, ya que en erizos grandes disminuye la susceptibilidad a la depredación (Lacey *et al.*, 2013). Estas cuatro hipótesis no son excluyentes y podrían estar actuando en conjunto.

Weil *et al.* (2005) resumieron datos de densidades de *D. antillarum* en algunas localidades y arrecifes del Caribe antes y después del evento de mortalidad masiva. Lessios (2016) actualiza estos con valores de densidades recientes por sitios (Tabla I).

Los valores de abundancia mayores observados después de la mortalidad han sido en el Caribe oriental. La costa Norte de Jamaica presenta las mayores densidades, 3,93 individuos por metro cuadrado (ind/m²) en el año 2007. Le sigue Dominica que, aunque no existe información de las densidades pre-mortalidad, en un muestreo realizado en 2004 se registró una densidad de 2 ind/m². Luego Barbados con un promedio de 1,42 ind/m² en el 2003 y Puerto Rico con densidades de 0,95 ind/m² en la costa Norte y 1,43 ind/m² en la costa Sur en los años 2013 y 2009 respectivamente (Tabla I). Otro grupo grande de estudios refleja poca o ninguna recuperación de las densidades originales (Lessios, 2016).

Tabla I. Densidades promedio (en ind/m²) de *Diadema antillarum* antes y después de la mortalidad masiva de 1983–1984 y por ciento que representan los valores recientes con respecto a los muestreos pre-mortalidad de acuerdo a (Lessios, 2016).

Localidad	Antes	Poco después	Reciente	%
Isla Galeta, Panamá	1,38	<0,01	0,06	4,35
Cahuita, Costa Rica	4,33 (1980)	0,10 (1983)	0,53 (2004)	12,24
Manzanillo, Costa Rica	NA	0,10 (2000)	0,20 (2004)	NA
Jamaica (costa Norte)	7,32 (1983)	0,03 (1983)	3,93 (2007)	53,69
Cayos Cochinos, Honduras	NA	0,19 (1995)	0,53 (2009)	NA
Belice	0,76 (1982)	<0,01 (1983)	2,55 (2004)	335,53
Cuba	NA	0,02 (2004)	0,01 (2005)	NA
Cayos de la Florida	1,7 (1970–1978)	<0,01 (1990–1991)	0,02 (2011)	1,18
Bahamas	2,9 (1978)	<0,01 (1999)	0,02 (2007)	0,69
St. John, Islas Vírgenes	14,38 (1983)	0,08 (1984)	0,23 (2011)	1,6
Puerto Rico (costa Norte)	13,8 (1977)	NA	0,95 (2013)	6,88
Puerto Rico (costa Sur)	6,1 (NA)	0,01 (1995)	1,43 (2009)	23,44
St. Croix, Islas Vírgenes	5,9 (1983)	0,10 (1983)	0,20 (2001)	3,39
Isla San Blas, Panamá	3,63 (1982)	0,24 (1983)	0,03 (2015)	0,83
Colombia	NA	NA	0,91 (2009)	NA

Tabla I. Densidades promedio (en ind/m²) de *Diadema antillarum* antes y después de la mortalidad masiva de 1983–1984 y por ciento que representan los valores recientes con respecto a los muestreos pre-mortalidad de acuerdo a (Lessios, 2016).

Localidad	Antes	Poco después	Reciente	%
Barbados	9,26 (1983)	0,72 (1984)	1,42 (2003)	15,33
Curazao	2,58 (1983)	0,02 (1983)	0,16 (2002)	6,2
Venezuela	1,84 (1980–1981)	0,48 (1997–1998)	0,39 (2003)	21,2
Dominica	NA	0,5 (1985)	2,00 (2004)	NA
Bahía, Brasil	NA	4,00 (1995)	8,00 (2001)	NA

2.6 Estudios en Cuba antes y posterior al episodio de mortalidad masiva

En Cuba sólo hay un registro sobre el estado de poblaciones de *D. antillarum* antes del evento de mortalidad y sus objetivos eran de corte estadístico (Herrera-Moreno *et al.*, 1981). No obstante, brinda información sobre la abundancia de la especie en tres biotopos de la rada del Instituto de Oceanología, una localidad muy específica del Oeste de La Habana. La densidad promedio de la especie fue de 2,98 ind/m², encontrándose sobre los sustratos roca (5,45 ind/m²) y pared (5,36 ind/m²) las mayores densidades y en el sustrato arena y roca menor densidad (1,09 ind/m²).

En el año 2001 se realizó un estudio de la condición de los arrecifes del Archipiélago de Los Canarreos donde se ofrecen datos de abundancia de *Diadema* en cada uno de los sitios muestreados (Alcolado *et al.*, 2010). La densidad fue más alta en los sitios de cresta arrecifal (0,18 ind/m²) que en los sitios del arrecife frontal (0,037 ind/m²).

Entre junio de 2004 y septiembre de 2005 un grupo de investigadores realizó estudios en una población de *D. antillarum* en los arrecifes del sur de Jardines de la Reina. Las densidades registradas, en las crestas arrecifales (entre 1 y 3 m de profundidad), en junio de 2004 oscilaron entre 0,797 y 0,009 ind/m², en abril de 2005 entre 1,553 y 0,010 ind/m² y en septiembre de 2005 entre 2,183 y 0,012 ind/m² (Martín-Blanco *et al.*, 2010). En las zonas más profundas, entre 12 y 30 m, las densidades variaron entre 0,003 y 0,059 ind/m². Los resultados obtenidos no pudieron demostrar si la población se había recuperado por la falta de documentación previa a la mortalidad, pero muestran valores de densidades ascendentes en el tiempo en el que se realizaron los muestreos.

Al norte de la ciudad de La Habana se han realizado cuatro estudios (Alzugaray, 2004; Piloto- Cubero, 2005; Perera-Pérez, 2008; Hernández-Delgado *et al.*, 2017). Todos en el

arrecife de Playa Baracoa y los últimos dos incluyen, además, el arrecife de Rincón de Guanabo. Aunque sus objetivos principales eran caracterizar los arrecifes coralinos, debido a la importancia de *D. antillarum* como factor principal para la recuperación de las poblaciones de esta especie de coral, los autores incluyen en sus resultados datos de las densidades poblacionales para cada arrecife.

Alzugaray (2004), en Playa Baracoa, reportó una densidad de 37 ind/10 m² y Piloto- Cubero (2005), para la misma zona de estudio, 28,1 ind/10 m². Perera-Pérez (2008) reportó 21,6 ind/10 m² para Playa Baracoa y 5,5 ind/ 10 m² para Rincón de Guanabo. Por último, Hernández-Delgado *et al.* (2017), en las crestas de Playa Baracoa, encontraron 14,0 ind/10 m² y para Rincón de Guanabo 0,1 ind /10 m².

En Villa Clara se tiene referencia de la presencia de esta especie en 15 localidades de la provincia (Arias- Barreto *et al.*, 2010). En junio de 2016 se realizó un estudio en una población ubicada al Oeste de Cayo Santa María. Este estudio reporta densidades de 0,514 ind/m² y evidencia el efecto que la especie tiene sobre las macroalgas pues en las parcelas con densidades superiores a los 0,5 ind/m² la cobertura de macroalgas no superaba el 20% del sustrato (Arias-Barreto *et al.*, 2018).

2.7 Métodos de estudio

Los métodos de muestreo de la abundancia de la especie han cambiado notablemente. Previo al evento de mortalidad masiva, *D. antillarum* era muy abundante en arrecifes caribeños poco profundos. Las densidades reportadas, hasta principios de la década de 1980, eran de decenas de individuos por metro cuadrado (Lessios, 1988) y hasta cientos en años anteriores (Levitan, 1992; Jackson, 1997 y Lessios *et al.*, 2001a). Debido a sus altas densidades, la principal metodología que se utilizaba para muestrearlo era por cuadrantes de 1 m² (Herrera-Moreno *et al.*, 1981 y Levitan, 1988a). Posterior a este evento, el método más utilizado es el de transectos de banda con dimensiones variables en dependencia de la complejidad del hábitat y de las densidades de erizo negro. Algunas de las dimensiones de transectos utilizadas son: 40 m x 2 m (Myhre y Acevedo-Gutiérrez, 2007 y Idjadi *et al.*, 2010), 30 m x 8 m (Chiappone *et al.*, 2013), 30 m x 2 m (Martín-Blanco *et al.*, 2010), 25 m x 4 m (Rogers y Lorenzen, 2016), 10 m x 2 m (Weil *et al.*, 2005) y 5 m x 2 m (Rodríguez-Barreras, 2015).

Rodríguez-Barreras (2015) puso a prueba un método de captura-marca-recaptura para estimar las transiciones del ciclo de vida. Sin embargo, esto no fue posible porque las tres metodologías de marcado probadas fallaron debido a la baja retención y / o alta mortalidad.

Para los estudios de reclutamientos se utiliza el método descrito por Miller *et al.* (2009). Este consiste en desplegar placas de asentamiento larvario marcadas con boyas y separadas entre sí. Mensualmente se deben inspeccionar las placas *in situ*. Después de cada inspección visual, las placas deben ser reemplazadas con placas limpias para evitar la inhibición de asentamiento por incrustación. Las placas recuperadas se colocan en bolsas de plástico y se transportan al laboratorio donde se examinan adicionalmente bajo magnificación para contar cualquier larva sedimentada que se haya perdido durante las prospecciones *in situ*.

3. Materiales y métodos

3.1 Zona de estudio

El estudio se desarrolló al Oeste de Cayo Santa María, Villa Clara, Cuba (Fig. 1). Este se localiza en el extremo occidental del sector Camagüey en el archipiélago Sabana-Camagüey, dentro de la Reserva de Biosfera Buenavista.

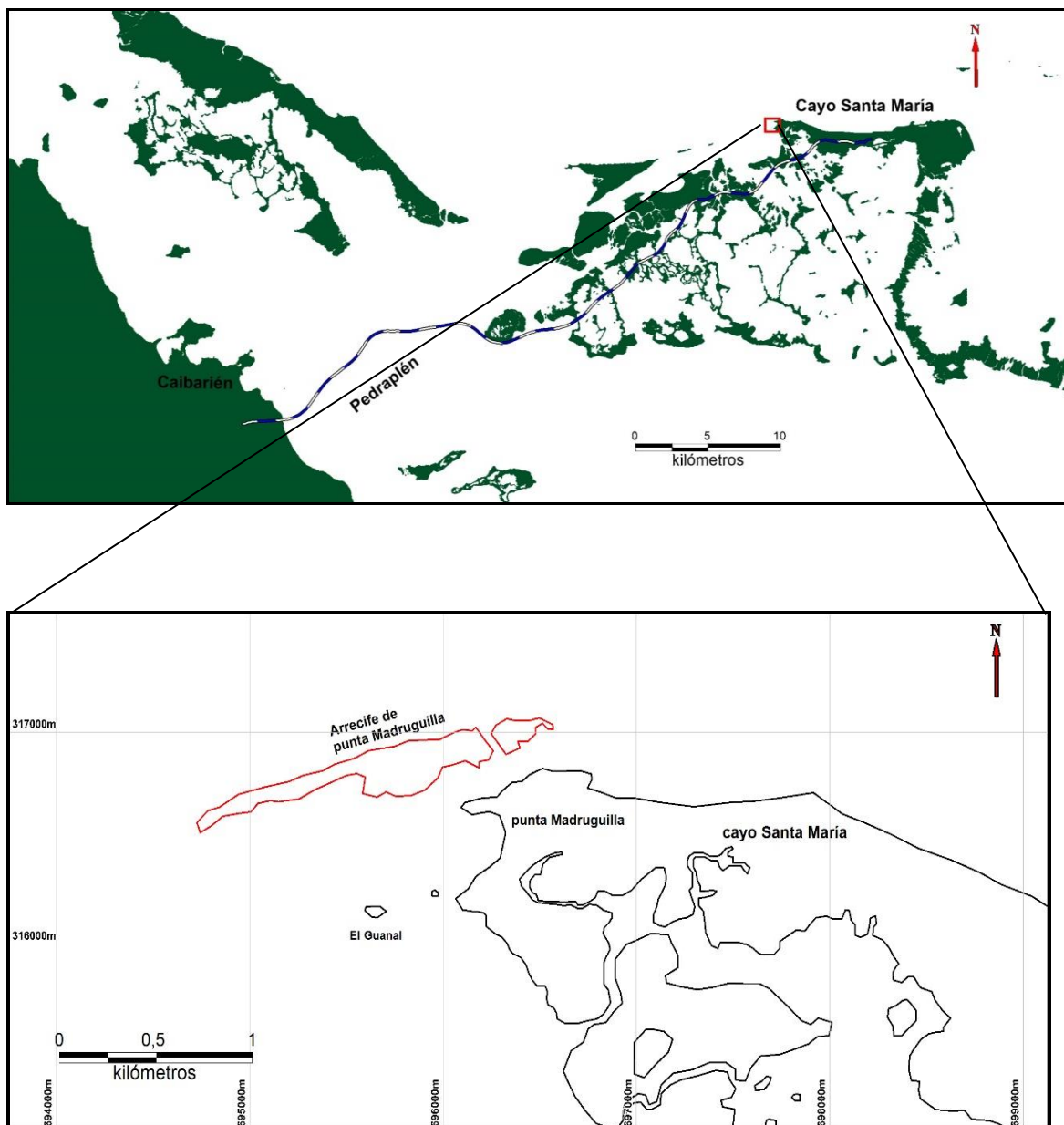


Figura 1: Ubicación geográfica de la zona de muestreo el Oeste de cayo Santa María, provincia Villa Clara. Proyección cónica conformal de Lambert (Cuba Norte).

Específicamente, el área se encuentra al Oeste de Punta Matamoros y al Este de un cayuelo que puede estar sumergido durante las mareas alta. En los límites Norte y Sur existen pastos marinos de *Thalassia testudinum* (Banks) König a baja profundidad y con densidades variables. Posee 5 000 m² aproximadamente y esta resguardado al norte por el arrecife de Punta Madruguilla y al este por la formación arrecifal El Guanal (Fig. 2).



Figura 2. Ubicación de la zona de estudio al Oeste de Punta Matamoros, cayo Santa María.

La zona forma parte de una llanura, de pendiente suave, con predominio de procesos abrasivo- acumulativos. Presenta un sustrato rocoso – arenoso con poca complejidad y de baja profundidad (inferior a 2 m); tiene un régimen hidrodinámico débil. El sistema general organizado de corrientes es de flujo y reflujo (Pérez-García *et al.*, 1990). Al encontrarse en la zona de intercambio de agua de la bahía de Buenavista con el océano, la transparencia del agua es variable en dependencia de las mareas.

El área está caracterizada por una cobertura alta de macroalgas donde prevalecen los géneros *Laurencia*, *Dictyota*, *Lobophora* y *Halimeda*. Destaca la presencia de corales de pequeña y mediana talla, los de mediana talla generalmente son hidrocorales de la especie *Millepora complanata* Lamarck, y la presencia de esponjas es escasa. También es

abundante el erizo rosado *Clypeaster rosaceus* Linnaeus. Durante el muestreo de 2018 se observó la presencia, por primera vez, de la especie *Oreaster reticulatus* Linnaeus.

3.2 Métodos de muestreo

Los muestreos se realizaron durante los meses de junio de 2016, julio 2017 y junio de 2018, mediante el empleo de equipamiento de buceo ligero. Se realizaron dos tipos de transectos: transectos de banda para los estudios de *Diadema antillarum* y transectos lineales de intercepción de puntos (Tabla II) para la cobertura de macroalgas, ambos con una longitud de 10 m (Hill y Wilkinson, 2004).

Tabla II. Número de transectos realizados por año.

Años	Total de transectos
2016	28
2017	34
2018	43

Los límites, para los muestreos, estuvieron enmarcados por el pasto marino de *Thalassia testudinum*. El primer transecto, al sur de la población, coincidió en los tres años, mientras que, al norte el pasto se extendió e introdujo cambios en la longitud del área. Los transectos lineales se ubicaron perpendiculares a la costa de Punta Matamoros. En cada uno se anotó la cobertura del grupo predominante del bentos cada 25 cm, para un total de 41 puntos. Los grupos del bentos analizados fueron: *turf* (macroalgas filamentosas de bajo porte como resultado de la herbivoría) y macroalgas carnosas (Lang *et al.*, 2010).

Para describir la estructura etaria de la población y determinar la abundancia y distribución en el área de estudio, se establecieron parcelas de 20 m² (10 x 2 m) a partir del transecto lineal y separadas a 1 m de distancia. Para la abundancia (densidad) se restringió a los erizos que se encontraban dentro o en el límite de la parcela, para los demás datos se utilizaron todos los individuos avistados.

De cada individuo, se midió el diámetro de la testa en centímetros (talla) y se anotó si eran juveniles o adultos según dos criterios: Hendler *et al.* (1995) y Levitan *et al.* (2014). El primero, tomando en cuenta la coloración pues los juveniles presentan bandas blancas alternas con bandas negras en las espinas. El segundo, plantea que los juveniles miden hasta 4 cm de diámetro de la testa; debido a que los individuos de la especie alcanzan esta talla en el primer año después de haber sufrido metamorfosis, y luego la tasa de crecimiento

se mantiene estable, creciendo aproximadamente un centímetro anualmente. Los adultos serían los ejemplares de tallas de más de 4 cm y coloración uniforme. Se anotó si se encontraban solos o formando grupos, para ello se consideró que al menos dos estuvieran juntos y se apuntó si estaban protegidos (oquedad, grieta, coral) o expuestos.

3.3 Procesamiento de datos

A partir de los datos tomados se confeccionaron las variables: densidad de *Diadema antillarum* (individuos/ m²), densidad de adultos y de juveniles de *Diadema antillarum* (individuos/ m²) y número de individuos por grupo. Para describir la estructura etaria de la población se utilizó los datos tomados del diámetro de la testa y se confeccionó la variable frecuencia de individuos por clases etarias. Además, se confeccionó la variable por ciento de cobertura del fitobentos por transecto para relacionar la abundancia de *Diadema antillarum* con la cobertura de macroalgas.

Se aplicó la prueba de normalidad de Anderson-Darling y el Test de Brown-Forsythe de homogeneidad de varianza a las variables empleadas para comprobar si cumplen con las premisas necesarias para el empleo de pruebas paramétricas. Las variables densidad de *Diadema antillarum* (individuos/ m²) y densidad de adultos y de juveniles de *Diadema antillarum* (individuos/ m²) no se ajustaron a la premisa de normalidad en ningún año; en el caso de la variable número de individuos por grupo, los años 2016 y 2017 no cumplen con el criterio de normalidad, pero el año 2018 sí. Las variables densidad de *Diadema antillarum* y densidad de adultos, no presentan homogeneidad, mientras que, densidad de juveniles y número de individuos por grupo si cumplen esta premisa (Anexo I). Dado estos resultados, se utilizó el ANOVA de Kruskal-Wallis para las comparaciones entre los tres años para las tres variables. Además, se realizó la prueba de comparación múltiple de Dunn para determinar entre que años se encontraban las deferencias (Siegel y Castellan, 1988).

Para determinar los patrones de distribución espacial de la población en el área se utilizó el índice de dispersión o varianza relativa (Andreawartha y Birch, 1954), que relaciona la varianza y el promedio:

$$ID = S^2 / \bar{X}$$

Dónde:

ID: Varianza relativa.

S²: Varianza.

$\bar{X}$: promedio.

De acuerdo a los valores que toma el índice se puede inferir la distribución espacial de las especies; si $ID \approx 0$, la especie tiene distribución regular u homogénea; si $ID \approx 1$, distribución aleatoria y si $ID > 1$, distribución agregada.

Para el análisis de la estructura de la población de *D. antillarum* en el área de estudio, se analizaron las tallas de acuerdo a Levitan *et al.* (2014). Se realizó un gráfico de frecuencias teniendo en cuenta que los individuos con talla menor a 4 cm tienen un año, con talla de 5 a 6 cm dos años, de 6 a 7 cm tres años etc. Para el análisis de la relación entre la especie y la cobertura de macroalgas se realizó una regresión Lowess (Siegel y Castellan, *op. cit.*).

Todos los análisis y gráficos se realizaron empleando el Paquete estadístico STATISTICA v. 12 (Statsoft Inc., 2014). El mapa se realizó con el Programa Mapinfo v. 15.0 (Pitney Bowes Software Inc., 2015).

4. Resultados

4.1 Abundancia y distribución de *Diadema antillarum*

Durante los tres años de muestreo se obtuvo un total de 432 registros de *D. antillarum*; de estos 44 se encontraban fuera de los transectos. En el primer año se contaron 290 individuos, en el segundo 86 y en el tercero 56.

El mayor por ciento de erizos formando grupos se encontró en el año 2016 con 93,45% respecto al total de registros de ese año; además, en este año también se encontró el menor por ciento de erizos solitarios (6,55%). En el año 2017 la diferencia entre el por ciento de individuos agrupados y el de los solitarios no fue marcada, debido a que el 59,30% se encontraba formando grupo y el 40,70% solitario. En el año 2018 el menor por ciento (32,14%) se encontró agrupado y el mayor por ciento de individuos se encontró solitario (67,86%) (Tabla III). Del total de individuos registrados, el 97,16% se encontraba protegido y el 2,84% expuesto.

Tabla III. Estado de agregación de *Diadema antillarum* por año.

		Total
2016	Agrupados	271 (93,45%)
	Solitarios	19 (6,55%)
	Total	290
2017	Agrupados	51 (59,30%)
	Solitarios	35 (40,70%)
	Total	86
2018	Agrupados	18 (32,14%)
	Solitarios	38 (67,86%)
	Total	56

En total se contaron 42 grupos de erizos durante los tres años. La composición de los grupos varió entre dos y 59 erizos por grupo. De forma general, el promedio de erizos por grupo fue ocho y lo más frecuente fueron grupos compuestos por dos erizos (Tabla IV).

Tabla IV. Medidas de tendencia central y de dispersión de la composición de los grupos de erizos en los tres años.

	N	Mínimo	Máximo	Promedio	Error estándar	Mediana	Moda
Total de grupos	42	2,000000	59,000000	7,952381	1,467793	5,000000	2,000000

El ANOVA de Kruskal-Wallis realizado para la variable número de individuos por grupo mostró diferencias significativas entre los tres años ($H(2, N=42) = 18,57898$ $p = 0,0001$). La prueba de Dunn reflejó que el año 2016 es el que presenta diferencias significativas con los demás años (Tabla V).

Tabla V. Resultado de la prueba de comparación múltiple de Dunn para la composición de los grupos. En rojo se representan los años con diferencias significativas.

Grupos de adultos y juveniles	2016	2017	2018
2016		0,000247	0,029929
2017	0,000247		1,000000
2018	0,029929	1,000000	

El número de grupos de erizos por año sufrió una disminución considerable, existiendo en el 2018 la quinta parte de los encontrados en el 2016. El mayor número de erizos por grupo (59) se encontró en el primer muestreo, mientras que en los demás el máximo varío entre seis y cinco individuos por grupo respectivamente. En el año 2016 el promedio fue de 12 erizos por grupo y la moda fue grupos con 15 individuos; sin embargo, durante los años 2017 y 2018 el promedio disminuyó hasta tres y la moda fue grupos de solo dos erizos (Tabla VI). Además, el 75% de los grupos del primer año es más grande que el 100% de los grupos de los años siguientes. Se pierden los valores máximos del año 2016 al 2017, disminuye la amplitud (Fig. 3).

Tabla VI. Medidas de tendencia central y de dispersión de la composición de los grupos de erizos por año.

Años	N	Mínimo	Máximo	Promedio	Error estándar	Mediana	Moda
2016	22	2,000000	59,000000	12,318182	2,461290	10,000000	15,000000
2017	16	2,000000	6,000000	3,187500	0,319097	3,000000	2,000000
2018	4	2,000000	5,000000	3,000000	0,707107	2,500000	2,000000

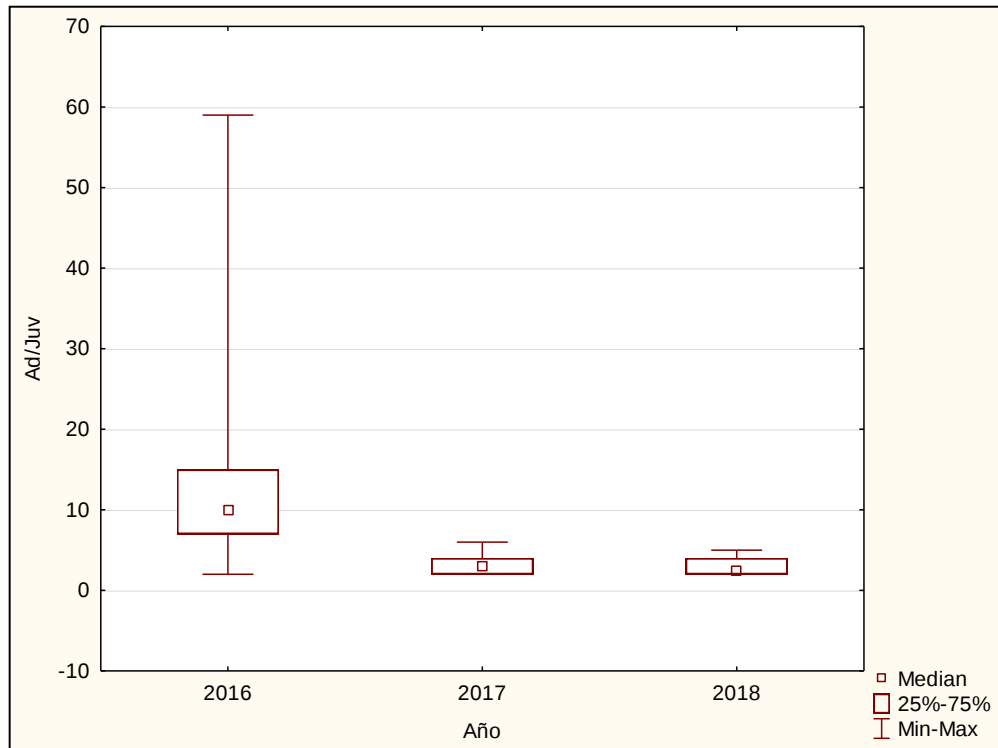


Figura 3. Variación temporal en la composición de los grupos de *Diadema antillarum*.

Al separar el total de registros de individuos en adultos y juveniles, de acuerdo al criterio de Hendler *et al.* (1995), se encontró un total de 349 adultos y 83 juveniles. La proporción entre las dos categorías etarias en la población cambió durante los tres años. En el primer año existía un número mayor de individuos adultos, mientras que, en el año próximo, la abundancia de individuos adultos era similar a la de los juveniles y en el año 2018 se encontró un mayor número de juveniles (Tabla VII).

Tabla VII. Total de individuos por año de acuerdo a la categoría etaria de Hendler *et al.* (1995)

	Adultos	Juveniles	Total
2016	279	11	290
2017	53	33	86
2018	17	39	56

El ANOVA de Kruskal-Wallis realizado para la variable densidad de *D. antillarum* (individuos/ m²) y densidad de juveniles (individuos/ m²) no mostraron diferencias significativas entre los tres años ($H(2, N=105) = 2,354553$ $p = 0,3081$ y $H(2, N=105) = 1,998181$ $p = 0,3682$).

respectivamente). Sin embargo, la variable densidad de adultos (individuos/ m²) mostró diferencias significativas ($H(2, N=105) = 12,57618$ $p = 0,0019$). De acuerdo a estos resultados, la reducción de las agrupaciones de individuos adultos y una aparición de juveniles, aunque no significativa estadísticamente, mantiene la densidad de la población estable. La prueba de comparación múltiple de Dunn refleja que las diferencias se manifiestan entre los años 2016 y 2018 (Tabla VIII).

Tabla VIII. Resultado de la prueba de comparación múltiple de Dunn para la variable densidad de adultos de *Diadema antillarum* (individuos/ m²). En rojo se representan los años con diferencias significativas.

Años	2016	2017	2018
2016		0,299851	0,007592
2017	0,299851		0,515919
2018	0,007592	0,515919	

La densidad total más alta de *D. antillarum* en el área se observó en el año 2016 con un promedio de 0,52 ind/m²; mientras que la más baja fue en el 2018 con 0,051 ind/m². De forma general se observa una disminución de la densidad de individuos adultos por año y la de juveniles aumenta gradualmente durante los tres años. El valor máximo de densidad de adultos se encontró durante el año 2016 con 4,450 ind/m²; en los juveniles los años 2016 y 2017 presentan igual valor máximo (0,15 ind/m²) y en el año 2018 existe un aumento (0,25 ind/m²) (Tabla IX).

En los tres años la moda de la densidad por transectos es de 0 individuos/m². En total, la frecuencia más alta de la moda fue en el año 2016 con el 46,43%, a pesar de que fue el año con mayor densidad de individuos y menor cantidad de transectos (28). Esto demuestra el carácter gregario de la especie. La frecuencia de la moda en los adultos fue mayor en el año 2018 (79,07%) y menor en el 2016 (46,43%); mientras que en los juveniles fue mayor en el 2016 (75%) y menor en el 2018 (58,14%) (Tabla IX).

Tabla IX. Abundancia de adultos y juveniles *Diadema antillarum* en los años 2016, 2017 y 2018.

		Promedio	Error estándar	Mediana	Moda	% Frecuencia de la moda	Máximo
Adultos	2016	0,50	0,18	0,05	0,000000	46,43	4,450
	2017	0,052941	0,017780	0,000000	0,000000	61,76	0,500000
	2018	0,016279	0,005696	0,000000	0,000000	79,07	0,150000
Juveniles	2016	0,02	0,01	0,00	0,000000	75	0,150
	2017	0,026471	0,006415	0,000000	0,000000	58,82	0,150000
	2018	0,034884	0,008571	0,000000	0,000000	58,14	0,250000
Total	2016	0,52	0,19	0,05	0,000000	46,43	4,550
	2017	0,079412	0,020040	0,050000	0,000000	41,18	0,550000
	2018	0,051163	0,009912	0,050000	0,000000	41,86	0,300000

El análisis de los patrones de distribución espacial de la población refleja una distribución agregada en el año 2016, lo cual coincide con el resultado de la alta frecuencia de la moda cero para este mismo año. En los años 2017 y 2018 se pierde la distribución agregada y se encuentra distribuida de forma regular u homogénea. A pesar de que ambos años tienen este patrón de distribución, el año 2018 es el que más cerca se encuentra de una distribución regular, pues posee valores muy bajo del índice de dispersión ($ID = 0,082$) (Tabla X).

Tabla X. Valores del Índice de dispersión de la población de *Diadema antillarum* en los tres años de muestreo.

Años	Promedio	Varianza	ID	Clasificación
2016	0,517857	0,981336	1,89499361	Agregada
2017	0,079412	0,013654	0,171941639	Regular u homogénea
2018	0,051163	0,004225	0,0825757576	Regular u homogénea

4.2 Estructura etaria de la población de *Diadema antillarum*

De acuerdo a la composición por clases etarias, en el año 2016, el 63% de los individuos se encuentran en las clases cuatro y cinco (individuos entre 7 y 8 cm de diámetro de la testa). La tercera clase mayor representada son los individuos con 9 cm de diámetro de la testa con

un 13%. Los juveniles, de acuerdo al criterio de Levitan *et al.* (2014), representan el 8% del total de individuos. Además, los erizos que se encuentran en el segundo y el séptimo año de vida son los menos frecuentes en la población con un 3% (Fig. 4).

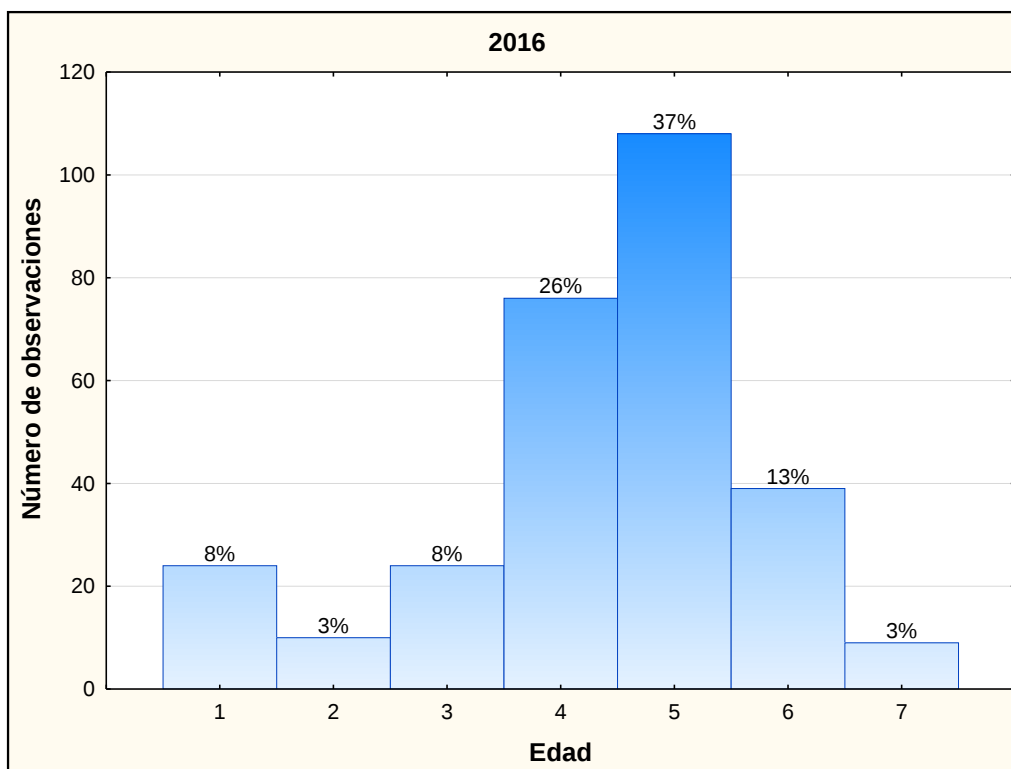


Figura 4. Composición por tallas de la población de *Diadema antillarum* en el año 2016.

En el año 2017, la clase mejor representada son los erizos con talla menor de 4 cm con el 52%; la diferencia con respecto al año 2016 es de 21 individuos. La clase número dos es la segunda mejor representada con un 15%. Los erizos con más de 5 cm de diámetro de la testa representan el 32% del total, por ciento menor al que representan los erizos con talla de 8 cm del año 2016. En la clase siete no hay ningún individuo (Fig. 5).

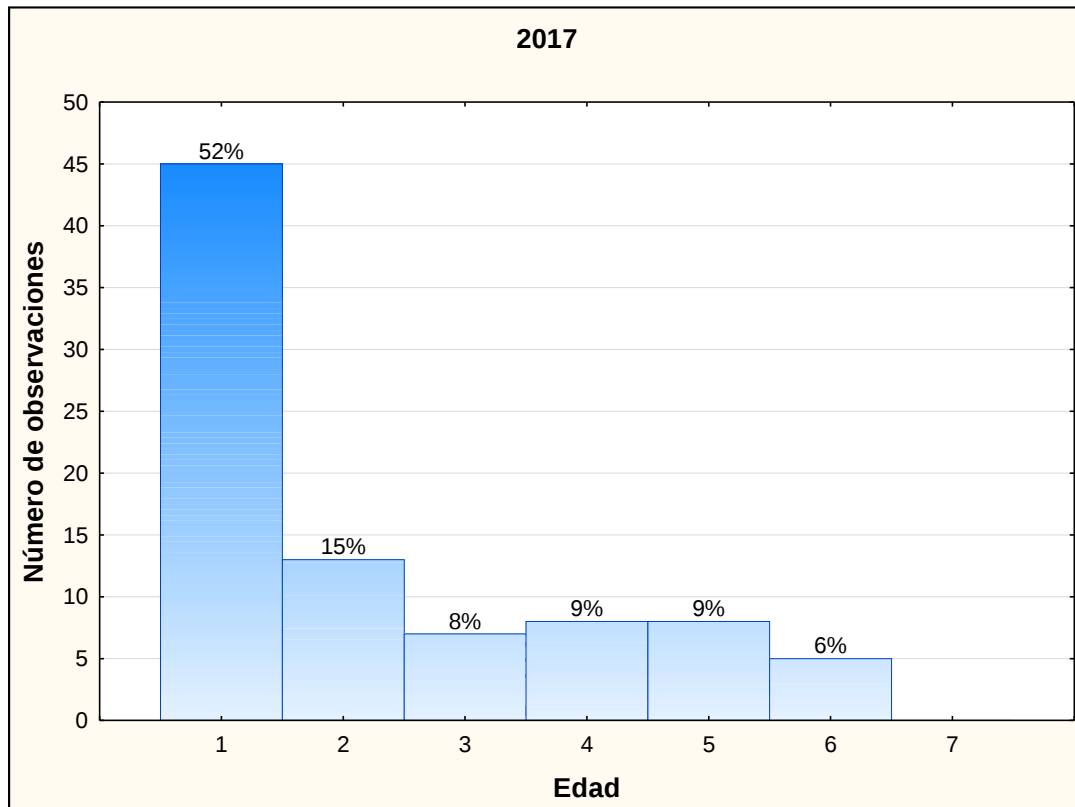


Figura 5. Composición por tallas de la población de *Diadema antillarum* en el año 2017.

En el año 2018, la clase mejor representada, al igual que en el año 2017, es la clase con individuos de menor de 4 cm de diámetro de la testa con el 79%. En este año, existe una disminución considerable de individuos de tallas grande con respecto a los años anteriores. Los erizos con más de 5 cm de diámetro representan el 22% del total, por ciento mucho menor en comparación con los años anteriores. En las clases cinco y seis no hubo ningún individuo (Fig. 6). De forma general, de un año a otro desapareció una clase etaria.

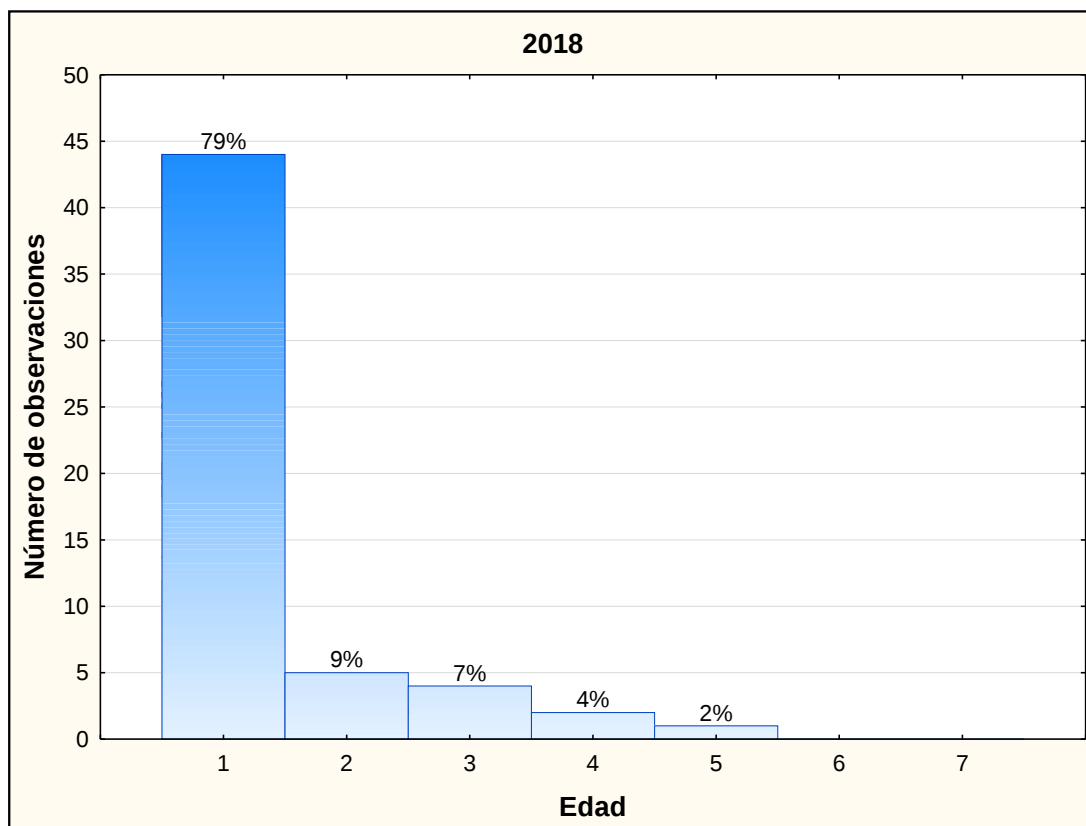


Figura 6. Composición por tallas de la población de *Diadema antillarum* en el año 2018.

4.3 Relación entre la densidad de *D. antillarum* y la cobertura de macroalgas

La curva de regresión de Lowess muestra que a una densidad inferior a los 0,25 ind/m² de *D. antillarum* no existe ningún efecto sobre la cobertura de macroalgas, debido a que esta oscila entre cero y 100%. Cuando la densidad es mayor a 0,5 ind/m² la cobertura de macroalgas disminuye considerablemente; a partir de esta densidad la cobertura más alta es de menos de 40%. En los transectos con densidad de más de 1 ind/m² lo más frecuente son por cientos de cobertura inferior a uno (Fig. 7).

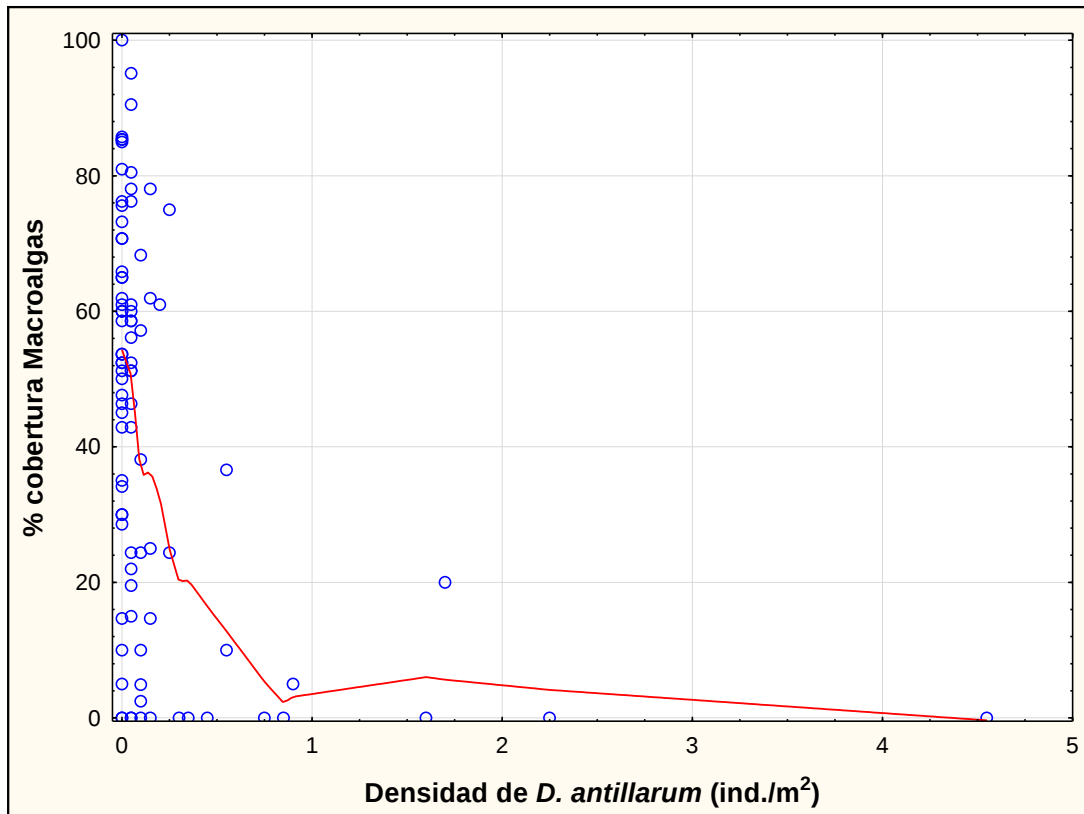


Figura 7. Relación entre la densidad *Diadema antillarum* y la cobertura de macroalgas.

En el caso de la cobertura de *turf* la curva se comporta de forma similar para una densidad inferior a 0,25 ind/m², debido a que la cobertura para esta densidad varía entre cero y 100%. A diferencia de la cobertura de macroalgas, en la medida que aumenta la densidad del erizo aumenta también la cobertura de *turf*. Cuando la densidad es de más de 0,5 ind/m² la menor cobertura es de 40% y a partir de 1 ind/m² esta es superior al 80% (Fig. 8).

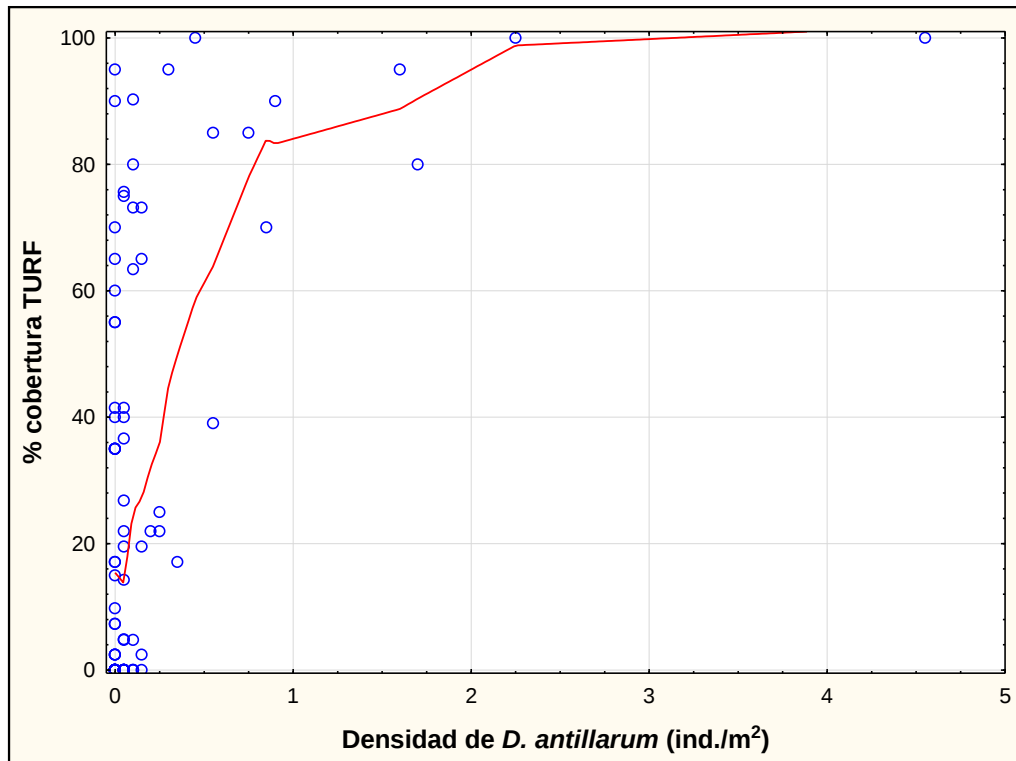


Figura 8. Relación entre la densidad *Diadema antillarum* y la cobertura de *turf*.

5. Discusión

5.1 Abundancia y distribución de *Diadema antillarum*

Diadema antillarum es una especie con hábitos gregarios (Hendler *et al.*, 1995). Esta característica le permite ventajas reproductivas (en cuanto a desove y fertilización) y protección mutua cuando la disponibilidad de refugio es baja. Entonces, debido a que la estructura tridimensional del hábitat es un factor que influye potencialmente en la abundancia y distribución de población (Rogers y Lorenzen, 2016); la poca complejidad de la zona de estudio podría ser la causa de que el mayor por ciento de individuos, durante el primer muestreo, se encontrara formando grupos. Este resultado coincide con lo informado por Weil *et al.* (2005), los cuales encontraron que en el Parque Nacional la Parguera, Puerto Rico, el mayor número de erizos por agregación y el mayor número de agregaciones estaba en hábitats de baja complejidad. Así, otros autores han reportado este comportamiento en otras poblaciones de la especie (Tuya *et al.*, 2004; Martín-Blanco *et al.*, 2010; Alcolado *et al.*, 2013 y Lessios, 2016).

Antes de la mortalidad, las densidades eran característicamente mayores en áreas de alta complejidad estructural y significativamente menor en las de menor complejidad (Weil *et al.*, 1984), que ahora se encuentre un número relativamente grande de erizos en montículos abiertos de *Thalassia* podría indicar que el reclutamiento no está limitado a hábitats altamente complejos de carbonato de calcio (Weil *et al.*, 2005) o que la baja presión de los depredadores permita que estos puedan moverse largas distancias para alimentarse. Es necesario cuantificar la abundancia de los potenciales depredadores de la especie para comprobar su influencia.

La variación del número de erizos por grupo puede estar asociada con el tamaño de los refugios; a mayor tamaño de estos, mayor cantidad de erizos pueden usarlos (Arias-Barreto *et al.*, 2018). El hecho de que la cantidad y el tamaño de los grupos disminuyera de un año al siguiente esta dado porque disminuyó el número de individuos adultos. La mayor parte de los adultos se encontraban formando grupos, sin embargo, casi todos los juveniles se encontraron solitarios, esto podría estar dado por la competencia en cuanto a alimento y espacio que podrían ejercer los adultos sobre ellos (Arias-Barreto *et al.*, 2018). Este resultado no coincide con lo planteado por Hunte y Younglao (1988), quienes informaron que, en las agrupaciones de erizos, los juveniles se encontraban dentro del grupo y que este comportamiento les proporcionaba protección. El estudio realizado por estos autores fue

antes del evento de mortalidad, como la densidad era tal alta, era difícil encontrar sitios desprovistos de la especie, por lo que era más común que los individuos juveniles se encontraran dentro de las agrupaciones de erizos. Por esto, la distribución espacial de la especie durante el año 2016 mostro un patrón agregado y este se fue perdiendo hasta el 2018 con un patrón regular. Aunque disminuyera el número de agrupaciones, de forma general casi el 100% de individuos durante los tres muestreos se encontraba protegidos.

La densidad media de la población de *D. antillarum* en la zona de estudio, es baja con respecto a las reportadas antes del evento de mortalidad en masa en otras zonas de Caribe. Hughes *et al.* (1985) reportaron para la costa norte de Jamaica 7,32 ind/m² en 1983, Levitan (1988b) en Islas Vírgenes, en el mismo año, encontró 14,38 ind/m², Bauer (1980) informó para la costa norte de Puerto Rico 13,8 ind/m² y en Barbados Hunte *et al.* (1986) reportaron densidades de 9,26 ind/m². En Cuba, el único registro del estado de la población de la especie antes de la mortalidad también muestra densidades superiores a las encontradas (2,98 ind/m²) (Herrera-Moreno *et al.*, 1981).

A pesar de que la densidad media actual de la zona de estudios es baja con respecto a las densidades pre-mortalidad; la densidad máxima es mayor en varios ordenes de magnitud a las encontradas por Myhre y Acevedo-Gutiérrez (2007) en Costa Rica (0,2 ind/m²), Idjadi *et al.* (2010) en el arrecife frontal en Discovery Bay (4,1 ind/m²), González-Gaviria y García-Urueña (2011) en el Parque Nacional Natural Tayrona (entre 0,04 y 1,16 ind/m²) y Rogers y Lorenzen (2016) en zonas de sustrato complejo y otras de bajo relieve en Curazao (3,35 ind/m²). En Islas Vírgenes se ha monitoreado la población desde 1984 hasta el 2011 y hay evidencias de una lenta recuperación de la especie (Levitan *et al.*, 2014) debido a que la densidad aumento de 0,08 ind/m² hasta 1,15 ind/m² en 2010. Sin embargo, esta continúa siendo baja con respecto a la de la zona de estudio. Las diferencias en las densidades podrían estar dadas a que las zonas muestreadas tienen hasta 6 y 7 m de profundidad, mientras que, el Oeste de Punta Matamoros presenta una profundidad menor a 2 m. Weil *et al.* (2005) plantearon que, antes de la mortalidad, distribuciones de erizos en arrecifes profundos fue probablemente el resultado de competencia intraespecífica en las poblaciones de la especie. Además, reforzando lo anterior, Carpenter (1990b) y Lessios (2016) plantearon que la especie se estaba recuperando en profundidades bajas.

Lacey *et al.* (2013) reportaron densidades similares a las de la zona de estudio en el Norte y Sur del arrecife frontal de la costa de Quintana Roo, México. Estas densidades en 2008 y

2009 oscilaron entre 3 y 5 ind/m² disminuyendo en 2010 y 2011 a menos de 1 ind/m². Las densidades encontradas en el arrecife trasero fueron hasta tres veces mayores a las de la zona de estudio (entre 7 y 16 ind/m²). Se ha demostrado que la especie es poco resistente a un régimen hidrodinámico fuerte (Hendler *et al.*, 1995 y Tuya *et al.*, 2007), por lo que el arrecife trasero le proporcionaría una mayor protección. Esto se corresponde con lo planteado por Weil *et al.* (2005), que encontraron que la densidad en los arrecifes cercanos a la costa era mayor que en los arrecifes expuestos. Lacey *et al.* (2013) explican que las mayores densidades en el arrecife trasero están dadas porque hay mayor complejidad estructural en comparación con el arrecife frontal. Por esto, las características de la zona podrían estar favoreciendo una recuperación exitosa de *D. antillarum*. Punta Matamoros, aunque no constituye un arrecife trasero, está protegido por una cresta arrecifal y por Punta Madruguilla que lo protegen de un régimen hidrodinámico fuerte, pero la complejidad del sustrato es baja; esta característica puede estar limitando el crecimiento de la población; por esto, las grandes agrupaciones de erizos serían la estrategia para contrarrestar la poca complejidad.

Un estudio realizado por Edmunds y Carpenter (2001) en la costa norte de Jamaica mostró densidades mayores a 5 ind/m² y, en algunas ubicaciones, podían llegar hasta 12 ind/m². De igual modo, otros estudios muestran densidades superiores a las encontradas en este estudio. La densidad media (1,46 ind/m²) reportada para la costa norte de Puerto Rico por Rodríguez- Barreras *et al.* (2014) es el doble a la encontrada en la zona de estudio durante el año de mayor abundancia. El hecho de que estas localidades presenten densidades mayores podría estar dado a que, según Lessios (2016), la mortalidad en masa fue independiente de la densidad, por lo tanto, en los lugares donde la población inicial fue grande, la probabilidad de que quedaran más individuos pasado el evento, es mayor.

En Cuba los datos son escasos, no obstante, los resultados obtenidos muestran densidades similares o inferiores a las encontradas en este estudio. Del total de datos obtenidos por Martín-Blanco *et al.* (2010) en las crestas arrecifales durante los tres años de muestreo, 13 valores mostraron densidades menores a 0,52 ind/m² (densidad encontrada en la zona de estudio durante el año 2016) con rangos entre 0,013-0,41 ind/m² y 15 valores superaron esta densidad con rangos de abundancia entre 0,597-2,183 ind/m². Lo cual podría indicar que la población de *D. antillarum* en la zona de estudio durante el 2016 se haya encontrado en un estado similar a la de la población de dicho archipiélago durante el 2005. En el caso de las zonas profundas, cinco pendientes, de los 48 registros durante los tres muestreos, mostraron

densidades superiores a la mínima encontrada en la zona de estudio con valores máximos de 0,133 ind/m², mientras que los restantes no superaban el valor de 0,52 ind/m². Esto refuerza el planteamiento de que las poblaciones de *D. antillarum* se están recuperando en bajas profundidades.

Se han reportado resultados similares a los del presente estudio en diferentes lugares del archipiélago cubano. Caballero *et al.* (2009) registraron en las crestas del Noroeste y Noreste de la provincia de La Habana 0,40 ind/m². Alcolado *et al.* (2009) registraron un promedio de 0,9 ind/m² en el 2007 en el conjunto de crestas del Sur y Este del Golfo de Batabanó. En el 2012, Alcolado *et al.* (2013) reportaron para el tramo Norte del Este del golfo de Batabanó densidades más altas a las encontradas anteriormente (hasta 3,42 ind/m² en la Cresta de faro Cazonas); aunque en el tramo Sur las densidades eran más bajas (0,45 ind/m² en la Cresta de cayo Diego Pérez) y equivalentes a las de la zona de estudio. La baja densidad es debido a que esta zona ha sufrido un proceso de aplanamiento y una estructura compleja del sustrato es un requisito importante para el establecimiento de la especie (Tuya *et al.*, 2004).

En Rincón de Guanabo también se han encontrado densidades en el mismo orden de magnitud a las de la zona de estudio. Entre 2000 y 2002 se informaron densidades de 0,23 ind/m² (Castellanos-Iglesias *et al.*, 2004), en 2004 se encontró 0,35 ind/m² (Caballero *et al.*, 2005), entre 2006- 2008 Perera-Pérez (2008) reportó 0,55 ind/m² y en el 2015 Hernández-Delgado *et al.* (2017) encontraron densidades más bajas a las anteriores (0,1 ind/m²). En Playa Baracoa se han reportado densidades más altas, 1,3 ind/m² (Perera-Pérez, 2008) y 1,4 ind/m² (Hernández-Delgado *et al.*, 2017). En la barrera de coral de los Bajos de Sancho Pardo también se han informado de densidades superiores, de hasta 2,5 ind/m² (Caballero y Alcolado, 2011).

En otros lugares la especie ha estado prácticamente ausente, por ejemplo: arrecifes de la Bahía de Cochinos y arrecifes de la costa de Cienfuegos – Guajimico (Caballero *et al.*, 2012). En Guanahacabibes se observaron en baja densidad en áreas del arrecife y generalmente asociados a fondos con pavimento y arena (de la Guardia *et al.*, 2004b). En los arrecifes de los Cayos de San Felipe los juveniles y adultos fueron observados en manglares y pastos con baja frecuencia (de la Guardia *et al.*, 2018). En Punta Francés los ejemplares de *Diadema antillarum* fueron observados de forma esporádica en la zona de manglares y en muy raras ocasiones en la zona de arrecifes (de la Guardia *et al.*, 2004a). En

Cayo Levisa se encontraron solamente 8 individuos: en el veril uno, en los cabezos dos y en la cresta cinco (de la Guardia *et al.*, 2006).

La disminución significativa de la densidad de individuos adultos de la población de *D. antillarum* en el área de estudio puede explicarse por múltiples factores, no necesariamente excluyentes. Entre estas causas se puede citar la depredación, eventos naturales extremos (Tormentas locales severas, huracán Irma, frentes fríos), muerte natural, muerte por la enfermedad debido a un sistema inmune comprometido y migración a áreas cercanas que brinden mejores recursos. Otra causa posible podría ser la eliminación del área por provocar perjuicio a los buceadores, debido a que sus espinas penetran fácilmente en la piel humana y transfieren desechos orgánicos y bacterias en la herida causando dolor intenso e infección (Hendler *et al.*, 1995) y esta zona es utilizada con fines turísticos.

La depredación es un factor que ejerce un fuerte efecto sobre la estructura de la población (Rodríguez-Barreras, 2015). En el área, la densidad de peces de gran talla no es alta debido a la poca profundidad y a la alta presión turística y pesquera. No obstante, se han observado especies de peces de la familia Labridae y la langosta espinosa *Panulirus argus* (en baja densidad) ambas especies documentadas como depredadoras de *D. antillarum* (Serafy, 1979 y Levitan y Genovese, 1989). En el último muestreo, año donde hubo una menor densidad, se observó la especie *Oreaster reticulatus*, estrella de mar omnívora que, aunque no hay evidencias de que constituya un depredador de *D. antillarum*, se alimenta de otros equinodermos como *Tripneustes ventricosus*, *Lytechinus variegatus* y *Eucidaris tribuloides* (Wulff, 1995 citado por Martín *et al.*, 2001); por lo que se podría esperar que esta especie ejerza control sobre los individuos de tallas pequeñas.

En septiembre de 2017 pasó por la costa Norte del Archipiélago el huracán Irma con categoría 5. Este evento transcurrió pasado el segundo muestreo donde la densidad promedio de la especie ya había disminuido en un orden de magnitud y entre los años 2017 y 2018 no hubo diferencias significativas. No obstante, las consecuencias del huracán como el aumento de la temperatura de mar y las precipitaciones (factores que afectan la dinámica de la población) (Lugo-Ascorbe, 2004 y Williams *et al.*, 2009), las fuertes corrientes hidrodinámicas, a las cuales *D. antillarum* es poco resistente (Tuya *et al.*, 2007) y el arrastre de escombros y sedimentos probablemente hayan contribuido a que en el próximo año la densidad fuera más baja.

Los adultos de *D. antillarum* (> 4 cm) son severamente afectados por el patógeno que causó la mortalidad, incluso más que los juveniles (Hunte *et al.*, 1986). Beck *et al.* (2014) encontraron que su sistema inmune está comprometido, se esperaría que los sobrevivientes heredaran genes resistentes al patógeno, pero se han observado síntomas de la enfermedad en otras poblaciones después de 1983, entonces es poco probable que haya habido tal selección. Debido a que la testa de la especie es delgada y frágil, los restos permanecen intactos por un corto período de tiempo después de morir el erizo (Hendler *et al.*, 1995) por lo que sería difícil identificar si el patógeno continua presente y afectando a las poblaciones del Caribe.

Otra causa puede ser la migración a áreas cercanas con mejores características en cuanto a refugio. Como se ha explicado anteriormente, una estructura compleja del hábitat es un factor fundamental para el establecimiento de la especie. La complejidad del sustrato del área de estudio es baja, por tanto, no brinda refugio suficiente para los individuos de la población, por lo que al sobrepasar la capacidad de carga del sitio podría ser que la especie haya migrado a áreas cercanas en busca de mejores condiciones. Durante el 2016, observaciones en zonas aledañas no mostraron abundancias notables de la especie; sin embargo, durante el 2018 la abundancia en el Guanál (formación arrecifal localizada al Oeste de área) y en Punta Madruguilla (al Norte del área) fue alta (Arias-Barreto, inédito). *D. antillarum* es un erizo altamente móvil y puede seleccionar activamente hábitats favorables en la escala de decenas de cientos de metros (Lessios *et al.*, 2001b y Lessios, 2016). Además, pasa la mayor parte del tiempo viviendo en las grietas durante el día para evitar la caza diurna de los depredadores; es acertada la hipótesis de que abandone las áreas que carecen de refugio si se percibe un riesgo de depredación (Carpenter, 1984). Rogers y Lorensen (2016) demostraron que la complejidad de sustrato es, por encima de otras características del ecosistema, el factor más importante para la supervivencia y persistencia de la especie. Estos encontraron que, en los arrecifes de Curazao, los hábitats estructuralmente complejos no ofrecían ninguna otra característica favorable en comparación con los hábitats de bajo relieve; no hubo diferencia en crecimiento de césped de algas, abundancia de peces herbívoros, cobertura de macroalgas o abundancia de depredadores. El resultado refuerza la importancia de la complejidad estructural para la recuperación de *D. antillarum*, cuando todo lo demás es similar.

5.2 Estructura etaria de la población de *Diadema antillarum*

Las distribuciones de frecuencias de las clases etarias de este estudio, no se corresponden con las estructuras registradas antes del evento de mortalidad. Carpenter (1990b) documentó la estructura de una población en St. Croix, a diferentes profundidades, durante los años 1983 y 1984 (previo al evento de mortalidad en masa en este lugar). En esta población de forma general existe un predominio de individuos de tallas medianas (entre 3 y 6 cm de diámetro de la testa); mientras que, en la población de Punta Matamoros durante el 2016 existe un predominio de individuos de grandes tallas (entre 7 y 9 cm) y en los años 2017 y 2018 el mayor por ciento corresponde a individuos de menos de 4 cm. Las diferencias podrían estar dadas a que la densidad media reportada por el autor es de 13,4 ind/m², se ha demostrado que la especie tiene la capacidad de reducir el diámetro de la testa en condiciones de estrés cuando la disponibilidad de alimento es limitada debido a las altas densidades (Hendler *et al.*, 1995). Sin embargo, aunque las diferencias en las distribuciones de frecuencia de tamaño antes e inmediatamente después de la mortalidad en masa no fueron estadísticamente significativas, la estructura descrita para la población posterior al evento de mortalidad refleja individuos de grandes tallas y un reclutamiento pobre (Carpenter, 1990b). Una explicación para la ausencia de un pico post-mortalidad en el reclutamiento es la relación entre el evento y el pico de desove de la especie. Si la población paterna muriera antes de los picos de desove estacional no habría larvas disponibles para el asentamiento (Carpenter, *op. cit.*).

En Curazao existen reportes de la estructura de talla de la población en 1975 y 1983 (Debrot y Nagelkerken, 2006). Cuatro de los cinco sitios muestreados presentaron individuos de menos de 6 cm de diámetro de la testa. Esto se corresponde con lo informado por Carpenter (1990b). Debrot y Nagelkerken (2006) en el 2002 muestrearon uno de los sitios del año 1975, el cual mostró una distribución similar a la de la zona de estudio durante el año 2016, individuos de tallas grandes (entre 5 y 10 cm) y pocos juveniles (< 4 cm).

La distribución de frecuencias en la zona de estudio son contrarias a las encontradas por Chiappone *et al.* (2013) en los Cayos de la Florida en el periodo de 1999 al 2011. Las tallas encontradas por los autores entre los años 1999 al 2007 se corresponden con la de los años 2017 y 2018 de este estudio y las de los años 2008 al 2011 son similares a las del 2016. El tamaño de los individuos en los Cayos de la Florida mostró tendencias crecientes significativas desde 1999 hasta 2011. Estos resultados manifiestan una recuperación actual

detectable pero limitada, especialmente relacionada con densidad, a pesar de que los tamaños medios y máximos presentes en la población son similares a los valores reportados a principios de la década de 1990 (Chiappone *et al.*, 2013). De igual forma, la del año 2016 es similar a las reportadas por Carpenter y Edmunds (2006) para Barbados, Bonaire y Grenada, por Rodríguez-Barreras (2015) para los arrecifes Cerro Gordo, Luquillo y Melones de Puerto Rico y por Myhre y Acevedo-Gutiérrez (2007) para el Refugio de Fauna Gandoca-Manzanillo en Costa Rica. Las de los años 2017 y 2018 se corresponden con las informadas para Belize, St. Croix y Port Antonio (Carpenter y Edmunds, 2006). En Cuba, las estructuras encontradas por Martín-Blanco *et al.* (2010) en las crestas arrecifales de Jardines de la Reina se parecen, en casi su totalidad (7 de 10 crestas muestreadas), a las del año 2016 de la zona de estudio. Solo dos crestas, Horqueta y Cinco Balas, se corresponden con las del 2017 y 2018.

La estructura etaria del año 2016 muestra un reclutamiento alto cuatro años antes del muestreo y una alta supervivencia. Weil *et al.* (2005) plantearon que poblaciones con proporciones altas de erizos de tamaños similares podría indicar un reclutamiento exitoso de un evento reproductivo en particular. Además, sugiere una población con un reclutamiento constante que tiene al menos siete años de edad. El estado de agregación de la población en este momento posiblemente tuvo un efecto beneficioso, durante el período de desove, al asegurar una fertilización más exitosa (Bauer, 1976). En este año hubo pobre reclutamiento, sin embargo, en los próximos dos años se manifiesta un reclutamiento alto y constante, aunque la supervivencia parece estar limitada por las condiciones del lugar o por factores como la mortalidad posterior al asentamiento, depredación o la competencia interespecífica (Levitan, 1988a y Lessios, 1988). Las clases adultas, durante el 2017 y 2018, fueron poco frecuentes. Las causas probables coinciden con las explicadas para la disminución de la densidad en el área.

El predominio de juveniles en los dos últimos años, a pesar de la baja frecuencia de adultos, podría estar dado por dos razones. En primer lugar, por la migración de los individuos adultos a zonas cercanas o porque las larvas provengan de otras poblaciones. Chandler (2016) demostró, con la utilización de marcadores moleculares, que no existen diferencias significativas entre las poblaciones de *D. antillarum* de la Florida. Además, la retención de reclutas puede estar favorecida por la disminución de los adultos; por la mayor disponibilidad de refugio y de alimento. No obstante, dicha disminución produjo el aumento de la cobertura de macroalgas carnosas. Esto podría afectar el asentamiento por la disminución de sustratos

rocosos libre de algas filamentosas, las cuales afectan la fertilización y supervivencia de las larvas (Pennington, 1985 y Hay y Fenical, 1988). Por otra parte, se considera que la fecundidad de *Diadema antillarum* es denso-dependiente, ya que la baja densidad de población y el aumento de la distancia entre los individuos reduce el éxito de la fertilización (Lessios, 2016 y Rogers y Lorensen, 2016). Por esto, se hace necesario continuar monitoreando la población para evaluar el efecto de la disminución de individuos adultos en el reclutamiento de la especie.

5.3 Relación entre la densidad de *D. antillarum* y la cobertura de macroalgas

Antes del evento de mortalidad, las comunidades de algas pastadas por *D. antillarum* estaban dominadas por microalgas unicelulares y macroalgas filamentosas, conocidas como “turf” (Carpenter, 1986 y Hackney *et al.*, 1989). Las disminuciones en la abundancia de estas y de las algas costrosas, acompañado con el aumento en el porcentaje de cobertura de macroalgas, apoya la hipótesis de que el pastoreo por *D. antillarum* controla la abundancia de especies de macroalgas (Carpenter, 1986).

Datos obtenidos por Carpenter (1990a) demuestran que, en varios arrecifes en el Caribe y el Pacífico, la herbivoría intensa limita los tipos de especies de algas que pueden persistir en los hábitats de arrecifes poco profundos para aquellas especies que poseen tasas de crecimiento rápido o aquellas que exhiben resistencia (cortezas) a la herbivoría. Entonces, si se reduce la herbivoría, las especies de macroalgas pueden establecerse y aumentar en abundancia al superar a las demás. Sammarco (1982), reforzando lo anterior, realizó experimentos de exclusión de erizos y la estructura de la comunidad de algas presentó cambios cualitativamente similares a los documentados posterior a la mortalidad. Por otra parte, el pastoreo del erizo de mar promueve el reclutamiento y la supervivencia de los corales al crear rugosidad a pequeña escala y microhábitats para el asentamiento (Carleton y Sammarco, 1987), además de aumentar la cobertura de algas costrosas coralinas que puede servir como señal de asentamiento para larvas de coral (Morse *et al.*, 1988). De acuerdo con lo anterior, Edmunds y Carpenter (2001) e Idjadi *et al.* (2010) encontraron, en varios arrecifes del Caribe, que las altas densidades de *D. antillarum* se correlacionaban positivamente con la densidad y el tamaño de los géneros de coral *Agaricia* y *Porites*.

Los resultados de la actividad de pastoreo de *D. antillarum* como el principal determinante de la distribución y biomasa de macroalgas carnosas de este estudio concuerdan con los

reportados para los arrecifes del Caribe. En Jamaica se informó aumentos en el porcentaje de cobertura de algas del 30,7% al 72,3% en solo cuatro meses (Liddell y Ohlhorst, 1986) y, en Barbados, las tasas de bioerosión y producción de sedimentos se redujeron significativamente (Hunte *et al.*, 1986), especialmente donde las densidades eran muy altas antes de la mortalidad. En Curazao aumentó el 30% en la cobertura de algas (Ruyter van Steveninck y Bak, 1986) y en Saint John (Islas Vírgenes) de 61,6% a 75,9% en dos veranos después de la mortalidad (Levitan, 1988b).

Investigaciones recientes también demuestran que *D. antillarum* constituye el principal herbívoro de los arrecifes. Alves *et al.* (2003) realizaron un experimento en la Isla Madeira para determinar la cobertura de macroalgas con y sin la presencia de *D. antillarum* (actualmente *D. africanum* (Rodríguez *et al.*, 2013). Los autores obtuvieron diferencias significativas entre las jaulas control y las que excluían a la especie (las jaulas cerradas presentaron mayor por ciento de cobertura). Myhre y Acevedo-Gutiérrez (2007) informaron que a una densidad de 0,4 ind/m² la cobertura de macroalgas no superaba el 40%. Este resultado coincide con lo encontrado en la zona de estudio, a pesar de que la densidad efectiva para la remoción de algas se plantea que debe ser mayor a 2 ind/m² (CARICOMP, 2000 y Steiner y Williams, 2006). En Cuba, un estudio realizado en el litoral de La Habana mostró que cuando las densidades del erizo eran mayores (en las crestas arrecifales) la cobertura de algas carnosas era menor en comparación con las zonas de menor densidad (arrecifes frontales), mientras que la cobertura de césped algal, algas costrosas y algas calcáreas era mayor (Caballero *et al.*, 2009). Así mismo, en Jardines de la Reina las crestas arrecifales (mayor densidad de *D. antillarum*) presentaron coberturas de *turf* y algas costrosas significativamente mayores a las de las algas frondosas y en las pendientes, zonas de menor densidad, dominaron las macroalgas (Martín-Blanco *et al.*, 2010).

De forma general, en la población del Oeste de Punta Matamoros la densidad de individuos adultos disminuyó significativamente de 2016 a 2018, mientras que la densidad de juveniles aumento, aunque no significativa estadísticamente. Esto se refleja en las distribuciones de frecuencias de clases etarias de los tres años, donde de un año al siguiente se pierde una categoría etaria y se incrementa el por ciento de representación de los juveniles. Además, dicha disminución se reflejó en la disminución del tamaño y la cantidad de agrupaciones de erizos. Por último, estos resultados demuestran que *D. antillarum* es el principal controlador

de macroalgas carnosas de los arrecifes coralinos, lo que se observa a densidades iguales o superiores de 0,5 ind/m².

6. Conclusiones

1. Punta Matamoras posee una población de *Diadema antillarum* que ha sufrido una reducción de su densidad en los últimos tres años no asociada al paso del huracán Irma.
2. La distribución espacial de la especie pasó de un patrón fuertemente agregado a regular y el tamaño de los grupos disminuyó al mismo tiempo que la densidad reflejando una relación directa entre estas y la disponibilidad de refugios.
3. La estructura de la población cambió a partir de la disminución de la densidad, de un predominio notable de individuos adultos, a predominio de individuos menores de un año.
4. En la zona de estudios se mantiene *D. antillarum* como la especie herbívora principal, el efecto de esta es apreciable a partir de densidades de 0,5 ind/m².

7. Recomendaciones

- Continuar el monitoreo de la densidad y estructura de la población en Matamoros y extenderlo a otras zonas cercanas de la región para comprobar el estado general en la cayería Noreste de Villa Clara. Incluir en los estudios la abundancia de depredadores, para conocer que influencia pueden estar teniendo sobre la estructura de la población; y la cobertura coralina y la abundancia de reclutas para comprobar su efecto sobre los arrecifes.
- Poner en conocimiento de las autoridades ambientales de la provincia así como del “Grupo de Medio Ambiente” de Gaviota y de la dirección del Hotel Buenavista para que se tomen medidas para la protección de la localidad.

8. Referencias bibliográficas

- Alcolado, P. M., Caballero, H., Lara, A., Rey-Villiers, N., Lugioyo, G. M., Alcolado-Prieto, P., Castellanos, S., Perera, S., y García-Rodríguez, A. (2013) Resiliencia en crestas de arrecifes coralinos del este del Golfo de Batabanó, Cuba, y factores determinantes probables. *Serie Oceanológica*. 49-75.
- Alcolado, P. M., Hernández-Muñoz, D., Caballero, H., Busutil, L., Perera, S., y Hidalgo, G. (2009) Efectos de un inusual período de alta frecuencia de huracanes sobre el bentos de arrecifes coralinos. *Rev. Mar. y Cost.* 1: 73-93.
- Alcolado, P. M., Morgan, I. E., Kramer, P. A., Ginsburg, R. N., Blanchon, P., De la Guardia, E., Kosminin, V., González, S., y Hernández, M. (2010) Condición de arrecifes remotos en el suroeste de Cuba. *Ciencias Marinas*. 36(2): 179-197.
- Alves, F. M. A., Chícharo, L. M., Serrão, E., y D. Abreu, A. (2003) Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina*. 67(3): 307-311.
- Alzugaray, M. R. (2004) *Caracterización del arrecife coralino costero de Playa Baracoa*. Universidad de La Habana.
- Andreawartha, H. G., y Birch, L. C. (1954) *The Distribution and Abundance of animals*. Univ. Chicago Press.
- Arias-Barreto, R., Martín-Campillo, D., Rodríguez-Hernández, E., Armiñana-García, R., Fimia-Duarte, R., y Iannaccone, J. (2018) Characterization of the population of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* Philippi, 1845 (Echinodermata: Echinoidea) in the West of cayo Santa María, Villa Clara, Cuba. *Biotempo*. 15(1): 31-39.
- Arias, R., Martín, I., Quirós, A., Perdomo, M. E., y Rodríguez, E. (2010) *Contribución al conocimiento de la biodiversidad marina de la plataforma de Villa Clara. Biodiversidad de los principales hábitats marinos de Villa Clara*. Villa Clara.
- Aronson, R. B., y Precht, W. F. (2000) Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica. *Limnol. Oceanogr.* 45(1): 251-255.
- Bak, R. P. M., Carpay, M. J. E. J. E., y de Ruyter van Steveninck, E. D. (1984) Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Marine Ecology Progress Series*. 17: 105-108.
- Bauer, J. C. (1980) Observations on geographical variations in population density of the echinoid *Diadema antillarum* within the Western North Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 30: 509-515.
- Bauer, J. C. (1976) Growth, Aggregation and Maturation in the Echinoid, *Diadema antillarum*.

- Bulletin of Marine Science*. 26(2): 273-277.
- Bauer, John C, y Agerter, C. J. (1987) Isolation of Bacteria Pathogenic for the Sea Urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea). *Bulletin of Marine Science*. 40(1): 161-165.
- Beck, G., Miller, R., y Ebersole, J. (2014) Mass mortality and slow recovery of *Diadema antillarum*: Could compromised immunity be a factor? *Marine Biology*. 161: 1001-1013.
- Caballero, H., y Alcolado, P. M. (2011) Condición de arrecifes de coral sometidos a presiones naturales recientes: Bajos de Sancho Pardo, Cuba. *Rev. Mar. Cost.* 3: 51-65.
- Caballero, H., Alcolado, P. M., y Semidey, A. (2009) Condición de los arrecifes de coral frente a costas con asentamientos humanos y aportes terrígenos: el caso del Litoral Habanero, Cuba. *Rev. Mar. y Cost.* 1: 49-72.
- Caballero, H., Chevalier, P. P., Pérez, A., Cabrera, E., Villiers, N., Busutil, L., Alcolado, P. M., Fernández, A., Corrada, R., Pérez, A., Perera, S., Cobian, D., González, J., Vega, A., Varela, C., de la Nuez, D., y Piloto-Cubero, Y. (2012) *Diagnóstico de comunidades bióticas focales en arrecifes coralinos de Cuba dirigido a la afectación por huracanes*.
- Caballero, H., Rosales, D., y Alcalá, A. (2005) Estudio diagnóstico del arrecife coralino del Rincón de Guanabo, Ciudad de La Habana, Cuba. Corales, gorgonáceos y esponjas. *Rev. Invest. Mar.* 26(3): 207-217.
- CARICOMP (2000) Status and temporal trends at CARICOMP reef sites. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* 1: 325–330.
- Carleton, J. H., y Sammarco, P. W. (1987) Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bull. Mar. Sci.* 40: 85–98.
- Carpenter, R. C. (1986) Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol. Monogr.* 56: 345-363.
- Carpenter, R. C. (1990a) Invertebrate Predators and Grazers. 1-43.
- Carpenter, R. C. (1990b) Mass mortality of *Diadema antillarum*. *Marine Biology*. 104: 67-77.
- Carpenter, R. C., y Edmunds, P. J. (2006) Local and regional scale recovery of *Diadema* promotes recruitment of scleractinian corals. *Ecology Letters*. 9: 271-280.
- Carpenter, R. C. (1984) Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Marine Biology*. 82(1): 101-108.
- Carpenter, R. C. (1997) Invertebrate predators and grazers. En Birkeland, C. (Ed.), *Life and death of coral reefs*. pp. 198-229. New York: Chapman and Hall
- Castellanos-Iglesias, S., Lopeztegui-Castillo, A., y de la Guardia, E. (2004) Monitoreo reef

- check en el arrecife coralino “Rincón de Guanabo”, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 25(3): 219-230.
- Chandler, L. M. (2016) Genetic Differentiation Among Florida Populations of *Diadema antillarum*. *Spring Term*.
- Chiappone, M., Rutten, L. M., Miller, S. L., y Swanson, D. W. (2013) Recent trends (1999-2011) in population density and size of the echinoid *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Florida Scientist*. 76(1): 23-35.
- Dart, J. K. G. (1972) Echinoids, Algal Lawn and Coral Recolonization. *Nature* 239: 50.
- De la Guardia, E., Cobian, D., Martínez-Daranas, B., González-Díaz, P., Espinosa- Pantoja, L., Hernández- González, Z., Valderrama, P., García- López, L., y Arias- González, J. E. (2018) Componentes más comunes de la flora y la fauna marina del parque nacional Cayos de San Felipe, Cuba. *Revista de investigaciones marinas*. 38(1): 33-55.
- De la Guardia, E., González-Díaz, P., Valdivia, A., y González-Ontivero, O. (2006) Estructura y salud de la comunidad de corales en arrecifes de la zona de buceo de Cayo Levisa, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 27(3): 197-208.
- De la Guardia, E., Angulo, J., González-Sansón, G., Aguilar, C., y González-Díaz, P. (2004a) Biodiversidad en la zona de buceo del parque nacional de Punta Francés, Isla de la Juventud, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 25: 90-102.
- De la Guardia, E., Valdivia, A., y González- Díaz, P. (2004b) Estructura de comunidades bentónicas en la zona de buceo de María la Gorda, Ensenada de Corrientes, Sureste de la Península de Guanahacabibes, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 25(2): 103-111.
- Debrot, A. O., y Nagelkerken, I. (2006) Recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* in Curaçao (Netherlands Antilles) linked to lagoonal and wave sheltered shallow rocky habitats. *Bulletin of Marine Science*. 79(2): 415-424.
- Edmunds, P. J., y Carpenter, R. C. (2001) Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *PNAS*. 98(9): 5067-5071.
- Ginsburg, R. N., y Glynn, P. W. (1994) Summary of the colloquium and forum on global aspects of coral reefs. En Ginsburg, R. N. (Ed.), *Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History, 1993*. pp. 1–8. Miami: Florida: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science.
- González-Gaviria, F. T., 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. *Bol. Invest.*

Mar. Cost. 40(2): 401-417.

- Hackney, J. M., Carpenter, R. C., y Adey, W. H. (1989) Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. *Phycologia*. 28: 109-119.
- Haley, M. P., y Solandt, J. L. (2001) Population Fluctuations of the Sea Urchins *Diadema antillarum* and *Tripneustes ventricosus* at Discovery Bay, Jamaica: a Case of Biological Succession? *Caribbean Journal of Science*. 37(3): 239-245.
- Hay, M. E. (1984) Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: Are previous results typical? *Ecology*. 65: 446-454.
- Hay, M. E., y Fenical, W. (1988) Marine plant-herbivore interactions: The Ecology of Chemical Defense. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19: 111-145.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L., y Kier, P. M. (1995) *Sea Stars, sea urchins & Allies: Echinoderms of Florida & the Caribbean*.
- Hernández-Delgado, F., González-Díaz, S. P., y Ferrer-Rodríguez, V. M. (2017) Evaluación de *Acropora palmata* (Lamarck , 1816) y *Diadema antillarum* Philippi y Agassiz, 1863 en las crestas arrecifales de Playa Baracoa (Provincia Artemisa) y Rincón de Guanabo (Provincia La Habana), Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 37(2): 80-99.
- Herrera-López, G., Cruz-Reyes, A., Hernández, J. C. C., García, N., González-Lorenzo, G., Gil-Rodríguez, M. C. C., Brito, A., y Falcón, J. M. M. (2004) Alimentación y diversidad algal en la dieta del erizo *Diadema antillarum* en Tenerife, Islas Canarias. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 141: 129-141.
- Herrera-Moreno, A., Valdés-Muñoz, E., y Ibarzábal, D. (1981) Evaluación poblacional del erizo negro, *Diadema antillarum* Philippi, mediante un diseño de muestreo aleatorio estratificado, y algunos aspectos de su biología. *Ciencias Biológicas*. 6: 61-79.
- Hill, J., y Wilkinson, C. (2004) Methods for ecological monitoring of coral reefs. A resource for managers. Version 1. *Australia Institute of Marine Science and Reef Check*. 112.
- Hughes, T. P. (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of Caribbean coral reef. *Science*. 265: 1547-1551.
- Hughes, T. P., Graham, N. A. J., Jackson, J. B. C., Mumby, P. J., y Steneck, R. S. (2010) Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.* 25(11): 633-642.
- Hughes, T. P., Keller, B. D., Jackson, J. B. C., y Boyle, M. J. (1985) Mass mortality of the echinoid *Diadema antillarum* Philippi in Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 36: 377–384.
- Hunte, W., Cote, I., y Tomascik, T. (1986) On the dynamics of the mass mortality of *Diadema antillarum* in Barbados. *Coral Reefs*. 4: 135-139.

- Hunte, W., y Younglao, D. (1988) Recruitment and population recovery of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in Barbados. *Marine Biology*. 45: 109-119.
- Idjadi, J. A., Haring, R. N., y Precht, W. F. (2010) Recovery of the sea urchin *Diadema antillarum* promotes scleractinian coral growth and survivorship on shallow Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 403: 91-100.
- Jackson, J. (1997) Reefs since Columbus. *Coral Reefs*. 16: S23-S32.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., y Warner, R. R. (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*. 293(5530): 629-637.
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K., y Lam, V. (2014) *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012*. Gland, Suiza: Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN.
- Knowlton, N. (2004) Multiple «stable» states and the conservation of marine ecosystems. *Progress in Oceanography*. 60(2-4): 387-396.
- Lacey, E. A., Fourqurean, J. W., y Collado-Vides, L. (2013) Increased algal dominance despite presence of *Diadema antillarum* populations on a Caribbean coral reef. *Bulletin of Marine Science*. 89(2): 603-620.
- Lang, J., Marks, K., Kramer, P. A., Kramer, P. R., y Ginsburg, R. N. (2010) Agrra Protocols Version 5.4.
- Leber, K. M., Vaughan, D. E., y Moe, M. (2010) *Developing restoration methods to aid in recovery of a key herbivore, Diadema antillarum, on Florida coral reefs*. Sarasota, FL.
- Lessios, H. (1995) *Diadema antillarum* 10 years after mass mortality: still rare, despite help from a competitor. *Proc. R. Soc. Land. B* 259: 331-337.
- Lessios, H. (2016) The Great *Diadema antillarum* Die-Off: 30 Years Later. *Annual Review of Marine Science*. 8: 267-283.
- Lessios, H. A. (1981) Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *Biol. Ecol.* 50: 47-61.
- Lessios, H. A. (1988) Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panama. *Marine Biology*. 99: 515-526.
- Lessios, H. A. A., Robertson, D. R., y Cubit, J. D. (1984) Spread of *Diadema* Mass Mortality through the Caribbean. *Science*. 226(4672): 335-337.
- Lessios, H. A., Garrido, M. J., y Kessing, B. D. (2001a) Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proceedings of the Royal Society*

- of London. 268: 1-7.
- Lessios, H. A., Glynn, P. W., y Robertson, D. R. (1983) Mass Mortalities of Coral Reef Organisms. *Science*. 222.
- Lessios, H. A., Kessing, B. D., y Pearse, J. S. (2001b) Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*. 55(5): 955-975.
- Levitan, D. (1988a) Density- dependent size regulation and negative growth in the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Oecologia*. 76: 627-629.
- Levitan, D. R., Edmunds, P. J., y Levitan, K. E. (2014) What makes a species common ? No evidence of density - dependent recruitment or mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* after the 1983 – 1984 mass mortality. *Oecologia*. 175: 117-128.
- Levitan, D. R. (1992) Community Structure in Time Past: Influence of Human Fishing Pressure on Algal-Urchin Interactions. *Ecology*. 73: 1597.
- Levitan, D. R. (1988b) Algal-urchin biomass responses following mass mortality of *Diadema antillarum* Philippi at Saint John, U.S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 119(2): 167-178.
- Levitan, D. R. (1991) Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema* in response to food limitation. *Marine Biology*. 111: 431-435.
- Levitan, D. R., y Genovese, S. J. (1989) Substratum-dependent predator-prey dynamics: patch reefs as refuges from gastropod predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 130(2): 111-118.
- Liddell, D. y Ohlhorst, S. L. (1986) Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *Journal of Marine Biology and Ecology*. 95(351): 271-278.
- Lugo-Ascorbe, M. A. (2004) *Population status of the black sea urchin Diadema antillarum (Philippi) in La Parguera, Puerto Rico, 20 years after the mass mortality event*. University of Puerto Rico.
- Martín-Blanco, F., González-Sansón, G., Pina-Amargós, F., y Clero-Alonso, L. (2010) Abundance, distribution and size structure of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Diadematidae) in South Eastern Cuban coral reefs. *Rev. Biol. Trop.* 58(2): 663-676.
- Martín, A., Penchaszadeh, P., y Atienza, D. (2001) Densidad y hábitos alimentarios de *Oreaster reticulatus* (Linnaeus, 1758) (Echinodermata, Asteroidea) en praderas de fanerógamas marinas de Venezuela. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 17: 203-208.
- Miller, M. W., Kramer, K. L., Williams, S. M., Johnston, L., y Szmant, A. M. (2009)

- Assessment of current rates of *Diadema antillarum* larval settlement. *Coral Reefs*.
- Morse, D. E. N., Hooker, N., Morse, A. N. C., y Jensen, R. A. (1988) Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 116: 193–217.
- Mumby, P. J., Hedley, J. D., Zychaluk, K., Harborne, A. R., y Blackwell, P. G. (2006) Revisiting the catastrophic die-off of the urchin *Diadema antillarum* on Caribbean coral reefs: Fresh insights on resilience from a simulation model. *Ecological Modelling*. 196(1-2): 131-148.
- Myhre, S., y Acevedo-Gutiérrez, A. (2007) Recovery of sea urchin *Diadema antillarum* populations is correlated to increased coral and reduced macroalgal cover. *Marine Ecology Progress Series*. 329: 205-210.
- Ogden, J., y Carpenter, R. C. (1987) *Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (South Florida). Long-spined black sea urchin. Biological Report*. Washintong D.C.
- Pawson, D. L. (2007) Phylum Echinodermata. 764: 749-764.
- Pennington, J. T. (1985) The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *The Biological Bulletin*. 169(2): 417-430.
- Perera-Pérez, O. (2008) *Estimación de indicadores ecológicos en dos poblaciones de Acropora palmata (Cnidaria: Scleractinia) del litoral norte de las provincias Habaneras*. Universidad de La Habana.
- Pérez-García, J. O., González-Day, M., y Rodríguez-González, J. L. (1990) Geomorfología submarina. En García, J. O. P. et al. (Ed.), *Estudio de los grupos insulares y zonas litorales del archipiélago cubano con fines turísticos. Cayos Francés, Cobo, Las Brujas, Ensenachos y Santa María*. pp. 8-13.
- Piloto- Cubero, Y. (2005) *Estructura de la población de Acropora palmata (Cnidaria; Scleractinia) dentro del arrecife de Playa Baracoa, litoral habanero, Cuba*. Universidad de La Habana.
- Pitney Bowes Software, I. (2015) Mapinfo.
- Precht, L. L., y Precht, W. F. (2015) The sea urchin *Diadema antillarum* – keystone herbivore or redundant species? *PeerJ PrePrints*. 3.
- Randall, J. E., Schroeder, R. E., y Starck II, W. A. (1964) Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribbean Journal of Science*. 4(2-3): 421-433.
- Rodríguez- Barreras, R., Pérez, M. E., Mercado-molina, A. E., Williams, S. M., y Sabat, A. M.

- (2014) Higher population densities of the sea urchin *Diadema antillarum* linked to wave sheltered areas in north Puerto Rico Archipelago. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- Rodríguez-Barreras, R. (2015) *Current status of the sea urchin Diadema antillarum in Puerto Rico*. University of Puerto Rico.
- Rodríguez-Barreras, R., Pérez, M. E., Mercado-Molina, A. E., y Sabat, A. M. (2015) Arrested recovery of *Diadema antillarum* population: Survival or recruitment limitation? *Estuarine, Coastal and Shelf Science journal*. 163: 167-174.
- Rodríguez, A., Hernández, J. C., Clemente, S., y Coppard, S. E. (2013) A new species of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea: Diadematidae) from the eastern Atlantic Ocean and a neotype designation of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845). *Zootaxa*. 3636(1): 144-170.
- Rogers, A., y Lorenzen, K. (2016) Does slow and variable recovery of *Diadema antillarum* on Caribbean fore-reefs reflect density-dependent habitat selection? *Frontiers in Marine Science*. 3: 63.
- Ruyter van Steveninck, E. D. y Bak, R. P. M. (1986) Changes in abundance of coral-reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34: 87-94.
- Sammarco, P. W. (1982) Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65: 83-105.
- Schutte, V. G. W., Selig, E. R., y Bruno, J. F. (2010) Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*. 402: 115-122.
- Serafy, K. (1979) Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). *Memoirs of the Hourglass cruises*. V(III): 1-120.
- Siegel, S., y Castellan, N. J. (1988) *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. (4ta Edición). Trillas.
- Statsoft, I. (2014) STATISTICA (Data Analysis Software System).
- Steiner, S. C. C., y Williams, S. M. (2006) The density and size distribution of *Diadema antillarum* in Dominica (Lesser Antilles): 2001 – 2004. *Marine Biology*. 149: 1071-1078.
- Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortigas- Borges, L., y Haroun, R. J. (2007) Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces. *Estuarine Coastal Shelf Science*. 73: 481-488.

- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., y Haroun, R. J. (2004) Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia*. 519(1): 211-214.
- Vermeij, M. J. A., Debrot, A. O., Van Der Hal, N., Bakker, J., y Bak, R. P. M. (2010) Increased recruitment rates indicate recovering populations of the sea urchin *Diadema antillarum* on Curaçao. *Bulletin of Marine Science*. 86(3): 719-725.
- Weil, E., Losada, F., y Bone, D. (1984) Spatial variations in density and size of the echinoid *Diadema antillarum* Philippi on some Venezuelan coral reefs. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 54: 73-82.
- Weil, E., Torres, J. L., y Ashton, M. (2005) Population characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. *Rev. Biol. Trop.* 53: 219-232.
- Williams, S. M., García- Sais, J. R., y Capella, J. (2009) Temporal variation of early larval stages of the long-spined sea urchin *Diadema antillaum* in La Parguera, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*. 45(1): 110-117.
- Williams, S. M., Yoshioka, P. M., y García- Sais, J. R. (2010) Recruitment pattern of *Diadema antillarum* in La Parguera , Puerto Rico. *Coral Reefs*. 29: 809-812.