

MORTANDADES MASIVAS DEL ERIZO DE MAR
DIADEMA ANTILLARUM (PHILIPPI) EN PUERTO RICO

por

Vance Vicente y Carlos Goenaga
Centro para Estudios Energeticos y Ambientales
División de Ecología Marina
College Station
Mayaguez, Puerto Rico 00708

CENTER FOR ENERGY AND ENVIRONMENT RESEARCH
UPR • DOE

CENTER FOR ENERGY AND ENVIRONMENT RESEARCH
UNIVERSITY OF PUERTO RICO -- U.S. DEPARTMENT OF ENERGY

MORTANDADES MASIVAS DEL ERIZO DE MAR
DIADEMA ANTILLARUM (PHILIPPI) EN PUERTO RICO

por

Vance Vicente y Carlos Goenaga
Centro para Estudios Energeticos y Ambientales
División de Ecología Marina
College Station
Mayaguez, Puerto Rico 00708

RECONOCIMIENTO

Este trabajo de investigación ha sido financiado conjuntamente por la Corporación para el Desarrollo de los Recursos Marinos Lacustres y Fluviales (CODREMAR) y el Centro para Estudios Energeticos y Ambientales (CEEA).

INTRODUCCION

En el Caribe se han reportado mortandades locales de erizo bajo las siguientes circunstancias: 1) durante o poco después de períodos intensos de precipitación pluvial conducente a salinidades reducidas en el mar (Goodbody, 1961; Lawrence, 1975); 2) exposición a la atmósfera ocasionada por mareas excepcionalmente bajas (Glynn, 1968); 3) depredación (obs. per.) y 4) huracanes (Woodley et al., 1981). Una vez estos disturbios temporales cesan, las poblaciones de erizos son restauradas por larvas provenientes de áreas adyacentes (Glynn, 1968), sin o con pocas consecuencias a la comunidad que alberga a estos organismos.

En cambio, no se conocen informes de mortandades masivas de erizos a lo largo de grandes extensiones geográficas en el Caribe. En enero del 1983, científicos del Smithsonian Tropical Research Institute en Panamá, se percataron de mortandades masivas del erizo Diadema antillarum en la costa caribeña de Panamá. Ya para septiembre del 1983, las mortandades se extendían a otras áreas (Lessios et al., 1983). Al presente ya se han extendido las mortandades a prácticamente todo el Caribe (Figura 1). Se desconoce el agente causal pero se han planteado las siguientes hipótesis: 1) un patógeno transportado por las corrientes superficiales principales (Lessios et al., en imprenta) y 2) contaminación proveniente del Pacífico vía el canal de Panamá (Bak et al., en imprenta).

Esta parece ser la mortandad de mayor extensión que se documenta para invertebrados marinos (Lessios et al., en imprenta).

La dramática reducción de las poblaciones de Diadema antillarum podría ocasionar cambios sustanciales en las comunidades litorales marinas. Específicamente, la presencia de este erizo podría: 1) determinar los límites batimétricos inferiores de la yerba de tortuga (Vicente y Rivera, 1982); 2) mantener "aureolas" alrededor de algunos arrecifes caribeños (Ogden et al., 1975); 3) afectar la distribución local y abundancia de macroalgas marinas y corales (Sammarco et al., 1974; Bak y Van Eys, 1975; Sammarco, 1980; Carpenter, 1981; Littler et al., 1983); 4) ser presas de alto valor nutritivo para muchas especies de peces y de invertebrados al igual que pueden albergar taxones entre las espinas (misidáceos, haemulónidos juveniles, Tuleocaris neglecta y Periclimenes spp.) y debajo de las espinas (Percnon gibessi). Más información al respecto en la sección Implicaciones para las pesquerías locales.

Este informe resume la información que obtuvimos, durante un crucero alrededor de Puerto Rico, de las mortandades masivas de Diadema antillarum en la Isla.

MÉTODOS Y MATERIALES

La extensión geográfica de las mortandades masivas de Diadema antillarum en Puerto Rico la determinamos visitando

30 localidades costeras e incluyendo las islas occidentales de Mona y Desecheo (Figura 2) al igual que varios bancos de arrecifes. Dentro de cada localización específica, inspeccionamos durante 15-60 minutos las comunidades presentes para determinar la posible presencia de individuos de Diadema antillarum. Si estos estaban presentes, entonces estimamos las densidades poblacionales mediante 3 ó 4 transectos de 1 x 10 m de largo ubicados al azar incluyendo así los erizos saludables, al igual que aquellos que aparentemente estaban moribundos. Tambien tomamos en consideración la presencia de carapachos y espinas. En Cayo Pájaros (Bahia de Jobos), se recogieron mas de 100 carapachos de Diadema antillarum a lo largo de 15 metros de orilla. Estos fueron entonces transportados al laboratorio donde sus diámetros fueron medidos para obtener una distribución de clases de tamaño.

Con la idea de detectar cambios estructurales bentónicos mayores, asociados a la mortandad de Diadema antillarum, establecimos foto-transectos permanentes en ocho estaciones. En estas estaciones colocamos, con clavos al armazón del arrecife, sogas (largo: 10 m) de nilón a lo largo de las cuales tomamos fotografías contiguas a una distancia vertical del substrato de 1 m. También, para documentar los componentes epibentónicos principales, tomamos fotografías panorámicas de los habitáculos inspeccionados.

En aquellas localidades en las cuales estamos llevando a cabo investigaciones al presente (i.e., La Parguera), obtuvimos

información más detallada. Fue aquí donde pudimos hacer observaciones continuadas de la mortalidad, la cual se completó luego de 4 días.

RESULTADOS

A. Observaciones durante la mortandad

Las mortandades de Diadema antillarum en Puerto Rico, las notamos por primera vez en el mes de enero de 1984, un año después de ser reportadas, por primera vez, para la costa caribeña de Panamá (Lessios et al., 1983). Entre septiembre 16 y diciembre 6 de 1983, llevamos a cabo experimentos de campo con poblaciones de Diadema antillarum en el Cayo Enrique, La Parguera. Las poblaciones de Diadema antillarum no exhibían ninguna anormalidad e, inclusive, el 14 de octubre muchos individuos, tanto solitarios como gregarios, desovaron aquí.

El 12 de diciembre de 1983, observamos que las poblaciones de Diadema antillarum habían mermado considerablemente en el Escollie Rodríguez, un arrecife cerca de Mayaguez en la costa occidental de la isla. Esto, sin embargo, pudo haber sido ocasionado por la alta turbiedad de este arrecife el cual se expone periódicamente al plumacho de sedimento del Río Guanajibo. El sedimento suspendido aparentemente es capaz de reducir las poblaciones de Diadema antillarum (Bauer, 1980).

El 24 de enero de 1984 observamos, por primera vez, las mortalidades masivas de Diadema antillarum en el Cayo Laurel,

La Parguera. La mayoría de los erizos observados estaban muertos o moribundos. Los que estaban moribundos exhibían una o más de los siguientes síntomas: 1) partículas de cieno en las espinas y/o en la región aboral (posiblemente relacionado a inactividad de los pedicelarios); 2) ausencia o reducción de espinas en las regiones orales o laterales; 3) necrosis epidermal en la región lateral y, principalmente, en la oral, del esqueleto; 4) espinas rotas; 5) ausencia total de espinas pero respondiendo al tacto en la región peristómica y 6) orientados en posición lateral o invertida y desprendidos del substrato. En adición, observamos individuos en diferentes estados de putrefacción. En la misma fecha, la mayoría de los erizos del Cayo Enrique (un arrecife más cercano a la costa) estaban aun vivos, aunque una minoría de ellos ya exhibían algunos de los síntomas mencionados. Dos días después, todos los individuos en Cayo Enrique estaban muertos o moribundos.

Aunque no hemos encontrado ni un solo erizo en el frontón del Cayo Enrique al presente, en la parte trasera de éste (e.g., en la cresta y el biotopo de Porites) encontramos individuos aislados ocasionalmente. Es interesante notar que los que aun viven en estas áreas, protegidos del arrecife, se encuentran casi siempre en ambientes crípticos.

Costas Sur y Este

Las costas sur y este de Puerto Rico poseen un sinnúmero de arrecifes de coral (Goenaga y Cintrón, 1979) además de praderas de yerbas marinas en las áreas someras y protegidas

(Vicente, 1975, 1977; Vicente et al., 1980; Delgado, 1978).

Diadema antillarum era una de las especies más comunes y conspicuas en estos sistemas marinos (observaciones personales). Durante este estudio, sin embargo, encontramos esta especie sólo en Guayanilla y Jobos (Tabla 1).

Censos de Diadema antillarum efectuados hace unos años atrás, en una pradera de yerbas marinas a sotavento del Cayo Pajaros, Jobos, mostraron densidades poblacionales hasta de $17\text{-}19/\text{m}^2$ (Vicente y Rivera, 1982). En este estudio, sólo encontramos 2 individuos en la pradera y 2 en el frontón arrecifal. Las densidades poblacionales del frontón del Cayo María Langa, Guayanilla, posiblemente similares anteriormente a las de Jobos, son ahora de $1.25/10\text{m}^2$. Evidencias de la reciente mortalidad en este último sitio lo fueron la gran cantidad de espinas en el sedimento y los carapachos en las cuevas y, en el caso de Jobos, en la orilla. Al igual que en La Parguera, los erizos vivos se encontraban en las partes mas interiores de las cuevas.

Costas Norte y Oeste

A pesar de que no existen arrecifes estructurales en la costa norte de Puerto Rico (Kaye, 1959), existen aquí numerosas formaciones de eolianita sumergidas, extensas orillas rocosas y comunidades coralinas que proveían un habitáculo adecuado para Diadema antillarum (observaciones personales). En adición, Bauer (1980) reportó densidades de $13.8/\text{m}^2$ en profundidades de 0-5 m. Durante este estudio, sin embargo,

no encontramos individuos de Diadema antillarum en las 8 localidades visitadas en esta costa. Aunque las inspecciones se restringieron a aguas mas profundas, las poblaciones de Diadema antillarum "desaparecieron" en formaciones rocosas llanas de Aguadilla (Ballester, Solar Observatory, P.R.).

En la costa oeste, tampoco encontramos individuos de Diadema antillarum en las localidades visitadas excepto dos individuos en la parte de sotavento de Sardinera, Isla de Mona (Hensley, comunicación personal) y un individuo en el Escollo Rodríguez. En El Negro, Mayaguez, antes con altas densidades poblacionales de este erizo (observaciones personales), se encontraron numerosas espinas, recientemente estirpadas, en el sedimento. La Isla de Desecho y Rincón, también reportadas como habitáculo para Diadema antillarum (Szmant *et al.*, 1974), las encontramos desprovistas de esta especie.

DISCUSION

Los únicos dos informes en la literatura de mortandades masivas a lo largo de grandes extensiones geográficas lo son la de Strongylocentrotus droebachiensis en Nueva Escocia y la de Diadema antillarum en el Caribe (reportada aquí al igual que en otros artículos citados).

Mortalidades masivas del erizo verde Strongylocentrotus droebachiensis comenzaron en 1980 y se esparcieron a lo largo

de 280 km de la costa sureña de Nueva Escocia (Miller y Colodey, 1983; Moore y Miller, 1983; Scheibling and Stephenson, 1984). Al presente, esta mortalidad continua aquí y ha sobrepasado las 250,000 toneladas de 1980 a 1983 (Miller, comunicación personal). Ahora, las poblaciones de Diadema antillarum han sido devastadas en la región caribeña (Lessios et al., en imprenta).

A pesar de que varios factores de naturaleza física o biológica pueden afectar las poblaciones locales de erizos (Tabla 2), el agente causal parece ser, al menos en Nueva Escocia, de origen patogénico. No se ha identificado el agente específico en Nueva Escocia aunque se encontró un protozoo similar a Labyrinthonyxa, en cantidades considerables, en las góndolas y contenidos gástricos de Strongylocentrotus droebachiensis en Nueva Escocia (Miller y Colodey, 1983). En adición, muchos erizos de esta especie estaban infectados con un endoparásito no identificado en las áreas de "isoyake" (Hagen, 1983).

Es interesante que existan las siguientes similaridades en las mortandades de estas dos distantes regiones geográficas: 1) las mortalidades afectan sólo una especie de erizo en cada región; 2) ambos erizos (Strongylocentrotus droebachiensis y Diadema antillarum) eran extremadamente abundantes previo a sus respectivas mortandades y 3) los síntomas fueron similares en ambas especies.

Luego de las mortandades de Nueva Escocia, Moore y

Miller (1983) efectuaron un reconocimiento a lo largo de 2,900 km de la costa Atlántica y encontraron que, en aquellos áreas donde los erizos habían estado ausentes durante un año, el porcentaje de cubierta de algas era 2 a 14 veces mayor que en áreas que contenían erizos. También encontraron que, generalmente, las macroalgas se extendieron hacia áreas más profundas y protegidas en la ausencia de los erizos aunque todavía no se habían recuperado a los niveles de praderas maduras. Pearse y Hines (1979) también observaron una extensa y rápida recolonización de orillas rocosas sublitorales por parte de algunas macrófitas carnosas luego de la eliminación de poblaciones de equinoideos en California. Igualmente, tres meses luego de mortalidades masivas de Diadema antillarum en el frontón de un arrecife en Jamaica, hubo aquí un incremento dramático de las algas carnosas y filamentosas (Morrison, 1984).

Los efectos, a largo plazo, sobre los componentes florísticos y faunísticos de las comunidades bentónicas de las aguas someras sublitorales que puedan estar asociadas a las mortalidades de Diadema antillarum, sin embargo, todavía se desconocen.

La detección de los cambios físicos o los biológicos, a largo plazo, en las comunidades bentónicas de aguas llanas dependerá de cuán rápido las densidades poblacionales de Diadema antillarum alcanzan los niveles previos. Es posible que algunas poblaciones de Diadema antillarum en Puerto Rico

se restauren en algún nivel. El desove observado previo a la mortandad en La Parguera y la posibilidad de que juveniles de esta especie hayan tenido una mayor supervivencia (Lessios, 1984), podrían acelerar el restablecimiento de poblaciones afectadas. En la Bahía de Jobos también observamos ausencias de carapachos (muertos) menores de 51 mm (Figura 3) lo que podría sugerir una supervivencia de estas etapas. Pero, como se desconocía la distribución de clases de tamaño previo a la mortandad en esta, y otras localidades, no se puede llegar a ninguna conclusión concreta sobre el respecto. Sea cual fuera el caso, observaciones anteriores sugieren que el proceso de recuperación poblacional puede ser lento (Hay y Taylor, 1984). Por ejemplo, luego de Diadema antillarum ser removida a lo largo de un trecho de 50 m de arrecife en St. Thomas, las densidades poblacional de esta especie se recuperaron en un 70% luego de 6 meses (Hay y Taylor, 1984). Los mismos investigadores reportaron que, luego de ser removidos todos los individuos de Diadema antillarum de un arrecife parche en St. Croix, las densidades poblacionales alcanzaron solo un 50-60% de las densidades originales luego de 10-11 años. Basándonos en estas situaciones análogas, pensamos que el proceso de restauración de las poblaciones de Diadema antillarum, luego de las mortandades masivas haber reducido marcadamente fuentes de larvas potenciales en el Caribe, debería ser relativamente lento. Por esta razón, creemos que son de esperarse cambios a largo plazo en las comunidades en las cuales abundaba Diadema.

antillarum. A esta fecha, podemos observar que las áreas del arrecife que antes carecían de crecimiento macroepibentónico ("isoyake" - Hagen, 1983) ahora, generalmente, contienen una "alfombra" de algas filamentosas y/o de algas coralinas articuladas. Este estudio demuestra que las mortandades masivas de Diadema antillarum han ocurrido en las praderas de hierbas marinas, arrecifes de coral y otras comunidades bentónicas alrededor de Puerto Rico incluyendo las islas de Mona y Desecheo.

Creemos tener frente a nosotros un gran experimento natural con gran significado en cuanto a nuestro entendimiento futuro de las comunidades bentónicas de aguas someras del Caribe. La información obtenida durante este estudio creemos que será de gran valor para la detección de cambios a largo plazo sobre estas comunidades.

Implicaciones para las Pesquerías Locales

La mortandad masiva de Diadema antillarum podría tener implicaciones notables sobre la pesquería artesanal en Puerto Rico y el Caribe, en general. Por ejemplo, tales como los hemulónidos, lábridos, quetodóntidos, apogónidos, gobiesocídos y scianidos, se refugian entre las espinas de Diadema antillarum. Otros taxones de invertebrados, tales como algunos copépodos, misidáceos, amfípodos, camarones y cangrejos también se refugian entre o debajo de las espinas de Diadema antillarum (Randall *et al.*, 1964; Castro, 1974; Craft, 1975; Emery, 1968). Es de particular interés notar que etapas

juveniles de la langosta común, Panulirus argus, también busca protección entre las espinas de conglomerados de Diadema antillarum. Con la merma en las poblaciones de este erizo, estos organismos deberán encontrar refugios alternos o, de otra forma, posiblemente sufran un incremento en la depredación natural.

Tal vez más importante aún es el hecho de que varias especies de importancia comercial, tales como algunos gastrópodos, crustáceos y peces, se alimentan de Diadema antillarum. Al menos, 21 especies de peces se alimentan, en alguna medida de este erizo (Randall, 1967). En seis de estas veintiún especies de peces, Diadema antillarum constituye más del 50% de sus dietas. Estas son: el pez puerco (Balistes vetula), el colombiano (Haemulon macrostomum), la viuda (Anisotremus surinamensis), el bajonado (Calamus bajonado), el guanábano (Diodon hystrix) y el turco (Canthidermis sufflamen). El más grande de los lábridos, el capitán (Lachnolaimus maximus), también se alimenta de erizos y parece estar bien adaptado para alimentarse de Diadema antillarum. Este utiliza su hocico como una pala mecánica para virar los erizos al revés y luego los macera para alimentarse de los órganos internos (Randall y Warmbe, 1967; Bohlke y Chaplin, 1968). Otras especies de peces se alimentan oportunísticamente de Diadema antillarum el cual no forma una parte esencial de sus dietas. Ejemplo de esto lo son algunos lábridos (Balichoeres poeyi, Balichoeres bivittatus, Thallasoma bifasciatum), el

tamboril (Canthigaster rostrata) y el pluma (Calamus pennatula) (para mas información ver Craft, 1975, de donde obtuvimos gran parte de la información contenida en esta sección).

Análisis estomacales de otros depredadores de erizos, tales como el canario (Anisotremus virginicus) y la chopo (Archosargus rhomboidalis), demuestran que estos también depredan a Diadema antillarum (Martine, 1972 y 1975). En adición, dos gastrópodos de importancia comercial (Cassis tuberosa y Cassis madascarensis) depredan a Diadema antillarum (Schroeder, 1972; Rivera, 1978).

Debido a la gran efectividad de la cárvada muerta en atraer a la langosta común (Panulirus argus) se pensó durante mucho tiempo que ésta era necrófaga. Mas recientemente, sin embargo, análisis de contenidos estomacales y observaciones en el laboratorio han demostrado que las langostas son depredadores importantes de erizos (Tegner y Levin, 1983). En el Caribe, Panulirus argus se alimenta de erizos, incluyendo Diadema antillarum (Randall et al., 1964; Rivera, 1978).

Por otro lado, notamos que las superficies del arrecife que antes eran intensamente pastoreados por Diadema antillarum contienen al presente una gran cantidad de algas filamentosas que posiblemente estén disponibles para otros hervíboros, incluyendo peces tales como los acantúridos y los escáridos. Esta situación podría significar un aumento en la biomasa de estos hervíboros los cuales, a su vez, sirven de alimento,

ya sea en etapas juveniles o adultos, otros depredadores de importancia comercial tales como los meros (Epinephelus spp.), los pargos (Lutjanus spp.) y las barracudas (Sphyraena spp.). Solo análisis posteriores de áreas que hayan sido cuidadosamente muestradas previamente podrán reflejar el resultado de esta compleja situación.

FIGURA 1

Areas donde ocurrieron mortandades masivas del erizo Diadema antillarum en el Caribe.

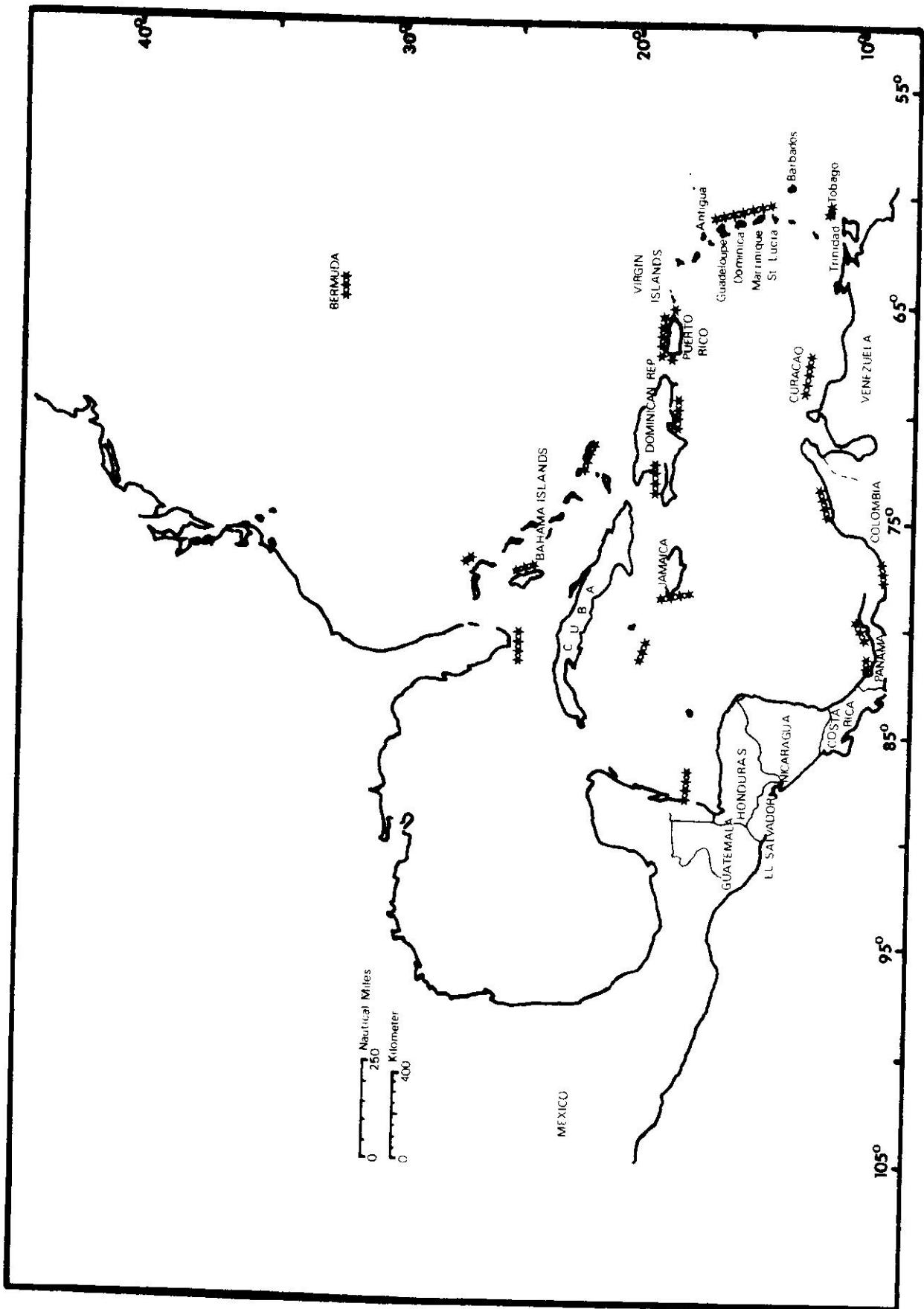


FIGURA 2

Estaciones donde se llevaron a cabo censos
poblacionales del erizo Diadema antillarum
en Puerto Rico.

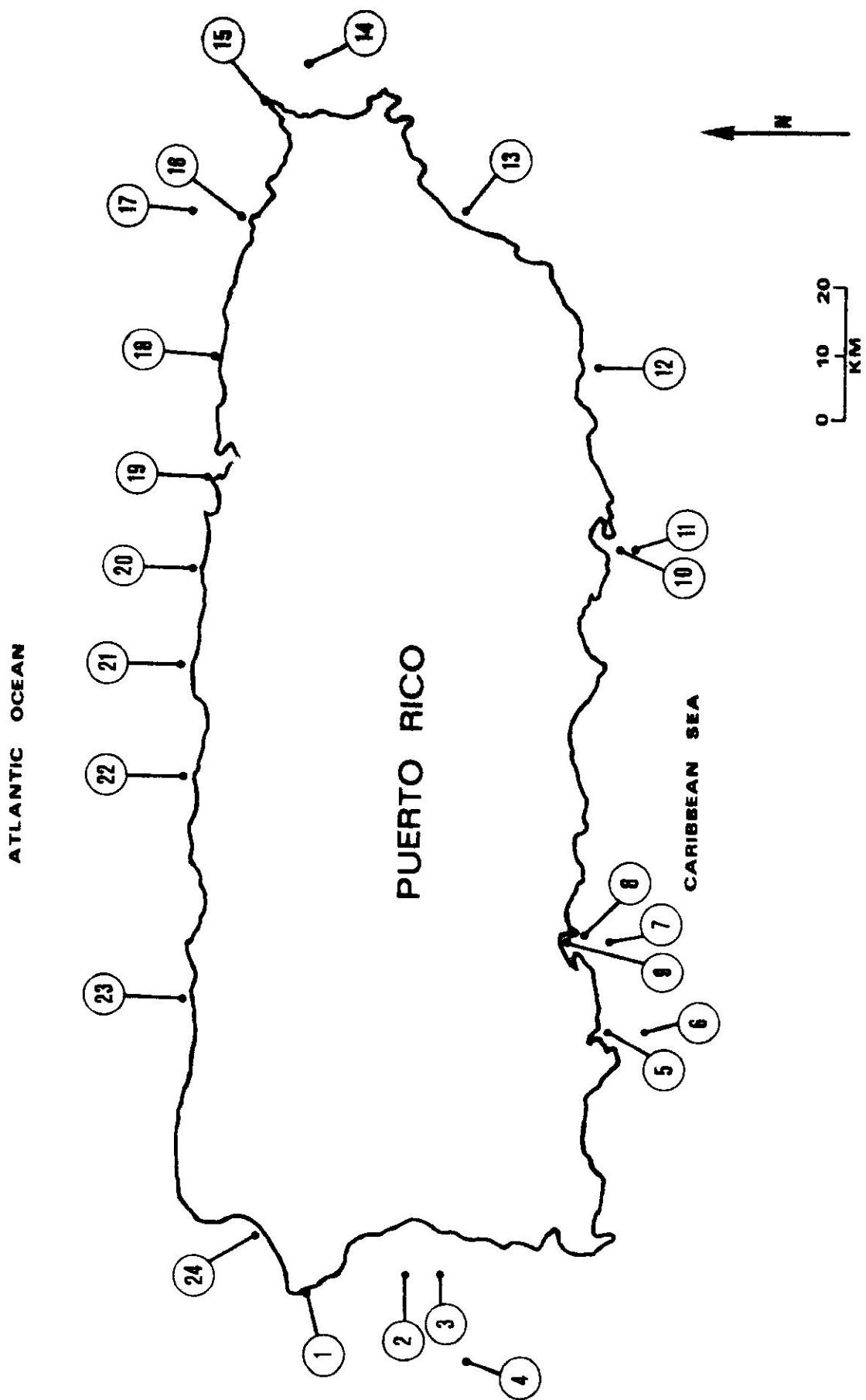


FIGURA 5

Distribución de clases de tamaño (diámetros en mm) de carapachos del erizo Diadema antillarum obtenidos en Cayo Pájaros, Bahía de Jobos, Costa Sur de Puerto Rico.

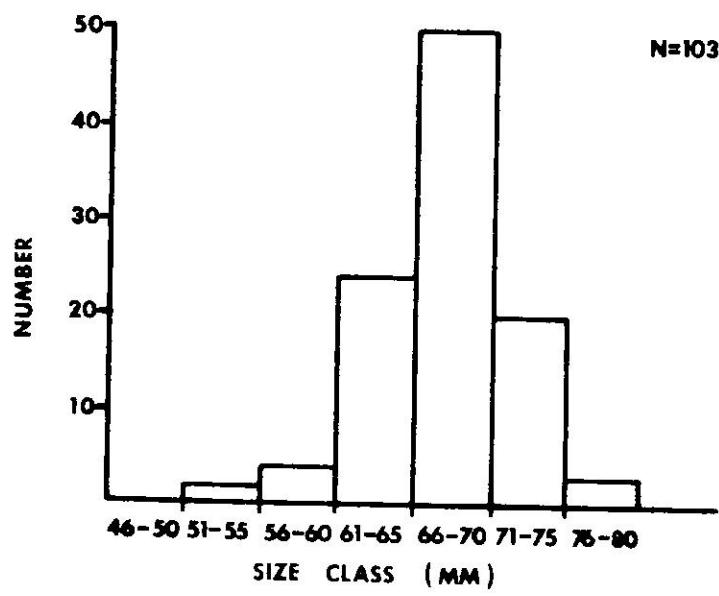


TABLA 1

Resultados de los censos poblacionales del erizo Diadema antillarum en Puerto Rico, Isla de Desechco y Isla de Mona. Números entre paréntesis representan número de erizos negros observados en el área general indicada. Los otros números representan el promedio y la desviación "estandard" obtenidos por medio de transectos establecidos al azar.

TABLA I. Resultados de los censos poblacionales del erizo Diadema antillarum en Puerto Rico, Isla de Desecheo y Isla de Mona.

Localidad	Prof. (m)	Saludables	Moribundos	Carapachos	Espinas	Comunidad
PUERTO RICO						
Costa Oeste						
Rincón	9.1	0	0	0	0	"Hard ground"
El Negro	5.2	0	0	0	+	Frontón arrecifal trasarrecife
	1.8	0	0	0	0	"Hard ground"
Tourmaline	13.6	0	0	0	0	Frontón arrecifal Comunidad coralina
Rodríguez	4.5	(1)	0	0	0	
Aguada	12.1	0	0	0	0	
Costa Sur						
Guayanilla 1	18.2-27.2	0	0	0	0	Surcos y espolones
María Langa	5.0	1.2+ .5 , n=4	0	0	0	Frontón arrecifal
Guayanilla 2	0.6-3.0	0	0	0	0	Pradera de hierbas
Guanica	18.2	0	0	0	0	Arrecife sumergido
Cayo Romero	0	0	0	0	+	Trasarrecife
Cayo Enrique	1.5					Frontón arrecifal
	1.5					Frontón arrecifal
	4.5	0	3	3	+	Frontón arrecifal
	4.5					Frontón arrecifal
	4.5					Frontón arrecifal
	10.6	0	1	3	+	Frontón arrecifal
	10.6	0	0	3	+	Frontón arrecifal
	10.6	0	0	5	+	Frontón arrecifal
Cayo Pájaros	6.1	(2)	0	5	+	Pradera de hierbas
Cayo Pájaros	0.5-1.5	(2)	0	0	0	Pradera de hierbas
Cayo Batata	10.6	0	0	0	0	"Hard ground"
Cabo M. Pasqua	15.2-21.2	0	0	0	+	

TABLA 1 (Cont.).

LOCALIDAD	Prof. (m)	Saludables	Moribundos	Carapachos	Espinás	Comunidad
PUERTO RICO (Cont.)						
<u>Costa Este</u>						
I. Palominitos	1.5-15.2	0	0	0	+	Frontón arrecifal
Las Cabezas	3.0-9.0	0	0	0	+	Frontón arrecifal
<u>Costa Norte</u>						
Punta Picúa	9.1-11.5	0	0	0	0	Algas
Punta Picúa R2	10.0	0	0	0	0	Algas-esponjas
Punta Boca Juana	11.5-12.1	0	0	0	0	Algas
Punta Vacía Talega	8.5-10.0	0	0	0	0	Algas
Isla de Cabra	9.1	0	0	0	+	Algas
Punta Puerto Nuevo	21.2-24.2	0	0	0	0	Algas
Punta Las Tunas	18.2	0	0	0	0	Algas
Punta Peñón	16.7	0	0	0	0	Arenoso
Punta Peñón					0	Algas
ISLA DE MONA						
Carabinero (CO)	10.6-21.2	0	0	0	0	Talud vertical
Carabinero (CO)	9.1-10.6	0	0	0	0	"Hard ground"
Uvero (CO)	1.5-5.0	0	0	0	+	Trasarrecife
Punta Mujeres (CO)	1.5-4.5	0	0	0	0	Comunidad Coralina
Sardinera (CO)	1.5-10.6	0	0	0	0	Frontón arrecifal
ISLA DESECHEO						
Estación 1 (CSE)	15.2	0	0	0	0	Comunidad arrecifal

TABLA 2

Resumen de mortandades de crizos y agentes causales.

TABLA 2. Registros de mortandades de erizos y agentes causales.

Especie	Region	Causa	Extensión	Referencia
<u><i>Strongylocentrotus droebachiensis</i></u>	Atlántico Norte	Agente biológico	872 km	Moore y Miller, 1985
<u><i>Diadema antillarum</i></u>	Caribe	Patógeno	Caribe	Lessios et al., en imprenta
<u><i>Diadema antillarum</i></u>	Caribe	Huracán	Local	Woodley et al., 1981
<u><i>Strongylocentrotus franciscanus</i></u>	Pacífico Pacífico	Hongo Patógeno Enfermedad	Hectáreas Local	Johnson, 1971 Pearse et al., 1977
<u><i>Paracentrotus lividus</i></u>	Mediterráneo	Enfermedad	Local	Boudouresque et al., 1981
<u><i>Lytechinus variegatus</i></u>	Caribe	Salinidades bajas	Local	Goodbody, 1981
	Caribe	Exposición a la marca baja	Local	Glynn, 1968
	Caribe	Efuentes termales		Vicente, 1977
<u><i>Tripneustes ventricosus</i></u>	Caribe	Exposición a la marea baja	Local	Glynn, 1968
<u><i>Meoma ventricosa</i></u>	Caribe	Depredación	Local	Este Estudio

LITERATURA CITADA

- Bak, R.P.M., M.J.E. Carpay and E.D. de Ruyter van Steveninck. (in Press). Densities of the sea urchin Diadema antillarum before and after mass mortalities on the coral reefs of Curasao. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Bak, R.P.M. and G. van Eys. 1975. Predation as the sea urchin Diadema antillarum on living coral. Oecologia (Berlin) 20: 111-115.
- 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 (2): 509-515.
- Bohlke, J.E. and C.C.G. Chaplin. 1968. Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters. Livingston, Wynnewood, Pennsylvania. V 771 pp.
- Bouderesque, C.F., N. Nedelec and S.A. Sheperd. 1981. The decline of a population of the sea urchin Paracentrotus lividus in the Bay of Port-Cros. (Var, France). Rapp. Comm. Int. Mer. Medit. 27: 223-224.
- Briggs, K.B. and M.D. Richardson. 1984. The abyssal megabenthic fauna of the Venezuela Basin, Caribbean Sea. Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore, Maryland.
- Carpenter, R.C. 1981. Grazing by Diadema antillarum (Philippi) and its effects on the benthic algal community. Jour. Mar. Res. 39: 749-765.
- Castro, P. 1974. A new host and notes on the behavior of Tulearioearis neglecta (Chase) (Decapoda, Palaemonidae, Pontoniinae), a symbiont of diadematid sea urchins. Crustaceana 26 (3): 318-320.
- Clifton, H.E., C.V.W. Mahnken, J.C. van Derwalker and R.A. Waller. 1970. Tektite I, Man-in-the-sea project: Marine Science Program. Science 168: 659-663.
- Craft, L.L. 1975. Aspects of the biology of the crab Percon gibbesi (Milne Edwards) and its commensal association with the sea urchin Diadema antillarum Philippi. M.S. Thesis, University of Puerto Rico.

- Davis, G.E. 1971. Aggregations of spiny sea urchins, Diadema antillarum as shelter for young spiny lobster, Panulirus argus. Trans. Am. Fish. Soc. 100 (3): 586-587.
- Delgado, H.A. 1978. Ecología de las comunidades de Thalassia testudinum (Konig) en La Parguera, Lajas, Puerto Rico. M.S. Thesis, University of Puerto Rico.
- Dixon, J. and S. Schroeder. 1984. Effects of temperature and cannibalism on the spread of starfish disease in a southern California kelp bed. Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore, Maryland.
- Emery, A.R. 1968. Preliminary observations on coral reef plankton. Limnol. Ocean. 13: 293-303.
- Glynn, P.W. 1968. Mass mortalities of echinoids and other reef flat organisms coincident with midday, low water exposures in Puerto Rico. Mar. Biol. 1: 226-243.
- Goenaga C. and G. Cintron. 1979. Inventory of the Puerto Rican coral reefs. Report (Department of Natural Resources, Commonwealth of Puerto Rico).
- Goodbody, I. 1961. Mass mortality of a marine fauna following tropical rains. Ecology 42 (1): 150-155.
- Hagen, N.T. 1983. Destructive grazing of kelp beds by sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway. Sarsia 68: 177-190.
- Hay, M.E. 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? Ecology.
- Hay, M.E. and P.R. Taylor. 1984. Competition between herbivorous fish and urchins on Caribbean reefs. Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore, Maryland.
- Johnson, P.T. 1971. Studies on diseased urchins from Point Loma. In: Kelp Habitat Improvement Project Annual Report 1970-1971. Pasadena: Calif. Inst. Tech. pp. 82-90.
- Kanciruk, P. 1980. Ecology of juveniles and adult Palinuridae (spiny lobsters). In: The Biology and Management of Lobsters. Vol. II, Ecology and Management, Edited by J.S. Cobb, and B.F. Phillips. Academic Press, New York, pp. 59-96.
- Kaye, C. 1959. Shoreline features and quaternary shoreline changes, Puerto Rico. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 317-B.

- Lawrence, J.M. 1975. The effect of temperate-salinity combinations on the functional well being of adult *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata; Echinoidea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 18: 271-275.
- Lessios, H.A., D.R. Robertson and J.D. Cubit. (in Press.) Spread of Diadema mass mortalities through the Caribbean.
- Lessios, H.A., P.W. Glynn and D.R. Robertson. 1983. Mass mortalities of coral reef organisms. Science 222: 715.
- Lessios, H.A. 1984. Mass mortalities of Diadema antillarum. Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore Maryland.
- Levitin, D.R. 1984. Density dependent size plasticity and negative growth in Diadema antillarum (Philippi). Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore, Maryland.
- Lewis, 1964. Feeding and digestion in the tropical sea urchin Diadema. Proc. 5th Meeting, AIMLC, 5:14.
- Lewis, 1964. Feeding and digestion in the tropical sea urchin Diadema antillarum Phillipi. Can. J. Zool. 42: 549-557.
- Littler, M.M., P.T. Taylor and D.S. Littler. 1983. Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. Coral Reefs 2: 111-118,
- Martin, D.F. 1972. The distribution and ecology of the fishes of Jobos Bay. Aguirre Power Project Environmental Studies, Annual Report (USAEC Report PRNC-162). University of Puerto Rico, Puerto Rico Nuclear Center, Rio Piedras. pp. 225-251.
- Martin, D.F. 1975. Diversity, seasonal distribution and feeding ecology of the fishes of Jobos Bay. Aguirre Environmental Studies, Jobos Bay, Puerto Rico. Final Report (Vol. 1 & 2). (USAEC Report PRNC-196). University of Puerto Rico, Puerto Rico Nuclear Center, Rio Piedras. pp. 66-71, 165-189.
- Miller, R.J. and A.G. Colodey. 1983. Widespread mass mortalities of the green sea urchin in Nova Scotia, Canada. Mar. Biol. 73: 263-267.
- Moore, D.S. and R.J. Miller. 1983. Recovery of macroalgae following widespread sea urchin mortality with a description of the nearshore hard-bottom habitat on the Atlantic Coast of Nova Scotia. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1230: vii+94 p.

- Mortensen, T. 1940. A monograph of the echinoidea. III (1). Aulodonta. C.A. Reitzel, Copenhagen. 370 pp., pls. 1-87.
- Ogden, J.C., R.A. Brown and N. Salesky. 1973. Grazing by the echinoid Diadema antillarum (Philippi): formation of halos around West Indian patch reef. Science 182: 715-717.
- Ogden, J.C., D.P. Abbot and I.A. Abbot. 1973. Studies on the activity and food of the echinoid Diadema antillarum Philippi on a West Indian patch reef. Spec. Publ. No. 2, West Indies Lab., Fairleigh Dickinson Univ. St. Croix 96 pp.
- Pearse, J.D., D.P. Costa, M.B. Yellin and C.R. Agegan. 1977. Localized mass mortality of red sea urchin, Strongylocentrotus franciscanus, near Santa Cruz, California. Fish. Bull. U.S. 75: 645-648.
- Pearse, J.S. and A.H. Hines 1979. Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins. Mar. Biol. 51: 85-91.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder and W.A. Starck. 1964. Notes on the biology of the echinoid Diadema antillarum. Carib. J. Sci. 4: 421-433.
- Randall, J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. Stud. Trop. Oceanogr. 5: 655-897.
- Randall, J.E. and G.L. Warmke. 1967. The food habits of the hogfish (Lachnolaimus maximus) a labrid fish from the Western Atlantic. Carib. Jour. Sci. 7 (3-4): 141-144.
- Rivera, J.A. 1978. Aspects of the biology of Lytechinus variegatus (Lamarck, 1816) at Jobos Bay, Puerto Rico. (Echinoidea: Toxopneustidae). M.S. Thesis, University of Puerto Rico.
- Sammarco, P.W. 1980. Diadema and its relationship to coral spat mortality: Grazing competition and biological disturbance. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 45: 245-272.
- Sammarco, P.W., J.S. Levinton and J.C. Ogden. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by Diadema antillarum (Philippi) (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. Jour. Mar. Res. 32: 47-53.
- Scheibling, R.E. and R.L. Stephenson. 1984. Mass mortality of Strongylocentrotus droebachiensis (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. Mar. Biol. 78(2): 153-164.

- Schroeder, R.E. 1962. Urchin killers. Sea frontiers. 8 (3): 156-160.
- Slocum, C.J. 1984. When urchins die: the rise and change of a benthic marine plant community. Benthic Ecology Meetings, 23-25 March 1984. Goucher College, Baltimore, Maryland.
- Szmant, A., S. Martin, B. Buchanan and R. Castro. 1974. Preliminary observations on the benthic communities of the Punta Higuero site. P.R.N.C. 174: 301-329.
- Tegner, M.J. and L.A. Leven. 1983. Spiny lobsters and sea urchins: Analysis of a predator - prey interaction. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 73: 125-150.
- Vicente, V.P. 1975. Seagrass bed communities of Jobos Bay, Puerto Rico. Final Report, Vol. I. PRNC 196; 27-45.
- Vicente, V.P. 1977. The impact of heated effluents on Thalassia beds: A comparative study. CEER-M-066. 73 pp.
- Vicente, V.P., L.R. Almodovar, J.A. Rivera and D. Corales. 1980. An ecological evaluation of the seagrasses in Guayanilla Bay. Science-Ciencia 7 (4): 91-105.
- Vicente, V.P., J.A. Aguilú and J.A. Rivera. 1980. Thalassia as a food source: Importance and potential in the marine and terrestrial environments. J. Agri. Univ. P.R. 64 (1): 107-120.
- Vicente, V.P. and J.A. Rivera. 1982. Depth limits of the sea-grass Thalassia testudinum (Konig) in Jobos and Guayanilla Bays, Puerto Rico. Carib. J. Sci. 17 (1-4): 73-79.
- Woodley, J.D. et al. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. Science 214 (4522): 749-755.

