

Equinodermos (Echinodermata) del occidente del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba

R. del Valle García¹, M. Abreu Pérez¹, R. Rodríguez¹, F.A. Solís-Marín², A. Laguarda-Figueras² & A. de la L. Durán González²

1. Instituto de Oceanología, Ave. Ira. No. 18406 e/ 184 y 186 Playa 12100. La Habana, Cuba; mercedesa@oceano.inf.cu
2. Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos. Colección Nacional de Equinodermos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Apdo. Post 70-305, México, D. F., 04510.

Recibido 22-I-2008. Corregido 07-V-2008. Aceptado 17-IX-2008.

Abstract: Echinoderms (Echinodermata) from western Archipelago Sabana-Camagüey, Cuba. The Sabana-Camagüey Archipelago, central north region of Cuba, has been submitted to a significant tourist development, with the corresponding increase of hotel infrastructure and highways. We sampled 20 stations considering biotope variation in the macrolagoon and the external areas. The samplings were carried out in March - April and October - November, 2001 (20 days per sampling). Towards the external area - where there is a minor human impact, a better development of the marine grasslands and more saline stability, there were more species, moderate population densities and a lower proportion of species that feed on suspended material, while towards the interior of the macrolagoon we found the opposite pattern. *Rev. Biol. Trop.* 56 (Suppl. 3): 19-35. Epub 2009 January 05.

Key words: Effects of hotel development, human impact, biodiversity, demography, feeding.

El Archipiélago Sabana-Camagüey (A.S.C.), ubicado en la región Norte central de Cuba, ha sido sometido a un gran desarrollo turístico, con el correspondiente aumento de la infraestructura hotelera y la construcción de numerosas carreteras que conectan la isla con los principales cayos de este archipiélago.

Dentro de la primera etapa (1993-1997) del Proyecto Sabana-Camagüey (CUB/98/G32), se llevó a cabo una prospección ecológica multidisciplinaria con el fin de obtener información que permitiera dar respuesta a las necesidades de los proyectos de desarrollo y de protección de la biodiversidad. En dicha etapa, se estudió el megazoobentos (> 4 mm) (Alcolado *et al.* 1998 y 1999) por su importancia como bioindicador de las condiciones ambientales. La misma finalizó exitosamente y estableció las bases científicas para la conservación de la biodiversidad mediante el manejo integrado del sistema. Una

segunda etapa denominada “Acciones prioritarias para consolidar la protección de la biodiversidad del Ecosistema Sabana-Camagüey (E.S.C.)” fue propuesta para el manejo costero, mediante zonificación y el establecimiento de áreas protegidas esenciales.

Como es sabido, para el manejo integrado de la zona costera es vital conocer la diversidad biológica de los ecosistemas existentes, por lo que los inventarios son fundamentales. Mediante éstos se conoce la distribución de las especies y las áreas de mayor diversidad biológica, información que constituye una parte fundamental, tanto para la determinación de las áreas ecológicamente sensibles como para el uso de las áreas protegidas.

Entre las múltiples tareas de esta segunda etapa, estuvo el “Inventario de la flora y fauna marina de las Áreas Protegidas del A.S.C.”, en la que se estudiaron la macrovegetación

bentónica y el megazoobentos. Para ello, se consideró oportuno inventariar la región de Varahicacos-Galindo, considerada como reserva de flora y fauna así como algunas áreas aledañas de gran interés local como las bahías de Cárdenas y Santa Clara. Esta región presenta en la actualidad un desarrollo industrial y turístico ascendente, siendo la única área de prospección petrolera en la plataforma insular (Penié y Rodas 2001).

Uno de los grupos inventariados fue el de los equinodermos, considerado entre los más importantes y representativos dentro de los invertebrados bentónicos. Numerosas especies de este phylum, juegan un importante papel en los ecosistemas donde habitan, actuando como controladores biológicos (Valdez y Villalobos 1978, Woodley 1981, Moses y Bonen 2001) o eslabones importantes en las tramas tróficas (Watts *et al.* 2001). Por otra parte, dada su relativa longevidad y capacidad de adaptación (Lawrence 1975), pueden ser considerados como indicadores del estado de conservación de los ecosistemas.

El objetivo del presente trabajo es mostrar, tanto la composición específica, distribución espacial y estructura trófica, como las áreas de mayor diversidad de equinodermos en las diferentes subregiones y biotopos de la región occidental del A.S.C., a fin de contribuir con ello a la implementación del manejo integrado costero, mediante la zonificación y el establecimiento de las áreas protegidas esenciales.

MATERIAS Y MÉTODOS

Caracterización general de la región: El A.S.C., localizado en la zona norte central de Cuba, abarca un área aproximada de 465 km², limita al norte por una franja formada por más de 2 517 cayos, que representan aproximadamente el 60% de los cayos de Cuba, mientras que al sur de los cayos se extiende un conjunto de cuerpos de aguas poco profundas que constituyen una macrolaguna (Alcolado *et al.* 1998). La región occidental de este archipiélago, ubicada entre los 23° 04' 24" N, 81° 08' 48" W y los 23° 08' 52" N, 80° 45' 12" W, abarca parte

de la Bahía de Cárdenas y la zona costera desde Punta Hicacos hasta Cayo Galindo (Penié y Rodas 2001) (Fig. 1).

La Bahía de Cárdenas abarca un área de 104 km² con una profundidad promedio de 4 m, aunque en algunas zonas se alcanzan los 10 m (Álvarez y Quintana 1988). La bahía de Santa Clara presenta mucho menos comunicación con la plataforma exterior y la profundidad casi nunca sobrepasa los tres metros, con zonas que incluso permanecen sin espejo de agua, durante la mayor parte del año. Los ríos que desembocan en ellas son de muy poco caudal, por lo que el régimen anual de escurrimiento costero está determinado por el régimen de precipitaciones (Lluís-Riera 1981).

Los pastos marinos abarcan grandes extensiones, con una distribución en forma de parche. Las fanerógamas están representadas por los géneros *Thalassia*, *Syringodium*, *Halophila*, y *Halodule*. Las algas calcáreas y articuladas se encuentran en zonas de mayor intercambio y las especies carnosas y filamentosas se reportan para la parte interior de la Bahía de Cárdenas y en menor grado hacia la macrolaguna (Díaz-Larrea 2002).

METODOLOGÍA

En la región se muestreó un total de 20 estaciones, teniendo en cuenta los diferentes biotopos tanto en la macrolaguna como en las áreas externas (Fig. 1). De cada una de ellas se brindan los datos de: localidad, georeferenciación, profundidad promedio, salinidad y biotopo. La salinidad se estimó empleando un refractómetro manual DIGIT-010 con una precisión de 0.2 ‰. Para la ubicación de cada estación: latitud y longitud, se utilizó un G.P.S., Magellan-315, con un error de +/- 25 metros.

Los muestreos se llevaron a cabo entre marzo-abril y octubre-noviembre del 2001, ambos con 20 días de duración. En cada estación se realizaron muestreos cualitativos y cuantitativos (tres arrastres). En éstos últimos se utilizó una rastra de 0.4 m de ancho en su zona de ataque, con un copo de malla de 4 mm, protegido por otro de 2 cm de malla. Para



Fig. 1. Localización del área de estudio y de los puntos de muestreo. Región occidental del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba (entre 23°04'24" N, 81°08'48" W y 23°08'52" N, 80°45'12" W).

Fig. 1. Localization of study area and sampling stations. Occidental region of the Sabana-Camagüey Archipelago, Cuba (between 23°04'24" N, 81°08'48" W and 23°08'52" N, 80° 45'12" W).

complementar estos muestreos, se realizaron censos visuales y colectas mediante buceo autónomo. Los organismos colectados en cada arrastre fueron lavados sobre un tamiz de 4 mm. Los ejemplares se colocaron en frascos con alcohol etílico al 70% (preparado con agua dulce) y se trasladaron al laboratorio, donde se identificaron hasta nivel de especie, excepto 2 de ellas (*Ophiopsila* sp. y *Echinaster* sp.).

Para la clasificación de las especies se empleó fundamentalmente la siguiente bibliografía: H. L Clark (1933 y 1941); Deichmann (1930, 1940 y 1954); Fell (1960 y 1962); Downey (1973); Serafy (1979); Clark y Downey (1992) y Hendler *et al.* (1995). Con estos resultados se elaboró el listado de especies por estación en las dos temporadas de muestreo (Cuadro 1).

Los biotopos fueron identificados *in situ* por apreciación visual. Se consideraron cinco categorías de biotopos: arenosos con

vegetación (A.V) (Ests. 3, 4, 15-18), mixtos con vegetación (M.V) (Ests. 8-12, 8A, 9A y 14) y mixtos sin vegetación (M.S.V) (Ests. 1, 7 y 13). Es importante tener presente, que el término vegetación, en este trabajo se refiere principalmente al desarrollo de las praderas de las fanerógamas (*Thalassia testudinum*, *Halodule* sp., *Syringodium filiforme* y *Halophila* sp.).

En el análisis trófico, se consideraron cinco categorías tróficas: carnívoros, suspensívoros, sedimentívoros, omnívoros y herbívoros. Para la caracterización trófica, se utilizó la siguiente bibliografía: Serafy (1979), Birckerland (1989), Hendler *et al.* (1995). Las especies correspondientes a los géneros *Ophiopsila* y *Echinaster*, que no pudieron ser llevadas hasta la categoría de especie, sus conductas fueron determinadas analizando el comportamiento trófico a nivel de género. Se procedió a integrar la información (cualitativa y cuantitativa) y con la matriz general, se analizó la composición

trófica general, por biotopos y para las cuatro subregiones: la Bahía de Cárdenas (Ests. 1,2 y 13), la Bahía de Santa Clara (Ests. 8, 9, 11, 12, 8A y 9A), la zona de transición de la macrolaguna (Ests. 5, 6, 7, 10 y 14) y la zona exterior (Ests. 3,4, 15-18).

Procesamiento estadístico: A la matriz cuantitativa de marzo se le aplicó la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homogeneidad de varianza de Levene. No cumpliendo con estos requisitos, se aplicó un análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis, con un nivel de significación de 0.05, para conocer si existían diferencias significativas entre las cinco categorías de biotopos ya establecidas, atendiendo a la composición de especies y densidad de cada una; las estaciones 8A, 9A y 13 no se tuvieron en cuenta por no haberse efectuado rastreos en ellas.

Para detectar diferencias en la composición de especie por réplica y densidad de cada una, entre las estaciones externas (3, 4, 15 a 18) e internas (1, 2, 5 a 12 y 14) se sometió la matriz cuantitativa a la prueba de Kruskal-Wallis con 0.05 de significación. Todas las pruebas antes mencionadas se ejecutaron en el Statistica-5.0.

Se aplicaron técnicas de clasificación jerárquica, tomando el índice cualitativo de

Sorensen como medida de similitud. Para la obtención del dendrograma se aplicó el promedio simple entre grupos.

RESULTADOS

En el estudio se registró un total de 37 especies, de éstas, 3 pertenecen a la Clase Asteroidea, 22 a la Clase Ophiuroidea, 7 a la Clase Echinoidea y 5 a la Clase Holothuroidea (Cuadro 1). En el primer muestreo se encontraron 28 especies y en el segundo, se sumaron otras 6, incrementándose el registro de especies para la región.

Las clases Ophiuroidea y Echinoidea registraron la mayor distribución espacial (estaciones 19 y 13, respectivamente) mientras que las clases Holothuroidea y Asteroidea estuvieron solo presentes en las estaciones 6 y 5, respectivamente. Dentro de la Clase Ophiuroidea, las especies con mayor distribución espacial fueron *Ophioderma brevispinum*, *Ophiothrix angulata*, *Ophiostigma isocanthum* y *Ophiothrix suensonii*, presentes en las estaciones 11, 10, 9 y 8, respectivamente. Dentro de la Clase Echinoidea, los erizos *Lytechinus variegatus variegatus* y *Clypeaster rosaceus* aparecieron en 7 y 5 estaciones respectivamente.

Listado de especies de equinodermos presentes en el occidente del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba.

Clase Asteroidea

Orden Paxillosida Perrier, 1884

Familia Luidiidae Sladen, 1889

Luidia senegalensis (Lamarck, 1816)

Orden Valvatida Perrier, 1884

Familia Oreasteridae Fisher, 1911

Oreaster reticulatus (Linnaeus, 1758)

Orden Spinulosida Perrier, 1884

Familia Echinasteridae Verrill, 1870

Género *Echinaster* Müller & Troschel, 1840

Echinaster sp.

Clase Ophiuroidea

Orden Phrynophiurida Matsumoto, 1915

Familia Ophiomyxidae Ljungman, 1866

Ophiomyxa flaccida (Say, 1825)

Orden Ophiurida Müller & Troschel, 1840

Familia Ophiuridae Lyman, 1865

Ophiolepis elegans Lütken, 1859

Familia Ophiocomidae Ljungman, 1867

Ophiocoma echinata (Lamarck, 1816)

Ophiocoma pumila Lütken, 1859

Ophiocoma wendtii Müller & Troschel, 1842

Género *Ophiopsila* Forbes, 1843

Ophiopsila sp.

Familia Ophionereididae Ljungman, 1867

Ophionereis olivacea H. L. Clark, 1901

Familia Ophiodermatidae Ljungman, 1867

Ophioderma brevicaudum Lütken, 1856

Ophioderma brevispinum (Say, 1825)

Familia Amphiuridae Ljungman, 1867

Amphiura fibulata Koehler, 1913

Amphiodia pulchella (Lyman, 1869)

Amphioplus gracillima (Stimpson, 1952)

Amphioplus coniertodes L. Clark, 1918

Amphioplus thrombodes H. L. Clark, 1918

Amphipholis januarii Ljungman, 1886

Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1828)

Ophiophragmus septus (Lütken, 1859)

Ophiostigma isocanthum (Say, 1825)

Familia Ophiactidae Matsumoto, 1915

Hemipholis elongata (Say, 1825)

Familia Ophiothrichidae Ljungman, 1866

Ophiothrix angulata (Say, 1825)

Ophiothrix orstedii Lütken, 1856

Ophiothrix suensonii Lütken, 1856

Clase Echinoidea

Orden Cidaroida Claus, 1880

Familia Cidariidae Gray, 1825

Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)

Familia Toxopneustidae Troschel, 1872

Lytechinus variegatus variegatus (Lamarck, 1816)

Orden Echinoida Claus, 1876

Familia Echinometridae Gray, 1825

Echinometra lucunter (Linnaeus, 1758)

Echinometra viridis A. Agassiz, 1863

Familia Toxopneustidae Troschel, 1872

Tripneustes ventricosus (Lamarck, 1816)

Orden Clypeasteroidea A. Agassiz, 1872

Familia Clypeasteridae L. Agassiz, 1835

Clypeaster rosaceus (Linnaeus, 1758)

Familia Mellitidae Stefanini, 1911

Leodia sexiesperforata (Leske, 1778)

Clase Holothuroidea

Orden Aspidochirotida Grube, 1840

Familia Holothuriidae Ludwig, 1894

Actinopyga agassizi (Selenka, 1867)

Holothuria (Cystipus) cubana Ludwig, 1874

Holothuria (Halodeima) floridana Pourtalès, 1851

Holothuria (Halodeima) mexicana Ludwig, 1874

Holothuria (Thymiosycia) arenicola Semper, 1868

Distribución de las especies por zonas:

En todas las zonas de la región occidental del A.S.C, como ya señalamos, la Clase Ophiuroidea presentó la mayor distribución espacial, pero la proporción de especies varió en las diferentes zonas. En la externa, que comprende desde el extremo de la Península de Hicacos hasta Cayo Galindo, los ofiuroideos constituyeron el 50% de las 24 especies, seguidos por los equinoideos (30%) y los holoturoideos (18%) (Fig. 2). De la Clase Asteroidea sólo se reportó la especie *Oreaster reticulatus*. En esta zona, fueron reportadas las especies *Clypeaster rosaceus* y *Ophioderma brevispinum*, en 5 de las 6 estaciones por lo que podemos considerarlas como las de mayor distribución espacial en ésta área, coincidiendo con Alcolado *et al.* (1998), quienes señalan a la primera de éstas como una de las dos especies más frecuentes en los cuerpos de aguas exteriores de todo el A.S.C.

En la zona de transición de la macrolaguna (Ests. 5, 6, 7, 10 y 14) el número total de especies disminuyó (15) respecto a la zona externa (24). Los ofiuroideos continúan dominando (80%), seguidos un tanto distante por los holoturoideos (13%) y los asteroideos (7%) (Fig. 2). Las especies *Ophiothrix orstedii* y *Holothuria floridana* presentaron la mayor distribución espacial en esta zona.

En la Bahía de Santa Clara (Ests. 8, 8A, 9, 9A, 11 y 12), disminuyó a 9 el número total de especies y solo se reportaron dos Clases, la Ophiuroidea, que tuvo un dominio casi absoluto (89%) y la Echinoidea con un 11%. Dentro de la Clase Ophiuroidea, las especies que aparecieron en un mayor número de estaciones fueron *Ophiothrix angulata*, *Ophiothrix suensonii*, *Ophiothrix orstedii*, *Ophioderma brevispinum* y *Ophiostigma isocanthum*, presentes en 6, 5, 4, y 3 estaciones respectivamente.

En la Bahía de Cárdenas (Ests. 1, 2 y 13) el número de especies (8), fue similar al de Santa Clara (9). Sin embargo, en la primera, los ofiuroideos representaron el 50% del total, seguidos por los asteroideos y equinoideos con 25% cada uno (Fig. 2). Las especies que aparecieron en mayor número de estaciones fueron *Luidia senegalensis*, *Ophiothrix suensonii* y *Tripneustes ventricosus*.

Si analizamos la composición de especies encontradas en las bahías de Santa Clara (8) y Cárdenas (5), podemos apreciar que es similar ya que las cinco especies de esta última aparecieron en Santa Clara. Sin embargo, las densidades difieren notablemente pues en Santa Clara, *Ophiothrix suensonii* alcanzó valores muy elevados de densidad (5.14 ind.m²) que la alejan del resto. En cambio, en la Bahía de Cárdenas, ninguna de las especies alcanzó

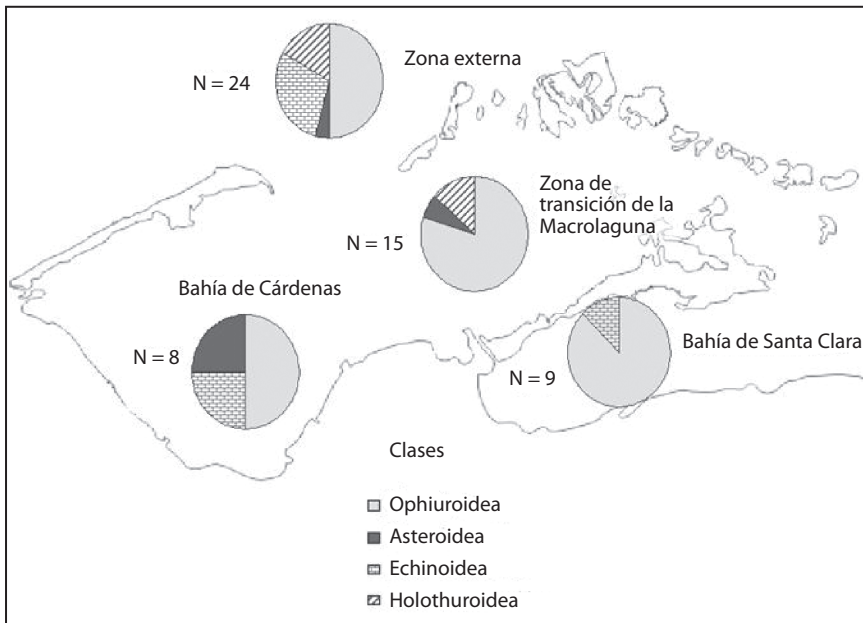


Fig. 2. Composición de las capturas de equinodermos por regiones de muestreo.

Fig. 2. Composition of echinoderm captures by sampling regions.

densidades tan altas y el patrón registrado resultó más equitativo.

Distribución por biotopos: El mayor número de especies recolectadas correspondió a los biotopos arenosos con vegetación (24), seguidos por mixtos con vegetación (18), mixtos sin vegetación y fangoso con vegetación (con 7 especies cada uno y finalmente el fangoso sin vegetación con 2 (Fig. 3). Se evidenció una tendencia negativa en el número de especies en el sentido de los sustratos arenoso con vegetación (A.V) – mixtos con vegetación (M.V) – mixtos sin vegetación (M.S.V) – fangoso con vegetación (F.V) - fangoso sin vegetación (F.S.V) (Fig. 3). La presencia y desarrollo de la vegetación, ya sean macroalgas o fanerógamas, sobre los diferentes tipos de sustrato, repercutió positivamente en el número de especies, como ya ha sido demostrado por varios autores (Ogower y Wacasy 1967, Orth 1973, Powes y Robinson 1980, Alcolado *et al.* 1998, entre otros). En este

sentido, en biotopos con igual tipo de sustrato, el déficit de los pastos marinos trajo aparejado una disminución numérica de especies (Fig. 3). En los sustratos fangosos, la ausencia de fanerógamas, repercutió en la pérdida de 5 de las 7 especies reportadas para el biotopo F.V. Un fenómeno similar se produjo entre los biotopos M.V. y M.S.V donde se detectó la pérdida de 8 especies al pasar de uno con vegetación a otro con muy poco desarrollo de los pastos marinos (Fig. 3).

La única Clase que apareció en todos los biotopos fue la Ophiuroidea. En los A.V y M.V la cantidad de especies de ophiuroideos fue similar; con la pérdida de vegetación y el incremento de la componente fangosa de los sustratos, el número de éstas cae bruscamente reportándose solo 2 especies en los biotopos F.S.V. Dentro de esta Clase, sobresalen las especies *Ophiothrix orstedii* y *Ophiothrix isocanthum* por estar presentes en todos los biotopos y las otras 2 especies del género *Ophiothrix* (*Ophiothrix*

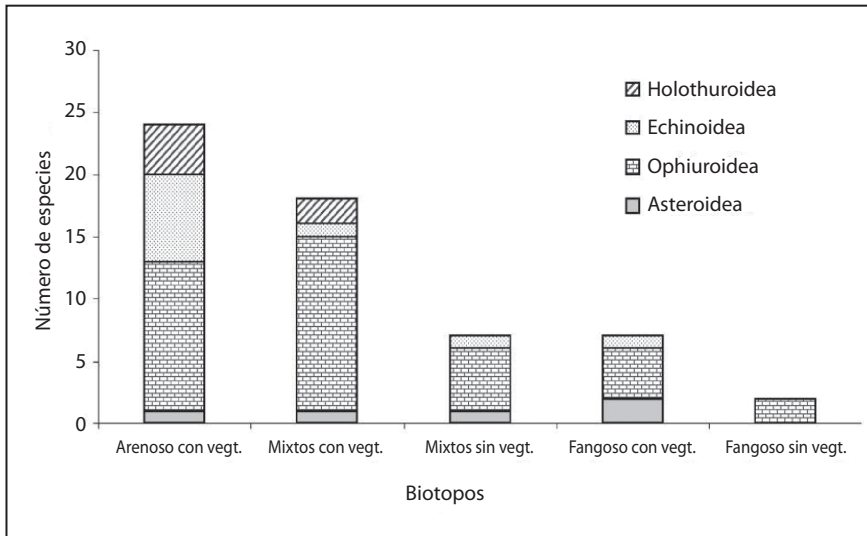


Fig. 3. Número de especies presente en cada tipo de biotopo en el área de estudio.

Fig. 3. Species number present in each biotope in the study area.

suensonii y *Ophiothrix angulata*) estuvieron ausentes solo en el biotopo F.S.V. Las restantes especies de la Clase (18) fueron recolectadas en los biotopos A.V., M.V. y M.S.V. (Fig. 3).

Dentro de la Clase Asteroidea, *Luidia senegalensis* y *Echinaster* sp. aparecieron asociadas a los biotopos F.V, M.V y M.S.V, típicos de los cuerpos de aguas interiores; en cambio *Oreaster reticulatus* se encontró solamente en los A.V, característicos de la zona externa.

La Clase Echinoidea presentó su máximo de especies (7) en el biotopo A.V; de ellas, solo 2 aparecieron en otros biotopos: *Lytechinus variegatus variegatus* apareció también en los M.V y M.S.V y *Tripneustes ventricosus* que fue colectada también en los F.V. Ninguna especie apareció en el biotopo F.S.V.

La Clase Holothuroidea solo se registró en los biotopos A.V y M.V y de las 5 especies registradas *Holothuria floridana* fue la única que se encontró habitando los 2 tipos de biotopos. De las restantes especies, *Actinopyga agassizi*, *Holothuria mexicana* y *H. cubana*

aparecen en los biotopos A.V y *Holothuria arenicola* en los M.V.

Estructura trófica: En toda la región se evidenció un predominio de las especies de alimentación suspensívora (39%), que en esta región resultó exclusiva de la Clase Ophiuroidea. Le siguieron muy de cerca los sedimentívoros y un tanto más distante los omnívoros, con un 19%. Las estrategias menos comunes fueron los herbívoros y carnívoros, con un 8% cada una (Fig. 4 A).

Al analizar la composición trófica por biotopos, se pudo apreciar que los A.V y M.V presentaron todas las variantes de alimentación, aunque en los primeros de un modo más equitativo y con mayor número de especies (Fig. 4 B). En los biotopos M.S.V y F.V, solo aparecieron tres conductas en cada uno de ellos, con un predominio de las especies suspensívoras. En el caso de los F.S.V solo estuvieron presente 2 especies suspensívoras (*Ophiothrix orstedii* y *Ophiostigma isocanthum*).

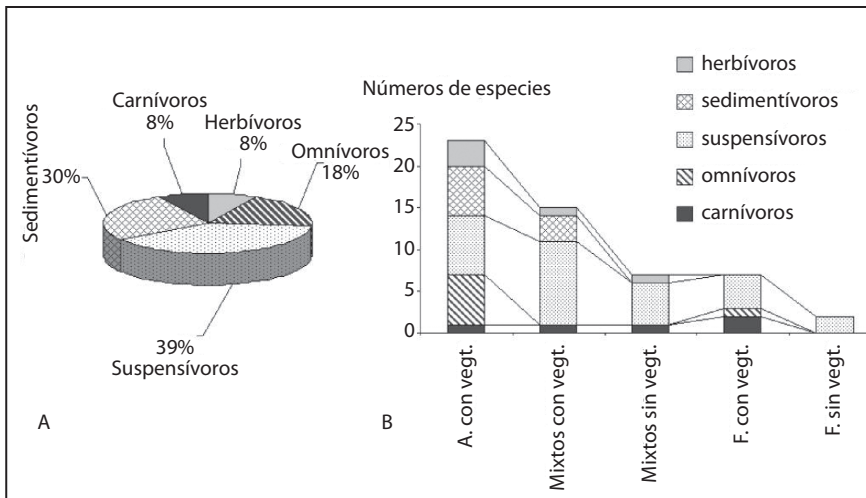


Fig. 4. Análisis de la composición trófica de especies presentes en el área de estudio. A. composición porcentual por grupo trófico. B. número de especies por grupo trófico y su distribución en los diferentes biotopos de la zona.

Fig. 4. Analysis of species trophic composition in the study area. A. Percentual composition by trophic group. B. Number of species by trophic group and its distribution in different biotopes in the zone.

Debe destacarse que las especies suspensívoras, fueron las únicas que aparecieron en todos los biotopos, seguidas por las carnívoras presente en todos, excepto en el F.S.V. Los omnívoros solo se reportaron en los biotopos A.V y F.V (Fig. 4 B).

Los herbívoros aparecieron en los biotopos A.V, M.V y M.S.V, representados por las especies *Lytechinus variegatus* (que fue el único herbívoro encontrado en la macrolaguna) y *Echinomentra lucunter* y *Echinometra viridis*, que aunque fueron encontradas en el biotopo A.V de la zona externa, su aparición pudo haber estado muy asociada a la existencia de fragmentos de roca que aparecieron entre los pastos.

La conducta sedimentívora estuvo representada por 5 especies de holoturoideos, 2 de ofiuroideos y 2 de equinoideos, presentes las dos primeras Clases en los biotopos A.V y M.V y la última solo en los AV (Fig. 4 B).

El análisis de las conductas tróficas por zonas mostró, que en las estaciones interiores predominaron las especies suspensívoras (Fig. 5), en especial en la Bahía de Santa Clara.

En cambio, en la zona externa el dominio está compartido entre suspensívoros, omnívoros y sedimentívoros (Fig. 5). Hacia el interior de la macrolaguna, el resto de las conductas aparecen minimizadas si las comparamos con la suspensívora. Algunas conductas no se reportaron en determinadas áreas de la zona interna, como es el caso de los omnívoros en la Bahía de Cárdenas, de los carnívoros en la Bahía de Santa Clara y los herbívoros en la zona de transición de la macrolaguna (Fig. 5).

Al comparar la estructura trófica en ambas bahías vemos que aunque presentaron un número total de especies similar (Fig. 2), en la Bahía de Santa Clara existe una desproporción en la distribución de las conductas, ya que un 78 % de las especies son suspensívoras, mientras que en Cárdenas este valor (50%) es mucho menor. En la zona de transición de la macrolaguna continúa el predominio de las especies suspensívoras (60%) y en la zona externa este grupo trófico solo representó un 33%.

Por último, los sedimentívoros aparecen en la zona de transición de la macrolaguna, donde son la segunda estrategia más importante

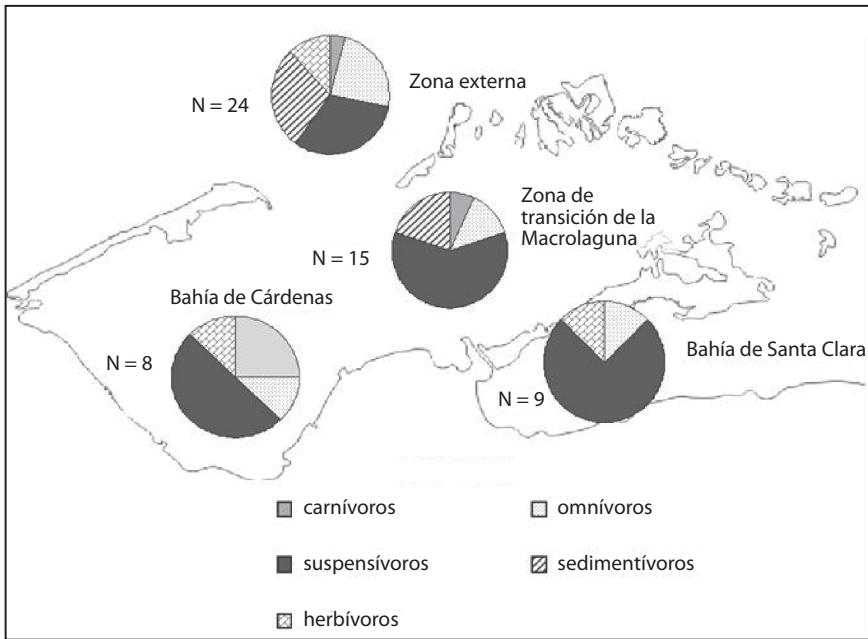


Fig. 5. Composición trófica de los equinodermos de la región occidental del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba.

Fig. 5. Trophic composition of echinoderm species in the occidental region of the Sabana-Camagüey Archipelago, Cuba.

(20%) y en la zona externa, donde alcanzan tanta importancia como la omnívora (25%) (Fig. 5).

Resultados estadísticos: La prueba de Kruskal-Wallis demostró que existen diferencias significativas en la composición de especies entre los cinco biotopos ($H=11.09$, $p=0.026$), pero no se observaron diferencias en las densidades de especies ($H=5.27$, $p=0.26$).

Se detectaron diferencias significativas entre la zona externa, donde solo se encontró el biotopo A.V (Ests. 3, 4, 15, 16, 17 y 18) y la interna (Ests. 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 14), donde el único biotopo no registrado fue el A.V, en cuanto a la composición por especie ($H=13.9$, $p=0.0002$) y las densidades de estas ($H=5.31$, $p=0.02$). Los valores medios de densidad total, densidad promedio de cada especie y salinidad (aunque ésta última no se incluyera en el análisis estadístico) de las zonas externa e interna, reflejan como varían éstos entre ambas.

Tanto la densidad total de especies encontrada como la salinidad promedio, fueron superiores en la macrolaguna (Fig. 6). En el análisis por especie (que incluye la densidad promedio de cada una de estas), se observó que en la zona externa *Ophiostigma isocanthum* y *Clypeaster rosaceus* alcanzaron las mayores densidades y en la macrolaguna *Ophiothrix suensonii* y *O. angulata* (Fig. 6).

El Análisis de Clasificación Numérica (matriz normal), nos permitió observar el grado de similitud en la composición de especies de las estaciones. El dendrograma muestra la existencia de dos grandes grupos que se separan con muy poca similitud (menos de 20%). Uno de ellos corresponde con las estaciones externas y el otro con casi todas las internas (Fig. 7).

En el primero de ellos, la Estación 3 se separa del resto con valores muy bajos de similitud. Dentro del subgrupo formado por las estaciones externas de los cayos, se separa

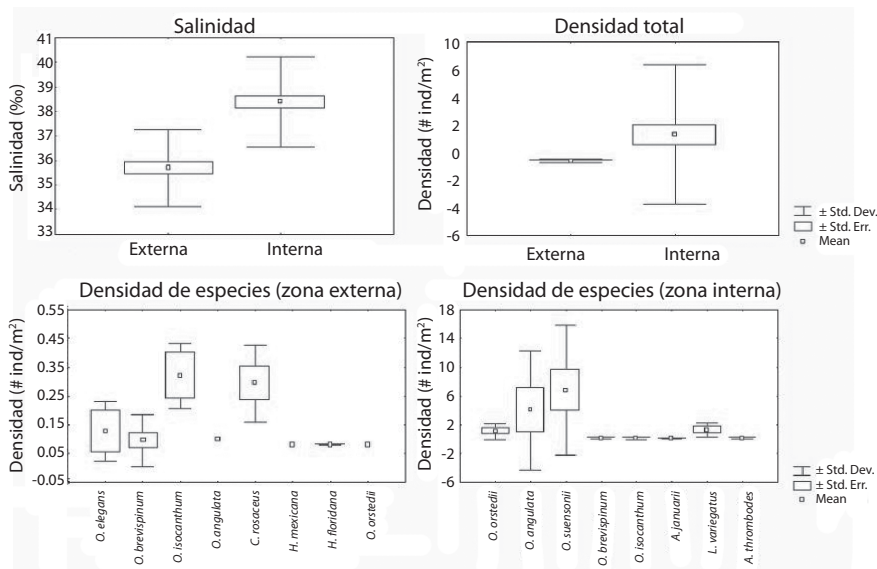


Fig. 6. Valores medios de densidad total, densidad promedio de cada especie y salinidad de las zonas externa e interna de la región occidental del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba.

Fig. 6. Mean values of total density, average density of each species and salinity in the external and internal zones of the occidental region of the Sabana-Camagüey Archipelago, Cuba.

la Estación 14, que se encuentra al sur de los mismos. En el grupo formado por las estaciones internas (zona de transición y bahías), la Estación 5 se separa del resto de las estaciones interiores, con valores muy bajos de similitud (Fig. 7).

DISCUSION

El patrón de distribución de las especies de equinodermos resultó similar al encontrado por Alcolado *et al.* (1998) para el megazooobentos de todo el A.S.C. La existencia de valores más altos del número de especies de equinodermos en la zona externa, esta muy relacionada con las condiciones presentes en la misma como son: mayor influencia del intercambio de agua con el océano, salinidades oceánicas, mayor dinámica de las aguas que no favorecen las acumulaciones excesivas de fango ni de materia orgánica particulada en los sedimentos y mejor desarrollo de los pastos marinos (Díaz-Larrea 2002).

La presencia y desarrollo de la vegetación, ya sean macroalgas o fanerógamas, o ambas, sobre los diferentes tipos de sustratos, repercutió positivamente en el número de especies, lo que ha sido demostrado por varios autores (Ogower y Wacasy 1967, Orth 1973, Powes y Robinson 1980, Alcolado *et al.* 1998, entre otros). Los pastos marinos inducen una mayor diversidad de especies, al producir variedad de microhabitats y de alimentos, servir de sustrato de fijación y refugio a otros organismos, y estabilizar los sedimentos (Fitzhardinge 1983); de ahí que aparecieron en los biotopos arenosos con vegetación y mixtos con vegetación, 24 y 18 especies respectivamente, mientras que en los fangosos sin vegetación, solo 2 especies.

Las diferencias significativas en la composición y densidad de equinodermos encontradas entre la zona interna y la zona externa, y los resultados del análisis de agrupamiento, están dados por varios factores, entre los que se destacan: los biotopos, la salinidad y el grado de impacto antrópico.

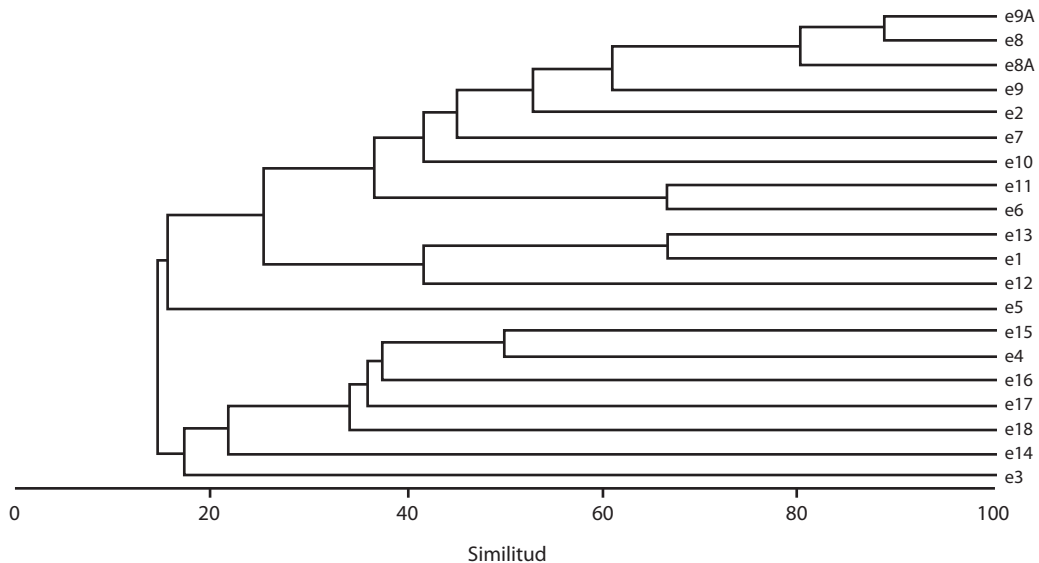


Fig. 7. Dendrograma de similitud generado por el Análisis de clasificación numérica (matriz normal), que muestra la similitud de especies por estación en la región occidental del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba.

Fig. 7. Similarity dendrogram generated by the Numeric Classification Analysis showing species similarity by station in the occidental region of the Sabana-Camagüey Archipelago, Cuba.

En la zona interna existen un total de cuatro biotopos (M.V, F.V, M.S.V y F.S.V), mientras que en la zona externa solo fue encontrado el biotopo A.V, lo que conlleva a diferencias en la composición de las comunidades (especies típicas). La salinidad también presentó diferencias entre ambas zonas. En la externa, los valores estuvieron entre 34 y 36‰ mientras que en la interna variaron entre 38 y 40‰, con los valores más elevados en la Bahía de Santa Clara debido a su conformación semicerrada y poca circulación (Penié y Rodas 2001). Si bien Cárdenas presenta pocos afluentes de agua dulce, tiene una entrada más abierta, lo cual permite un mejor intercambio oceánico y evita que la salinidad se incremente como habita en la Bahía de Santa Clara.

Al respecto, Alcolado *et al.* (1998) al graficar el número de especies total del megazoobentos que potencialmente pueden existir en el A.S.C bajo diferentes salinidades, observaron que el mismo sufre un brusco descenso con los primeros incrementos de salinidad y

gradualmente la pendiente se hace más suave con incrementos adicionales. En el caso particular de los equinodermos, Espinosa y Abreu (*com. pers.*), encontraron que de las 53 especies potenciales a 36‰, reportadas para el A.S.C, el número se reduce en la medida que aumenta la salinidad, hasta llegar a 10 con 41‰; aunque en la región estudiada, la salinidad no superó los 40‰.

Otro aspecto a tener presente, es el grado de impacto de la actividad humana, que es mayor en la zona interna, en especial en las cercanías de la Ciudad de Cárdenas y de la zona oeste de la Bahía de Santa Clara, pues éste contribuye a modificar los patrones de distribución y abundancia de especies en dependencia de su sensibilidad a la contaminación.

El hecho de que el análisis de agrupamiento, mostrara la existencia de dos grandes grupos que se separan con muy poca similitud (menos de 20%), correspondientes con las estaciones externas y las de la macrolaguna, respectivamente, corrobora las diferencias significativas

obtenidas en el análisis de varianza no paramétrico.

El grupo formado por las estaciones externas se separa a su vez en dos subgrupos: en uno de ellos se encuentran las estaciones 4, 15, 16 17 y 18 todas correspondientes a la zona externa de los cayos Cruz del Padre, Galindo y Blanco, a excepción de la Estación 14 que se agrupa más con las externas debido a su cercanía con éstas y presentar un biotopo similar. La Estación 3 se separa con valores muy bajos de similitud debido a que fue la que presentó el mayor número de especies de toda la región estudiada y en la que aparecieron especies que no fueron registradas en ninguna de las restantes estaciones de la zona externa. Estos resultados coinciden en gran medida con los obtenidos en el MDS, donde casi todas las estaciones externas aparecen agrupadas, quedando incluida la Estación 14.

La composición específica de las estaciones, ubicadas en ésta zona, donde solo aparece el biotopo arenoso con vegetación, se caracterizó por presentar especies típicas del mismo, entre las que podemos citar a la estrella *Oreaster reticulatus* las estrellas frágiles *Ophiolepis elegans*, los erizos irregulares *Clypeaster rosaceus* (la más frecuente, coincidiendo con Alcolado *et al.* 1998) y *Leodia sexiesperforata* y los holoturoideos *Holothuria mexicana*, *H. cubana* y *H. floridana*.

Un factor importante que incide en la composición de la fauna de equinodermos en la zona externa, son las menores concentraciones de materia orgánica, de ahí que exista, coincidiendo con lo que predice Kuznetsov (1980), un menor número de especies suspensívoras y que predominen otras categorías tróficas (omnívoras y sedimentívoras). En el caso de los erizos irregulares, su presencia en este biotopo se vincula a la ingestión selectiva de determinados tipos de sedimentos arenosos, que forman parte de su mecanismo de alimentación (Telford y Mooi 1986), de ahí que no aparecieran en la macrolaguna donde predominan sedimentos más finos. Debe aclararse que la ausencia de algunos equinodermos, en especial de las especies infaunales, pudiera estar

condicionado al tipo de rastra empleada, la cual penetra solo unos pocos centímetros dentro del sedimento.

El otro grupo, formado por las estaciones de la macrolaguna (zona de transición y las bahías), a su vez se divide en dos subgrupos. Uno está compuesto principalmente por las estaciones de la Bahía de Santa Clara y las cercanas a Cayo de las Cinco Leguas, caracterizadas por presentar biotopos mixtos con vegetación y especies suspensívoras de la Clase Ophiuroidea. El otro subgrupo lo forman las estaciones de la Bahía de Cárdenas y la Estación 12, que presentan biotopos mixtos sin fanerógamas y poco desarrollo de los pastos marinos, respectivamente, y bajo número de especies, además de tener en común al erizo *Lytechinus variegatus*. En el análisis multidimensional se observó que las estaciones de la Bahía de Cárdenas no formaron ningún grupo pues solo se tuvieron en cuenta dos estaciones, y la número 2, por su ubicación geográfica y presentar un biotopo diferente al encontrado en la Estación 1, se relacionó más con las estaciones de la zona de transición, particularmente con la Estación 6 con la cual comparte el mismo tipo de sustrato (Fig. 7).

El hecho de que las bahías de Cárdenas y Santa Clara presentaran un bajo coeficiente de similitud, a pesar de tener en común características físicas similares como son la poca profundidad y un débil régimen de circulación, (Penié y Rodas 2001) y a que ambas reciben aportes de materia orgánica, pudiera deberse en lo fundamental a que en la primera exista un efecto tóxico ocasionando por la contaminación inorgánica, procedente de la actividad industrial y marítima. El efecto combinado de ambos tipos de contaminación, repercute en el desarrollo y/o ausencia de los pastos marinos y deprime la estructura de las comunidades de equinodermos que habitan en ese ambiente. López-Cánovas (1989) encontró resultados similares para la meiofauna, y Herrera y Espinosa (1990), para las comunidades de bivalvos.

Las mayores densidades de equinodermos, halladas en algunas estaciones de la Bahía de Santa Clara que corresponden al ofiuroideo

Ophiothrix suensonii, parecen guardar relación con la presencia de algas filamentosas y carnosas de las divisiones Chlorophyta y Rhodophyta (Del Valle *et al.* 2002), en las cuales se refugia y alimenta. Las especies de este género tienden al gregarismo en condiciones naturales (Aronsom y Harms 1985 y Hendler y Litman 1986), pero el fenómeno puede verse reforzado ante niveles crecientes de materia orgánica en el medio.

El hecho de que las estaciones de la zona de transición no formaran, en el análisis de agrupamiento, un grupo bien definido, parece deberse a su ubicación geográfica y menor influencia de los aportes de materia orgánica, así como a la heterogeneidad de biotopos. La existencia de un mayor intercambio en comparación con las bahías y un mejor desarrollo de los pastos marinos de *Thalassia testudinum*, contribuyen notablemente a que haya sido encontrado un mayor número de especies de equinodermos que en las bahías.

Las estaciones 7 y 10, que podrían catalogarse como interiores dentro de las de la zona de transición por encontrarse al norte de Cayo de las Cinco Leguas; fueron similares a las de la Bahía de Santa Clara, de ahí que aparecieran en el dendrograma asociadas con las estaciones de dicha bahía. Además, una de ellas (10) presenta el mismo biotopo que las estaciones de ésta bahía, lo que conduce a una composición faunística semejante, con 4 especies comunes. Igualmente, las estaciones 5 y 14 se parecen a las de la zona externa. Si bien las primeras no presentan un sustrato arenoso como las externas, tienen en común pastos de *Thalassia testudinum* y una ubicación que favorece el intercambio con aguas oceánicas, por lo que en el dendrograma quedan dentro del grupo de las estaciones externas.

Al analizar la estructura trófica de las comunidades de equinodermos, se constató que en la macrolaguna las especies suspensívoras dominan sobre las de otros hábitos alimentarios (Fig. 5), lo que guarda relación con los elevados niveles de materia orgánica en suspensión registrados en los cuerpos de aguas interiores (Penié y Rodas, 2001), en especial en la Bahía

de Santa Clara donde existe un predominio casi total de los suspensívoros (78%). Esto último podría guardar relación con la conformación semicerrada y una estrechez del canal del extremo oeste de esta bahía, que dificulta el intercambio con el océano (Penié y Rodas 2001) y contribuye a que las altas concentraciones de materia orgánica, procedente de los vertimientos de aguas residuales de una central azucarera (Alcolado *et al.* 1998), permanezcan más tiempo en su interior por el “efecto de bolsillo” provocado por los vientos predominantes del este, como señala Alcolado (1991).

La existencia en la zona central de la macrolaguna (Ests. 2, 5, 6,7, 10 y 14) de una distribución más equitativa de grupos tróficos (Fig. 5) en comparación con la Bahía de Santa Clara, se debe en gran medida a las menores concentraciones de materia orgánica en la zona, de ahí que los suspensívoros representen 60% de las especies en la zona de transición.

Por otra parte, en la zona externa, debido al mejor desarrollo de la macrovegetación y condiciones ambientales más favorables (salinidades cercanas a las oceánicas, menor suspensión de sedimentos finos y menores concentraciones de materia orgánica particulada en el fondo), se encontraron representados, de forma más equitativa, todos los grupos tróficos de la región.

Moore *et al.* (1963) catalogan a *Lytechinus variegatus* como consumidora de una gran variedad de plantas marinas, aunque recientemente Beddingfield y McClintok (2000) la describen como omnívora, lo que podría explicar su presencia en densidades elevadas, en zonas desprovistas de macrovegetación, pero con presencia de una capa mucilaginosa de microfítobentos tapizando el fondo (Est.1), del cual es capaz de alimentarse cuando no aparece *Thalassia testudinum* (Moore *et al.* 1963), como refieren Alcolado *et al.* (1998) para otras localidades del A.S.C.

La distribución espacial restringida hacia la zona externa de las especies del género *Echinometra* guarda una estrecha relación con sustratos rocosos y zonas arrecifales (McGehee 1992), de ahí que las mismas no aparecieran

hacia el interior de la macrolaguna donde predominan los sedimentos particulados.

El hecho de que la conducta sedimentívora estuviera mejor representada hacia la zona externa puede deberse a la componente arenosa de los sedimentos en esa zona, de modo que a medida que la fracción arenosa se incrementa de adentro hacia afuera, aumenta también el número de especies sedimentívoras. La presencia de *Holothuria floridana* y *H. arenicola* sólo en biotopos mixtos con vegetación, podría deberse a que ambas son menos exigentes en cuanto a la selección del material de ingestión, en comparación con las restantes especies de holoturoideos.

Por último, al analizar de forma general las comunidades de equinodermos de la región occidental del A.S.C, así como su distribución espacial, puede observarse que hacia la zona externa - donde existe un menor impacto antrópico, un mejor desarrollo de los pastos marinos y una mayor estabilidad salina, se localizó un mayor número de especies, densidades poblacionales moderadas y menor porcentaje de suspensívoros, mientras que hacia el interior de la macrolaguna se registró un patrón inverso.

RESUMEN

El Archipiélago Sabana-Camagüey, región norte central de Cuba, ha sido sometido a un gran desarrollo turístico, con el correspondiente aumento de la infraestructura hotelera y de carreteras. Se muestreó un total de 20 estaciones, teniendo en cuenta los diferentes biotopos tanto en la macrolaguna como en las áreas externas. Los muestreos se llevaron a cabo en marzo-abril y octubre-noviembre del 2001, ambos con 20 días de duración. Hacia la zona externa donde existe un menor impacto antrópico, un mejor desarrollo de los pastos marinos y una mayor estabilidad salina, se localizó un mayor número de especies, densidades poblacionales moderadas y menor porcentaje de suspensívoros, mientras que hacia el interior de la macrolaguna se registró un patrón inverso.

Palabras clave: Efectos del desarrollo hotelero, impacto antrópico, biodiversidad, demografía, alimentación.

REFERENCIAS

Alcolado, P.M. 1991. Ecological assessment of semi-enclosed marine water bodies of the Archipiélago

Sabana-Camagüey (Cuba) prior to tourism development projects (International Conference on the Environmental Management of Coastal Seas'90. Kobe, Japan). Mar. Poll. Bull. 23: 375-378.

Alcolado, P.M., J. Espinosa, N. Martínez-Estalella, D. Ibarzabal, R. del Valle, J.C. Martínez-Iglesias, M. Abreu, & A. Hernández-Zanuy. 1998. Prospección del megazoobentos de los fondos blandos del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. Avicennia 8/9: 87-104.

Alcolado, P.M., E.E. García & N. Espinosa. 1999. Protección de la Biodiversidad y desarrollo sostenible en el Archipiélago Sabana-Camagüey. Proyecto GEF/PNUD. Sabana-Camagüey. CUB/92/G31. 145 p.

Alvarez, M. & M. Quintana. 1988. Caracterización sedimentológica preliminar de la Bahía de Cárdenas. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología 3: 1-16.

Aronson, R.B. & C.A. Harms. 1985. Ophiuroids in a Bahaman saltwater lake: The ecology of a Paleozoic-like community. Ecol. 66: 1472-1483.

Beddingfield, S. D. & J.B. McClintok. 2000. Demographics characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. PSZN. Mar Ecol. 21: 17-40.

Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral-reef communities, p. 1-79. In M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds). Echinoderm Studies. Volume 3. A.A. Balkema, Rotterdam.

Clark, A.M. & M.E. Downey. 1992. Starfishes of the Atlantis. Chapman & Hall, London. 794 p.

Clark, H.L. 1933. A handbook of the littoral echinoderms of Puerto Rico and other West Indian Islands. Scient. Surv. P. Rico 16: 1-60.

Clark, H.L. 1941. Reports on the Scientific results of the "Atlantis" expeditions to the West Indies under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University. The Echinoderms (other than holothurians). Mem. Soc. Cubana Hist. Nat "Felipe Poey" 15: 1-154.

Deichmann, E. 1930. The holothurians of the western part of the Atlantic Ocean. Bull. Mus. Comp. Zool. Hr.71: 43-226.

Deichmann, E. 1940. Report of the Holothurians, collected by the Harvard-Havana Expeditions 1938-1939, with a revision of the Molpadonia of Atlantic Ocean. Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey" 14: 183-240.

- Deichmann, E. 1954. The Holothurians of the Gulf of México. U.S. Fish and Wildlife. Fish. Bull. 89: 381-410.
- Del Valle, R.L., M. Cano, B. Martínez-Daranas, J. Espinosa; Z. Marcos, J. Díaz-Larrea, A. Hernández-Zanuy, C. López-Cánovas, K. Cantelar, P.M. Alcolado; R.R. Muiñas; S. González-Ferrer, J.C. Martínez, M. Abreu, M. Esquivel, J.L. Hernández, D.M. Pérez-Zayas, & M. Hernández. 2002. Informe "Inventario de la flora y la fauna marina del Archipiélago Sabana-Camagüey (Norte de Matanzas)". Archivo científico del proyecto PNUD/GEF CUB/98/G32. 61 p.
- Díaz-Larrea, J. 2002. Caracterización del estado de conservación de los pastos marinos de la zona de Varahicacos-Galindo, Matanzas, Cuba. Tesis de Maestría en Biología Marina y Acuicultura con Mención en Ecología Marina, Universidad de la Habana, Cuba. 55 p.
- Downey, M.E. 1973. Starfishes from the Caribbean and the Gulf of Mexico. Smithsonian Contributions to Zoology 126: 1-158.
- Fell, H.B. 1960. Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. Zool. Pub. from Victoria Univ. of Wellington 26: 1-44.
- Fell, H.B. 1962. A revision of the major genera of amphiuroids (Ophiuroidea). Trans. Royal Soc. New Zealand Zool. 2:1-26.
- Fitzhardinge, R. 1983. Comparison of the invertebrate faunas colonizing soft sediments in two different habitats. Bull. Mar. Sci. 33: 745-752.
- Hendler, G & B.S. Littman. 1986. The ploys of sex: Relationship among the mode of reproduction , body size and habits on coral reef brittlestars. Coral Reef 5: 31-42.
- Hendler, G., J.E. Miller, D.L. Pawson & P.M. Kier. 1995. Sea Stars, Sea Urchins, and Allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution, Washington. 390 p.
- Herrera, A. & J. Espinosa 1990. Características de la fauna de bivalvos de la Bahía de Cárdenas. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología 17: 1-21.
- Kuznetsov, A.P. 1980. Ecología de las comunidades del fondo del Océano Mundial. Estructura trófica. Nauka, Moscú. 244 p.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 13: 695-698.
- Lluis-Riera, M. 1981. Condiciones hidrológicas de la plataforma nororiental de Cuba durante febrero de 1976. Archivo Científico Técnico, Inst. Oceanol., A.C.C. 161:1-32.
- López-Cánovas, C. 1989. Caracterización y distribución de la meiofauna béntica de la Bahía de Cárdenas en febrero de 1985. Rep. Invest. 5:1-11.
- McGehee, M.A. 1992. Distribution and abundance of two species of *Echinometra* (Echinoidea) on coral reefs near Puerto Rico. Carib. J. Sci. 28: 173-183.
- Moore, H.B, T. Jurate, J.C. Bauer & J.A. Jones 1963. The biology of *Lytechinus variegatus*. Bull. Mar. Sci. 13: 23-53.
- Moses, C.S. & R.M. Bonen. 2001. Recent population dynamics of *Diadema antillarum* and *Tripneustes ventricosus* along the north coast of Jamaica, W.I. Bull. Mar. Sci. 68: 327-336.
- Ogower, A.K & J. Wacasy 1967. Animal communities associated with *Thalassia*, *Diphantera*, and sand beds in Biscayne Bay: I. Analysis of communities in relation to water movements. Bull. Mar. Sci. 17: 175-269.
- Orth, R.J. 1973. Benthic infauna of eelgrass *Zostera marina* beds. Chesapeake Sci. 14: 258-269.
- Penié, I & L. Rodas. 2001. Caracterización oceanográfica preliminar de las bahías de Cárdenas y Santa Clara w (refugio de flora y fauna Varhicacos-Galindo). Informe Científico-Técnico. Instituto de Oceanología. CITMA. 7 p.
- Powes, B.J & K.I.M. Robinson. 1980. Benthic macrofaunal communities in the Tuggerah Lakes, New South Wales. Aust. J. Mar. Freshwater. Rest. 31: 803-815.
- Serafy, D. K. 1979. Memoirs of the Hourglass Cruises. V (III): Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). St. Petesburg, Florida: Florida Department of Natural Resources, 120 pp. Serafy, D.K. 1979. Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). Mem. Hourglass Cruises 5: 1-120.

- Telford, M. & R. Mooi. 1986. Resource partitioning by sand dollars in carbonate and siliceous sediments: evidence from podial and particle dimensions. *Biol. Bull.* 171: 197-207.
- Valdéz, M.F & C.R. Villalobos. 1978. Distribución espacial, correlación con el substrato y grado de agregación de *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea). *Rev. Biol. Trop.* 26: 237-245.
- Watts, S.A, J.B. McClintock & J.M. Lawrence. 2001. The ecology of *Lytechinus variegatus*, p. 375-393. *In* J.M. Lawrence (ed.). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Woodley, J.D. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science* 214: 749-755.

