



## Peces asociados con equinoideos en aguas poco profundas en Roatán, Honduras

### Fishes associating with shallow water echinoids at Roatán, Honduras

Floyd E. Hayes, Sierra J. Trogon, Sean T. Richards, Christine Graham, John C. Duncan, and Antonio I. Robles

0000-0003-3032-8405 0000-0001-8759-9797 0000-0002-4554-5499 0000-0002-1916-5601 0000-0002-2408-8022

Department of Biology, Pacific Union College, 1 Angwin Ave., Angwin, CA 94508, USA; floyd\_hayes@yahoo.com

#### RESUMEN

Se realizó el estudio de la asociación de 11 especies de peces con cinco especies de equinoideos en Roatán, Honduras, del 27 de agosto al 1 de septiembre de 2017. Los peces se asociaron con mayor frecuencia con el equinoideo *Diadema antillarum* (34,3% de los equinoideos, seis especies de peces,  $n = 146$  equinoideos), seguido por *Echinometra viridis* (25,0%, tres especies de peces,  $n = 12$ ), *Echinometra lucunter* (7,5%, diez especies de peces,  $n = 1.834$ ), *Eucidaris tribuloides* (3,4%, cuatro especies de peces,  $n = 116$ ), y *Tripneustes ventricosus* (7,1%, una especie de pez,  $n = 28$ ). De los 196 peces que buscaban refugio al lado de los equinoideos, *Malacoctenus aurolineatus* fue el más común (41,8% de los peces, tres especies de equinoideos), seguido de *Stegastes adustus* (38,8%, tres especies de equinoideos), *Stegastes diencaeus* (6,6%, tres erizos equinoideos), *Sargocentron coruscum* (6,1%, cinco especies de equinoideos), *Chaetodon capistratus* (1,5%, una especie de equinoideo), *Gobioclinus filamentosus* (1,5%, una especie de equinoideo), *Pomacanthus paru* (1,0%, dos especies de equinoideos), *Labrisomus nuchipinnis* (1,0%, dos especies de equinoideos), *Equetus punctatus* (0,5%, una especie de equinoideo), *Microspathodon chryurus* (0,5%, una especie de equinoideo), y *Thalassoma bifasciatum* (0,5%, una especie de equinoideo). Ninguno de los peces estaba asociado exclusivamente con equinoideos o estaba especializado para asociarse con equinoideos, lo que indica que la asociación era facultativa. Todos los peces eran pequeños ( $< 12$  cm). Los peces se asociaron con mayor frecuencia con el equinoideo de espinas más largas, *D. antillarum*, apoyando la hipótesis de que los peces buscan refugio entre las espinas de los equinoideos para beneficiarse de una mayor protección contra la depredación.

**PALABRAS CLAVE:** Mar Caribe, Arrecifes de coral, Ectosimbiontes, Asociación facultativa

#### ABSTRACT

We studied the association of 11 species of fishes with 5 species of echinoids at Roatán, Honduras, from 27 August to 1 September 2017. Fishes associated most frequently with the echinoid *Diadema antillarum* (34.3% of echinoids, six fish species,  $n = 146$  echinoids), followed by *Echinometra viridis* (25.0%, three fish species,  $n = 12$ ), *Echinometra lucunter* (7.5%, ten fish species,  $n = 1,834$ ), *Eucidaris tribuloides* (3.4%, four fish species,  $n = 116$ ), and *Tripneustes ventricosus* (7.1%, one fish species,  $n = 28$ ). Of 196 fishes seeking shelter beside echinoids, *Malacoctenus aurolineatus* was the most common (41.8% of fishes, three echinoid species), followed by *Stegastes adustus* (38.8%, three echinoid species), *Stegastes diencaeus* (6.6%, three echinoid species), *Sargocentron coruscum* (6.1%, five echinoid species), *Chaetodon capistratus* (1.5%, one echinoid species), *Gobioclinus filamentosus* (1.5%, one echinoid species), *Pomacanthus paru* (1.0%, two echinoid species), *Labrisomus nuchipinnis* (1.0%, two echinoid species), *Equetus punctatus* (0.5%, one echinoid species), *Microspathodon chryurus* (0.5%, one echinoid species), and *Thalassoma bifasciatum* (0.5%, one echinoid species). None of the fishes associated exclusively with echinoids or was specialized for associating with echinoids, indicating the association was facultative. All fishes were small ( $< 12$  cm). Fishes associated most frequently with the longest-spined echinoid, *D. antillarum*, supporting the hypothesis that fishes seek shelter among the spines of echinoids to benefit from increased protection from predation.

**KEYWORDS:** Caribbean Sea, Coral reefs, Ectosymbionts, Facultative association.

DOI: 10.25268/bimc.invemar.2019.48.1.756.

Publicado por INVEMAR

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC

Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by INVEMAR

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

## INTRODUCCIÓN

Los equinoideos (erizos de mar) constituyen un componente importante de los ecosistemas de arrecifes de coral poco profundos, y proporcionan nutrientes, microhábitats y refugio para una variedad de organismos ecosimbióticos (Clark, 1976; Birkeland, 1989; Carpenter, 1997; Glynn y Enochs, 2011; Goldberg, 2013; Steneck, 2013), incluyendo peces (Karplus, 2014). En el océano Atlántico occidental tropical se ha registrado una variedad de peces asociados con equinoideos (Teytaud, 1971; Helfman *et al.*, 1982; Schoppe, 1991; Schoppe y Werding, 1996; Monroy López y Solano, 2006; Townsend y Bologna, 2007; Giglio *et al.*, 2017), pero aún resta mucho por aprender acerca de los peces que se asocian con los equinoideos y sus relaciones ecológicas.

Diversos estudios proporcionan evidencia de que los ectosimbiontes se asocian con las espinas de los equinoideos, especialmente con las especies de espinas más largas, para protegerse de los depredadores. Por ejemplo, varios peces (Magnus, 1967; Tamura, 1982; Gould *et al.*, 2014; Giglio *et al.*, 2017) y crustáceos (Castro, 1974; Joseph *et al.*, 1998; Hayes *et al.*, 2016) prefieren individuos, especies o modelos equinoideos con espinas más largas o más densas. Varios peces (Lachner, 1955; Eibl-Eibesfeldt, 1961; Strasburg, 1966; Magnus, 1967; Fricke, 1970; Tamura, 1982; Hartney y Grorud, 2002; Gould *et al.*, 2014) y crustáceos (Lewis, 1956; Chace, 1969; Fricke y Hentschel, 1971; Bruce, 1976, 1982; Patton *et al.*, 1985) se asocian casi exclusivamente con especies equinoideas de espinas largas, nadando hacia lo más profundo de sus espinas cuando se sienten amenazados; algunas de estas especies coinciden con el color de los equinoideos anfitriones, poseen líneas horizontales oscuras en sus cuerpos que se alinean con las espinas equinoideas, o cambian de color cuando se apartan de los equinoideos anfitriones para forrajear en otro lugar.

En este estudio, se proporcionan datos sobre la frecuencia de 11 especies de peces que buscan refugio entre 5 especies de equinoideos en la isla de Roatán, Honduras, en el occidente del mar Caribe. Además, se pone a prueba la hipótesis de que los peces se asocian con mayor frecuencia con la especie de equinoideo de espinas más largas, lo que es consistente con la hipótesis de que los ectosimbiontes buscan refugio entre las espinas de los equinoideos para protegerse de los depredadores.

## INTRODUCTION

Echinoids (sea urchins) comprise an important component of shallow coral reef ecosystems, providing nutrients, microhabitats, and shelter for a variety of ectosymbiotic organisms (Clark, 1976; Birkeland, 1989; Carpenter, 1997; Glynn and Enochs, 2011; Goldberg, 2013; Steneck, 2013), including fishes (Karplus, 2014). In the tropical western Atlantic Ocean a variety of fishes have been reported associating with echinoids (Teytaud, 1971; Helfman *et al.*, 1982; Schoppe, 1991; Schoppe and Werding, 1996; Monroy López and Solano, 2006; Townsend and Bologna, 2007; Giglio *et al.*, 2017), yet much remains to be learned about the fishes associating with echinoids and their ecological relationships.

Several studies provide evidence that ectosymbionts associate with the spines of echinoids, especially the longer-spined species, to gain protection from predators. For example, several fishes (Magnus, 1967; Tamura, 1982; Gould *et al.*, 2014; Giglio *et al.*, 2017) and crustaceans (Castro, 1974; Joseph *et al.*, 1998; Hayes *et al.*, 2016) prefer echinoid individuals, species, or models with longer or denser spines. Several fishes (Lachner, 1955; Eibl-Eibesfeldt, 1961; Strasburg, 1966; Magnus, 1967; Fricke, 1970; Tamura, 1982; Hartney and Grorud, 2002; Gould *et al.*, 2014) and crustaceans (Lewis, 1956; Chace, 1969; Fricke and Hentschel, 1971; Bruce, 1976, 1982; Patton *et al.*, 1985) associate almost exclusively with long-spined echinoid species, retreating deeper into their spines when threatened; some of these species match the color of echinoid hosts, possess dark horizontal lines on their bodies which are aligned with echinoid spines, or change color when departing from echinoid hosts to forage away from them.

In this study we provide data on the frequency of 11 species of fishes seeking shelter among five species of echinoids on the island of Roatán, Honduras, in the western Caribbean Sea. We further test the hypothesis that fishes associate most frequently with the longest-spined species of echinoid, which is consistent with the hypothesis that ectosymbionts seek shelter among the spines of echinoids to benefit from increased protection from predation.

## ÁREA DE ESTUDIO

Roatán es una de las islas del departamento de Islas de la Bahía, Honduras, que se encuentran en la serranía de Bonacca, una cresta en el extremo sur de la profunda fosa de las islas Caimán en el mar Caribe occidental. La isla tiene 47 km de largo y 4 km de ancho, y está ubicada 47 km al norte de Honduras continental, entre 16°25.9' y 16°16.0' N, y entre 86°36.2' y 86°11.4' O. Roatán está conformada principalmente por rocas ígneas y metamórficas. A lo largo de la costa hay afloramientos de piedra caliza, que representan arrecifes fosilizados elevados, que alternan con playas de arena y manglares. Un mosaico de arrecifes y barreras de coral rodea la isla, con arrecifes de parche en las lagunas poco profundas. Las rocas de piedra caliza de las zonas intermareales y submareales en los sitios de estudio en West Bay y West End son bastante ásperas, con una gran cantidad de grietas naturales que varían mucho en tamaño, aunque la mayoría de ellas (si no todas) parecen haber sido realizadas por las actividades de perforación de los equinoideos, que son bien conocidos por perforar rocas (Bak, 1994). La geología de la isla ha sido descrita por McBirney y Bass (1967) y por Lallemand y Gordon (1999) y sus ecosistemas marinos han sido descritos por Wells (1988) y Keck (2000).

## MÉTODOS

### Métodos de muestreo

Desde el 27 de agosto hasta el 1 de septiembre de 2017 se examinó la asociación de peces con equinoideos en las grietas a lo largo de la costa rocosa de West Bay y West End en Roatán. Se usó equipo de esnórquel para inspeccionar equinoideos a lo largo de la costa rocosa en aguas de <2 m de profundidad a 3 m de la costa rocosa. Para evitar tomar muestras de los mismos equinoideos dos veces, los sitios de estudio se dividieron en secciones y cada sección fue inspeccionada por un equipo de dos personas, una encargada de estudiar los equinoideos y la otra de registrar la información. Esto se hizo a lo largo de aproximadamente 1000 m de costa dentro de un área de aproximadamente 3000 m<sup>2</sup> (medida con Google Earth; [www.google.com/earth](http://www.google.com/earth)). Los estudios solo se realizaron durante los períodos de buen clima, cuando el cielo estaba despejado o parcialmente nublado y la superficie del mar estaba relativamente calmada.

Se inspeccionó cuidadosamente cada equinoideo en busca de peces. Se determinó que existía una asociación

## STUDY AREA

Roatán is one of the Bay Islands of Honduras, which are located on the Bonacca Ridge, a crest on the south edge of the deep Cayman (or Bartlett) Trough, in the western Caribbean Sea. The island is 47 km long and 4 km wide, and is located 47 km north of the Honduran mainland, between 16°25.9' and 16°16.0' N, and between 86°36.2' and 86°11.4' W. Roatán is formed of mostly igneous and metamorphic rocks. Limestone outcrops, representing uplifted fossilized reefs, occur along the shore, alternating with sandy beaches and mangroves. A mosaic of fringing and barrier reefs surround the island, with patch reefs in shallow lagoons. The limestone rocks of the intertidal and subtidal zones in our study sites at West Bay and West End were extremely rough, with an abundance of natural crevices varying greatly in size, although most (if not all) crevices appear to have been enhanced by the rock-boring activities of echinoids, which are well known for boring into rocks (Bak, 1994). The island's geology is described by McBirney and Bass (1967) and Lallemand and Gordon (1999), and its marine ecosystems are described by Wells (1988) and Keck (2000).

## METHODS

### Sampling methods

From 27 August to 1 September 2017, we surveyed the association of fishes with echinoids in crevices along the rocky shoreline at West Bay and West End in Roatán. Snorkeling equipment was used to survey echinoids along the rocky shoreline in water < 2 m deep within 3 m of rocky shores. To avoid sampling the same echinoids twice, the study sites were divided into sections and each section was surveyed by a group of two, with one surveying echinoids and the other recording data, along approximately 1,000 m of coast within an area of approximately 3,000 m<sup>2</sup> (measured with Google Earth; [www.google.com/earth](http://www.google.com/earth)). Surveys were conducted only during periods of good weather, when skies were clear or partly cloudy and the sea surface was relatively smooth.

We carefully inspected each echinoid for fishes. An association was considered to occur when a fish sought shelter within 2.5 cm of the spines of the echinoid and remained within 5 cm of the spines for at least 10 sec when disturbed. Because many echinoids were partially hidden within a rock or coral crevice, some small fishes may have been overlooked, although we did not inspect echinoids that

cuando un pez buscaba refugio a 2,5 cm de las espinas del equinoideo y permanecía a 5 cm de distancia de las espinas durante al menos 10 segundos cuando se le molestaba. Puesto que varios equinoideos se encontraban parcialmente ocultos dentro de una roca o grieta de coral, es posible que algunos peces pequeños se hayan pasado por alto, aunque no se inspeccionaron equinoideos que estuvieran mayormente ocultos dentro de una grieta. Cada especie de equinoideo y de pez se identificó en el campo o se fotografió y posteriormente identificó con base en las guías de campo de Humann y DeLoach (2002a, 2002b) y Charteris (2012). La cantidad de individuos de cada especie de pez que se asociaban con alguna especie de equinoideo se registraron en pizarras de escritura bajo el agua. Para un subconjunto de peces, contamos la cantidad de grietas ocupadas por los equinoideos que cada pez visitaba durante un periodo de 10 minutos. Si bien no se intentó medir la densidad de los equinoideos, el tamaño de las muestras proporciona un estimado general de la abundancia relativa de cada especie.

### Análisis estadístico

La frecuencia porcentual de anfitriones equinoideos ocupados por peces y la cantidad media de peces por equinoideo se calcularon para cada especie de pez y para todos los peces combinados. Se calcularon los análisis de  $\chi^2$  de las tablas de contingencia (Zar, 2010) para comparar las proporciones de peces que se asocian con diferentes especies de equinoideos, poniendo a prueba de esta manera la predicción de que los peces se asocian con mayor frecuencia con la especie de equinoideo de espinas más largas. Para evitar una frecuencia esperada de  $<1$  en las pruebas de  $\chi^2$ , se excluyó la información de las especies de equinoideos en las que no se observaron peces. Cuando el tamaño de la muestra era muy pequeño para evitar una frecuencia esperada de  $<1$ , no se empleó la prueba  $\chi^2$ .

### Taxonomía

La taxonomía de los equinoideos está basada en Hendler *et al.* (1995) y la de los peces en Froese y Pauly (2019).

## RESULTADOS

### Diferencias de asociación entre equinoideos

Se identificaron seis especies de equinoideos en grietas a lo largo de las costas rocosas, de las cuales cinco alojaban al menos una especie de pez. La frecuencia de peces

were mostly hidden within a crevice. Each echinoid and fish species was identified in the field or photographed and subsequently identified based on the field guides of Humann and DeLoach (2002a, 2002b) and Charteris (2012). The number of individuals of each fish species associating with each echinoid species was recorded on underwater writing slates. For a subset of fishes, we counted the number of crevices occupied by echinoids that each fish visited during a 10 min period. Although we did not attempt to measure the density of echinoids, the samples sizes provide a general estimate of the relative abundance of each species.

### Statistical analysis

The percent frequency of echinoid hosts occupied by fishes and the mean number of fishes per echinoid were calculated for each fish species and for all fishes combined. Chi-square analyses of contingency tables ( $\chi^2$  statistic; Zar, 2010) were calculated to compare the proportions of fishes associating with different species of echinoids, thereby testing the prediction that fishes associated most frequently with the longest-spined species of echinoid. To avoid an expected frequency of  $< 1$  in our chi-square tests, we excluded data for species of echinoids in which no fish was observed. When sample sizes were too small to avoid an expected frequency of  $< 1$ , no chi-square test was used.

### Taxonomy

The taxonomy of echinoids is based on Hendler *et al.* (1995) and the taxonomy of fishes is based on Froese and Pauly (2019).

## RESULTS

### Differences in association among echinoids

We identified six species of echinoids in crevices along the rocky shorelines, of which five species hosted at least one species of fish. The frequency of fishes seeking shelter under the spines of echinoids (Table 1) differed significantly among the five species of echinoids ( $\chi^2 = 124.83$ , df 4,  $P < 0.001$ ) and was greatest for the longest-spined species, the diadematid echinoid *Diadema antillarum*, which accounted for 88.2% of the overall  $\chi^2$  value. Six fish species associated with 34.3% of *D. antillarum*, with an average of 0.34 fish per echinoid ( $n = 146$ ). Three fish species associated with 25.0% of the echinometrid echinoid *Echinometra viridis*, with an average of 0.25 fish per echinoid ( $n = 12$ ). Ten fish species associated with 7.5% of the echinometrid echinoid *Echinometra lucunter*, with an average of 0.07

que buscaban refugio bajo las espinas de los equinoideos (Tabla 1) difirió significativamente entre las cinco especies de equinoideos ( $\chi^2 = 124,83$ , gl 4,  $P < 0,001$ ) y fue mayor para la especie de espinas más largas, el equinoideo diademático *Diadema antillarum*, que representó 88,2% del valor global de  $\chi^2$ . Seis especies de peces se asociaron con 34,3% de *D. antillarum*, con un promedio de 0,34 peces por equinoideo ( $n = 146$ ). Tres especies de peces se asociaron con 25,0% del equinoideo equinométrido *Echinometra viridis*, con un promedio de 0,25 peces por equinoideo ( $n = 12$ ). Diez especies de peces se asociaron con 7,5% del equinoideo equinométrido *Echinometra lucunter*, con un promedio de 0,07 peces por equinoideo ( $n = 1834$ ). Cuatro especies de peces se asociaron con 3,4% del equinoideo cidárido *Eucidaris tribuloides*, con un promedio de 0,03 peces por equinoideo ( $n = 116$ ). Una especie de pez se asoció con 7,1% del equinoideo toxopneústido *Tripneustes ventricosus*, con un promedio de 0,07 peces por equinoideo ( $n = 28$ ). Ninguna especie de pez se asoció con el equinoideo toxopneústido *Lytechinus variegatus*, del cual solo se observó uno. Durante nuestras observaciones iniciales, nunca se vio a más de un pez con un equinoideo, pero algunas veces observamos a un pez que posteriormente se unía a otro pez con un equinoideo.

fish per echinoid ( $n = 1,834$ ). Four fish species associated with 3.4% of the cidarid echinoid *Eucidaris tribuloides*, with an average of 0.03 fish per echinoid ( $n = 116$ ). One fish species associated with 7.1% of the toxopneustid echinoid *Tripneustes ventricosus*, with an average of 0.07 fish per echinoid ( $n = 28$ ). No fish species associated with the toxopneustid echinoid *Lytechinus variegatus*, of which only one was observed. During our initial observations we never observed more than one fish with an echinoid, but a few times we observed a fish subsequently joining another fish with an echinoid.

#### Differences in association among fishes

We observed 196 fishes of 11 species seeking shelter beside echinoids (Table 1). The fish species differed significantly in their frequency of association with echinoids ( $\chi^2 = 527.54$ ,  $df = 10$ ,  $P < 0.001$ ). All fishes associating with echinoids were small, with a total length  $< 12$  cm, and most were  $< 6$  cm.

The labrisomid blenny *Malacoctenus aurolineatus* was the most common associate of echinoids, comprising 41.8% of fishes associating with echinoids. It associated with three echinoid species but associated more frequently with the longest-spined species, *D. antillarum*, than with the other two species ( $\chi^2 = 15.71$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1). Both juveniles and adults dwelled within crevices

**Tabla 1.** Número (%) de equinoideos con peces asociados en Roatán, Honduras.

Peces / Fishes	Equinoideos / Echinoids				
	<i>Echinometra lucunter</i> (n= 1834)	<i>Echinometra viridis</i> (n= 12)	<i>Diadema antillarum</i> (n=146)	<i>Eucidaris tribuloides</i> (n=116)	<i>Tripneustes ventricosus</i> (n=28)
<i>Sargocentron coruscum</i>	5 (0.27)	1 (8.33)	2 (1.37)	2 (1.72)	2 (7.14)
<i>Equetus punctatus</i>	—	—	1 (0.68)	—	—
<i>Chaetodon capistratus</i>	3 (0.16)	—	—	—	—
<i>Pomacanthus paru</i>	1 (0.05)	—	1 (0.68)	—	—
<i>Stegastes adustus</i>	51 (2.78)	—	24 (16.44)	1 (0.86)	—
<i>Stegastes diencaeus</i>	4 (0.22)	1 (8.33)	8 (5.48)	—	—
<i>Microspathodon chryurus</i>	1 (0.05)	—	—	—	—
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	1 (0.05)	—	—	—	—
<i>Gobioclinus filamentosus</i>	3 (0.16)	1 (8.33)	—	—	—
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	1 (0.05)	—	—	—	—
<i>Malacoctenus aurolineatus</i>	67 (3.65)	—	14 (9.59)	1 (0.86)	—

**Table 1.** Number (%) of echinoids with associated fishes at Roatán, Honduras.



### Diferencias de asociación entre peces

Se observaron 196 peces de 11 especies que buscaban refugio al lado de los equinoideos (Tabla 1). Las especies de peces difirieron significativamente en cuanto a su frecuencia de asociación con los equinoideos ( $\chi^2 = 527,54$ ,  $gl = 10$ ,  $P < 0,001$ ). Todos los peces asociados con equinoideos eran pequeños, con una longitud total de  $< 12$  cm, y en su mayoría de  $< 6$  cm.

El bleni labrisómido *Malacoctenus aurolineatus* era el asociado más común de los equinoideos, correspondiendo a 41,8% de los peces asociados con los equinoideos. Estaba relacionado con tres especies de equinoideos, pero se asociaba más frecuentemente con el erizo de espinas más larga, *D. antillarum*, que con las otras dos especies ( $\chi^2 = 15,71$ ,  $gl = 2$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 1). Tanto los jóvenes como los adultos moraban dentro de las grietas ocupadas por equinoideos, descansaban sobre el sustrato dentro de las grietas, usualmente buscaban refugio junto a los equinoideos y rara vez eran vistos a  $> 1$  m de un equinoideo (Figura 1D). Otros dos bleni labrisómido, *Gobioclinus filamentosus* y *Labrisomus nuchipinnis*, se comportaban de manera similar, pero se asociaban mucho menos frecuentemente con los equinoideos, representando 1,5% y 1,0%, respectivamente, de los peces asociados con los equinoideos. Los adultos de *G. filamentosus* (no se observaron jóvenes) solo se asociaban con *E. lucunter* y los jóvenes de *L. nuchipinnis* (no se observaron adultos) se asociaban tanto con *E. lucunter* como con *E. viridis* (Tabla 1). Ninguno de estos peces se observó a  $> 1$  m de un equinoideo.

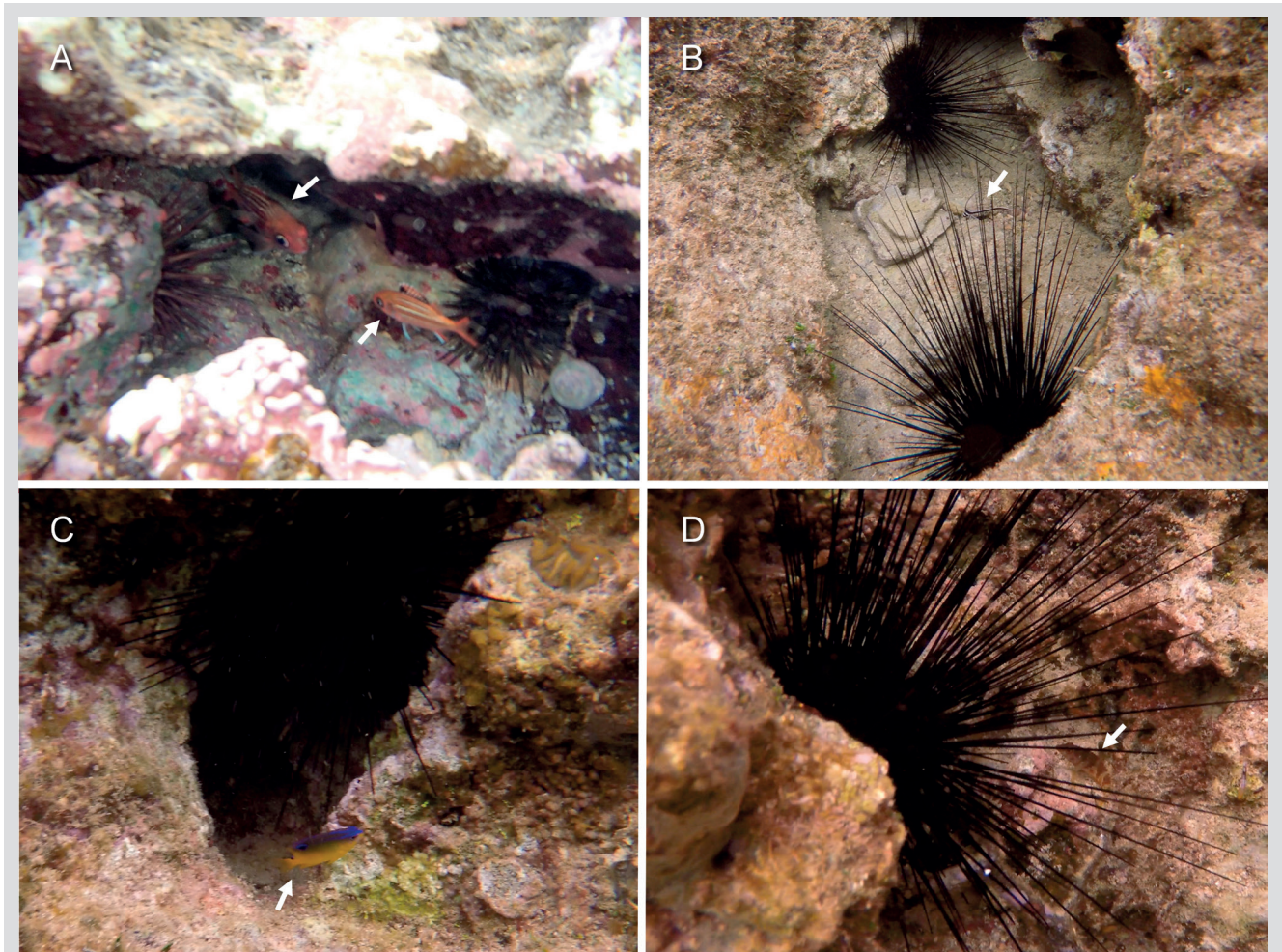
El pez pomacéntrico *Stegastes adustus* fue el segundo asociado más común de los equinoideos, y comprendió 38,8% de los peces que buscaban refugio al lado de los erizos. Estaba asociado con tres especies de equinoideos, pero se asociaba con mayor frecuencia con la especie de espina largas, *D. antillarum*, que con las otras dos especies ( $\chi^2 = 74,87$ ,  $gl = 2$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 1). Otros dos pomacéntricos, *Stegastes diencaeus* y *Microspathodon chryurus*, buscaban refugio junto a los equinoideos, representando 6,6% y 0,5%, respectivamente, de peces asociados con equinoideos. *Stegastes diencaeus* se asociaba con tres especies de equinoideos y *M. chryurus* solo se asociaba con *E. lucunter* (Tabla 1). Aunque los jóvenes y adultos de las tres especies de pomacéntricos con frecuencia nadaban hacia las grietas cuando se les molestaba, solo los jóvenes buscaban refugio junto a los equinoideos (Figura 1C). Tanto jóvenes como adultos de las tres especies se observaron frecuentemente a  $> 1$  m de equinoideos.

occupied by echinoids, rested on the substrate within crevices, usually sought shelter beside echinoids, and were rarely seen  $> 1$  m from an echinoid (Fig. 1D). Two other labrisomid blennies, *Gobioclinus filamentosus* and *Labrisomus nuchipinnis*, behaved similarly but associated much less frequently with echinoids, accounting for 1.5% and 1.0%, respectively, of fishes associating with echinoids. Adults of *G. filamentosus* (no juveniles observed) associated only with *E. lucunter* and juveniles of *L. nuchipinnis* (no adults observed) associated with both *E. lucunter* and *E. viridis* (Table 1). None of these fishes were observed  $> 1$  m from an echinoid.

The pomacentrid damselfish *Stegastes adustus* was the second most common associate of echinoids, comprising 38.8% of the fishes seeking shelter beside echinoids. It associated with three echinoid species but associated more frequently with the longest-spined species, *D. antillarum*, than with the other two species ( $\chi^2 = 74.87$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1). Two other pomacentrid damselfishes, *Stegastes diencaeus* and *Microspathodon chryurus*, sought shelter beside echinoids, accounting for 6.6% and 0.5%, respectively, of fishes associating with echinoids. *Stegastes diencaeus* associated with three echinoid species and *M. chryurus* associated only with *E. lucunter* (Table 1). Although juveniles and adults of all three pomacentrid species frequently swam into crevices when disturbed, only juveniles sought shelter beside echinoids (Fig. 1C). Both juveniles and adults of all three species were frequently seen  $> 1$  m from echinoids.

The holocentrid squirrelfish *Sargocentron coruscum* comprised 6.1% of fishes seeking shelter beside echinoids. It was observed associating with all five echinoid species (Table 1). Only juveniles sought shelter beside echinoids (Fig 1A). Both juveniles and adults were often observed  $> 1$  m from echinoids.

The four remaining species collectively comprised only 3.6% of fishes seeking shelter beside echinoids. Small juveniles of the chaetodontid butterflyfish *Chaetodon capistratus*, comprising 1.5% of fishes, sought shelter beside *E. lucunter* (Table 1). Small juveniles of the pomacanthid angelfish *Pomacanthus paru*, accounting for 1.0% of fishes, associated with *D. antillarum* and *E. lucunter* (Table 1). A tiny juvenile of the sciaenid drum *Equetus punctatus*, representing 0.5% of fishes associating with echinoids, swam back and forth repeatedly between two large *D. antillarum* approximately 15 cm apart in a large crevice (Fig. 1B; Table 1). Although juveniles of the labrid wrasse *Thalassoma*



**Figura 1.** Ejemplos de peces que se asocian con equinoideos en Roatán, Honduras: (A) *Sargocentron coruscum* joven con *Echinometra viridis* (izquierda) y *E. lucunter* (derecha); (B) *Equetus punctatus* joven con *Diadema antillarum*; (C) *Stegastes diencaeus* joven con *D. antillarum*; y (D) *Malacoctenus aurolineatus* adulto con *D. antillarum*. **Fotografía:** A. por F. E. Hayes; B.-D. por S. T. Richards.

**Figure 1.** Examples of fishes associating with echinoids at Roatán, Honduras: (A) juvenile *Sargocentron coruscum* with *Echinometra viridis* (left) and *E. lucunter* (right); (B) juvenile *Equetus punctatus* with *Diadema antillarum*; (C) juvenile *Stegastes diencaeus* with *D. antillarum*; and (D) adult *Malacoctenus aurolineatus* with *D. antillarum*. **Photography:** A. by F. E. Hayes; B.-D. by S. T. Richards.

El pez holocéntrico *Sargocentron coruscum* representó al 6,1% de los peces que buscaban refugio al lado de los equinoideos. Se observó asociación con las cinco especies de equinoideos (Tabla 1). Solo los jóvenes buscaban refugio al lado de los equinoideos (Figura 1A). Tanto los jóvenes como los adultos se observaron a menudo a > 1 m de equinoideos.

Las cuatro especies restantes colectivamente comprendían solo 3,6% de los peces que buscaban refugio al lado de los equinoideos. Jóvenes del pez chaetodóntido *Chaetodon capistratus*, que comprenden 1,5% de los peces, buscaban refugio junto a *E. lucunter* (Tabla 1). Jóvenes del pez ángel *Pomacanthus paru*, que representan 1,0% de los peces, se asociaban con *D. antillarum* y *E. lucunter* (Tabla 1). Un pequeño y joven sciaenido *Equetus punctatus*, que representa 0,5% de los peces asociados con los equinoideos,

*bifasciatum* frequently swam into crevices when disturbed, they quickly departed; however, a tiny juvenile (c. 2.5 cm) once lingered beside an *E. lucunter* (Table 1) and repeatedly sought shelter with other nearby *E. lucunter* (Table 2). Juveniles and adults of *C. capistratus*, *P. paru*, and *T. bifasciatum* were often observed > 1 m from echinoids. The only other *E. punctatus* observed was > 1 m from an echinoid.

Most individuals of eight species of fishes ventured repeatedly outside of crevices inhabited by echinoids and retreated repeatedly into nearby crevices inhabited by echinoids during 10-min observation periods (Table 2). Only a small proportion of individuals of *S. adustus*, *G. filamentosus*, and *M. aurolineatus* lingered beside a single echinoid during a full 10-min observation period (Table 2).



nadó de ida y vuelta entre dos *D. antillarum* grandes; los equinoideos se encontraban separados aproximadamente 15 cm en una grieta grande (Figura 1B; Tabla 1). A pesar de que especímenes jóvenes del lábrido *Thalassoma bifasciatum* nadaban con frecuencia hacia las grietas cuando se les molestaba, se fueron rápidamente; sin embargo, un joven pequeño (aproximadamente 2,5 cm) en una ocasión permaneció al lado de un *E. lucunter* (Tabla 1) y buscó refugio repetidamente en otro *E. lucunter* cercano (Tabla 2). *Chaetodon capistratus*, *P. paru* y *T. bifasciatum* jóvenes y adultos se observaron a menudo a > 1 m de equinoideos. El único otro *E. punctatus* que se observó estaba a > 1 m de un equinoideo.

La mayoría de los individuos de ocho especies de peces se aventuraban repetidamente fuera de grietas habitadas por equinoideos y se retiraba repetidamente a grietas cercanas habitadas por equinoideos durante períodos de observación de diez minutos (Tabla 2). Solo una pequeña proporción de individuos de *S. adustus*, *G. filamentosus* y *M. aurolineatus* permaneció al lado de un solo equinoideo durante un período completo de observación de diez minutos (Tabla 2).

**Tabla 2.** Número de grietas diferentes, ocupadas por equinoideos, a las que un solo pez ingresó durante un período de diez minutos.

Especie de pez / Species of fish	n	Media / Mean	DE / SD	Ámbito / Range
<i>Chaetodon capistratus</i>	1	4	—	—
<i>Stegastes adustus</i>	14	5.71	3.15	1-14
<i>Stegastes diencaeus</i>	4	5.0	2.45	3-8
<i>Gobioclinus filamentosus</i>	3	1.67	1.15	1-3
<i>Microspathodon chryrus</i>	1	2	—	—
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	1	4	—	—
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	1	9	—	—
<i>Malacoctenus aurolineatus</i>	21	3.67	2.06	1-8

## DISCUSIÓN

Estudios previos revelaron que el gobiesócido *Acyrtus rubiginosus* es un comensal inquilino obligado en las madrigueras de *E. lucunter* en Colombia (Schoppe, 1991; Schoppe y Werding, 1996; Monroy López y Solano, 2006). Se ha registrado que *A. rubiginosus* se asocia con *D. antillarum* en las Bahamas (Briggs, 1955) y con *D. antillarum* y *E. lucunter* en St. Croix, islas Vírgenes de los Estados Unidos (Teytaud, 1971). En este último lugar, también se registró que el góbido *Ginsburgellus novemlineatus* se asocia con *D. antillarum* y *E. lucunter* (Teytaud, 1971). Ambas especies son muy pequeñas

## DISCUSSION

Previous studies revealed that the gobiesocid clingfish *Acyrtus rubiginosus* is an obligate inquilinistic commensal in burrows of *E. lucunter* at nearby Colombia (Schoppe, 1991; Schoppe and Werding, 1996; Monroy López and Solano, 2006). *Acyrtus rubiginosus* has been reported associating with *D. antillarum* in the Bahamas (Briggs, 1955) and with both *D. antillarum* and *E. lucunter* at St. Croix, US Virgin Islands (Teytaud, 1971). At the latter locality the gobiid goby *Ginsburgellus novemlineatus* was also reported associating with both *D. antillarum* and *E. lucunter* (Teytaud, 1971). Both of these species are very small (max lengths 3.5 cm and 2.5 cm, respectively; Froese and Pauly, 2019) and easily fit within the burrows of echinoids. However, we did not encounter either of these fish species in Roatán, where they apparently have not been recorded (Charteris, 2012), although *A. rubiginosus* has been reported from nearby Utila and Cayos Cochinos (Robertson and Van Tassell, 2015).

**Table 2.** Number of different crevices occupied by echinoids that were entered by an individual fish during a 10-min period.

At Roatán, *M. aurolineatus* appears to be a common associate of echinoids dwelling within burrows. A small species of fish (max length 6 cm; Froese and Pauly, 2019), it easily fits within crevices bored by echinoids. Strasburg (1966) and Lieske and Myers (2002) reported that it is usually near echinoids, but no further details were provided. Juveniles and adults of *G. filamentosus* (max length 12 cm; Froese and Pauly, 2019) and juveniles of *L. nuchipinnis* (max length 23 cm; Froese and Pauly, 2019) may also dwell within echinoid burrows at Roatán, but both are much less common than *M. aurolineatus*.



(longitudes máximas de 3,5 cm y 2,5 cm, respectivamente; Froese y Pauly, 2019) y caben fácilmente dentro de las madrigueras de los equinoideos. Sin embargo, no se encontró ninguna de estas especies en Roatán, donde aparentemente no se han registrado (Charteris, 2012), aunque sí lo ha hecho *A. rubiginosus* en las cercanías de Útila y Cayos Cochinos (Robertson y Van Tassell, 2015).

En Roatán, *M. aurolineatus* parece asociarse con frecuencia con equinoideos que habitan en madrigueras. Al ser una especie pequeña de pez (longitud máxima de 6 cm; Froese y Pauly, 2019), cabe fácilmente en grietas perforadas por equinoideos. Strasburg (1966) y Lieske y Myers (2002) informaron que generalmente se encuentra cerca de equinoideos, pero no proporcionaron más detalles. *Gobioclinus filamentosus* jóvenes y adultos (longitud máxima 12 cm; Froese y Pauly, 2019) y *L. nuchipinnis* jóvenes (longitud máxima de 23 cm; Froese y Pauly, 2019) también pueden morar dentro de madrigueras de equinoideos en Roatán, pero ambos son muchos menos frecuentes que *M. aurolineatus*.

Todos los peces permanecieron al lado o debajo de las espinas de un equinoideo durante períodos prolongados. Es difícil saber con certeza si los peces se asociaron directamente con los equinoideos para protegerse o simplemente buscaron refugio en zonas profundas de grietas habitadas por equinoideos y, por lo tanto, aparecían coincidentemente junto a un equinoideo. En cualquier caso, se beneficiaron directamente del refugio provisto por las actividades de perforación de *E. lucunter* (McLean, 1967; Ogden, 1977; Hoskin y Reed, 1985; Asgaard y Bromley, 2008), y quizás de otras especies de equinoideos que también perforan rocas (Bak, 1994).

Las especies de equinoideos, por su parte, difirieron bastante en su morfología (Hendler *et al.*, 1995; Humann y DeLoach, 2002a). *Diadema antillarum* tiene las espinas más largas y delgadas, de hasta 200 mm de largo. *Eucidaris tribuloides* tiene espinas gruesas y romas de longitud media, de hasta unos 50 mm de largo. *Echinometra lucunter* y *E. viridis* tiene espinas de longitud media, hasta aproximadamente 30 mm de largo en la primera especie y 40 mm de largo en la última. Finalmente, *Tripneustes ventricosus* y *L. variegatus* tienen espinas cortas de hasta 20 mm de largo. En el presente estudio, la asociación más frecuente de los peces con la especie de espina largas, *D. antillarum*, sugiere que los peces buscaron refugio intencionalmente al lado de los equinoideos para beneficiarse de una mayor protección contra los depredadores. Hayes *et al.* (2016) encontraron que los crustáceos decápodos también se asociaban con mayor frecuencia con *D. antillarum* en Roatán.

Los peces más pequeños, que caben debajo o entre las espinas de los equinoideos, tienen más probabilidades de beneficiarse de las espinas protectoras que los peces más

All fishes lingered beside or under an echinoid's spines for extended periods. It is difficult to be certain whether the fishes associated directly with the echinoids for protection or simply sought shelter in the deepest recesses of crevices inhabited by echinoids and coincidentally appeared next to an echinoid. In either case they benefitted directly from the shelter provided by the burrowing activities of *E. lucunter* (McLean, 1967; Ogden, 1977; Hoskin and Reed, 1985; Asgaard and Bromley, 2008), and perhaps other species of echinoids which also burrow into rock (Bak, 1994).

The echinoid species differed greatly in their morphology (Hendler *et al.*, 1995; Humann and DeLoach, 2002a). *Diadema antillarum* has the longest and thinnest spines, up to 200 mm long. *Eucidaris tribuloides* has thick and blunt spines of medium length, up to about 50 mm long. *Echinometra lucunter* and *E. viridis* have medium-length spines, up to about 30 mm long in the former species and 40 mm long in the latter. *Tripneustes ventricosus* and *L. variegatus* have short spines up to about 20 mm long. In our study, the more frequent association of fishes with the longest-spined species, *D. antillarum*, suggests that the fishes intentionally sought shelter beside echinoids to benefit from increased protection from predators. Hayes *et al.* (2016) found that decapod crustaceans also associated most frequently *D. antillarum* at Roatán.

Smaller fishes capable of retreating underneath or between the spines of echinoids are more likely to benefit from the protective spines of echinoids than larger fishes (Karplus, 2014). We never observed a fish with a total length > 10 cm associating with an echinoid and most were < 6 cm. Our observations of only juveniles of nine fish species associating with echinoids is consistent with several previous studies of fishes associating with echinoids in the Caribbean Sea. Only juveniles of two species of haemulon grunts, *Haemulon plumierii* and *Haemulon flavolineatum*, associated with *D. antillarum* at St. Croix (Helfman *et al.*, 1983). Only juveniles of three fish species associated with *D. antillarum* at St. John (Townsend and Bologna, 2007): *H. flavolineatum*, the sciaenid drum *Pareques acuminatus*, and the tetraodontid puffer *Canthigaster rostrata*.

Of nine fish species associating with *D. antillarum* at Trindade Island of southeastern Brazil (Giglio *et al.*, 2017), only juveniles of four fish species associated with the echinoid: the labrid wrasse *Thalassoma noronhanum*, the pomacentrid damselfish *Chromis multilineata*, the apogonid cardinalfish *Apogon americanus*, and the pomacentrid

grandes (Karplus, 2014). Nunca se observó a un pez con una longitud total > 10 cm asociarse con un equinoideo, la mayoría era de < 6 cm. En cuanto a la observación de solo juveniles de nueve especies de peces asociadas con equinoideos, se observa que son consistentes con varios estudios previos de peces que se asocian con equinoideos en el mar Caribe. Sólo los jóvenes de dos especies de Haemulidae, *Haemulon plumierii* y *H. flavolineatum*, se asociaron con *D. antillarum* en St. Croix (Helfman *et al.*, 1983); mientras que solo los jóvenes de tres especies de peces se asociaron con *D. antillarum* en St. John (Townsend y Bologna, 2007): *H. flavolineatum*, el sciaenido *Pareques acuminatus* y el tetraodóntido *Canthigaster rostrata*.

De las nueve especies de peces asociadas con *D. antillarum* en la isla Trindade, en el sureste de Brasil (Giglio *et al.*, 2017), solo los jóvenes de cuatro especies de peces se asociaron con el equinoideo: el lábrido *Thalassoma noronhanum*, el pomacéntrido *Chromis multilineata*, el apogónido *Apogon americanus* y el pomacéntrido *Stegastes fuscus*. Los adultos de cinco especies de peces asociados con *D. antillarum* en la isla Trindade (Giglio *et al.*, 2017) eran todos pequeños: el labrisómido *Malacoctenus brunoi*, el bleni *Ophioblennius trinitatis*, el góbido *Elacatinus pridisi*, el cirrhitido *Amblycirrhitus pinos* y el góbido *Coryphopterus thrix*.

De las 11 especies de peces que se observaron asociadas con los equinoideos, solo se había registrado previamente a *M. aurolineatus* en dicha asociación (Strasburg, 1966; Lieske y Myers, 2002). Aunque los equinoideos son depredados por al menos 34 especies de peces en el mar Caribe y son el alimento dominante para seis especies (Randall *et al.*, 1964; Randall, 1967), los peces pequeños no representan una amenaza existencial para los equinoideos cuando buscan refugio de posibles depredadores entre las espinas de los equinoideos (Karplus, 2014). Sin embargo, algunos peces asociados con ellos se alimentan de los pedicelarios y de los pies tubulares de sus anfitriones equinoideos (Pfaff, 1942; Briggs, 1955; Dix, 1969; Teytaud, 1971; Russell, 1983; Sakashita, 1992), lo que también puede ocurrir en las asociaciones observadas. Ninguna de las especies de peces objeto del presente estudio se asociaba exclusivamente con equinoideos o estaba especializada para asociarse con ellos, lo que indica que las asociaciones son facultativas en lugar de obligatorias.

## AGRADECIMIENTOS

El trabajo de campo fue financiado por el fondo Margaret Hughes Faculty Research Fund de Pacific Union College, y por estudiantes del curso Biología de Campo: Biología Tropical. Se agradece a Dustin Baumbach, Stephen Dunbar y Jimmy Miller por su apoyo logístico y a dos revisores anónimos por mejorar el manuscrito.

damselfish *Stegastes fuscus*. The adults of five fish species associating with *D. antillarum* at Trindade Island (Giglio *et al.*, 2017) were all small: the labrisomid blenny *Malacoctenus brunoi*, the blenniid blenny *Ophioblennius trinitatis*, the gobiid goby *Elacatinus pridisi*, the cirrhitid hawkfish *Amblycirrhitus pinos*, and the gobiid goby *Coryphopterus thrix*.

Of the 11 fish species that we observed associating with echinoids, only *M. aurolineatus* had previously been reported associating with echinoids (Strasburg, 1966; Lieske and Myers, 2002). Although echinoids are preyed upon by at least 34 fish species in the Caribbean Sea and are the dominant food item for six species (Randall *et al.*, 1964; Randall, 1967), small fishes pose no existential threat to echinoids when seeking shelter from potential predators among the sharp spines of echinoids (Karplus, 2014). However, some fishes associating with echinoids prey upon the tube feet and pedicellaria of their echinoid hosts (Pfaff, 1942; Briggs, 1955; Dix, 1969; Teytaud, 1971; Russell, 1983; Sakashita, 1992), which may also occur in the associations that we observed. None of the fish species in our study associated exclusively with echinoids or was specialized for associating with echinoids, indicating that the associations are facultative rather than obligatory.

## ACKNOWLEDGMENTS

Our field work was funded by the Margaret Hughes Faculty Research Fund of Pacific Union College and by students taking the course Field Biology: Tropical Biology. We thank Dustin Baumbach, Stephen Dunbar, and Jimmy Miller for logistical assistance, and two anonymous reviewers for improving the manuscript.



## BIBLIOGRAFÍA / LITERATURA CITADA

- Asgaard, U. and R.G. Bromley. 2008. Echinometrid sea urchins, their trophic styles and corresponding bioerosion: 279-303. In: Wisshak, M. y L. Tapanila (Eds.). Current developments in bioerosion. Springer-Verlag, Berlin. 499 p.
- Bak, R.P.M. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13: 99-103.
- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral-reef communities: 1-79. In: Jangoux, M. y J.M. Lawrence (Eds.). *Echinoderm studies* 3. Balkema, Rotterdam, Netherlands. 90 p.
- Briggs, J.C. 1955. A monograph of the clingfishes (order Xenopterygii). *Stanford Ichthyol. Bull.*, 6: 1-216.
- Bruce, A.J. 1976. Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism: 37-94. In: Jones O. A. y R. Endean (Eds.). *Biology and geology of coral reefs*. Vol. 3. Biology 2. Academic Press, New York. 458 p.
- Bruce, A.J. 1982. The shrimps associated with Indo-West Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Pontoniinae). *Austral. Mus. Mem.*, 16: 191-216.
- Carpenter, R.C. 1997. Invertebrate predators and grazers: 198-229. In: Birkeland, A. (Ed.). *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, London. 536 p.
- Castro, P. 1978. Settlement and habitat selection in the larvae of *Echinoecus pentagonus* (A. Milne Edwards), a brachyuran crab symbiotic with sea urchins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 34: 259-270.
- Chace, F.A. Jr. 1969. A new genus and five new species of shrimps (Decapoda, Palaemonidae, Pontoniinae) from the western Atlantic. *Crustaceana*, 16: 251-272.
- Charteris, M. 2012. Caribbean reef life of the Bay Islands, Honduras. 2nd ed. *Caribbean Reef Life*, Roatan, Honduras. 347 p.
- Clark, A.M. 1976. Echinoderms of coral reefs: 95-123. In: Jones, O. A. and R. Endean (Eds.). *Biology and geology of coral reefs*. Vol. 3. Biology 2. Academic Press, New York. 458 p.
- Dix, T.G. 1969. Association between the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.) and the clingfish *Dellichthys morelandi* Briggs. *Pac. Sci.*, 23: 332-336.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1961. Eine Symbiose zwischen Fischen (*Siphamia versicolor*) und Seeigeln. *Z. Tierpsychol.*, 18: 56-59.
- Fricke, H.W. 1970. Ein mimetisches Kollektiv—Beobachtungen an Fischschwärmen, die Seeigel nachahmen. *Mar. Biol.*, 5: 307-314.
- Fricke, H.W. y M. Hentschel. 1971. Die Garnelen-Seeigel-Partnerschaft—eine Untersuchung der optischen Orientierung der Garnele. *Z. Tierpsychol.*, 28: 453-462.
- Froese, R. y D. Pauly (Eds.). 2019. FishBase. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). 05/04/2019.
- Giglio, V.J., M.L.F. Ternes, M.C. Barbosa, C.A.M.M. Cordeiro, S.R. Floeter and C.E.L. Ferreira. 2017. Reef fish associations with sea urchins in an Atlantic oceanic island. *Mar. Biodiv.*, 18: 1833-1839.
- Glynn, P.W. and I.C. Enochs. 2011. Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems: 273-325. In: Dubinsky, Z. and N. Stambler (Eds.). *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Berlin. 552 p.
- Goldberg, W.M. 2013. *The biology of reefs and reef organisms*. University of Chicago Press, Chicago. 401 p.
- Gould, A.L., S. Harii and P.V. Dunlap. 2014. Host preference, site fidelity, and homing behavior of the symbiotically luminous cardinalfish, *Siphamia tubifer* (Perciformes: Apogonidae). *Mar. Biol.*, 161: 2897-2907.
- Hartney, K.B. and K.A. Grorud. 2002. The effect of sea urchins as biogenic structures on the local abundance of a temperate reef fish. *Oecologia*, 131: 506-513.
- Hayes, F.E., M.C. Holthouse, D.G. Turner, D.S. Baumbach and S. Holloway. 2016. Decapod crustaceans associating with echinoids in Roatán, Honduras. *Crust. Res.*, 45: 37-47.
- Helfman, G.S., J.L. Meyer and W.N. McFarland. 1982. The ontogeny of twilight migration patterns in grunts (Pisces: Haemulidae). *Anim. Behav.*, 30: 317-326.
- Hendler, G., J.E. Miller, D.L. Pawson and P.M. Kier. 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 390 p.
- Hoskin, C.M. and J.K. Reed. 1985. Carbonate sediment production by the rock-boring urchin *Echinometra lucunter* and associated endolithic infauna at Black Rock, Little Bahama Bank. *Symp. Ser. Underw. Res.*, 3: 151-161.
- Humann, P. and N. DeLoach. 2002a. *Reef creature identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. 2da ed. New World Publications, Jacksonville, FL. 447 p.
- Humann, P. and N. DeLoach. 2002b. *Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. 3ra ed. New World Publications, Jacksonville, FL. 512 p.
- Joseph, V.L., F.E. Hayes and N.A. Trimm, Jr. 1998. Interspecific selection of three potential urchin host species by the arrow crab *Stenorhynchus seticornis* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Carib. Mar. Stud.*, 6: 31-34.
- Karplus, I. 2014. *Symbiosis in fishes: the biology of interspecific partnerships*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK. 449 p.
- Keck, J. 2000. *Instructor's guide: planning a field course*. Roatán Institute for Marine Sciences, Roatán. 74 p.
- Lachner, E.A. 1955. Inquilinism and a new record for *Paramia bipunctata*, a cardinal fish from the Red Sea. *Copeia*, 1955: 53-54.

- Lallemant, H.G. and M. Gordon. 1999. Deformation history of Roatán Island: implications for the origin of the Tela Basin (Honduras): 197-218. En: Mann, P. (Ed.). Caribbean basins. Sedimentary basins of the world. Vol 4. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 696 p.
- Lewis, J.B. 1956. The occurrence of the macruran *Gnathophylloides mineri* Schmitt on the spines of the edible sea-urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados. Bull. Mar. Sci., 6: 288-291.
- Lieske, E. and R. Myers. 2002. Coral reef fishes: Caribbean, Indian Ocean and Pacific Ocean including the Red Sea. Rev. Ed. Princeton University Press, Princeton, NJ. 400 p.
- Magnus, D.B.E. 1967. Ecological and ethological studies and experiments on the echinoderms of the Red Sea. Stud. Trop. Oceanogr., 5: 635-664.
- McBirney, A. and M. Bass. 1967. Geology of Bay Islands, Gulf of Honduras: 229-243. In: McBirney, A. (Ed.). Tectonic relationships of northern Central America and the western Caribbean—the Bonacca Expedition. Am. As. Petr. Geol. Mem., 11, 355 p.
- McLean, R.F. 1967. Erosion of burrows in beachrock by the tropical sea urchin, *Echinometra lucunter*. Can. J. Zool., 45: 586-588.
- Monroy López, M. y O.D. Solano. 2006. Estado poblacional de *Echinometra lucunter* (Echinoidea: Echinometridae) y su fauna acompañante en el litoral rocoso del Caribe colombiano. Rev. Biol. Trop., 53: 291-297.
- Ogden, J.C. 1977. Carbonate-sediment production by parrot fish and sea urchins on Caribbean reefs. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Stud. Geol., 4: 281-288.
- Patton, W.K., R.J. Patton and A. Barnes. 1985. On the biology of *Gnathophylloides mineri*, a shrimp inhabiting the sea urchin *Tripneustes ventricosus*. J. Crust. Biol., 5: 616-626.
- Pfaff, J.R. 1942. On a new genus and species of the family Gobiesocidae from the Indian Ocean, with observations on sexual dimorphism in the Gobiesocidae, and on the connection of certain gobiesocids with echinoids. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren., 105: 413-422.
- Randall, J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. Stud. Trop. Oceanogr., 5: 665-847.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder and W.A. Starck, II. 1964. Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. Carib. J. Sci., 4: 421-433.
- Robertson, D.R. and J. Van Tassell. 2015. Shorefishes of the greater Caribbean: online information system. Version 1.0, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. [biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages.05/04/2019](http://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages.05/04/2019)
- Russell, B.C. 1983. The food and feeding habits of rocky reef fish of north eastern New Zealand. New Zeal. J. Mar. Fresh. Res., 17: 121-145.
- Sakashita, H. 1992. Sexual dimorphism and food habits of the clingfish, *Diademichthys lineatus*, and its dependence on host sea urchin. Environ. Biol. Fishes, 34: 95-101.
- Schoppe, S. 1991. *Echinometra lucunter* (Linnaeus) (Echinoidea, Echinometridae) als Wirt einer komplexen Lebensgemeinschaft im Karibischen Meer. Helgol. Meeresunters., 45: 373-379.
- Schoppe, S. and B. Werding. 1996. The boreholes of the sea urchin genus *Echinometra* (Echinodermata: Echinoidea: Echinometridae) as a microhabitat in tropical South America. Mar. Ecol., 17: 181-186.
- Steneck, R.S. 2013. Sea urchins as drivers of shallow benthic marine community structure. Develop. Aquacult. Fish. Sci. 38: 195-212.
- Strasburg, D.W. 1966. Observations on the ecology of four apogonid fishes. Pac. Sci., 20: 338-341.
- Tamura, R. 1982. Experimental observations on the association between the cardinalfish (*Siphamia versicolor*) and the sea urchin (*Diadema setosum*). Galaxea, 1: 1-10.
- Teytaud, A.R. 1971. Food habits of the goby, *Ginsburgellus novemlineatus*, and the clingfish, *Arcos rubiginosus*, associated with echinoids in the Virgin Islands. Carib. J. Sci., 11: 41-45.
- Townsend, T. and P.A.X. Bologna. 2007. Use of *Diadema antillarum* spines by juvenile fish and mysid shrimp. Gulf Carib. Res., 19: 55-58.
- Wells, S.M. (Ed). 1988. Coral reefs of the world. Vol. 1. Atlantic and Eastern Pacific. United Nations Environment Programme and International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge, UK. 373 p.
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical analysis. 5<sup>th</sup> ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. 944 p.

RECEIVED / RECIBIDO: 27/12/2018

ACEPTADO / ACCEPTED: 09/04/2019