

ARTICULO ORIGINAL

Características poblacionales de *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) (Echinoidea: Diadematidae) en arrecifes de la región noroccidental Cuba

Population characteristics of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) (Echinoidea: Diadematidae) in reef crests of the northwestern region of Cuba

Patricia González-Díaz^{1,2}
Jennifer Suárez Ramos¹

¹ Centro de Investigaciones Marinas,
Universidad de La Habana, Cuba

² International Chair for Coastal and
Marine Studies, Harte Research
Institute for Gulf of Mexico
Studies, Texas A&M University-
Corpus Christi, Corpus Christi,
Texas, USA

Autor por correspondencia:
patrig75@yahoo.es

OPEN ACCESS

Distribuido por:
Creative Commons Atribución-
NoComercial 4.0 Internacional
(CC BY-NC 4.0)

Resumen

Diadema antillarum es considerada como el principal invertebrado herbívoro de los arrecifes de coral del Caribe. Debido a la significación que representa esta especie, en esta investigación se evaluaron indicadores poblacionales de la misma en las crestas arrecifales de playa Baracoa y Rincón de Guanabo, costa noroccidental de Cuba. Los muestreos se realizaron en enero-marzo de 2021. Se estimó la densidad media, diámetro medio de la testa, porcentaje de juveniles y adultos, de agregaciones y albinismo de *D. antillarum* para cada cresta. Las variables fueron evaluadas utilizando un transecto de banda de 10 m de largo por 1 m de ancho. La densidad media de *D. antillarum* en playa Baracoa (19.28 ± 14.40 ind./10 m²) fue superior al valor reportado en Rincón de Guanabo (0.78 ± 0.43 ind./10 m²) y en algunos arrecifes del Caribe. En playa Baracoa el porcentaje de individuos adultos representa el 95.25 % del total. El diámetro medio de *D. antillarum* en playa Baracoa (5.53 ± 1.76 cm) y Rincón de Guanabo (3.05 ± 1.56 cm) resultó ser inferior al reportado en algunos arrecifes del Caribe. En playa Baracoa se encontraron 148 agregaciones y 40 individuos albinos. El número bajo de individuos en el Rincón de Guanabo (47) ha generado varias hipótesis que necesitaran ser corroboradas en el futuro. No se encontró evidencia de la pandemia que sufre *D. antillarum* en el Caribe, lo cual se considera un indicador positivo. Se recomienda evaluar el manejo (restauración) de la especie en la cresta del Rincón de Guanabo.

Palabras clave: albinismo, conducta, crestas de arrecifes, erizo negro de espinas largas, herbivoría.

Abstract

Diadema antillarum is considered the main herbivorous invertebrate of Caribbean coral reefs. Due to the significance of this specie for coral reefs, our research focused on evaluating ecological indicators of *D. antillarum* in the reef crests of Baracoa beach and Rincón de Guanabo on the northwestern coast of Cuba. The study was conducted bet-

ween January and March of 2021. We assessed the mean density, test mean diameter, percentage of juveniles and adults, aggregations, and instances of albinism in *D. antillarum* for each crest. These variables were measured using a 10-m-long and 1-m-wide belt transect. The mean density of *D. antillarum* in Baracoa beach (19.28 ± 14.40 ind./ 10 m^2) was higher than that in Rincón de Guanabo (0.78 ± 0.43 ind./ 10 m^2) and other Caribbean reefs. In Baracoa beach, adults accounted 95.25 % of the total individuals found in this crest. The mean diameter of *D. antillarum* in Baracoa beach (5.53 ± 1.76 cm) and Rincón de Guanabo (3.05 ± 1.56 cm) was lower than that observed in other Caribbean reefs. In Baracoa beach, we identified 148 aggregations and 40 individuals with albinism. The low number (47) of *D. antillarum* individuals in Rincón de Guanabo generates new hypothesis that have to be tested in the future. No evidence of the pandemic affecting *D. antillarum* in the Caribbean was found, which is considered a positive indicator. It is recommended to evaluate management (restoration) for the species in the Rincón de Guanabo crest.

Keywords: albinism, behaviour, reef's crests, black sea urchin with long spines, herbivory .

Introducción

Los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas más complejos que existen en la naturaleza (Brandl *et al.*, 2019; Cramer *et al.*, 2021). Estos poseen gran importancia por sostener una elevada productividad primaria y diversidad de especies, llegando a ser considerados como el ecosistema de mayor biodiversidad marina (Weil & Rogers, 2011; Mumby *et al.*, 2014; Brandl *et al.*, 2019). Además, constituyen barreras de protección para las comunidades costeras y son importantes en el sostenimiento de la pesca y del turismo (Harris *et al.*, 2018; Reguero *et al.*, 2021; Sully *et al.*, 2022). Se estima que solo los arrecifes de coral del Caribe aportan entre 3.1 y 4.6 billones de dólares anualmente, debido a las actividades pesqueras, turismo y protección de las costas (Diez *et al.*, 2019; Ruiz de Gauna *et al.*, 2021).

En las últimas décadas, los arrecifes de coral han sufrido descensos significativos con cambios en la composición, estructura y funcionalidad de las comunidades (Wilkinson, 2008; Jackson *et al.*, 2014; Sully *et al.*, 2022; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2023). Ello se debe a la sinergia de diversos factores de origen natural y humano, incluido el cambio climático, la contaminación y la sobrepesca (Ordoñez *et al.*, 2019; Graham *et al.*, 2020; Voolstra *et al.*, 2023). El blanqueamiento y las enfermedades de corales, la disminución de la abundancia de *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) y la consecuente proliferación de algas, también han afectado considerablemente a este ecosistema desde finales del siglo pasado (Alvarez-Filip *et al.*, 2019; Weiler *et al.*, 2019; Precht *et al.*, 2020).

El herbivorismo es un proceso fundamental en los arrecifes de coral que, según la abundancia y conducta de alimentación e intensidad de pastoreo de los organismos herbívoros, regula la composición y abundancia de diferentes especies de algas (Bonaldo *et al.*, 2014; Adam *et al.*, 2015; Sura *et al.*, 2021). El erizo negro de espinas largas, *D. antillarum*, es considerado el principal herbívoro invertebrado en los arrecifes del Caribe (Carpenter & Edmunds, 2006; Olmeda-Saldaña *et al.*, 2021; Vega & Hay, 2023). Esta especie sufrió la muerte casi total de sus poblaciones (pandemia o evento de mortalidad masiva) en el Atlántico Occidental Tropical durante los años 1983-1984 (Carpenter, 1990a; Lessios, 2016; Tuohy *et al.*, 2020). Ello desencadenó una sucesión de efectos negativos de gran trascendencia en la estructura de las comunidades de arrecifes de coral en algunas áreas del Caribe y en el margen este del Golfo de México (Carpenter, 1988; Lessios, 2016; Tuohy *et al.*, 2020). Con la disminución de la densidad poblacional de este herbívoro se favoreció la proliferación de macroalgas, las cuales fueron ganando en la competencia a los corales (Carpenter, 1990a; Hughes, 1994; Lessios, 2016).

En estudios realizados antes del año 2022 se reportaron signos de recuperación de *D. antillarum* en

algunos sitios del Atlántico occidental (Rodríguez-Barreras *et al.*, 2014; Onufryk *et al.*, 2018; Tuohy *et al.*, 2020). Sin embargo, a mediados de febrero de 2022 comenzaron a observarse agrupaciones de individuos de *D. antillarum* muertos en arrecifes del Atlántico Occidental Tropical, con signos de una posible enfermedad similar a la de los años 1980 (Hylkema *et al.*, 2023; Levitan *et al.*, 2023). Mediante el uso de patrones de detección microscópicos y moleculares, se demostró que un organismo ciliado del género *Philaster* es el agente causante de este nuevo evento de mortalidad masiva de *D. antillarum* en los arrecifes donde ha sido reportado (Hewson *et al.*, 2023).

En Cuba, no existen datos de cómo se comportaron las poblaciones de *D. antillarum* previo y durante el evento de mortalidad masiva (Martín *et al.*, 2011; Hernández-Delgado *et al.*, 2017). Debido a esta falta de información, no se ha podido determinar si la enfermedad afectó a esta especie en los arrecifes que bordean al archipiélago (Arias *et al.*, 2018; Delfín, 2018; Vicente, 2020). Además, son pocas las investigaciones donde se tienen en cuenta indicadores para evaluar la estructura poblacional y conducta de esta especie en Cuba (Arias *et al.*, 2018; Rodríguez, 2019).

La ciudad de La Habana posee en ambos márgenes (este y oeste) dos crestas arrecifales caracterizadas por un estado de conservación relativamente bueno (Hernández-Delgado *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2023). En el extremo oeste se encuentra la cresta del arrecife de playa Baracoa, provincia Artemisa. Este sitio es frecuentemente visitado por bañistas y está siendo sometido a una intensa actividad de pesca ilegal de sus recursos costeros (principalmente de tipo submarina) (Perera-Pérez *et al.*, 2012). En el extremo este se encuentra el Paisaje Natural Protegido Rincón de Guanabo. Su arrecife sirve como sustento a pobladores locales y externos, debido a la pesca comercial y furtiva (Castellanos *et al.*, 2004).

En estudios realizados en las crestas de playa Baracoa y Rincón de Guanabo, la densidad media de

D. antillarum se tuvo en cuenta como un indicador clave para evaluar la salud de este biotopo (Alzugaray, 2004; Caballero *et al.*, 2009; González, 2014; Ramos *et al.*, 2023). Sin embargo, no se han realizado investigaciones en las que se evalúe la composición por tallas, conducta y frecuencia de albinismo de esta especie en las crestas antes mencionadas. Estos indicadores permiten caracterizar de forma más integral las poblaciones de este equinodermo y, a la vez, profundizar en la variabilidad espacial de la especie. Es por ello que la presente investigación se propuso como objetivo: Evaluar indicadores poblacionales de *D. antillarum* en las crestas arrecifales de playa Baracoa y Rincón de Guanabo.

Materiales y Métodos

Descripción del área de estudio

La investigación se llevó a cabo en los arrecifes costeros de playa Baracoa (23°03'20'' N y 82°33'10'' W) y Rincón de Guanabo (23°10'23.63'' N y 82°05'57.46'' W) (Fig. 1), ambos en la costa noroccidental de Cuba y ubicados al oeste y este de La Habana, respectivamente. Playa Baracoa se ubica frente al poblado de Baracoa, perteneciente al municipio Bauta, provincia Artemisa, a 24 km de la ciudad de La Habana. La cresta arrecifal se extiende paralela a la línea de costa, a 250 m de esta aproximadamente, y posee una profundidad máxima de 2.50 m. A una distancia menor de 1 km al este de la cresta arrecifal, se encuentra la desembocadura del río Santa Ana, mientras que a la misma distancia al oeste se ubica una laguna interior (~280 m²), con formaciones de mangle y conexión al mar a través del río Baracoa (Perera-Pérez *et al.*, 2012).

El sitio ubicado al este de La Habana, Rincón de Guanabo, se localiza en el municipio Habana del Este, provincia La Habana. La cresta del Rincón de Guanabo tiene una extensión de 950 m, aproximadamente, y una elevación sobre el fondo de 1-3 m. Se extiende paralela a la costa y a una distancia, aproximada, de 800 m de la misma. Antes de dicho biotopo, se encuentra una laguna que alterna parches de arena y de pastos marinos.



Fig. 1. Localización de las crestas arrecifales de playa Baracoa y del Rincón de Guanabo. Además, se muestra la ubicación de las estaciones de muestreo de cada cresta.

Fig. 1. Location of reef crest of Baracoa beach and Rincón de Guanabo. Also, the map shows the location of simple stations in each crest.

Métodos de muestreo

El muestreo se llevó a cabo entre los meses de enero-marzo de 2021. La toma de datos se realizó en días consecutivos siempre que las condiciones climáticas lo permitieron. Ello no comprometió los objetivos de la investigación, ya que esta escala de tiempo no influye sobre las características poblacionales evaluadas. Cada sitio se visitó tantas veces como hiciera falta hasta

completar los tamaños de muestra requeridos para alcanzar el rigor deseado.

Debido a la poca profundidad del área de estudio, los muestreos se realizaron a través de buceo libre, utilizando equipo ligero. Dentro de cada cresta se establecieron seis estaciones de muestreo, teniendo en cuenta puntos de referencia en tierra y elementos del fondo marino (como rupturas que forman surcos cubiertos

de sedimentos). Para más detalles de las estaciones de muestreo se puede consultar el material suplementario (Supl. 1).

Para determinar la densidad de *D. antillarum*, se realizó un censo visual utilizando una modificación del transecto lineal definido por Loya (1972). Esta modificación consiste en utilizar un transecto de banda de 10 m de largo por 1 m de ancho (unidad de muestreo 10 m²), donde la orientación del ancho (siempre hacia el lado derecho) fue el mismo para todos los transectos del muestreo. Se ubicaron 10 transectos de banda en cada estación, siempre paralelos a la costa y en forma de pirámide acostada. Para ello se establecieron tres zonas según la exposición de la estación al oleaje: tres transectos en la región frontal (más expuesta al oleaje), cuatro en la región intermedia, y tres en la región trasera (menos expuesta al oleaje).

En cada transecto se evaluaron seis indicadores poblacionales relacionados con los individuos de *D. antillarum* encontrados: (1) estadio (juvenil o adulto), donde el carácter distintivo de los juveniles es la presencia de franjas blancas (perpendiculares al eje principal de crecimiento de la espina) discontinuas en las espinas (Hendler *et al.*, 1995); (2) el diámetro de la testa de cada individuo observado dentro de cada transecto; (3) clasificación según su conducta (agregado: agrupación de individuos cercanos dentro de un área de aproximadamente 1 m², o solitario); (4) número de individuos formando una agregación; (5) número de agregaciones por transecto; (6) presencia o no de albinismo (se distingue porque las espinas son totalmente blancas). Para medir el diámetro de la testa (*in situ*) de cada individuo se utilizó un pie de Rey milimetrado con un margen de error de 0.05 mm.

Como parte del diseño de la investigación, se llevó a cabo un muestreo piloto con el objetivo de conocer el tamaño de muestra necesario para: (1) conocer el número de individuos de *D. antillarum* a evaluar, para obtener un 10 % de precisión para la variable diámetro de la testa (recomendado por Zar (1996) y Underwood

(1992) como un porcentaje efectivo en las investigaciones ecológicas); (2) número de transectos necesarios para obtener un valor suficiente de la densidad. Al conocer el número de individuos, se calculó el tamaño de muestra utilizando la siguiente fórmula matemática (Zar, 1996):

$$n = (1,96^2) * (S)^2 / (M * 0,1)^2$$

Donde S es la desviación estándar y M la media de la muestra piloto.

El tamaño de muestra necesario fue de 43 individuos por estación. Además, con el resultado obtenido, se pudo comprobar que la cantidad de réplicas de transectos necesarias para alcanzar una buena precisión en los resultados es de 10 transectos por estación.

Procesamiento de los datos

Se determinó la densidad media (ind./10 m²) y la desviación estándar de *D. antillarum* para cada una de las crestas seleccionadas. Se calculó el porcentaje de individuos juveniles y adultos para cada cresta y estaciones de playa Baracoa. Se determinó el diámetro medio de la testa de *D. antillarum* en cada estación y para cada cresta, así como el diámetro medio de los juveniles y adultos para cada cresta. Para determinar la composición por tallas, cada individuo fue clasificado siguiendo los criterios de Miller *et al.* (2003): pequeño (< 4 cm), mediano (4-6 cm) y grande (> 6 cm). A partir de ello, se confeccionó un histograma de frecuencia para representar el porcentaje de individuos de *D. antillarum* pertenecientes a cada clase de tallas dentro de cada cresta.

Se determinó el porcentaje de individuos solitarios y agregados, el número medio de individuos por agregación y el porcentaje de individuos albinos y no albinos para cada cresta y estación de playa Baracoa. Debido a que se observaron muy pocos individuos en la cresta de Rincón de Guanabo, no fue posible determinar el porcentaje de individuos adultos, juveniles, albinos y no albinos por estaciones de dicha cresta. Por la misma

razón, tampoco se pudo evaluar el porcentaje de individuos agregados y solitarios, ni el número medio de individuos por agregación para cada una de las estaciones de esta localidad.

Se comprobó si los valores de densidad y diámetro medio cumplían con las premisas de normalidad y homogeneidad de varianza mediante las pruebas Shapiro-Wilk ($W = 0.80316$, $p = 2.624e^{-14}$) y Levene ($F = 61.644$, $p = 2.095e^{-12}$), respectivamente. Los datos no cumplieron con las premisas, por lo cual se decidió llevar a cabo los análisis mediante pruebas no paramétricas. Para determinar si existían diferencias significativas en cuanto a la densidad y diámetro de la testa de *D. antillarum* entre las crestas, se realizó la prueba U de Mann-Whitney.

Se realizó la prueba Kruskal-Wallis para comprobar si existían diferencias significativas en cuanto a la densidad de *D. antillarum* por estaciones y zonas de la cresta en playa Baracoa, y en cuanto al número medio de individuos por agregación y a la cantidad de agregaciones por estaciones. Debido a que la prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias significativas entre las zonas de dicha cresta en cuanto a la densidad, se decidió realizar una prueba de comparaciones múltiples Post-Hoc no paramétrica ([pairwise.wilcox.test] utilizando el método de corrección de significancia de Bonferroni) con el objetivo de determinar entre qué zonas existen diferencias significativas. Se realizó una prueba X^2 para conocer si existían diferencias significativas en cuanto al estadio (juvenil y adulto), conducta (agregado o solitario) y a la presencia de albinismo en *D. antillarum* entre las estaciones de playa Baracoa. Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas en el programa RStudio versión 1.1.456 (R Core Team, 2019), donde se tuvo en cuenta un nivel de significación de 0.05.

Resultados

Densidad de *D. antillarum*

En la cresta de playa Baracoa se encontró un total de 1 157 individuos de *D. antillarum*, mientras que en el

Rincón de Guanabo se registraron 47 individuos. La densidad media de *D. antillarum* en playa Baracoa fue de 19.28 ± 14.40 ind./10 m², mientras que en la cresta de Rincón de Guanabo fue de 0.78 ± 0.43 ind./10 m² (Fig. 2). El resultado de la prueba U de Mann Whitney mostró que existen diferencias significativas entre ambas crestas para la densidad de *D. antillarum* ($W = 3522$; $p < 2.2e^{-16}$).

En la cresta antes mencionada, se evidenció un gradiente de norte a sur en cuanto a la densidad media de *D. antillarum* por zonas, donde el valor superior se encontró en la zona frontal (25.31 ± 14.48 ind./10 m²), el valor medio en la zona intermedia (19.14 ± 14.64 ind./10 m²) y el valor inferior en la zona trasera (15.05 ± 14.64 ind./10 m²). La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias significativas entre las zonas de dicha cresta ($H = 12.50$; $p = 0.03$). Al realizar la prueba de comparaciones múltiples Post-Hoc, se comprobó que existen diferencias significativas entre la zona frontal y trasera ($p = 0.03$) de la cresta, mientras que la zona intermedia no mostró diferencias significativas con la zona frontal y trasera.

Estadio, diámetro medio y composición por tallas de *D. antillarum*

La cantidad de individuos juveniles y adultos de *D. antillarum* fue mayor en la cresta de playa Baracoa (55 y 1 102, respectivamente) que en el Rincón de Guanabo (38 juveniles y nueve adultos). En playa Baracoa, el porcentaje de adultos constituyó el 95.25 % del total. En la cresta de Rincón de Guanabo el porcentaje de juveniles (80.85 %) fue superior al registrado en playa Baracoa (4.75 %), mientras que el porcentaje de adultos representó el 19.15 % del total de individuos censados (Fig. 3). Los resultados de la prueba X^2 demostraron que entre ambas crestas existen diferencias significativas en la frecuencia de juveniles y adultos ($X^2 = 356.35$; $p < 2.2e^{-16}$).

Del total de individuos juveniles de *D. antillarum* encontrados por cada estación de playa Baracoa, el

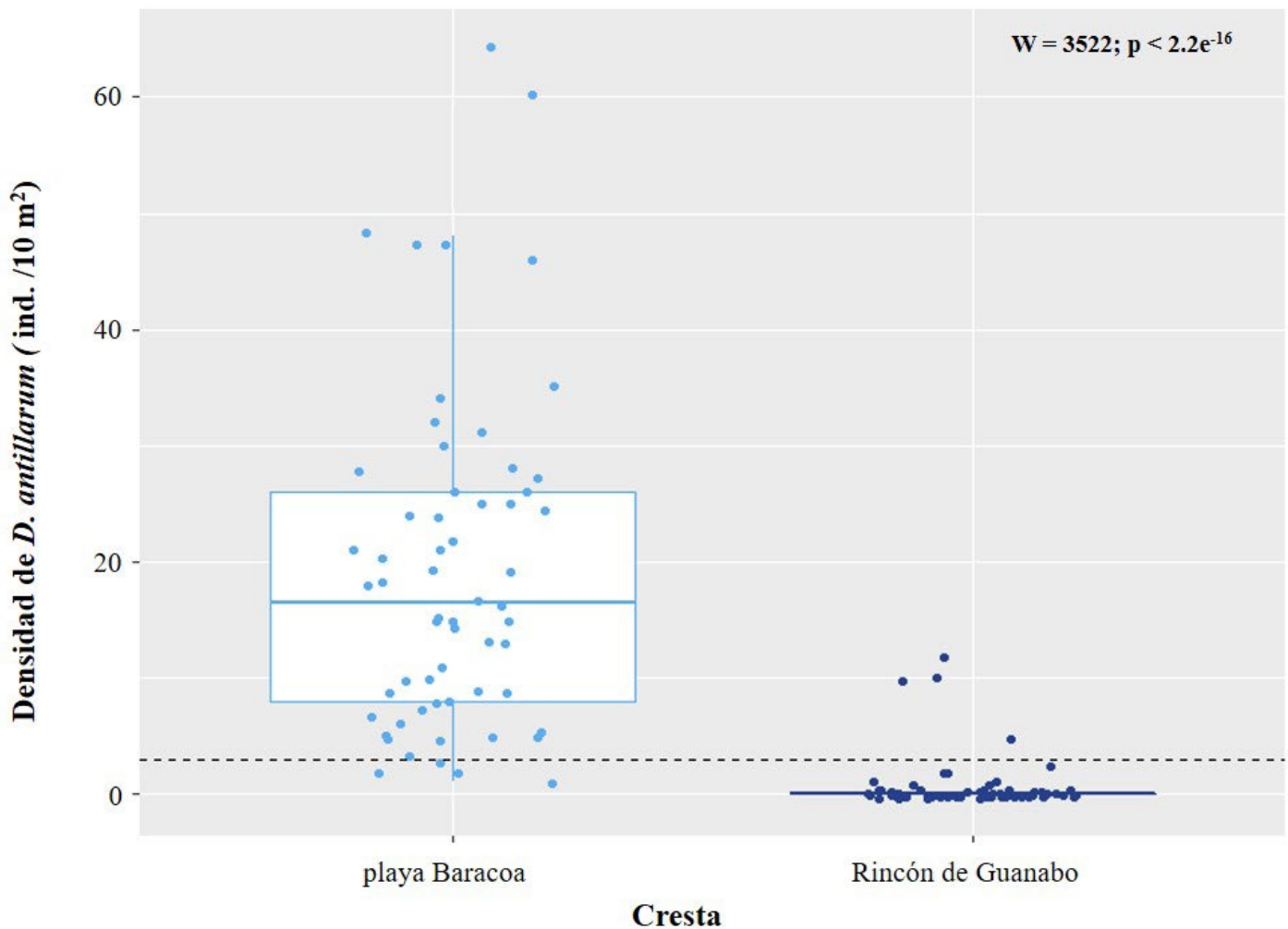


Fig. 2. Densidad media (\pm desviación estándar) de *D. antillarum* en cada cresta. Se muestra, además, el resultado de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney, donde W es el estadístico de la prueba y p es la probabilidad asociada. Para playa Baracoa se representa el 1er y 3er cuartil (Q1-Q3) + valor mínimo y valor máximo + outliers.

Fig. 2. Mean density (\pm standard deviation) of *D. antillarum* in each crest. Also, it is shows the result of non-parametric test U of Mann Whitney, where W it is the statistic of the test and p it is the probability associated. For Baracoa beach it is represented the 1st and 3th quartil (Q1-Q3) + minimum value and maximum value + outliers.

porcentaje mayor se registró en la estación 5 (7.95 %), mientras que el menor se observó en la 3 (1.81 %). En relación al total de individuos adultos censados, el porcentaje mayor se cuantificó en la estación 3 (98.19 %) y el menor la 5 (92.05 %).

La cresta que presentó el valor superior de diámetro medio de *D. antillarum* fue playa Baracoa (5.53 ± 1.76 cm). En la estación 6 se registró el valor mayor de

diámetro medio (5.84 ± 1.71 cm) y en la 5 se registró el diámetro medio inferior (5.04 ± 1.94 cm). En la cresta de Rincón de Guanabo, el diámetro medio que se encontró fue de 3.05 ± 1.56 cm. En dicha cresta, el valor mayor de diámetro medio se halló en la estación 3 (4.15 ± 1.81 cm) e inferior en la 6 (2.10 ± 1.02 cm). La prueba U de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas entre las crestas en cuanto al

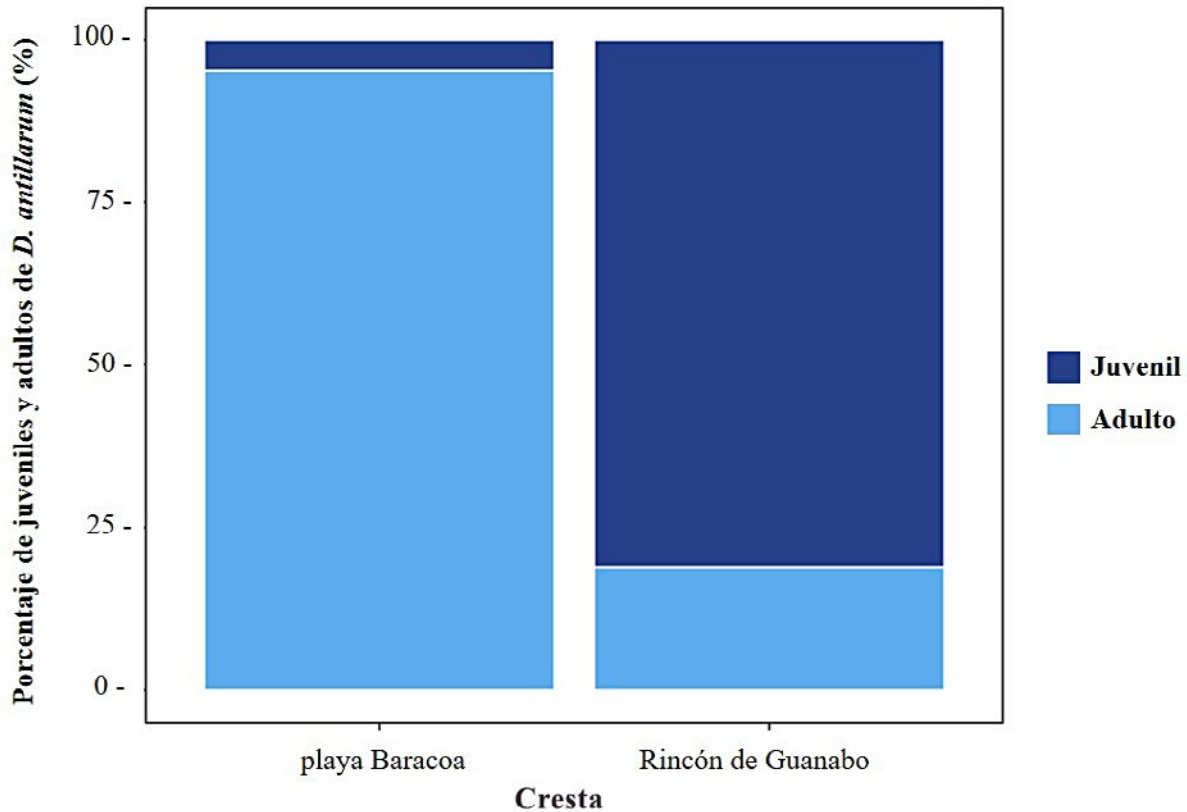


Fig. 3. Porcentaje de individuos juveniles y adultos de *D. antillarum* en cada cresta.

Fig. 3. Percentage of juveniles and adults of *D. antillarum* in each crest.

diámetro medio de *D. antillarum* ($W = 46441$; $p < 2.2e^{-16}$) (Tabla 1).

En playa Baracoa, el diámetro medio para los individuos juveniles fue de 1.94 ± 1.83 cm, donde el valor máximo de diámetro que se encontró fue de 4.90 cm y el valor mínimo 0.80 cm. El diámetro medio para los individuos adultos fue de 5.71 ± 1.76 cm, en los cuales el valor de diámetro varió de 1.20 a 10.70 cm.

Los intervalos de tallas de *D. antillarum* hallados en playa Baracoa correspondieron a: 16.94 % del total de individuos fueron pequeños (< 4 cm), 43.73 % fueron medianos (4-6 cm) y 39.33 % fueron grandes (> 6 cm). En el Rincón de Guanabo, los individuos pequeños representaron el 74.47 %, los medianos el

21.28 % y solo se encontraron dos individuos grandes (4.25 %) (Fig. 4).

Conducta de *D. antillarum*

En playa Baracoa se encontraron 574 individuos agregados y 583 solitarios. La estación 1 presentó el porcentaje mayor de individuos agregados de *D. antillarum* (61.74 %), mientras que la estación 3 reflejó el porcentaje mayor de individuos solitarios (60.27 %) (Fig. 5). La prueba X^2 mostró diferencias significativas entre las estaciones de playa Baracoa en cuanto a la conducta de esta especie ($X^2 = 22.67$; $p = 0.03 \times 10^{-2}$). En el Rincón de Guanabo se observaron seis individuos agregados y 41 solitarios.

En la cresta de playa Baracoa se hallaron 148 agregaciones de *D. antillarum*. En este biotopo se observó la

existencia de un gradiente de oeste a este en cuanto al número de agregaciones por estación. El valor superior de agregaciones se encontró en la estación 1 (36), mientras que el valor inferior de agregaciones se registró en la estación 6 (14) (Fig. 6). La prueba Kruskal Wallis mostró que no existen diferencias significativas entre las estaciones de playa Baracoa, en cuanto a la cantidad de agregaciones ($H = 7.32$; $p = 0.20$). En el Rincón de Guanabo se encontraron tres agregaciones (dos en la estación 1 y una en la estación 5).

El número mínimo de individuos de *D. antillarum* que formaron una agregación en playa Baracoa fue dos, mientras que el número máximo fue de 15. El valor medio de individuos por agregación en dicha cresta fue de 4, donde la estación 6 presentó el valor

medio más elevado (5 ind.) y las estaciones 3 y 5 (4 ind.) el valor inferior. La prueba Kruskal-Wallis mostró que no existen diferencias significativas entre las estaciones de playa Baracoa, en cuanto al número medio de individuos que conformaban una agregación ($H = 5$; $p = 0.42$).

Albinismo en *D. antillarum*

En playa Baracoa se encontraron 40 individuos albinos de *D. antillarum*, lo cual representa 3.54 % del total de individuos contabilizados en esta cresta. El porcentaje mayor de individuos albinos se halló en la estación 3 (6.39 %), mientras que el porcentaje menor se registró en la estación 1 (0.87 %) (Fig.7). La prueba X^2 mostró que existen diferencias significativas entre

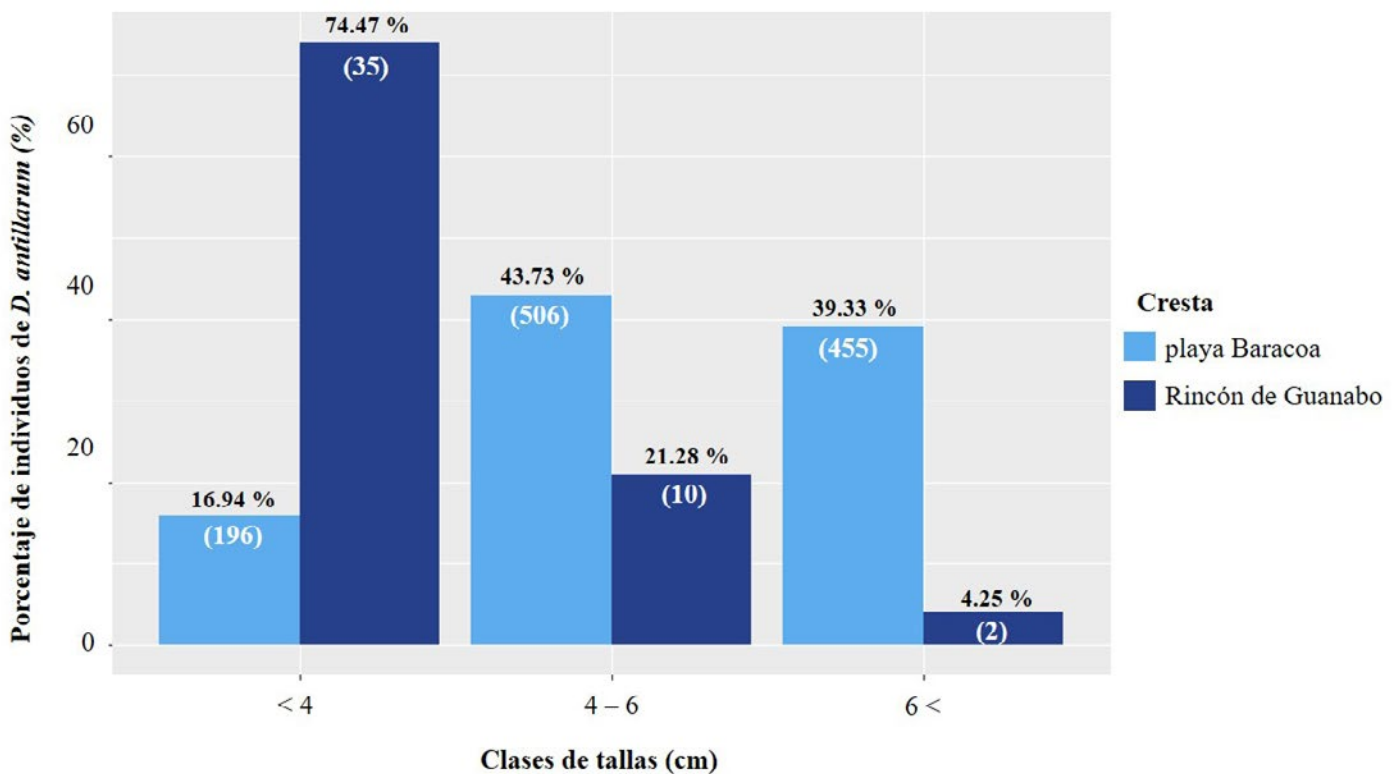


Fig. 4. Porcentaje de individuos de *D. antillarum* por clases de tallas para cada cresta. Entre paréntesis se muestra el total de individuos encontrados en cada clase de talla.

Fig. 4. Percentage of *D. antillarum* by size classes for each crest. In brackets it shows the total of individuals in each size class.

Tabla 1. Diámetro medio (\pm desviación estándar) por cada estación y por cresta. Se muestra, además, los resultados de la prueba U de Mann-Whitney donde W: es el estadístico de la prueba y p: es la probabilidad asociada a dicho valor.

Table 1. Mean diameter (\pm standard deviation) by each simple station and crest. Also, it is shows the results of the test U of Mann-Whitney, where W it is the statistic of the test and p it is the probability associated.

Estación	Diámetro medio \pm DE (cm)	
	playa Baracoa	Rincón de Guanabo
1	5.54 \pm 1.89	2.52 \pm 0.77
2	5.69 \pm 1.76	3.19 \pm 1.70
3	5.30 \pm 1.42	4.15 \pm 1.81
4	5.72 \pm 1.94	0
5	5.04 \pm 1.94	0
6	5.84 \pm 1.71	2.10 \pm 1.02
Cresta	5.53 \pm 1.76	3.05 \pm 1.56
Test U de Mann Whitney	W = 46441; p < 2.2e ⁻¹⁶	

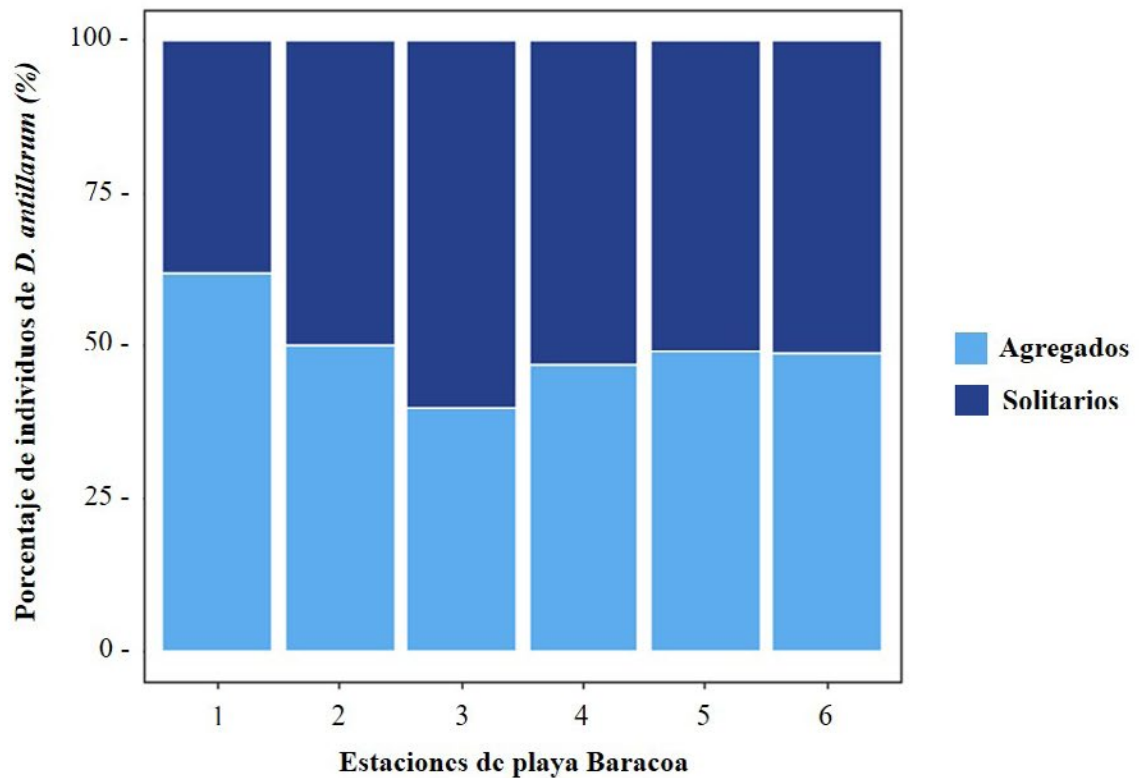


Fig. 5. Porcentaje de individuos solitarios y agregados de *D. antillarum* en las estaciones de la cresta de playa Baracoa.

Fig. 5. Percentage of *D. antillarum* lonely and aggregates in sample stations of Baracoa beach.

las estaciones de playa Baracoa, en cuanto a la presencia de albinismo en *D. antillarum* ($X^2 = 12.43$; p = 0.03). En el Rincón de Guanabo no se observó la presencia de albinismo.

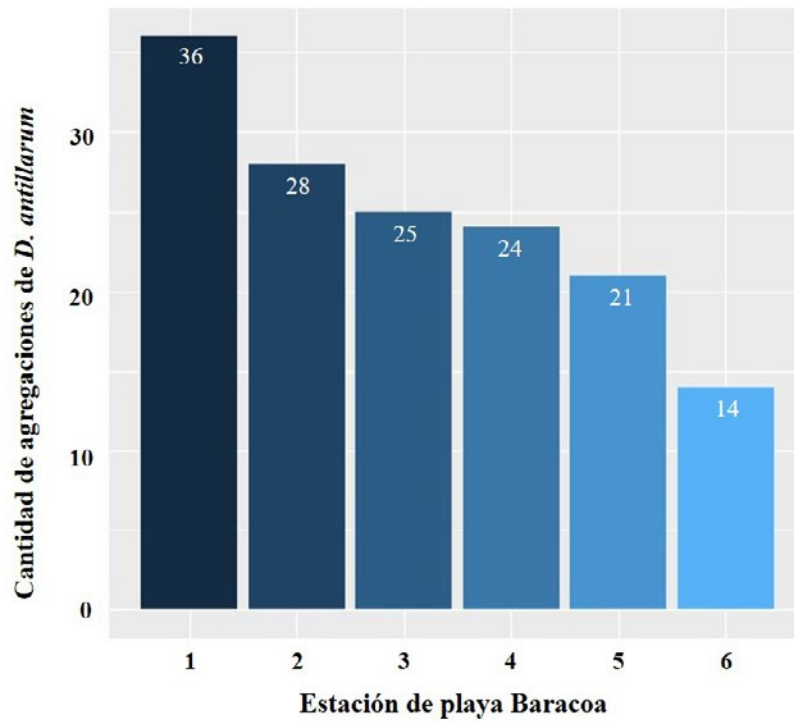


Fig. 6. Número de agregaciones de *D. antillarum* por estaciones de la cresta de playa Baracoa.
Fig. 6. Aggregations number of *D. antillarum* by sample station in the crest of Baracoa beach.

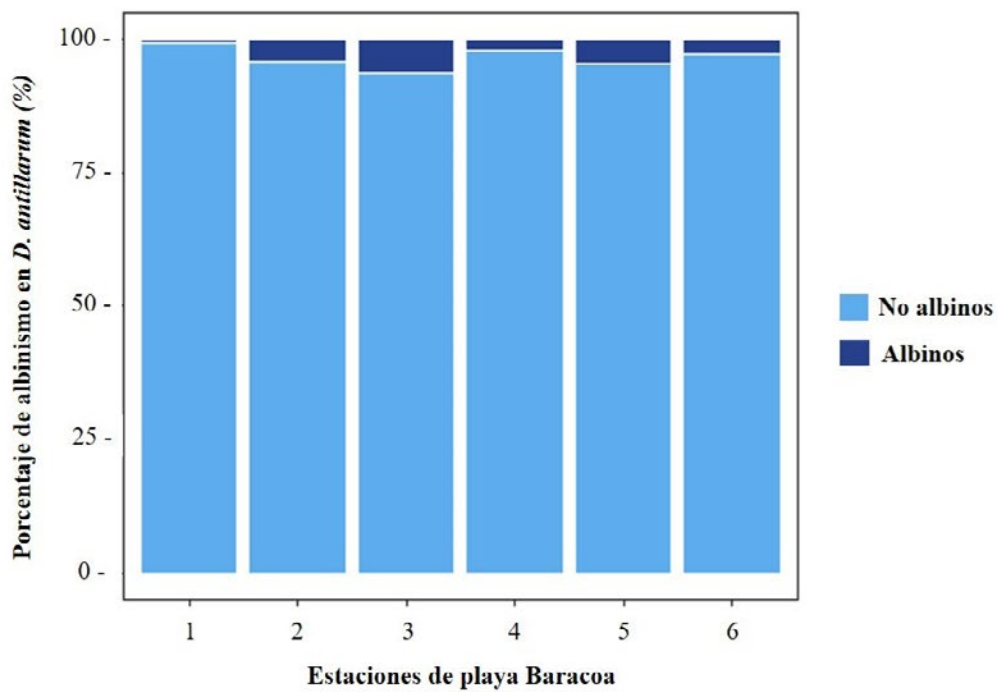


Fig. 7. Porcentaje de individuos albinos y no albinos de *D. antillarum* en las estaciones de la cresta de playa Baracoa.
Fig. 7. Percentage of individuals of *D. antillarum* with albinism and without albinism by sample station in the crest of Baracoa beach.

Discusión

Los indicadores poblacionales evaluados muestran diferencias en las poblaciones de *D. antillarum* en las crestas de playa Baracoa y Rincón de Guanabo. Playa Baracoa, a pesar de estar afectada por la sobrepesca, pareciera que posee mejores condiciones (alimentación, disponibilidad de sustrato para el asentamiento, refugio) para que la especie se desarrolle y permanezca en el área. La abundancia de *D. antillarum* hace que esta cresta se comporte diferente a otras regiones del Caribe, donde los niveles de pastoreo han disminuido debido a la baja abundancia de erizos y a la sobrepesca de peces herbívoros (Box & Mumby, 2007). La intensidad de pastoreo de los organismos herbívoros puede reducir a corto plazo la cobertura de macroalgas e influir positivamente sobre la estructura de los arrecifes de coral (Duran *et al.*, 2018b). Este pudiera ser el caso de playa Baracoa, donde la abundancia de erizo es elevada y el cubrimiento de algas menor que en el Rincón de Guanabo (Ramos *et al.*, 2023). Algunos autores han corroborado que la importancia relativa del control de la herbivoría depende, entre otros factores, de la abundancia y conducta de las especies herbívoras (Duran *et al.*, 2018b).

Densidad de *D. antillarum*

La densidad de *D. antillarum* encontrada en las crestas de playa Baracoa y Rincón de Guanabo fue mayor que los valores de densidad reportados en los arrecifes del Atlántico occidental durante el evento de mortalidad masiva a finales del siglo XX (Bak *et al.*, 1984; Carpenter, 1990a; Lessios, 2016) (Tabla 2). En un estudio realizado en 1982, en un arrecife de Pear Tree Bottom, Jamaica, la densidad media de *D. antillarum* fue de 8.90 ind./m² a una profundidad de 10 m (Hughes *et al.*, 1985). Sin embargo, en 1984 en el mismo sitio de estudio no se encontró ningún individuo (*op. cit.*). En el año 1987, en las islas San Blas, en la costa caribeña de Panamá, las poblaciones de *D. antillarum* aún no mostraban signos de recuperación de la

enfermedad (Lessios, 1988). Algunos autores sugieren que ocurrió un segundo evento de mortalidad masiva luego del iniciado en 1983 (Carpenter, 1990b; Forcucci, 1994). Durante los años 1997 y 1998 la densidad de esta especie en Jamaica (Negril y Montego Bay), Barbados y otras regiones del Caribe, continuó siendo significativamente baja (< 0.01 ind./m²) (Williams & Polunin, 2001).

Debido a que en Cuba no existe información sobre el estado de las poblaciones de *D. antillarum* antes del evento de mortalidad de 1983-1984, no se puede realizar una comparación con datos de densidad previos a dicho evento. A partir de las anécdotas de algunos científicos, solo se conoce que las poblaciones de este equinodermo comenzaron a disminuir considerablemente a inicios de la década del 80 (Martín *et al.*, 2011). Es por ello que los resultados obtenidos en algunas investigaciones que se han realizado en arrecifes del archipiélago cubano desde finales del siglo XX, no han podido demostrar si las poblaciones de este equinodermo fueron realmente afectadas por la pandemia (Caballero *et al.*, 2009; Martín *et al.*, 2010; Hernández-Delgado *et al.*, 2017) (Tabla 2).

La densidad encontrada en la cresta de Rincón de Guanabo fue inferior a la reportada por Edmunds y Carpenter (2001) en la costa norte de Jamaica a principios del año 2000, donde se observó un aumento significativo de la densidad de esta especie (5 ind./m², aproximadamente) y de corales juveniles. Los valores de densidad obtenidos en dicho trabajo fueron similares a los registrados antes del evento de mortalidad masiva (*op. cit.*). A partir de estos datos, los autores concluyeron que estaba ocurriendo un cambio de fase y una posible recuperación de la estructura de algunos arrecifes del Atlántico occidental. Esto se debe al control de "arriba hacia abajo", que ejerce *D. antillarum* sobre el crecimiento de las macroalgas, lo cual facilita el reclutamiento de corales y su desarrollo (Carpenter & Edmunds, 2006; Soto-Santiago & Irizarry-Soto, 2013; Olmeda-Saldaña *et al.*, 2021).

Tabla 2. Densidad media poblacional de *D. antillarum* en algunos arrecifes de coral del Caribe y Cuba.
Table 2. Mean population density of *D. antillarum* in some coral reefs of the Caribbean and Cuba.

Sitio	Autor(es)	Mes/Año del muestreo	Densidad (ind./10 m ²)	Profundidad (m)
Pear Tree Bottom, Jamaica	Hughes <i>et al.</i> , 1985	1982	89	10
Jamaica	Lessios, 1988	1983 (Luego del evento de mortalidad)	0.30	-
Belize			< 0.10	
Curacao			0.20	
Curacao	Bak <i>et al.</i> , 1984	1984	0.10	3-12
Pear Tree Bottom, Jamaica	Hughes <i>et al.</i> , 1985	enero, 1984	0	10
Jamaica, Barbados, Belize, Gran Caimán, Cuba	Williams & Polunin, 2001	1997 y 1998	0.10	12-15
Costa Rica	Alvarado <i>et al.</i> , 2004	1999	7	~ 7
Jamaica (arrecifes en el norte)	Edmunds y Carpenter, 2001	enero, 2000	~ 5	4.5-8.5
Costa Rica	Alvarado <i>et al.</i> , 2004	2003	3	~ 7
Bahamas	Harborne <i>et al.</i> , 2009	abril y mayo, 2007	0.40	-
Puerto Rico (arrecifes en el norte)	Mercado-Molina <i>et al.</i> , 2014	2009-2011	14.60	1-3
Puerto Rico (arrecifes en el norte)	Rodríguez-Barreras <i>et al.</i> , 2014	2011-2013	11.48	1-3
Puerto Rico (arrecifes en el sur)	Tuohy <i>et al.</i> , 2020	2013	25.60	< 5
			4.70	7-12
			0.40	> 12
Florida Keys	Kobelt <i>et al.</i> , 2020	junio-agosto, 2017	0.52	3-6
		noviembre, 2017	0.14	3-6
Cuba				
Playa Francés (reparto Flores, La Habana)	Alcolado <i>et al.</i> , 2004	1997	2.60	
Canal de las Mulatas (oeste de Jardines de la Reina)		agosto, 2001	21	
Playa Francés (reparto Flores, La Habana)		febrero, 2003	8.10	
Litoral norte de La Habana	Caballero <i>et al.</i> , 2009	junio-agosto, 2004	4	1-2
Parque Nacional Jardines de la Reina	Martín-Blanco <i>et al.</i> , 2010	junio, 2004	0.13-10.16	2-3
		abril, 2005	0.13-15.53	
		septiembre, 2005	0.77-21.83	
Faro Cazonos, Golfo de Batabanó	Alcolado <i>et al.</i> , 2013	2012	34.20	< 3
Parque Nacional Jardines de la Reina	Hernández-Fernández <i>et al.</i> , 2016	2016	47	
Oeste de cayo Santa María, Villa Clara	Rodríguez, 2019	junio, 2016	5.20	< 2
		julio, 2017	0.79	
		junio, 2018	0.51	
Playa 16, Miramar, La Habana	Vicente, 2020	2019	0.20	2
			0.30	3-7
			2.50	7-13

Sitio	Autor(es)	Mes/Año del muestreo	Densidad (ind./10 m ²)	Profundidad (m)
playa Baracoa	Alzugaray, 2004	2004	37	1-3
	Piloto, 2005	octubre, 2004- abril, 2005	28.10	
	Perera, 2008	2006-2008	17.15	
	González, 2014	febrero, 2013	46.10	
		junio-agosto, 2013	32.27	
	Hernández Delgado <i>et al.</i> , 2017	junio, 2015	14	
	Delfín, 2018	junio-julio, 2017	22.70	
este estudio	enero-marzo, 2021	19.28		
Rincón de Guanabo	Caballero <i>et al.</i> , 2006	2004	3.50	1-3
	Perera, 2008	2006-2008	1.43	
	Hernández Delgado <i>et al.</i> , 2017	junio, 2015	0.10	
	Delfín, 2018	junio-julio, 2017	1.70	
	este estudio	enero-marzo, 2021	0.78	

Según Craft (1975 cit. por Rodríguez-Barreras *et al.*, 2014), en Puerto Rico la densidad poblacional de este equinodermo antes del evento de mortalidad era de 12 ind./m². Este valor fue superior a la densidad reportada en varios arrecifes de Puerto Rico (Mercado-Molina *et al.*, 2014; Rodríguez-Barreras *et al.*, 2014; Tuohy *et al.*, 2020) y a la densidad media encontrada en este estudio. A su vez, la densidad de *D. antillarum* en playa Baracoa fue mayor que la densidad registrada por Mercado-Molina *et al.* (2014) y Rodríguez-Barreras *et al.* (2014) al norte de Puerto Rico (1.46 ind./m² y 0.9 ind./m², respectivamente). Por otra parte, la densidad media encontrada en el presente trabajo fue inferior a la registrada por Tuohy *et al.* (2020) en la Reserva Natural La Parguera, Puerto Rico, en el año 2013 (2.56 ind./m²).

En un estudio, realizado por Williams y Polunin (2001), en Punta Francés y Punta del Este, Isla de la Juventud (Cuba), la densidad poblacional de *D. antillarum* fue significativamente baja (< 0.01 ind./m²) entre los años 1997-1998. Pero dicha investigación se restringió a arrecifes que se encontraban a una profundidad de 12-15 m (*op. cit.*). En el arrecife de Playa Francés (reparto Flores, La Habana), la densidad de *D. antillarum* aumentó de 2.60 ind./10 m² (1997) a 8.10 ind./10 m²

(2003) (Alcolado *et al.*, 2004). Estos valores son inferiores al valor de densidad media encontrado en playa Baracoa, pero superiores a los obtenidos en la cresta del Rincón de Guanabo. Según Martín *et al.* (2010), este incremento refleja una aparente recuperación de *D. antillarum* en playa Francés. No obstante, este proceso de aumento en la densidad de la especie no necesariamente tiene que estar relacionado con el efecto de la pandemia.

Los valores de densidad media de *D. antillarum* reportados en el presente estudio fueron inferiores al valor de densidad máxima encontrado por Alcolado *et al.* (2013) en la cresta de faro Cazonos, golfo de Batabanó (34.20 ind./10 m²), y por Hernández-Fernández *et al.* (2016) en crestas ubicadas al sur de Jardines de la Reina (4.70 ind./m²). Ello parece ser coherente con los niveles de conservación de las crestas de esas áreas. Sin embargo, la densidad media de esta especie en playa Baracoa y Rincón de Guanabo fue superior a la reportada por Arias *et al.* (2018) y Rodríguez (2019) al oeste de cayo Santa María, provincia Villa Clara. Ambos estudios registraron una disminución significativa de la densidad de este equinodermo (0.51 ind./m² en el 2016 a 0.05 ind./m² en el 2018). Además, la densidad media encontrada en el presente trabajo para ambas crestas fue

superior a la media registrada por Duran *et al.* (2018a) en varios arrecifes de La Habana (0.02 ind./m²), y a la reportada por Vicente (2020) (0.02-0.03 ind./m²) en biotopos someros que conforman el arrecife de Calle 16 (Miramar, La Habana).

La densidad de *D. antillarum*, obtenida en esta investigación en playa Baracoa, fue inferior a los valores de densidad reportados por Piloto (2005), González (2014) y Delfín (2018) en el mismo sitio de estudio (28.10 ind./10 m²; 46.10 ind./10 m² y 22.70 ind./10 m², respectivamente). Por otro lado, la densidad de este erizo en la cresta mencionada resultó ser superior a los valores de densidad registrados por Perera (2008) y Hernández-Delgado *et al.* (2017) (17.15 ind./10 m² y 14 ind./10 m², respectivamente) (Tabla 2). Estos resultados pueden sugerir que: (1) puede estar ocurriendo una fluctuación temporal natural en la dinámica poblacional del equinodermo, o (2) la diferencia de observadores ha provocado esos resultados (lo que también se denomina el error humano).

Los valores de densidad media de *D. antillarum* encontrados en este estudio fueron superiores a la densidad media reportada por Harborne *et al.* (2009) (0.04 ind./m²) para Bahamas. Estos autores sugieren que la baja densidad de este erizo puede deberse a que las poblaciones estén siendo sometidas a una intensa depredación por peces, lo cual coincide con lo concluido por Brown-Saracino *et al.* (2007) en un estudio realizado en Belice. Sobre la abundancia de *D. antillarum*, puede actuar un control de arriba hacia abajo por parte de algunas especies de peces, como *Halichoeres bivittatus* Bloch, 1791 y *Thalassoma bifasciatum* Bloch, 1791 (Rodríguez-Barreras *et al.*, 2015). En un estudio realizado en Rincón de Guanabo (Chevalier & Cárdenas, 2006), se observó que *H. bivittatus* fue más abundante en el biotopo de crestas, donde también se observaron individuos de *T. bifasciatum*. Para evadir a los depredadores, esta especie se refugia en los corales, grietas y oquedades del arrecife durante el día (Carpenter, 1984; Weil *et al.*, 2005; Mumby *et al.*,

2014). Esto pudiera ser la explicación para la baja densidad de este equinodermo en la cresta de Rincón de Guanabo. Aunque la cresta se encuentra bajo el efecto de la sobrepesca, ninguna de las dos especies de peces antes mencionadas son objeto de la pesca comercial. Por otro lado, si la complejidad estructural de un arrecife es baja, este equinodermo no podrá disponer de refugios para protegerse de la depredación (Bodmer *et al.*, 2021; Delgado & Sharp, 2021). Recientemente, Ramos *et al.* (2023) han demostrado la trayectoria de degradación de esta cresta de Rincón de Guanabo en los últimos 17 años. El efecto combinado de la degradación de la cresta debido a sobrepesca, pérdida de la complejidad estructural y presencia de depredadores de especies como *H. bivittatus* y *T. bifasciatum*, pueden estar provocando que la población de *D. antillarum* en Rincón de Guanabo se encuentre diezmada.

La abundancia de *Acropora palmata* Lamark, 1816, puede influir sobre la densidad de *D. antillarum* (González-Gaviria & García-Urueña, 2011), ya que las ramas grandes y ramificadas de las colonias de dicho coral brindan refugio y protección a los individuos de *Diadema* contra los depredadores (Dame, 2008 cit. por González, 2014). Según González (2014), la densidad de *D. antillarum* por estaciones de playa Baracoa en el mes de febrero coincide con la distribución de *A. palmata* en el mismo sitio de estudio. Sin embargo, Hernández-Delgado *et al.* (2017) observaron que la densidad de *A. palmata* en la cresta de Rincón de Guanabo fue mayor que la observada en playa Baracoa. Ello no explica la densidad de *D. antillarum* reportada, la cual fue baja en comparación con la encontrada en la cresta ubicada al oeste de La Habana (*op. cit.*). Es por ello que dichos autores consideran que una alta complejidad estructural del sustrato no es una condición suficiente para que la abundancia de este erizo sea elevada. No obstante, los autores de la presente investigación consideran estos resultados como esperados, ya que una mayor densidad de *A. palmata* sugiere que las tallas de esta especie

son menores (Ramos *et al.*, 2023) y, por tanto, ofrece menor refugio para *D. antillarum*.

En el Rincón de Guanabo la densidad media de *D. antillarum*, se ha mantenido baja desde las investigaciones iniciadas en el año 2006 (Tabla 2). La densidad media de este equinodermo en dicha cresta resultó ser menor que la reportada por Caballero *et al.* (2006), Perera (2008) y Delfín (2018) en el mismo sitio de estudio (3.50 ind./10 m²; 1.43 ind./10 m² y 1.70 ind./10 m², respectivamente). Sin embargo, la densidad encontrada en la cresta ubicada al este de La Habana fue superior al valor reportado por Hernández-Delgado *et al.* (2017) en el mes de junio del año 2015 (0.10 ind./10 m²).

Las diferencias en cuanto a la densidad media de *D. antillarum*, entre las crestas de playa Baracoa y Rincón de Guanabo, podrían también estar relacionadas con la distribución de los diferentes biotopos en ambos sitios. La cresta de playa Baracoa se encuentra a 250 m de la costa y los pastos se desarrollan en forma de parches pequeños. Antes de llegar a la cresta de Rincón de Guanabo (ubicada a 800 m de la costa), se encuentra una laguna que alterna parches de arena y pastos marinos bien desarrollados. Hernández-Delgado *et al.* (2017) observaron agregaciones de *D. antillarum* en el arenazo ubicado entre la cresta y el biotopo de pastos marinos frente a la estación 3 del Rincón de Guanabo. En este sentido, algunos autores plantean que esta especie es capaz de migrar en busca de alimentos, en respuesta a la presencia de depredadores, por competencia o por baja complejidad del sustrato (Edmunds & Carpenter, 2001; Weil *et al.*, 2005; Pilnick *et al.*, 2023). Por otro lado, como proceso adaptativo, este herbívoro es capaz de regresar hacia las grietas u oquedades del arrecife donde comúnmente habita (comportamiento "homing") (Tuya *et al.*, 2004; Rodríguez-Barreras & Sabat, 2015).

Según Tuya *et al.* (2007), la acción del oleaje juega un papel esencial en la distribución de algunas especies de erizos. Estos autores reportaron que la densidad de *D. antillarum* fue mayor en arrecifes más profundos.

Además, mediante experimentos hidrodinámicos con flujo unidireccional, se demostró que este equinodermo no presenta adaptaciones para resistir el efecto de las olas (*op. cit.*). Sin embargo, la densidad media encontrada en la zona de mayor exposición al oleaje (zona frontal) de la cresta de playa Baracoa fue superior a la observada por Tuya *et al.* (2007) a una profundidad entre 1-3 m (0.10 ± 0.10 ind./m²). El valor de densidad media en la zona frontal también fue superior al registrado por Rodríguez-Barreras *et al.* (2014) en la costa norte de Puerto Rico, donde la densidad de este erizo en los sitios de mayor exposición al oleaje fue menor de 0.50 ind./m². Aunque este comportamiento necesita ser investigado con mayor profundidad a través de un diseño experimental que responda a ese objetivo. Una hipótesis pudiera ser que el oleaje estuviera atrayendo más alimento y nutrientes a esa zona, a la vez que la elevada disponibilidad de refugio les permita sobrevivir en esas condiciones de manera adecuada.

Estadio, diámetro medio y composición por tallas de D. antillarum

Para evaluar la estructura poblacional de *D. antillarum*, la mayoría de las investigaciones determinan la composición por tallas de la especie, pero no tienen en cuenta la fase de crecimiento (juvenil o adulto) de los individuos (Chiappone *et al.*, 2002; Martín, 2007; Rodríguez-Barreras *et al.*, 2015). Según los criterios seguidos en el presente trabajo, propuestos por Miller *et al.* (2003) y Hendler *et al.* (1995), en playa Baracoa se observaron individuos con bandas blancas transversales en las espinas (juveniles), cuyo diámetro de la testa fue superior a 4 cm. Además, se encontraron individuos con todas las espinas negras (adultos), con un diámetro de la testa inferior a 2 cm. Se decidió seguir este criterio, ya que no se encontraron argumentos sólidos o científicamente fundamentados sobre la relación de la talla y el estadio. En el caso de la clasificación que tiene en cuenta las bandas blancas en las espinas de los juveniles, responde a un criterio fisiológico y morfológico.

Sin embargo, algunos autores clasifican a *D. antillarum* según su estadio, teniendo en cuenta solo el diámetro de la testa (Mercado-Molina *et al.*, 2014; Rodríguez, 2019). Según Mercado-Molina *et al.* (2014), este equinodermo se puede clasificar como: juveniles (< 2 cm), adultos tempranos (2-4 cm) y adultos (> 4 cm).

El número de individuos juveniles y adultos observado en la presente investigación en playa Baracoa fue mayor que lo reportado por Arias *et al.* (2018) y Rodríguez (2019), en un arrecife ubicado al oeste de cayo Santa María, Villa Clara (11 juveniles y 279 adultos en 2016; 33 juveniles y 53 adultos en 2017; 39 juveniles y 17 adultos en 2018). Además, fue superior a lo encontrado por Vicente (2020) en tres biotopos de un arrecife ubicado a 1 km al oeste de la desembocadura del río Almendares (La Habana) (dos juveniles en el plano rocoso, dos juveniles y un adulto en la explanada y 19 adultos y seis juveniles en el veril). En el Rincón de Guanabo, la cantidad de individuos juveniles y adultos fue inferior a lo registrado por Rodríguez (2019), en el año 2018.

La abundancia de *D. antillarum* en playa Baracoa podrían incrementarse en el futuro. En esta cresta, el número de individuos adultos y, con ello, el número de individuos en etapa reproductiva es superior a lo observado en el Rincón de Guanabo. Ello puede sugerir que la probabilidad de fecundación en la columna de agua y el éxito reproductivo en playa Baracoa podría ser mayor que en el Rincón de Guanabo (Efecto Alle) (Moses & Bonem, 2001; Lessios, 2005). En el Caribe, el desove de este organismo se produce durante todo el año en cada luna nueva (Lessios, 2016; Pilnick *et al.*, 2021; Hylkema *et al.*, 2022), aunque es más frecuente desde finales del invierno hasta principios del verano (Lewis, 1966). Según Williams *et al.* (2011), los picos de asentamiento de *D. antillarum* en la Parguera, Puerto Rico, ocurren principalmente durante el verano (meses julio, agosto, septiembre). Luego del asentamiento en el sustrato, esta especie puede llegar a alcanzar 50 mm de diámetro de la testa, aproximadamente, en dos años (Lewis, 1966; Bauer, 1982).

Un número mayor de individuos adultos que de juveniles en playa Baracoa podría ser explicado por tres razones: (1) bajo y/o lento reclutamiento; (2) baja supervivencia de juveniles; (3) rápido crecimiento de la especie (González-Gaviria y García-Urueña, 2011). Por su parte, Tuohy *et al.* (2020) plantean que un mayor porcentaje de individuos adultos puede sugerir una alta supervivencia de los reclutas. Williams *et al.* (2010) y Rodríguez-Barreras *et al.* (2014) consideran como reclutas a los individuos con un diámetro de la testa ≤ 0.25 cm. Teniendo en cuenta el criterio de dichos autores, y que en el presente trabajo no se observaron individuos reclutas, pudiera parecer que las poblaciones de este equinodermo en ambas crestas presentan un proceso de reclutamiento limitado. Por otro lado, Rodríguez-Barreras *et al.* (2014) reportaron un mayor número de reclutas y juveniles durante la temporada de verano en arrecifes poco profundos (1-3 m) de Puerto Rico. Estos autores plantean que existe una variabilidad temporal en el proceso de asentamiento y reclutamiento de esta especie, lo cual influye sobre su tamaño medio (diámetro de la testa). Por ello, sería necesario realizar estudios enfocados en el uso de métodos más efectivos para evaluar los procesos postlarvales de *D. antillarum* en playa Baracoa y Rincón de Guanabo (por ejemplo, uso de colectores como método propuesto por William *et al.* (2011)).

Los valores de diámetro medio obtenidos en la presente investigación fueron inferiores al valor de diámetro medio mayor reportado por Randall *et al.* (1964), previo al evento de mortalidad. En el año 1961, al sur de la Florida se podían observar individuos de *D. antillarum* con un diámetro medio de 7.61 cm (*op. cit.*). Sin embargo, durante el evento de mortalidad, la composición por tallas de las poblaciones de esta especie se afectó considerablemente en la región del Caribe (Lessios *et al.*, 1984; Carpenter, 1990a). El diámetro medio de la testa de las poblaciones en el archipiélago San Blas, Panamá, disminuyó de 4.86 cm en mayo de 1983 a 2.50 cm en julio del mismo año (Lessios *et al.*, 1984).

El diámetro medio de la testa de *D. antillarum* hallado en playa Baracoa fue superior al valor medio reportado por Carpenter y Edmunds (2006) en Port Antonio (Jamaica) y St. Croix (Islas Vírgenes de los Estados Unidos) (4.09 cm y 5 cm, respectivamente) durante los años 2003-2004. Estos autores plantean que el incremento en la densidad de *D. antillarum* en Port Antonio y St. Croix pudo limitar el crecimiento de la especie en ambos sitios, debido al surgimiento de una competencia intraespecífica por el espacio y los nutrientes. En principio, pudiera parecer que los resultados de esta investigación apoyan los de Carpenter y Edmunds (2006). No obstante, se requiere de una nueva investigación dirigida a verificar dicha hipótesis.

Los valores de diámetro medio encontrados en ambas crestas fueron inferiores a los valores reportados por Weil *et al.* (2005) y Tuohy *et al.* (2020) en la Reserva Natural La Parguera, Puerto Rico. Según Weil *et al.* (2005), el valor mayor de diámetro medio de *D. antillarum* en el año 2001 fue de 7.70 cm, donde las poblaciones con tallas grandes (> 6 cm) fueron dominantes en los pastos marinos (0-3 m de profundidad). En el mismo biotopo, Tuohy *et al.* (2020) reportó un valor de diámetro medio que varió de 5.68 ± 1.21 a 6.40 ± 0.88 cm, mientras que en zonas de arrecifes la talla osciló entre 6.38 ± 1.76 a 6.95 ± 1.51 cm. De igual manera, la talla media obtenida en ambas crestas en estudio fue inferior al diámetro medio registrado por Rodríguez-Barreras *et al.* (2014) (6.23 ± 0.15 cm) en la costa norte de Puerto Rico, durante la temporada de invierno en los años 2011-2013. Sin embargo, el valor de esta variable alcanzado en playa Baracoa fue similar al encontrado por Martín *et al.* (2010) en el año 2005 (56.85 ± 0.68 mm) en crestas del sur de Jardines de la Reina, resultado que fue superior a la talla media obtenida en Rincón de Guanabo. El hecho de que los valores de playa Baracoa sean similares a los obtenidos en las crestas de Jardines de la Reina, sugiere que los procesos básicos de mantenimiento de la especie son favorables y que los impactos que sufre esta cresta no constituyen un tensor

para la población de *D. antillarum*. Jardines de la Reina constituye un arrecife prácticamente sin impacto antrópico directo, modulado básicamente por condiciones naturales (Pina-Amargós *et al.*, 2021).

En playa Baracoa, la clase de talla más abundante fue la formada por individuos medianos, a diferencia de lo reportado por Rodríguez-Barreras *et al.* (2014), durante un estudio realizado en algunos arrecifes de la costa norte de Puerto Rico. Dichos autores encontraron que los individuos grandes fueron la clase de talla más común en la mayoría de los arrecifes, seguido de la clase formada por individuos medianos. Los resultados alcanzados para dicha cresta también difieren de lo reportado por Rodríguez (2019) al oeste de cayo Santa María (provincia Villa Clara), donde más del 60 % de los individuos censados presentaron tallas mayores de 7 cm en el 2016. Sin embargo, entre los años 2017 y 2018 el mismo arrecife mostró una disminución considerable de individuos con diámetro de la testa superiores a 5 cm, siendo la más abundante la clase formada por individuos pequeños (< 4 cm). Este último resultado de los autores antes citados coincide con lo observado en la cresta de Rincón de Guanabo. No obstante, se debe tener en cuenta que los criterios seguidos por Rodríguez (2019) para evaluar la composición por tallas no fueron los mismos que se siguieron en esta investigación. En el caso del Rincón de Guanabo, pareciera que los procesos de reproducción y reclutamiento no son del todo fallidos, ya que el mayor número de individuos encontrados fueron juveniles. No obstante, queda pendiente llevar a cabo estudios sobre los procesos reproductivos, migratorios y de asentamiento larval de esta especie en ambas crestas.

Conducta de *D. antillarum*

La conducta de la especie no ha sido de los procesos más estudiados, por lo cual la bibliografía referida a ello no abunda. No obstante, Rodríguez (2019) encontró un total de 42 agrupaciones durante tres años (2016-2018) al oeste de cayo Santa María, valor que fue

inferior al obtenido en el presente trabajo. Sin embargo, el número de individuos por agregación varió entre dos y 59 erizos, con un promedio de ocho erizos por grupo (*op. cit.*). Estos valores resultaron ser superiores a los hallados en la presente investigación. No obstante, debe tenerse en cuenta tanto los objetivos de la investigación citada como el esfuerzo de muestreo realizado. En este caso, a pesar de que la investigación tuvo en cuenta la variabilidad temporal (tres años), el número de agregaciones encontradas fue inferior a las de playa Baracoa.

La formación de agregaciones de *D. antillarum* es una adaptación que le brinda ventajas a la especie: (1) reproductivas y (2) protección mutua, cuando la disponibilidad de refugios es baja (Levitan, 1991; Weil *et al.*, 2005; Delgado & Sharp, 2021). Para garantizar el éxito reproductivo de este equinodermo es necesaria la proximidad de los individuos adultos para la fertilización externa (Bauer, 1976; Levitan, 1991). Una mayor distancia entre los individuos puede reducir el éxito de la fertilización en la columna de agua (Bauer, 1976; Lessios, 2016). Ello pudiera explicar la densidad baja de individuos en Rincón de Guanabo, donde el número de individuos agregados fue inferior a lo observado en playa Baracoa y en otros sitios de Cuba (Rodríguez, 2019) y el Caribe (Weill *et al.*, 2005).

Según Weil *et al.* (2005), existe una correlación negativa entre la cantidad de agregaciones y el número de individuos por agregación con la rugosidad del sustrato. Estos autores plantean que un número mayor de agregaciones y de erizos por agregación se pueden observar en hábitats de menor complejidad estructural. Ello apoya la hipótesis de que este comportamiento provee protección ante la presencia de depredadores (*op. cit.*). Contrario a lo planteado anteriormente, Delgado y Sharp (2021) sugieren que una menor complejidad estructural de un arrecife y con ello un número de refugios menor, no se pueden considerar como una condición suficiente para evaluar que la densidad de *D. antillarum* sea baja. A través de un estudio llevado a cabo por dichos autores, se comprobó que, en tratamientos de

mayor densidad, la especie formaba agregaciones ante la ausencia de refugios (*op. cit.*). Mientras que, en tratamientos donde se colocaron refugios para cada uno de los individuos, se confirmó que estos también se agregaban en sitios fuera de los refugios (*op. cit.*). Delgado y Sharp (2021) consideran que esta especie puede preferir oquedades donde puedan refugiarse varios individuos.

Albinismo en D. antillarum

Posterior a la mortalidad masiva que afectó a las poblaciones de *D. antillarum*, la cantidad de ejemplares albinos aumentó considerablemente (Claro, 2006). Este fenotipo ha sido estudiado en algunos erizos de mar, tales como *Tripneustes ventricosus* Lamarck, 1816 (Kehas *et al.*, 2005), *Lytechinus variegatus* Lamarck, 1816 (Millott, 1956) y *T. esculentus* Agassiz, 1872 (Lewis, 1958). A pesar de ello, no se han realizado estudios que permitan conocer por qué este fenotipo puede estar presente en *D. antillarum*. Solo se ha realizado una investigación (Bodmer *et al.*, 2017) donde los autores demostraron que, con el incremento de la Temperatura Superficial del Mar (TSM), los individuos albinos de esta especie presentan una menor capacidad de responder ante un estímulo de sombra (indicador de la presencia de un depredador).

El color negro característico de *D. antillarum* se debe a una capa de melanóforos fotosensibles, formados por melanina, que cubren la testa y las espinas (Millott, 1954; Millott y Yoshida, 1959). Se conoce que factores ecológicos y físicos como la depredación, complejidad del hábitat, temperatura y profundidad, influyen sobre la distribución y concentración de melanina en un individuo (Kristensen 1964, citado por Bodmer *et al.*, 2017). Ello pudiera sugerir que cambios en estos factores pudieran estar generando variaciones en el fenotipo (negro/albino) de *D. antillarum*.

En un arrecife ubicado en el litoral de La Habana (Cuba), se observaron algunos individuos de *D. antillarum* con albinismo (Vicente, 2020). En dicho estudio, este fenotipo solo se observó en individuos adultos, llegando a representar el 85 % del total de adultos

reportados (20 ind.). Dicho valor resultó ser superior al valor hallado en la cresta de playa Baracoa. El número mayor de individuos albinos fue encontrado en el veril, biotopo ubicado entre 7-13 m de profundidad (Vicente, 2020). Para el autor citado no fue posible determinar los factores que influyen sobre la presencia de albinismo en esta especie. Además, es necesario tener en cuenta las diferencias entre los tamaños de muestra, el biotopo estudiado y la temporada en que se realizaron los muestreos de ambas investigaciones. Bodmer *et al.* (2017) plantean que los individuos albinos de *D. antillarum* tienden a desarrollarse en arrecifes más profundos. Sin embargo, en la presente investigación se encontraron individuos albinos en un biotopo que se desarrolla a baja profundidad.

Consideraciones finales

Según Weil *et al.* (2005), la disminución en las poblaciones de *D. antillarum* podría ser el resultado de una baja probabilidad de ocurrir un reclutamiento exitoso, una mortalidad diferencial de juveniles, baja complejidad estructural del hábitat y reducción de la disponibilidad de alimentos. No obstante, los resultados obtenidos en esta investigación para ambas crestas no se consideran suficientes para determinar que las poblaciones de este erizo estén disminuyendo debido a la influencia de estos factores. Además, la densidad baja de *D. antillarum* encontrada en Rincón de Guanabo no permitió realizar un análisis más profundo sobre los factores que pudieran estar influyendo en la abundancia y conducta de esta especie en dicha cresta.

Debido a la significación ecológica de este herbívoro para el equilibrio y salud de los arrecifes, se sugiere evaluar la posibilidad de restaurar la población de *D. antillarum* en la cresta de Rincón de Guanabo. Un punto de partida pudiera ser llevar a cabo evaluaciones ecológicas en áreas aledañas a esta cresta, como el arenazo ubicado entre la cresta y el biotopo de pastos marinos frente a la estación 3. En dichas evaluaciones se debe tener en cuenta la densidad, estadio, composición por

tallas y conducta de *D. antillarum*. De esta forma, se podrá determinar la estructura poblacional de esta especie y decidir si es posible repoblar la cresta del Rincón de Guanabo. Otra manera de hacerlo sería trasladar individuos adultos de esta especie desde playa Baracoa. No obstante, se hace necesario, además, monitorear la cresta del Rincón de Guanabo, teniendo en cuenta los factores que influyen sobre la abundancia de este equinodermo. Ello con el objetivo de determinar si la estructura y composición de la comunidad que conforma este biotopo posee las condiciones requeridas para lograr el éxito reproductivo de *D. antillarum*.

Una situación diferente se encontró en playa Baracoa, donde la población muestra signos saludables. La densidad elevada de *D. antillarum* en esta cresta permitió realizar análisis más profundos de los posibles factores que influyen sobre su abundancia y conducta. En el caso de que la especie se haya afectado con la pandemia de 1983, pudiera concluirse que en estos momentos muestra signos de recuperación. En playa Baracoa, la densidad elevada de *D. antillarum* en la zona de mayor exposición al oleaje, sugiere que esta especie es resistente al impacto de las olas en biotopos ubicados a baja profundidad. El porcentaje elevado de individuos adultos y agregados en dicha cresta parecen influir positivamente sobre la abundancia de *D. antillarum*.

Aún persiste el vacío de conocimiento relacionado con los procesos reproductivos de la especie *D. antillarum*. Preguntas como: (1) ¿cuál es el período de mayor éxito reproductivo de la especie?, (2) ¿de dónde provienen las larvas de *D. antillarum* en las crestas estudiadas?, (3) ¿Qué sustratos son más favorables para su asentamiento? y (4) ¿cómo influye la complejidad del sustrato, la profundidad o el aumento de la TSM en la presencia de individuos albinos? podrían guiar las próximas investigaciones y facilitar el manejo de la especie, así como la repoblación de este equinodermo en el Rincón de Guanabo y en otras crestas cercanas. A su vez, se sugiere mantener un monitoreo permanente en ambas crestas en aras de detectar, tempranamente, la

llegada de la pandemia que está sufriendo la especie en otros arrecifes de la región del Caribe.

Declaraciones

Financiamiento

No se recibió ningún tipo de financiamiento para la realización de esta investigación.

Conflicto de intereses

Los autores no tienen conflicto de intereses financieros o no financieros que declarar que sean relevantes para el contenido del manuscrito.

Comportamiento ético

No se utilizaron animales durante la realización del presente estudio.

Permisos de muestreo y otros permisos

No se necesitó solicitar permisos para la realización de esta investigación.

Declaración sobre las contribuciones de los autores

Conceptualización: PGD, JSR; Metodología: PGD, JSR; Validación: PGD, JSR; Análisis formal: JSR, PGD; Investigación: PGD, JSR; Escritura – Original: PGD, JSR; Escritura -Revisión y Edición: JSR, PGD; Visualización: PGD; Supervisión: PGD

Referencias bibliográficas

- Adam, T.C., Burkepile, D.E., Ruttenberg, B.I., Paddock, M.J. (2015). Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: knowledge gaps and implications for management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 520, 1-20.
- Alcolado, P.M.R., González, S., Caballero, H., Rodríguez, R. (2004). *Abundance of the long spine black sea urchin Diadema antillarum in Cuban coral reefs (1999-2003)*. "Diadema workshop" The Nature Conservancy. Miami, March.
- Alcolado, P.M., Caballero, H., Lara, A., Rey-Villiers, N., Arriaza, L., Lugioyo, G.M., Alcolado-Prieto, P., Castellanos, S., Perera, S., Rodríguez-García, A. (2013). Resiliencia en crestas de arrecifes coralinos del este del golfo de Batabanó, Cuba, y factores determinantes probables. *Ser. Oceanol.*, 13, 49-75.
- Alvarado, J.J., Cortés, J., SALAS, E. (2004). Population Densities of *Diadema antillarum* Philippi at Cahuita National Park (1977-2003), Costa Rica. *Caribb. J. Sci.*, 40 (2), 257-259.
- Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., González-Barrios, F.J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069.
- Alzugaray, M.R. (2004). *Caracterización del arrecife coralino costero de Playa Baracoa*. (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Arias, R., Martín, D., Rodríguez, E., Armiñana, R., Fimia, R., Iannacone, J. (2018). Characterization of the population of the longspined sea urchin *Diadema antillarum* Philippi, 1845 (Echinodermata: Echinoidea) in the west of Cayo Santa María, Villa Clara, Cuba. *Biotempo*, 15(1), 31-39.
- Bauer, J.C. (1976). Growth, aggregation, and maturation in the echinoid, *Diadema antillarum*. *Bull. Mar. Sci.*, 26, 273-277.
- Bauer, J.C. (1982). On the growth of a laboratory-reared sea urchin, *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea). *Bull. Mar. Sci.*, 32(2), 643-645.
- Bak, R.P.M., Carpay, M.J.E., de Ruyter van Steveninck, E.D. (1984). Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17, 105-108.
- Bodmer, M.D.V., Wheeler, P.M., Hendrix, A.M., Cesarano, D.N., East, A.S., Exton, D.A. (2017). Interacting effects of temperature, habitat and phenotype on predator avoidance behaviour in *Diadema antillarum*: implications for restorative conservation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 566, 105-115.
- Bodmer, M.D.V., Wheeler, P.M., Anand, P., Cameron, S.E., Hintikka, S., Cai, W., Borcsok, A.O., Exton, D.A. (2021). The ecological importance of habitat complexity

- to the Caribbean coral reef herbivore *Diadema antillarum*: three lines of evidence. *Sci. Rep.*, 11, 9382.
- Bonaldo, R.M., Hoey, A.S., Bellwood, D.R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 52, 81-132.
- Box, S.J., Mumby, P.J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 342, 139-149.
- Brandl, S.J., Rasher, D.B., Cote, I.M., Casey, J.M., Darling, E.S., Lefcheck, J.S., Duffy, J.E. (2019). Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. *Front Ecol Environ.*, 17 (8), 445-454.
- Brown-Saracino, J., Peckol, P., Curran, H.A., Robbart, M.L. (2007). Spatial variation in sea urchins, fish predators, and bioerosion rates on coral reefs of Belize. *Coral Reefs*, 26, 71-78.
- Caballero, H., Rosales, D., Alcalá, A. (2006). Estudio diagnóstico del arrecife coralino del Rincón de Guanabo, Ciudad de La Habana, Cuba. 1. Corales, esponjas y gorgonáceos. *Rev. Invest. Mar.*, 27(1), 49-59.
- Caballero, H., Alcolado, P.M., 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.
- Carpenter, R.C. (1984). Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Mar. Biol.*, 82, 101-108.
- Carpenter, R.C. (1988). Mass mortality of a Caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 85, 511-514.
- Carpenter, R.C. (1990a). Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.*, 104, 67-77.
- Carpenter, R.C. (1990b). Mass mortality of *Diadema antillarum* II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Mar. Biol.*, 104, 79-86.
- Carpenter, R.C., Edmunds, P.J. (2006). Local and regional scale recovery of *Diadema* promotes recruitment of scleractinian corals. *Ecol. Lett.*, 9, 271-280.
- Castellanos, S., Lopeztegui, A., de la Guardia, E. (2004). Monitoreo reef check en el arrecife coralino "Rincón de Guanabo", Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 25(3), 219-230.
- Chevalier, P.P., Cárdenas, A.L. (2006). Estudio diagnóstico del arrecife coralino del Rincón de Guanabo, Ciudad de La Habana, Cuba. 2. Peces. *Rev. Invest. Mar.*, 27(2), 121-132.
- Chiappone, M., Swanson, D.W., Miller, S.L., Smith, S.G. (2002). Large-scale surveys on the Florida Reef Tract indicate poor recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Coral Reefs*, 21, 155-159.
- Claro, R. (2006). *La biodiversidad marina de Cuba*. Instituto de Oceanología. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Cuba.
- Cramer, K.L., Bernard M.L., Bernat, I., Gutierrez, L., Murphy, E.L., Sangolqui, P., Surrey, K.C., Gerber, L.R. (2021). The Present and Future Status of Ecosystem Services for Coral Reefs. *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*. doi:10.1016/B978-0-12-821139-7.00177-X
- Delfin, S. (2018). *Diversidad de organismos herbívoros en dos crestas arrecifales de la región noroccidental de Cuba*. (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Delgado, G.A., Sharp, W.C. (2021). Does artificial shelter have a place in *Diadema antillarum* restoration in the Florida Keys? Tests of habitat manipulation and sheltering behavior. *Glob. Ecol. Conserv.*, 26, 1-9.
- Diez, S.M., Patil, P.G., Morton, J., Rodriguez, D.J., Vanzella, A., Robin, D.V., Maes, T., Corbin, C. (2019). *Marine Pollution in the Caribbean: Not a Minute to Waste*. Washington, D.C.: World Bank Group.
- Duran, A., Shantz, A.A., Burkepile, D.E., Collado-Vides, L., Ferrer, V.M., Palma, L., Ramos A., González-Díaz, S.P. (2018a). Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 213-228.
- Duran, A., Collado-Vides, L., Palma L., Burkepile, D.E. (2018b). Interactive effects of herbivory and substrate orientation on algal community dynamics on a coral reef. *Mar. Biol.*, 165(176), 1-9.

- Edmunds, P.J., 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.
- Forcucci, D. (1994). Population density, recruitment and 1991 mortality event of *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 54(3), 917-928.
- González, J. (2014). *Evaluación de indicadores ecológicos en la cresta de Playa Baracoa, Provincia Artemisa, Cuba*. (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- González-Gaviria, F.T., García-Uruena, 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.
- Graham, N.A.J., Robinson, J.P.W., Smith, S.E., Govinden, R., Gendron, G., Wilson, S.K. (2020). Changing role of coral reef marine reserves in a warming climate. *Nat. Commun.*, 11, 1-8.
- Harborne, A.R., Renaud, P.G., Tyler, E.H.M., Mumby, P.J. (2009). Reduced density of the herbivorous urchin *Diadema antillarum* inside a Caribbean marine reserve linked to increased predation pressure by fishes. *Coral Reefs*, 28, 783-791.
- Harris, D.L., Rovere, A., Casella, E., Power, H., Canavesio, R., Collin, A., Pomeroy, A., Webster, J.M., Parravicini, V. (2018). Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels. *Sci. Adv.* 4: eaao4350.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L., Kier, P.M. (1995). *Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: echinoderms of Florida and the Caribbean*. Washington y London: Smithsonian Institute Press.
- Hernández-Delgado, F., González-Díaz, S.P., Ferrer, M.V. (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. *Rev. Invest. Mar.*, 37(2), 80-99.
- Hernández-Fernández, L., Bustamante C., Dulce, L.B. (2016). Estado de crestas de arrecifes en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 36(1), 79-91.
- Hewson, I., Ritchie, I.T., Evans, J.S., Altera, A., Behringer, D., Bowman, E., Brandt, M., Budd, K.A., Camacho, R.A., Cornwell, T.O., Countway, P.D., Croquer, A., Delgado, G.A., DeRito, C., Duermit-Moreau, E., Francis-Floyd, R., Gittens, S.Jr., Henderson, L., Hylkema, A., ..., Breitbart, M. (2023). A scuticociliate causes mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean Sea. *Sci. Adv.*, 9(16), eadg3200.
- Hoegh-Guldberg, O., Skirving, W., Dove, S.G., Spady, B.L., Norrie, A., Geiger, E.F., Liu, G., De La Cour, J.L., Manzello, D.P. (2023). Coral reefs in peril in a record-breaking year. *Science*, 382(6676): 1238-1240.
- Hughes, T.P., Keller, B.D., Jackson, J.B.C., Boyle, M.J. (1985). Mass Mortality of the echinoid *Diadema antillarum* Philippi in Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 36(2), 377-384.
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, Phase Shifts, and Large-Scale Degradation of a Caribbean. *Science*, 265, 1547-1551.
- Hylkema, A., Debrot, A.O., Pistor, M., Postma, E., Williams S.M., Kitson-Walters, K. (2022). High peak settlement of *Diadema antillarum* on different artificial collectors in the Eastern Caribbean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 549, 151-693.
- Hylkema, A., Kitson-Walters, K., Kramer, P.R., Patterson, J.T., Roth, L., Sevier, M.L.B., Vega-Rodriguez, M., Warham, M.M., Williams, S.M., Lang J.C. (2023). The 2022 *Diadema antillarum* die-off event: Comparisons with the 1983-1984 mass mortality. *Front. Mar. Sci.*, 9, 1067449.
- Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L., Lam, V.V. (2014). *Status and trends of caribbean coral reefs: 1970-2012*. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Kehas, A.J., Theoharides, K.A., Gilbert, J.J. (2005). Effect of sunlight intensity and albinism on the covering response of the Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Mar. Biol.*, 146, 1111-1117.

- Kobelt, J.N., Sharp, W.C., Miles, T.N., Feehan, C.J. (2020). Localized Impacts of Hurricane Irma on *Diadema antillarum* and Coral Reef Community Structure. *Estuar. Coast.*, 43, 1133-1143.
- Lessios, H.A., Cubit, J.D., Robertson, D.R., Shulman, M.J., Parker, M.R., Garrity, S.D., Levings, S.C. (1984). Mass Mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean Coast of Panama. *Coral Reefs*, 3, 173-182.
- Lessios, H.A. (1988). Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panamá. *Mar. Biol.*, 99, 515-526.
- Lessios, H.A. (2005). *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs*, 24, 125-127.
- Lessios, H.A. (2016). The Great *Diadema antillarum* Die-Off: 30 Years Later Annu. *Rev. Mar. Sci.*, 8, 267-283.
- Levitan, D.R. (1991). Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Mar. Biol.*, 111, 431-435.
- Levitan, D.R., Best, R.M., Edmunds, P.J. (2023). Sea urchin mass mortalities 40 years apart further threaten Caribbean coral reefs. *PNAS*, 120 (10), e221890112.
- Lewis, J.B. (1958). The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies. *Can. J. Zool.*, 36, 607-621.
- Lewis, J.B. (1966). Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Bull. Mar. Sci.*, 16(1), 151-158.
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat. *Red Sea. Mar. Biol.*, 13(2), 100-123.
- Martín, F. (2007). *Estado actual de las poblaciones de Diadema antillarum Philippi y su influencia en la estructura de las comunidades de algas en los arrecifes de Jardines de la Reina, Cuba.* (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Martín, F., González, G., Pina, F., Clero, 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, F., Clero, L., González, G., Pina, F. (2011). Influence of *Diadema antillarum* populations (Echinodermata: Diadematidae) on algal community structure in Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 59(3), 1149-1163.
- Mercado-Molina, A.E., Montañez-Acuña, A., Rodríguez-Barreras, R., Colón-Miranda, R., Díaz-Ortega, G., Martínez-González, N., Schleier-Hernández, S., Sabat, A.M. (2014). Revisiting the population status of the sea urchin *Diadema antillarum* in northern Puerto Rico. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 95(5), 1017-1024.
- Miller, R.J., Adams, A.J., Ogden, N.B., Ogden J.C., Ebersole, J.P. (2003). *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs*, 22, 181-187.
- Millott, N. (1954). Sensitivity to Light and the Reactions to Changes in Light Intensity of the Echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 238, 187-220.
- Millott, N. (1956). The covering reaction of sea - urchins I. A preliminary account of covering in the tropical echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck), and its relation to light. *J. Exp. Biol.*, 3, 508-523.
- Millott, N., Yoshida, M. (1959). The photosensitivity of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi: responses to increases in light intensity. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 133, 67-71.
- Moses, C.S., Bonem, R.M. (2001). Recent population dynamics of *Diadema antillarum* and *Tripneustes ventricosus* along the north coast of Jamaica, W. I. *Bull. Mar. Sci.*, 68(2), 327-336.
- Mumby, P.J., Flower, J., Chollett, I., Box, S.J., Bozec, Yves-M., Fitzsimmons, C., Forster, J., Gill, D., Griffith-Mumby, R., Oxenford, H.A., Peterson, A.M., Stead, S.M., Turner, R.A., Townsley, P., van Beukering, P.J.H., Booker, F., Brocke, H.J., Cabañillas-Terán, N., ..., Williams, S.M. (2014). *Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers.* University of Exeter, Exeter.
- Olmeda-Saldaña, M., Williams, S.M., Weila, E., Cruz-Motta, J.J. (2021). Experimental evaluation of *Diadema*

- antillarum* herbivory effects on benthic community assemblages. *Mar. Biol. Eco.*, 541, 151-566.
- Onufryk, J.I., Ebersole, J.P., DeFilippo, J., Beck, G. (2018). *Diadema antillarum* on St. Croix, USVI: Current Status and Interactions with Herbivorous Fishes. *Yale. J. Biol. Med.*, 91, 391-397.
- Ordoñez, A., Wangpraseurt, D., Heidelberg, N., Köhl, M., Díaz-Pulido, G. (2019). Elevated CO₂ Leads to Enhanced Photosynthesis but Decreased Growth in Early Life Stages of Reef Building Coralline Algae. *Front. Mar. Sci.*, 5, 1-11.
- Perera, O. (2008). *Estimación de indicadores ecológicos en dos poblaciones de Acropora palmata (Cnidaria: Scleractinia) del litoral norte de las provincias Habaneras.* (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Perera-Pérez, O., González-Díaz, S.P., Álvarez, S., González-Sanson, G. (2012). Estructura poblacional de *Porites astreoides*, *Agaricia agaricites* y *Acropora palmata* (Cnidaria: Scleractinia) en crestas arrecifales de la región noroccidental de Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 32(1), 62-73.
- Pilnick, A.R., O'Neil, K.L., Moe, M., Patterson, J.T. (2021). A novel system for intensive *Diadema antillarum* propagation as a step towards population enhancement. *Sci. Rep.*, 11, 11244.
- Pilnick, A.R., Henry, J.A., Hesley, D., Akins, J.L., Patterson, J.T., Lirman, D. (2023). Long-term retention and density-dependent herbivory from *Diadema antillarum* following translocation onto a reef restoration site. *Coral Reefs*, 42, 629-634.
- Piloto, Y. (2005). *Estructura de la población de Acropora palmata (Cnidaria; Scleractinia) dentro del arrecife de playa Baracoa, litoral habanero, Cuba.* (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Pina-Amargós, F., Figueredo-Martín, T., Rossi, N.A. (2021). The Ecology of Cuba's Jardines de la Reina: A review. *Rev. Invest. Mar.*, 41(1), 2-42.
- Precht, W.F., Aronson, R.B., Gardner, T.A., Gill, J.A., Hawkins, J.P., Hernández-Delgado, E.A., Jaap, W.C., McClanahan, T.R., McField, M.D., Murdoch, T.J.T., Nugues, M.M., Roberts, C.M., Schelten, C.K., Watkinson, A.R., Côté, I.M. (2020). The timing and causality of ecological shifts on Caribbean reefs. *Adv. Mar. Biol.*, 87, 331-360.
- Ramos, R., González-Díaz, P., Banaszak, A.T., Perera-Pérez, O., Hernández-Delgado, F., Delfín, S., Vicente, P., Aguilera, G., Duran, A. (2023). Seventeen-year study reveals fluctuations in key ecological indicators on two reef crests in Cuba. *PeerJ*, 12, e16705.
- Randall, J.E., Schroeder, R.E., Starc, W.A. (1964). Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Carib. J. Sci.*, 4, 421-433.
- Reguero, B.G., Storlazzi, C.D., Gibbs, A.E., Shope, J.B., Cole, A.D., Cumming, K.A., Beck, M.W. (2021). The value of US coral reefs for flood risk reduction. *Nat. Sustain.*, 4, 688-698.
- Rodríguez, E. (2019). *Caracterización de la población de Diadema antillarum Philippi en el Oeste de Cayo Santa María.* (Tesis de Diploma). Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Cuba.
- Rodríguez-Barreras, R., Pérez, M.E., Mercado-Molina, A.E., Williams, S.M., Sabat, A.M. (2014). Higher population densities of the sea urchin *Diadema antillarum* linked to wave sheltered areas in north Puerto Rico Archipelago. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 94(8), 1661-1669.
- Rodríguez-Barreras, R., Sabat, A.M. (2015). Evaluation of three tagging methods in the sea urchin *Diadema antillarum*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 95(6), 1255-1260.
- Rodríguez-Barreras, R., Durán, A., Lopéz-Morell, J., Sabat, A.M. (2015). Effect of fish removal in the abundance and size structure of the sea urchin *Diadema antillarum*: a field experiment. *Mar. Biol. Res.*, 11, 1100-1107.
- Ruiz de Gauna, I., Markandya, A., Onofri, L., Greño, F., Warman, J., Arce, N., Navarrete, A., Rivera, M., Kobelkowsky, R., Vargas, M. (2021). *Economic Valuation of the Ecosystem Services of the Mesoamerican Reef, and the Allocation and Distribution of these Values.* IDB Working Paper Series, No. IDB-WP-01214, Inter-American Development Bank (IDB), Washington, DC.

- Soto-Santiago, F.J., IrizarryBox-Soto, E. (2013). The Sea Urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata, Equinoidea), algal cover and juvenile coral densities in La Parguera, Puerto Rico. *UNED Research Journal*, 5(1), 33-40.
- Sully, S., Hodgson, G.G., van Woosik, R. (2022). Present and future bright and dark spots for coral reefs through climate change. *Glob. Chang. Biol.*, 28, 4509-4522.
- Sura, S.A., Molina, N.E., Blumstein, D.T., Fong, P. (2021). Selective consumption of macroalgal species by herbivorous fishes suggests reduced functional complementarity on a fringing reef in Moorea, French Polynesia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 536, 151-508.
- Tuohy, E., Wade, C., Weil, E. (2020). Lack of recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Puerto Rico 33 years after the Caribbean-wide mass mortality. *PeerJ*, 8, e8428.
- Tuya, F., Martín, J.A., Luque, A. (2004). Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean). *Helgol. Mar. Res.*, 58, 26-31.
- Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortega-Borges, L., Haroun, R.J. (2007). Bathymetric segregation of the sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of Flow-Induced forces. *Science Direct*, 73, 481-488.
- Underwood, A.J. (1992). Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 161, 145-178.
- Vega, R., Hay, M. (2023). Mystery solved? Disease detectives identify the cause of a mass die-off in the sea. *Sci. Adv.*, 9, eadh5478.
- Vicente, P. (2020). *Caracterización de comunidades de herbívoros en el arrecife aledaño a la calle 16, Miramar, La Habana, Cuba.* (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Voolstra, C.R., Peixoto, R.S., Ferrier-Pagès, C. (2023). Mitigating the ecological collapse of coral reef ecosystems. *EMBO reports*, 24, e56826.
- Weil, E., Torres, J.L., Ashton, M. (2005). Population characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. *Rev. Biol. Trop.*, 53, 219-231.
- Weil, E., Rogers, C.S. (2011). Coral Reef Diseases in the Atlantic-Caribbean. En Z. Dubinsky y N. Stambler (Eds.). *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 465-491), Springer Science Business Media B.V.
- Weiler, B.A., Van Leeuwen, T.E., Stump, K.L. (2019). The extent of coral bleaching, disease and mortality for data-deficient reefs in Eleuthera, The Bahamas after the 2014-2017 global bleaching event. *Coral Reefs*, 38, 831-836.
- Williams, I.D., Polunin, N.V.C. (2001). Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19, 358-366.
- Williams, S.M., Yoshioka, P.M., García, J.R. (2010). Recruitment pattern of *Diadema antillarum* in La Parguera, Puerto Rico. *Coral Reefs*, 29, 809-812.
- Williams, S.M., García, J.R., Yoshioka, P.M. (2011). Spatial variation of *Diadema antillarum* settlement in La Parguera, Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.*, 87(3), 531-540.
- Wilkinson, C. (2008). *Status of Coral Reefs of the World: 2008*. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. Pearson Education India. (No. 574.0182 Z3.)

Como citar este artículo

González-Díaz, P., Suárez Ramos, J. (2024). Características poblacionales de *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) (Echinoidea: Diademataceae) en arrecifes de la región noroccidental Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 44(1), 115-140.