



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México

Unidad Académica Mazatlán



**DINÁMICA, ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y PROCESOS DE
BIOEROSIÓN DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS EN
ALGUNAS COMUNIDADES CORALINAS DE NAYARIT, MÉXICO**

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

Doctor en Ciencias

Biología Marina

PRESENTA:

M. EN C. HÉCTOR HUGO NAVA BRAVO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

COMITÉ TUTORAL

DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

DRA. HILDA LEÓN TEJERA

DR. HÉCTOR REYES BONILLA

Mazatlán, Sin., Octubre de 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Unidad Académica Mazatlán



Jurado de examen:

Presidente **Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas**

Secretario **Dr. José Luis Carballo Cenizo**

1er. Vocal **Dra. Hilda León Tejera**

2o. Vocal **Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet**

3er. Vocal **Dr. Héctor Reyes Bonilla**

Estudio financiado por el proyecto "*Patrones de organización y diversidad de las esponjas en ecosistemas arrecifales del Pacífico este: importancia en los procesos de bioerosión y competencia por el sustrato*" CONACYT-SEP 42550Q.

Agradecimientos

A Dios, por guiar mi camino y permitirme concluir esta fase de mi vida. A mis padres por creer en mí, por su gran amor, dedicación y por haber hecho de mí la persona que ahora soy, muchas gracias. A Lizzeth por acompañarme durante estos últimos 5 años y compartir su vida conmigo, a mis pequeños hijos a quienes dedico todos mis esfuerzos en esta nueva etapa de mi vida, que es la de ser padre y profesionista. Muchas gracias a ellos, que han sido mi motivación para terminar lo mejor posible este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México que por medio del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, prestaron oportunamente sus instalaciones y equipo, los cuales fueron necesarios para el desarrollo de este proyecto.

Agradezco el apoyo económico otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, que permitieron realizar mis estudios de Doctorado.

A mi director de tesis José Luis, quien además de ser una gran persona también es un gran amigo. Por su generosidad al compartir sus conocimientos y el tiempo que dedicó a la terminación de este trabajo, muchas gracias.

A mi comité tutorial y jurado de examen, la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas, la Dra. Hilda León Tejera, el Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet y el Dr. Héctor Reyes Bonilla por dedicar su tiempo para mejorar esta tesis y los comentarios que me fueron de mucha utilidad.

A los profesores que compartieron conmigo sus conocimientos durante mis estudios en este posgrado, ayudando a mi formación profesional.

A mis compañeros de laboratorio Eric, Cristina, Enrique, José Antonio y Benjamín por brindarme su valiosa amistad. Durante muchos años crecimos juntos y por ello siempre los llevaré entre mis más gratos recuerdos, que dios nos permita seguir siendo el Mazatlán Team.

A mis hermanos Eloy e Isaac, quienes siempre han estado conmigo y han compartido conmigo la alegría de cumplir una a una las metas que me he propuesto en la vida, muchas gracias por su gran cariño.

A nuestro capitán, Juan Toto Fiscal, quien no duda un momento en estar con nosotros cuando se le necesita y con su buen humor siempre hace que el trabajo sea más agradable, muchas gracias capi.

A Margarita Cordero, por su gran paciencia y dedicación al resolver los problemas de trámites y por sus sugerencias.

A la Sra. M. Clara Ramírez y Pedro Allende, responsables de la biblioteca “Dra. María Elena Caso Muñoz”, por su disponibilidad ante la recopilación de información bibliográfica, lo cual hicieron de la manera más eficiente.

A los responsables del Centro de cómputo Mat. Germán Ramírez y Lic. Carlos Suárez, por su asesoría en cuestiones de diseño del documento y por estar siempre dispuestos a resolver problemas de cómputo.

Al M en C. Arturo Núñez, por su disponibilidad en las salidas al campo y brindarnos su apoyo durante los muestreos.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1. GENERALIDADES **1**

INTRODUCCIÓN GENERAL	2
ANTECEDENTES	5
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	8
OBJETIVOS	10
ÁREA DE ESTUDIO	11

CAPÍTULO 2. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS LOCALIDADES DE MUESTREO **15**

RESUMEN	16
INTRODUCCIÓN	17
METODOLOGÍA	19
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	30

CAPÍTULO 3. LISTADO DE ESPECIES Y DIAGNOSIS DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS DE PUNTA DE MITA E ISLA ISABEL **35**

RESUMEN	36
INTRODUCCIÓN	37
METODOLOGÍA	38
RESULTADOS	40
DISCUSIÓN	85

CAPÍTULO 4. EFECTO DEL AMBIENTE EN LA ESTRUCTURA Y EN LA VARIACIÓN TEMPORAL DE LAS ASOCIACIONES DE ESPONJAS PERFORADORAS DE PUNTA DE MITA E ISLA ISABEL	86
RESUMEN	87
INTRODUCCIÓN	88
HIPÓTESIS	90
METODOLOGÍA	91
RESULTADOS	93
DISCUSIÓN	102
CAPÍTULO 5. DISPERSIÓN ASEXUAL DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS	109
RESUMEN	110
INTRODUCCIÓN	111
HIPÓTESIS	113
OBJETIVOS	114
METODOLOGÍA	115
RESULTADOS	118
DISCUSIÓN	123
CAPÍTULO 6. DETERMINACIÓN DE LA TASA DE BIOEROSIÓN DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS <i>CLIONA VERMIFERA</i> Y <i>CLIONA FLAVIFODINA</i>	126
RESUMEN	127
INTRODUCCIÓN	128
METODOLOGÍA	130
RESULTADOS	133
DISCUSIÓN	134
LITERATURA	137

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Algunos rasgos característicos de las esponjas perforadoras.....	7
Figura 1.2. Ubicación de las localidades de muestreo.....	14
Figura 2.1. Número de arrecifes afectados por blanqueamiento desde 1979.....	18
Figura 2.2. Detalle del procedimiento de muestreo de los parámetros ambientales.....	23
Figura 2.3. Comparación de las variables ambientales promediadas para cada localidad.....	27
Figura 2.4. Variación de la temperatura mensual promedio del agua.....	28
Figura 2.5. Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales.....	29
Figura 3.1. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Cliona amplicavata</i>	42
Figura 3.2. <i>Cliona amplicavata</i> de Laubenfels, 1932	43
Figura 3.3. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>C. californiana</i>	45
Figura 3.4. <i>Cliona californiana</i> De Laubenfels, 1932	46
Figura 3.5. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Cliona euryphylla</i>	48
Figura 3.6. <i>Cliona euryphylla</i> (Topsent, 1887).....	49
Figura 3.7. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Cliona flavifodina</i>	51
Figura 3.8. <i>Cliona flavifodina</i> Rützler, 1974	52
Figura 3.9. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>C. mucronata</i>	54
Figura 3.10. <i>Cliona mucronata</i> Bautista-Guerrero et al., 2006	55
Figura 3.11. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>C. pocillopora</i>	58
Figura 3.12. <i>Cliona pocillopora</i> Bautista-Guerrero et al. 2006	59
Figura 3.13. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Cliona</i> sp.....	62
Figura 3.14. <i>Cliona</i> sp.....	63
Figura 3.15. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Cliona vermifera</i>	65
Figura 3.16. <i>Cliona vermifera</i> Hancock, 1867	66
Figura 3.17. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Pione carpenteri</i>	68
Figura 3.18. <i>Pione carpenteri</i> Hancock, 1867	69
Figura 3.19. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>P. mazatlanensis</i>	71
Figura 3.20. <i>Pione mazatlanensis</i> Hancock, 1867	72
Figura 3.21. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>S. incrustans</i>	74
Figura 3.22. <i>Sphaciospongia incrustans</i> Carballo et al. 2004	75

Figura 3.23. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Thoosa calpulli</i>	77
Figura 3.24. <i>Thoosa calpulli</i> Carballo et al. 2004.....	78
Figura 3.25. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Thossa mismalolli</i>	80
Figura 3.26. <i>Thoosa mismalolli</i> Carballo et al. 2004.....	81
Figura 3.27. Frecuencia de invasión promedio (%) de <i>Aka cryptica</i>	83
Figura 3.28. <i>Aka cryptica</i> Carballo et al. 2008.....	84
Figura 4.1. Colectores de larvas usados durante el estudio.....	92
Figura 4.2. Variación de la frecuencia de invasión (%).....	95
Figura 4.3. Variación temporal de la frecuencia de invasión (%).....	99
Figura 5.1. Transplante de los fragmentos invadidos.....	119
Figura 5.2. Variación temporal de la relación del perímetro (cm) de los corales de <i>Pocillopora verrucosa</i> con A) el número (n), B), el peso (g) y C) el volumen (cm ³) de los fragmentos atrapados entre las ramas de las colonias.....	120
Figura 5.3. A) Variación temporal de los fragmentos infectados por esponjas. B) Porcentaje de los trasplantes cuyas esponjas lograron penetrar las ramas intactas (RS) y las ramas rotas (RR) del coral <i>Pocillopora sp.</i> (columnas oscuras), y porcentaje de fragmentos fusionados en los corales (columna blanca). C) Relación entre la frecuencia de invasión de la esponja <i>C. pocillopora</i> en la localidad (eje X) y en los fragmentos (eje Y). Se muestra el valor de la correlación de spearman y su ecuación.....	121
Figura 6.1. Tasa de disolución de carbonato, de producción de sedimentos y tasa de bioerosión promedio (kgm ⁻² d ⁻¹) y promedio del cambio de la alcalinidad total.....	133

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla II.1. Registro (promedio \pm error estándar) de la concentración de los sólidos suspendidos totales (SST), de la materia orgánica particulada (MOP) y de la clorofila a (Cl_a), así como de la tasa de sedimentación/resuspensión (Sed/res), de la turbulencia del agua (MA) y de la transparencia horizontal (TH) registrados en Punta de Mita durante los meses de marzo (Mar), junio (Jun), julio (Jul), octubre (Oct) y noviembre (Nov) de 2005 (05) y de 2006 (06).....	25
Tabla II.2. Valores (promedio \pm error estándar) de la concentración de los sólidos suspendidos totales (SST), de la materia orgánica particulada (MOP) y de la clorofila a (Cl_a), así como de la tasa de sedimentación/resuspensión (Sed/res), de la turbulencia del agua (MA) y de la transparencia horizontal (TH) registrados en la isla Isabel durante los meses de marzo (Mar), julio (Jul), octubre (Oct) y enero (Ene) de 2005 (05), de 2006 (06) y de 2007 (07).....	26
Tabla II.3. Resumen de los resultados del ANOVA para el análisis del efecto de la localidad en los parámetros ambientales registrados en Punta de Mita y en la isla Isabel. F, Índice de Fisher; p , probabilidad; ns, no significativo ($p > 0.05$); s, significativo ($p < 0.05$).....	28
Tabla IV.1. Frecuencia de invasión (%) de las esponjas perforadoras por localidad (localidad), en el coral vivo anclado (CVA), en la matriz arrecifal muerta (MAM) y en los fragmentos de coral muerto (FCM), en Punta de Mita y en la isla Isabel. El error estándar se resalta en cursivas y las especies exclusivas en negritas.....	96
Tabla IV.2. Resumen de los resultados del ANOVA de 2 vías para el análisis de la frecuencia de invasión por cada localidad y tipo de sustrato. Factores: localidad (2 niveles: Punta de Mita e isla Isabel) y sustrato (3 niveles: coral vivo anclado, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto). Df , grados de libertad; MS, suma de cuadrados; F, índice de Fisher; P , probabilidad; ns, no significativo ($P > 0.05$); s, significativo ($P < 0.05$).....	97
Tabla IV.3. Resultados del ANOVA de 2 vías para el análisis de la variación temporal de la frecuencia de invasión en las localidades de Punta de Mita y la isla Isabel. Factores: Mes	

de muestreo (5 niveles en Punta de Mita y 11 en la isla Isabel) y sustrato (3 niveles: coral vivo anclado, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto). <i>Df</i> , grados de libertad; MS, suma de cuadrados; F, Índice de Fisher; <i>P</i> , probabilidad; ns, no significativo ($P > 0.05$); s, significativo ($P < 0.05$).....	100
Tabla IV.4. Resultados del análisis de correlaciones de Spearman entre las variables ambientales y la frecuencia de invasión promedio de (FI) registrado por localidad. r, valor de la correlación; s, s significativo; ns, no significativo.....	100
Tabla IV.5. Presencia de ovocitos (%) en las diferentes especies de esponjas perforadoras de las localidades de Punta de Mita (filas negras) e isla Isabel (filas grises).....	101
Tabla VI.1. Tasas de bioerosión ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}$), proporción de chips en los sedimentos (%) y de material disuelto (%) por esponjas en ambientes coralinos de distintas localidades.....	136

TESIS DOCTORAL

DINÁMICA, ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y PROCESOS DE BIOEROSIÓN DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS EN ALGUNAS COMUNIDADES CORALINAS DE NAYARIT, MEXICO

Héctor Nava

RESUMEN

La tesis estudia los procesos de bioerosión por esponjas perforadoras en las comunidades coralinas del Pacífico Mexicano. Estos organismos son uno de los principales agentes que participan en los procesos que determinan la perdurabilidad de los arrecifes coralinos. Se realizó la caracterización ambiental de las comunidades de Punta de Mita e isla Isabel. Se estudió la abundancia y la diversidad de las esponjas perforadoras de ambas localidades, y se aumentó el número de registros de esponjas perforadoras de corales, resultando en un total de 14 especies. Se estudió la abundancia de estas esponjas en tres tipos de sustratos formados por corales pocilopóridos: colonias vivas, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto. Se pudo constatar que las colonias vivas fueron la menos afectadas por bioerosión, y la isla Isabel, que ha mantenido más tiempo expuesta su matriz arrecifal, es más afectada por la bioerosión por esponjas. Los resultados indican que es importante el estado de conservación de las comunidades coralinas, y aquellas que han sufrido impactos, aún por fenómenos naturales como El Niño, son más propensas a ser destruidas por la bioerosión, sobre todo si no se realizan estrategias de restauración. Los mecanismos de invasión de estas esponjas fueron estudiados, y se pudo observar que las esponjas pueden ser transportadas en fragmentos desprendidos de colonias previamente invadidas. Se pudo comprobar que estos fragmentos pueden llegar hasta otras colonias, sin embargo, aún cuando el fenómeno fue frecuente en la isla Isabel, no mostró ser un mecanismo efectivo para facilitar la invasión. La dispersión larval, en cambio, parece tener más potencial para facilitar la invasión por los corales. Por último, se estudió la capacidad de bioerosión química y mecánica de dos de las esponjas más importantes de la isla Isabel. Uno de los resultados más importantes, fue que se comprobó que estas esponjas perforadoras tienen una alta capacidad para disolver carbonato de calcio, lo cual sugiere que las esponjas participan activamente en el ciclo del carbonato en las comunidades coralinas, favoreciendo el crecimiento arrecifal, sobre todo en localidades donde la destrucción del carbonato por bioerosión no supera el depósito realizado por los corales.

PHD. THESIS

**DYNAMICS, COMMUNITY STRUCTURE AND BIOEROSION PROCESSES
OF BORING SPONGES AT SOME CORAL COMMUNITIES OF NAYARIT**

Héctor Nava

ABSTRACT

Bioerosion processes driven by boring sponges from Punta de Mita and Isabel Island were studied. A characterization of the environment was made in both localities. In addition, there were recorded the abundance and species richness of boring sponges, and there were recorded 14 species. The abundance was studied in three different substrata built by corals: live colonies, dead reef matrix and coral rubble. Live colonies were less affected by bioerosion of boring sponges, and Isabel Island, who have been maintained exposed its reef matrix during more time, was more affected by sponge bioerosion. This results show the importance of the conservation state of the coral communities, and those that have been impacted even natural events such as El Niño, are more exposed to be destroyed by bioerosion, mainly if restoration strategies are not developed. Invasion mechanisms of boring sponges were studied, and the results showed that boring sponges can be transported in broken fragments of previous invaded sponges. These fragments could arrive into healthy colonies, however, even though this phenomena is frequent at Isabel Island, it don't show to promote sponge invasion in to new coral colonies. In fact, larval dispersal seems to get more potential to facilitate sponge invasion. The bioerosion rate of boring sponges was studied, and both the chemical and mechanical phase were reviewed. The results showed that boring sponges have a high capability to dissolve calcium carbonate, suggesting that boring sponges contribute in the carbonate cycle at coral communities, enhancing reef accretion, moreover in coral communities were carbonate destruction is minor than carbonate deposition.

Capítulo 1

GENERALIDADES

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los arrecifes coralinos son los ecosistemas acuáticos más diversos del planeta. Tienen una gran relevancia ecológica y económica, pues además de que sostienen una gran diversidad de organismos en ambientes de baja productividad, albergan especies de importancia comercial y funcionan como amortiguadores del oleaje y del efecto devastador de las tormentas en las zonas costeras (**Jordán 1993**).

Estas estructuras son el resultado del continuo depósito y desintegración de sustratos calcáreos, los cuales determinan su permanencia, morfología o destrucción en función de la confrontación de estos dos procesos. Más de la mitad del carbonato depositado en los arrecifes es de origen biológico, y la mayor contribución la realizan los corales hermatípicos, los cuales fijan el carbonato disuelto en la columna de agua, para transformarlo en estructuras sólidas de CaCO_3 (**Horta-Puga & Carricart-Ganivet 1993**). Por el contrario, el proceso biológico de destrucción de los sustratos calcáreos incluye una gran diversidad de organismos como algunas especies de peces, equinodermos, poliquetos, moluscos, algas, hongos y esponjas (**Warne 1969, Cantera & Contreras 1988, Bellwood 1995**).

De estos grupos, las esponjas de la familia Clionaidae, son probablemente uno de los agentes más importantes en el proceso de destrucción de sustratos calcáreos (**Rützler & Rieger 1973, Wulff 1984, Schönberg 2001a, 2002b**). Pueden retirar hasta $8 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ de material calcáreo de la estructura coralina (**Acker & Risk 1985**) y generar hasta el 40 % del sedimento total depositado en los ecosistemas coralinos (**Fütterer 1974, Rützler 1975**). Recientemente, se ha reportado que algunas especies disuelven dos partes de carbonato calcáreo por cada parte producida en forma de sedimentos (**Zundeleovich et al. 2007**), lo cual sugiere una mayor participación de este grupo en el ciclo del carbonato dentro de estos ecosistemas.

En general, su actividad perforadora crea espacios vacíos en el interior de la matriz arrecifal (incluyendo las colonias coralinas vivas), debilitándola y causando su desprendimiento (**Stearn & Scoffin 1977, Macdonald & Perry 2003**). Cuando la erosión es intensa y supera a la tasa de calcificación, las esponjas se vuelven responsables de la

progresiva destrucción de la matriz arrecifal, la cual puede ser conducida hasta el grado extremo de su completa desintegración.

En situaciones donde el depósito de carbonato excede la tasa de erosión en el sistema, la contribución de las esponjas perforadoras puede favorecer la diversidad, y la reproducción asexual de algunas especies de corales ramificados que se ven favorecidas con la fragmentación (**Tunncliffe 1979**).

Algunas de estas esponjas también pueden actuar como agentes cementantes, tales son los casos de *Cliona nigricans* en el Mediterráneo (**Calcinai et al. 1999**), y *Cliona aprica* en el Caribe (**López-Victoria et al. 2003**), las cuales contribuyen a estabilizar el sustrato facilitando así su colonización por otras especies.

En las costas del Pacífico mexicano no existen arrecifes coralinos extensos como en el Caribe o el Indopacífico. Sin embargo, en las zonas costeras de Baja California, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca existen pequeñas formaciones arrecifales, que en total albergan 15 especies de corales hermatípicos, siendo Nayarit uno de los estados con más especies (**Reyes-Bonilla 1993**).

Los estudios previos sobre la bioerosión en las comunidades coralinas del Pacífico mexicano se han enfocado en organismos como bivalvos, peces, equinodermos y sipuncúlidos (**Arizpe et al. 1988, Reyes-Bonilla & Hernández-Cortés 1990**). No obstante, estudios recientes también indican la presencia de una gran diversidad de esponjas perforadoras de sustratos coralinos (**Carballo et al. 2004, Bautista-Guerrero et al. 2006, Carballo et al. 2007, Carballo et al. 2008**). A pesar de estos antecedentes, aún se sabe poco de las especies que erosionan el coral, y de su papel ecológico en este proceso. El único estudio ecológico existente en el Pacífico mexicano para este grupo, ha sido realizado en Oaxaca, donde se registró la diversidad y la frecuencia de infestación por esponjas perforadoras, indicando su importancia en el proceso de destrucción de las estructuras arrecifales (**Carballo et al. 2008**).

Otros aspectos importantes, como el efecto del ambiente en la estructura de las asociaciones de especies, así como la capacidad de dispersión y de bioerosión por esponjas perforadoras aún son desconocidos en las comunidades coralinas de Nayarit. Estos son aspectos ecológicos relevantes, sobre todo en comunidades coralinas que actualmente podrían estar sujetas a procesos de bioerosión intensos como las de Punta de Mita en

Nayarit, las cuales junto con otras localidades de la región sufrieron pérdidas importantes de la cobertura de coral vivo tras eventos El Niño (**Carriquiry *et al.* 2001**).

El presente trabajo se enfocó al estudio de las esponjas perforadoras en dos importantes comunidades coralinas de Nayarit, con especial énfasis en su diversidad y abundancia, y el grado en que el ambiente modula la estructura de sus asociaciones. También se estudiaron sus mecanismos de dispersión asexual, y finalmente, se estimó la capacidad de erosión de dos de las especies más abundantes.

ANTECEDENTES

Uno de los primeros estudios que relacionan la actividad de las esponjas perforadoras y el debilitamiento del coral fue realizado por **Ginsburg (1957)**, quien estableció que las esponjas juegan un papel importante en la estructura arrecifal, acelerando la erosión por acción del oleaje. Desde entonces se han realizado muchos trabajos referentes al papel ecológico de las esponjas perforadoras en los ecosistemas arrecifales más importantes del mundo: **Neumann (1966)**, **Rützler (1975)** en Bermuda, **Buznego & Alcolado (1987)** en Cuba, **Aerts & van Soest (1997)** en Colombia, **Kiene & Hutchings (1994)**, **Schönberg (2001b)** en Australia, **Battershill & Bergquist (1990)** en Nueva Zelanda y **Borges & Bergquist (1988)** en Nueva Guinea, entre otros.

Los mecanismos de bioerosión empleados por las esponjas han sido estudiados por varios autores (**Goreau & Hartman 1963**, **Rützler 1973, 1975**, **Rützler & Rieger 1973**, **Bavestrello et al. 1995**, **Wesche et al. 1997**). Uno de los primeros (**Warburton 1958**), ya mencionó que el sustrato es fragmentado en partículas muy finas, pero no pudo comprobar experimentalmente que este mecanismo de bioerosión se debía por completo a procesos químicos a nivel celular. Posteriormente, autores como **Rützler & Rieger (1973)** lograron comprobar que el proceso era generado por ciertos tipos de arqueocitos, los cuales excavaban el sustrato a través de extensiones filopodiales y secreción de enzimas como la fosfatasa y la anhidrasa carbónica (**Pomponi 1980**), produciendo de esta forma partículas de forma lenticular que constituían la mayor parte (> 97 %) del sustrato erosionado por la esponja (**Fig. 1.1**).

Algunos de estos trabajos han evidenciado que las esponjas perforadoras, como las del género *Cliona*, llegan a erosionar cantidades importantes del sustrato coralino (**Acker & Risk 1985**, **Neumann 1966**), produciendo hasta el 40 % del sedimento depositado sobre el fondo (**Fütterer 1974**, **Rützler 1975**). Por ejemplo, la esponja perforadora *Cliona aprica* perfora la estructura basal del 87 % de la población de *Acropora cervicornis* de una comunidad coralina de Jamaica, debilitando las colonias y exponiéndolas al rompimiento por acción del oleaje (**Tuniciffe 1979**). No obstante, el autor menciona que este fenómeno beneficiaba a ambos organismos, constituyendo mecanismo de propagación del coral y de la esponja por reproducción asexual.

Schönberg (2002b y 2003) estudió experimentalmente el efecto de las características del sustrato en las tasas de bioerosión, colonización y crecimiento de la esponja *Cliona orientalis*, concluyendo que esta esponja colonizaba indistintamente los diferentes tipos de sustratos calcáreos, y que aunque las tasas de crecimiento puedan ser las mismas, las mayores tasas de bioerosión ocurren en los sustratos más densos, donde hay una mayor cantidad de material por excavar. Por otro lado, hace la observación de que en los sustratos con menor densidad, la penetración del tejido de la esponja es más profunda, lo cual lo atribuye a una estrategia de supervivencia contra los depredadores que ramonean el coral.

La relación de algas simbioses con esponjas perforadoras ha sido estudiada por **Wilkinson 1987, Rosell & Uriz 1991, Hill 1996 y Schönberg 2006**. **Hill (1996)** demostró experimentalmente que las tasas de crecimiento y bioerosión de *Antosigmella varians* forma *varians* aumentaban en relación al aumento de la densidad de zooxantelas simbioses en el tejido de la esponja, y hace hincapié en la importancia de estas relaciones simbióticas en los procesos de descalcificación de los arrecifes coralinos. Sin embargo, la contribución del alga a las tasas de crecimiento y perforación aun no es bien conocida.

La importancia ecológica de las esponjas perforadoras en los ecosistemas coralinos es evidente, no obstante, aún son poco conocidos los factores que influyen en la dinámica, en la estructura de su comunidad, y en sus procesos de bioerosión. Hasta el 2004, en Nayarit y norte de Jalisco se habían reportado sólo cuatro especies perforadoras de sustratos coralinos muertos y una de corales vivos (**Carballo et al. 2004**). Desde entonces, y en poco tiempo, el registro de esponjas perforadoras de corales ha aumentado rápidamente, incluyendo el descubrimiento de especies nuevas para la ciencia (*Cliona pocillopora*, **Bautista-Guerrero et al. 2006** y *Aka cryptica*, **Carballo et al. 2007**).

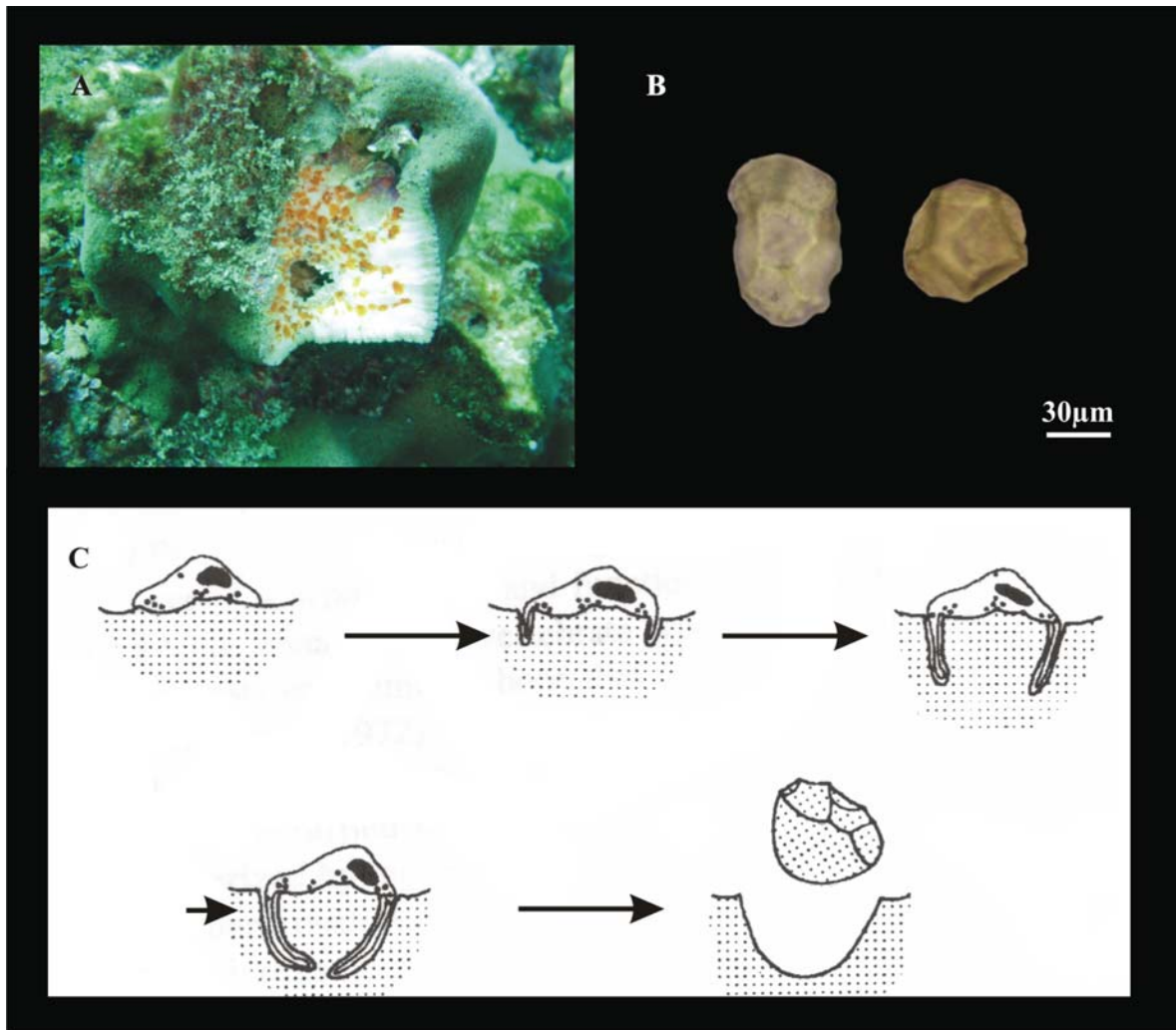


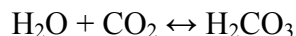
Figura 1.1. Algunos rasgos característicos de las esponjas perforadoras. A) Cámaras de excavación de la esponja perforadora *Cliona vermifera* dentro de una colonia de coral viva. B) Partículas de carbonato de calcio extraídas durante el proceso de erosión por esponjas perforadoras. C) Proceso general de excavación, desde la secreción de enzimas por un arqueocito hasta la separación de una partícula de carbonato de calcio (modificado de Pomponi 1980).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

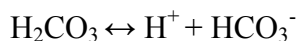
Los arrecifes coralinos están siendo afectados en muchas regiones costeras donde existen poblaciones humanas, las cuales modifican la línea de costa, vierten desechos urbanos e industriales, y sobreexplotan los arrecifes. Esto, aunado a las alteraciones climáticas a escala global, como el efecto invernadero y/o los eventos El Niño, y el embate cada vez más frecuente de huracanes, someten a los corales a condiciones estresantes, que disminuyen su capacidad de crecimiento, de reproducción, de competición por el sustrato, o incluso pueden provocar la muerte y la destrucción del arrecife (**Goreau et al. 2000, Wellington et al. 2001, Hoegh-Guldberg et al. 2007, Bellwood et al. 2008**). Muchos organismos bioerosionadores como las esponjas no parecen ser afectados negativamente bajo estas mismas condiciones, y por el contrario, parecen favorecerse, aumentando su incidencia en comunidades coralinas afectadas por actividades humanas (**Rützler 2002, Schönberg 2006**).

A pesar de que el deterioro de las grandes comunidades coralinas tropicales del Caribe, Indopacífico y del Océano Pacífico es evidente, las predicciones actuales sobre el futuro de estos ecosistemas se han basado en los efectos del aumento de la temperatura y de la acidificación del océano, los cuales todavía muestran resultados contradictorios. Mientras algunos estudios sugieren que con el aumento de la temperatura las tasas de calcificación podrán aumentar, otros sugieren lo contrario, y resaltan que las emisiones humanas del CO₂ en la atmósfera aumentarán la transferencia de este gas a los océanos (**Kleypas et al. 1999, Goreau et al. 2000, Gardner et al. 2003**). La consecuencia más grave sería la reducción de la materia prima que los organismos usan para la calcificación, los carbonatos. La cadena de reacciones que ocurren cuando el CO₂ entra en el océano se enuncia a continuación:

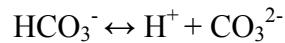
1. El gas se combina con el agua, generando ácido carbónico:



2. Este ácido es débil, por lo que puede perder un ión hidrógeno, disociándose en bicarbonato:



3. El bicarbonato a su vez puede perder otro ión hidrógeno, generando finalmente el ión carbonato, materia prima para la calcificación.



El bicarbonato y el carbonato en los océanos se encuentran disueltos en una proporción de 8 a 1, y bajo las condiciones ambientales actuales, el aumento del CO₂ en el océano conducirá al aumento del bicarbonato y a la reducción de los carbonatos, disminuyendo la capacidad de calcificación, cuyo efecto será más acentuado en los arrecifes coralinos.

La reducción en la tasa de crecimiento de los arrecifes los volverá más susceptibles a la bioerosión, la cual, bajo estas condiciones, puede superar la velocidad de crecimiento de los arrecifes, por lo que el efecto conjunto de la bioerosión y la disminución de la calcificación en los océanos tropicales tiene el potencial de volverse una grave amenaza, aún en comunidades coralinas que se consideran en estados de conservación casi prístinos.

Adicionalmente, los organismos bioerosionadores se benefician de la disponibilidad de sustrato coralino inerte (sin tejido vivo). Los periodos de sobrecalentamiento del agua pueden provocar la mortalidad de los corales, y fenómenos como El Niño han desolado extensas regiones de arrecifes, sobre todo en el Pacífico este.

En Panamá y las islas Galápagos, por ejemplo, **Glynn (1998)** documentó que la mortalidad de los corales debido al impacto de El Niño de 1982 condujo a un aumento de la población de erizos, los cuales por si solos incrementaron la tasa de bioerosión, superando la capacidad de crecimiento del arrecife. En algunos arrecifes coralinos del sur de la India el evento El Niño de 1998 causó la pérdida de casi el 100 % de la cobertura de coral vivo, lo cual propició el aumento drástico de la bioerosión por esponjas perforadoras hasta un 81 %, aún cuando los arrecifes se consideraban entre los más conservados en la región (**Sheppard et al. 2002**). En ambos casos, la recuperación de esas comunidades coralinas aún es incierta.

Las comunidades coralinas del Pacífico central mexicano han sufrido grandes pérdidas de cobertura de coral vivo a causa de fenómenos El Niño (**Carrquiry et al. 2001, Reyes-Bonilla et al. 2002**). Se tiene evidencia que la comunidad coralina de la isla Isabel fue impactada por un evento El Niño, probablemente en 1981 (**información proporcionada por las autoridades del Parque Nacional isla Isabel**), y Punta de Mita fue claramente

impactada por el Niño en 1997 (**Carriquiry et al. 2001**). Ambas localidades perdieron gran parte de la cobertura de coral vivo, por lo que son un caso interesante para estudiar la bioerosión por esponjas perforadoras en dos comunidades coralinas con una alta proporción de sustrato disponible con diferente tiempo de exposición. Los resultados de este estudio proporcionarán una valiosa información sobre las consecuencias del deterioro de las comunidades coralinas, sobre todo bajo el panorama que se avecina en las próximas décadas, cuando se espera que los fenómenos climáticos reduzcan las tasas de calcificación y más aún, reduzcan la cobertura de coral vivo, aumentando la disponibilidad de sustrato expuesto a los bioerosionadores.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la dinámica, la estructura de la comunidad y procesos de bioerosión de las esponjas perforadoras en dos comunidades coralinas de Nayarit, México.

Objetivos específicos

Capítulo 2

Caracterizar el ambiente general de Punta de Mita e isla Isabel, registrando la concentración de sólidos suspendidos totales, de la materia orgánica particulada, y de la clorofila a, así como la tasa de sedimentación/resuspensión, la turbulencia del agua, la transparencia horizontal a nivel del fondo y la temperatura del agua.

Capítulo 3

Estudiar la composición taxonómica y hacer una diagnosis de las esponjas perforadoras de coral de las localidades de Punta de Mita e isla Isabel

Capítulo 4

a) Describir las asociaciones de especies de esponjas perforadoras de las localidades de Punta de Mita y la isla Isabel.

b) Relacionar el efecto del ambiente en la estructura actual, y en la variación espacial y temporal de estas asociaciones.

Capítulo 5

a) Estudiar la capacidad de invasión de las esponjas *Cliona vermifera*, *Thoosa mismalolli* y *Cliona* sp. en colonias vivas del coral *Pocillopora* sp.

b) Estudiar la capacidad de dispersión asexual de algunas esponjas perforadoras

Capítulo 6

Estimar la tasa de bioerosión de las esponjas *Cliona vermifera* y *Cliona flavifodina*.

ÁREA DE ESTUDIO

Selección de las localidades de muestreo

Las localidades de muestro, Punta de Mita e isla Isabel (Nayarit), fueron elegidas porque presentan comunidades coralinas que han sufrido el impacto de eventos El Niño en diferentes épocas (**Reyes-Bonilla 1993, Carriquiry & Reyes-Bonilla 1997, Medina-Rosas & Cupul-Magaña 2004**). Esto le confiere una gran importancia para comprobar que el deterioro de las comunidades coralinas es un factor importante que favorece el proceso de bioerosión.

Características generales de las localidades de muestreo

El clima en el sur del estado de Nayarit es húmedo, con una precipitación promedio de 1200 mm al año, la cual aumenta durante el verano a causa de las tormentas tropicales (**Reguero & García-Cubas 1989**). La plataforma continental es muy angosta, y en la zona norte de Bahía de Banderas el fondo oceánico está formado por arenas (**Reguero & García-Cubas 1989, Carriquiry et al. 2001**). La circulación oceánica en la zona es muy compleja y cambia estacional y anualmente, debido a que es el punto de convergencia de tres corrientes importantes: la corriente de California (que fluye hacia el sur, acarreado aguas frías y de baja salinidad), la corriente de Costa Rica (que fluye hacia el norte, acarreado aguas cálidas de salinidad intermedia) y la corriente del golfo de California (con aguas cálidas y densas que fluyen hacia el sur de la región de Bahía de Banderas) (**Wyrcki 1965a**). La temperatura superficial de Bahía de Banderas varía estacionalmente desde 23 °C (en marzo) a 30 °C (en septiembre), con una temperatura anual promedio de 26.4 °C. Durante invierno y primavera, la temperatura superficial cae repentinamente hasta 20 °C debido a la aparición de surgencias en la porción sur de Bahía de Banderas (**Griffiths 1968, Fiedler 1992**).

Aunque estas surgencias producen una termoclina somera (usualmente a 40 m y en ocasiones a 20 m de profundidad) (**Wyrcki 1965b, Griffiths 1968, Fiedler 1992**), las temperaturas que prevalecen entre la superficie y los 20 m permiten la supervivencia de los corales en esa zona (**Carriquiry et al. 2001**).

Localidad 1: Punta Mita, Nayarit (20°46'35''N, 105°32'06''O)

Hasta el calentamiento que se presentó durante el evento de El Niño 1997-1998, la región norte de Bahía de Banderas albergaba el arrecife coralino más desarrollado y mas diverso del Pacífico central mexicano con 9 especies: *Porites lobata*, *P. panamensis*., *Psammocora stellata*, *P. superficialis*., *Pocillopora capitata*, *P. meandrina*, *P. damicornis* y *P. verrucosa* (**Carriquiry & Reyes-Bonilla 1997**). Como consecuencia del evento y del posterior blanqueamiento masivo, la cobertura de coral vivo bajó a menos del 4 % de la original (**Carriquiry et al. 2001, Reyes-Bonilla 2001**). En la zona específica de estudio los corales vivos cubren aproximadamente el 7 % de la superficie del fondo (**Fig. 1.2**).

Localidad 2: isla Isabel, Nayarit (21 52' 30" N y 105 54' 54" O)

La isla Isabel fue decretada como Parque Nacional en 1985. A diferencia de Punta de Mita, la comunidad coralina de la isla Isabel no sufrió las consecuencias del evento El Niño de 1997-98, no obstante hay información de que antes de El Niño de 1981, la cobertura de coral era mucho mayor a la que prevalece actualmente. Esto parece evidente en la gran cantidad de sustrato coralino inerte que compone la mayor parte del fondo del sitio de muestreo, donde la cobertura de coral vivo en la actualidad es del 6.7 %. Aun así, salvo por actividades pesqueras, y por la presencia de un pequeño campamento de pescadores que desembarcan su producto en la isla, se considera que su comunidad coralina no se encuentra bajo presión antropogénica. Se conocen 14 especies de corales, de las cuales algunas son *Pocillopora capitata*, *P. verrucosa* (Carriquiry & Reyes-Bonilla 1997), *Pavona gigantea* y *P. duerdeni* (Medina-Rosas & Cupul-Magaña 2004) (Fig. 1.2).

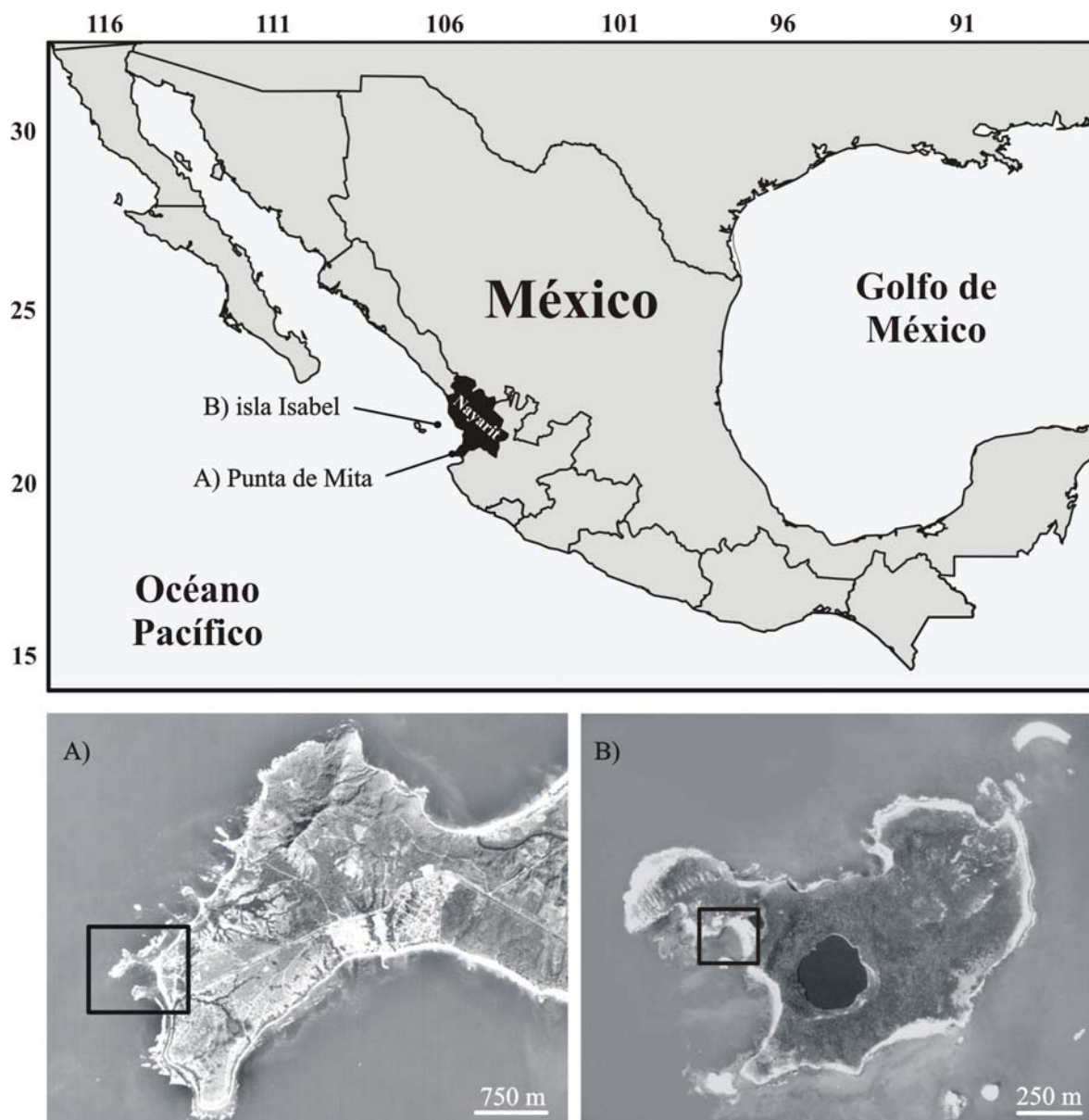


Figura 1.2. Ubicación de las localidades de muestreo. A) Punta de Mita. B) isla Isabel. Las barras indican la escala en metros.

Capítulo 2

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS LOCALIDADES DE MUESTREO

RESUMEN

Durante los meses de junio de 2005 a marzo de 2008, se registraron algunas de las variables ambientales más importantes para la supervivencia de los corales; estas fueron, la concentración de los sólidos totales suspendidos (STS), materia orgánica particulada (MOP), clorofila *a* (Cl_a); la tasa de sedimentación/resuspensión (SED/RES), la turbulencia del agua (TA), la transparencia horizontal a nivel del fondo (TH), y la temperatura del agua (T°).

Algunas variables fueron similares en ambas localidades y parecieron no afectar negativamente a los corales. Tales fueron la concentración de STS, que osciló de 6.8 a 13.1 $mg \cdot l^{-1}$ ($10.7 \pm 0.56 mg \cdot l^{-1}$) en Punta de Mita y de 8.6 a 23.5 $mg \cdot l^{-1}$ ($12.5 \pm 1.3 mg \cdot l^{-1}$) en la isla Isabel; la concentración de MOP, que osciló de 2.0 a 3.7 $mg \cdot l^{-1}$ ($2.8 \pm 0.2 mg \cdot l^{-1}$) en Punta de Mita y de 1.7 a 5.1 $mg \cdot l^{-1}$ ($2.9 \pm 0.9 mg \cdot l^{-1}$) en la isla Isabel; y la T° , cuyo promedio mensual osciló desde los 20.8 a los 30.6 $^\circ C$ ($26.4 \pm 0.07 ^\circ C$) en Punta de Mita, y de 21.2 a 31.1 $^\circ C$ ($27.3 \pm 0.50 ^\circ C$) en la isla Isabel.

En Punta de Mita, la concentración de Cl_a varió desde 0.3 a 0.9 $mg \cdot m^{-3}$ ($0.6 \pm 0.1 mg \cdot m^{-3}$) y la intensidad de la TA de 22.6 a 26.3 $\% \cdot día^{-1}$ ($25.0 \pm 0.4 \% \cdot día^{-1}$); siendo más altas que las registradas en la isla Isabel, que variaron de 0.09 a 0.5 $mg \cdot m^{-3}$ ($0.3 \pm 0.04 mg \cdot m^{-3}$) y de 16.6 a 23.2 $\% \cdot día^{-1}$ ($19.9 \pm 0.5 \% \cdot día^{-1}$), respectivamente. Aún así, los niveles promedio registrados en ambas localidades tampoco parecieron ser suficientemente altos para afectar negativamente a los corales. No obstante, la tasa de SED/RES y la TH fueron significativamente diferentes entre ambas localidades, y en Punta de Mita, mostraron niveles perjudiciales para los corales. En este caso, en la primera localidad, la tasa de SED/RES varió desde 0.5 a 6.1 $kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ ($2.0 \pm 0.4 kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) y la TH varió desde 2.7 a 9.9 m ($5.6 \pm 0.5 m$); mientras que en la isla Isabel variaron desde 0.1 a 1.3 $kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ ($0.2 \pm 0.02 kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) y desde 9.0 a 17.6 m ($16 \pm 0.7 m$), respectivamente. En este caso, si las condiciones actuales se mantienen indefinidamente, es probable que los corales de Punta de Mita se debiliten progresivamente y sean más susceptibles a ser afectados seriamente por los cambios climáticos que se avecinan a mediano plazo.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas coralinos modernos han existido desde hace 65 millones de años (**Veron 1995**), y desde ese entonces, han sobrevivido a numerosos cambios climáticos, ciclos glaciales e incrementos en el CO₂ atmosférico, que han modificado la temperatura en los océanos (**Fisher et al. 1999, Zachos et al. 2001**).

No obstante, en las últimas décadas han ocurrido cambios importantes en el ambiente de estos ecosistemas, derivados del desarrollo de las poblaciones humanas y del consiguiente deterioro ambiental (**McClanahan 2002**). Algunas de las principales amenazas que afectan actualmente a estos ecosistemas son la explotación de sus recursos, como la sobrepesca, y la extracción no regulada de los corales y otras especies ornamentales, que son impactos muy comunes en los arrecifes de países subdesarrollados (**McClanahan 2002**). La contaminación derivada de los asentamientos humanos también deteriora estos ecosistemas debido al vertido de pesticidas, de nutrientes, y de otras sustancias que afectan la fisiología de los corales (**Jackson et al. 1989, Macdonald & Perry 2003, Wielgus et al. 2004**). La modificación de las zonas costeras provoca su erosión y genera un incremento en el material sedimentario que llega a los arrecifes. Esto genera condiciones de turbidez que afectan la capacidad fotosintética de los organismos como los corales (**Rogers 1990**), además de sepultar a los organismos bentónicos y recubrir el sustrato impidiendo de esta forma el reclutamiento larval (**Tribollet & Golubic 2005**).

Otra amenaza a escala global es el aumento del CO₂ en los océanos, que puede ocasionar una disminución del 60 % en la tasa de calcificación de los corales en menos de 100 años (**Ruttimann 2006**). El aumento de la temperatura superficial en el mar es otro desafío para la supervivencia de los corales. Se conoce que pueden generar efectos crónicos que son negativos para el crecimiento de los corales (**Wórum et al. 2007**) y que desde hace poco más de tres décadas está causando mortalidades importantes en los arrecifes coralinos tropicales de todo el mundo (**Glynn 1988, Goreau et al. 2000, Carriquiry et al. 2001, Sheppard et al. 2002**). Este impacto es tan importante, que el número de provincias arrecifales afectadas por eventos de blanqueamiento de los corales ha aumentado al menos en 9 veces desde últimas tres décadas (**Fig. 2.1**) (**Hoegh-Guldberg 1999**).

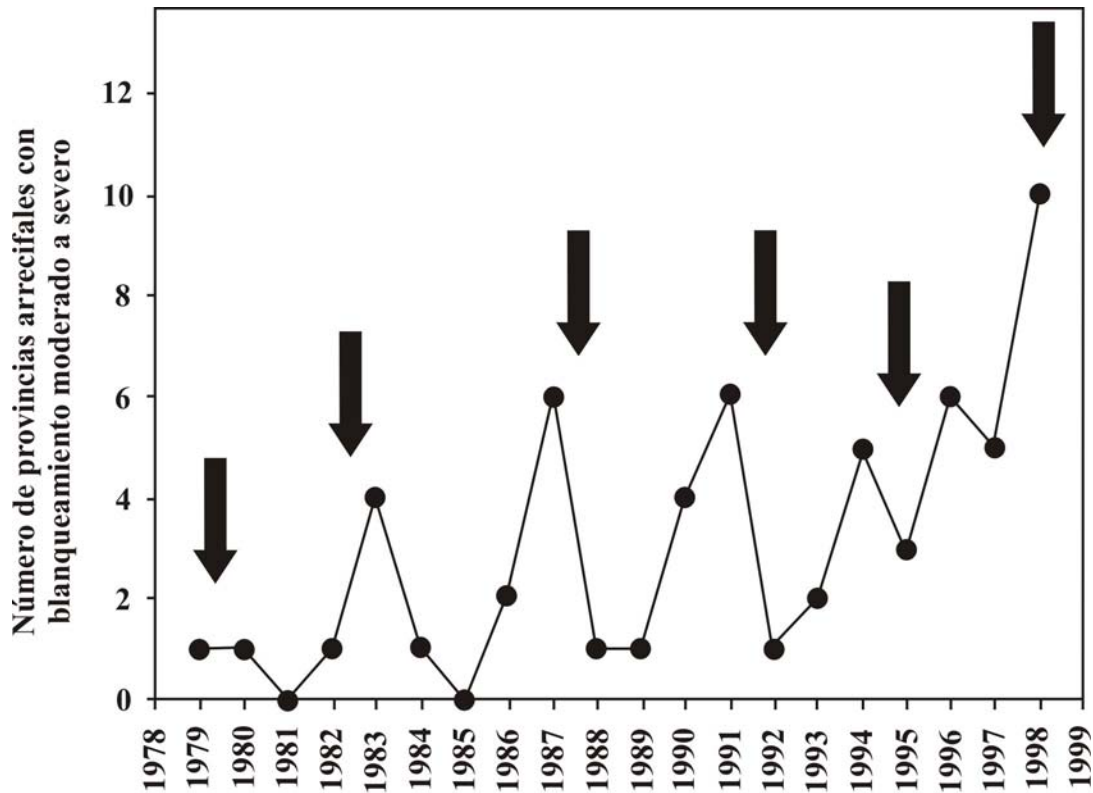


Figura 2.1. Número de arrecifes afectados por blanqueamiento desde 1979. Las flechas indican los eventos El Niño más importantes. Gráfica tomada de **Hoegh-Guldberg (1999)**.

En el Pacífico este, los arrecifes coralinos ocupan un porcentaje muy pequeño de la cobertura mundial, principalmente porque el ambiente no es propicio para el desarrollo de los corales (**McClanahan 2002, Glynn & Ault 2000**). No obstante, muchas comunidades coralinas importantes subsisten entre las latitudes de 30 °N y 5 °S, y algunos de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano se encuentran entre los más importantes del Pacífico este (**López-Perez & Hernández-Ballesteros 2004**).

En el Pacífico mexicano, los arrecifes coralinos de la porción norte han sido los más estudiados (**Reyes-Bonilla 1993, 2002, Reyes-Bonilla 1993, 2001, Glynn et al. 1998**). También se han realizado descripciones del ambiente de algunos arrecifes de la parte sur, en Oaxaca (**Carballo et al. 2008**). Sin embargo, no existe mucha información del ambiente en el que subsisten los corales de localidades de la porción central, en estados como Nayarit y Jalisco. El presente estudio tiene como objetivo realizar una caracterización ambiental de las localidades de Punta de Mita e isla Isabel, que albergan dos comunidades coralinas

representativas del Pacífico central mexicano. En base a la información descriptiva del ambiente de los arrecifes de diversas partes del mundo, se discuten también las posibles repercusiones del ambiente sobre los corales de ambas localidades.

METODOLOGÍA

Los muestreos se realizaron cada tres o cuatro meses desde enero de 2005 hasta septiembre de 2007 en las comunidades coralinas de la isla Isabel y de Punta de Mita. Para la caracterización ambiental se recolectó una muestra de agua durante cada día de muestreo, y se midieron los siguientes parámetros: sólidos totales suspendidos, concentración de materia orgánica particulada y concentración de clorofila a.

Registro de los parámetros ambientales

Sólidos totales suspendidos (STS)

Se filtraron muestras de 2 l de agua de mar de cada localidad, usando filtros de fibra de vidrio de 0.45 µm de abertura de poro, previamente calcinados a 400 °C durante 2 h y pesados. Posteriormente, los filtros fueron almacenados a 4 °C hasta que fueron secados en el laboratorio a 100 °C durante 4 h, registrando su peso seco.

La concentración de los STS ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$STS = \left(\frac{\text{peso del filtro con muestra} - \text{peso del filtro sin muestra}}{\text{volumen de la alícuota (l)}} \right)$$

Finalmente, la concentración de STS fue promediada (promedio \pm ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Concentración en el agua de la materia orgánica particulada (MOP)

Los mismos filtros con la muestra de sólidos totales se calcinaron a 400 °C durante 2 h. Una vez calcinados y fríos, se pesó el filtro calcinado. La determinación de la concentración de la MOP ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$\text{mg}\cdot\text{l}^{-1} = \left(\frac{\text{peso seco del filtro} - \text{peso del filtro calcinado}}{\text{volumen de la alícuota (l)}} \right)$$

Finalmente, la concentración de la MOP fue promediada (promedio \pm ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Concentración de clorofila a (Cl_a)

La medición de la concentración de la Cl_a se realizó filtrando la muestra de agua a través de un filtro de nitrocelulosa de 0.45 μm de abertura de poro. Para aguas oceánicas u oligotróficas, este análisis puede requerir más de 1000 ml (**Boney 1989**), por lo cual en nuestros muestreos se filtraron de 2.5 a 3 litros de agua de mar. Cada filtro se depositó en una caja de Petri envuelta en papel aluminio para mantener la muestra en oscuridad total, y se mantuvieron a 4 °C hasta su tratamiento en el laboratorio. La extracción de la clorofila se realizó agregando 5 ml de metanol puro al filtro previamente depositado en tubos Ependorff, y se dejó reposar durante 2 h aproximadamente. Finalmente, la solución se maceró hasta hacer una mezcla homogénea, se centrifugó a 2500 rpm durante 10 minutos, y se extrajo el sobrenadante. El coeficiente de extinción de los pigmentos extraídos se midió en un espectrofotómetro a 665 nm. Posteriormente, al extracto se le agregaron unas gotas de ácido clorhídrico al 0.003 N para una segunda lectura a 720 nm (**Holm-Halsen 1978**).

Para el cálculo del contenido de Cl_a (promedio \pm ES) se utilizó la siguiente fórmula (**Holm-Halsen 1978**):

$$\text{mg}\cdot\text{m}^{-3} = \frac{A \times 750 \times (665_0 - 665_a) \times v}{V_f \times l}$$

donde:

A: coeficiente de absorción de $\text{Cl}_a = 75.4 \text{ l}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$; 750: absorbancia del blanco; 665₀:

absorbancia antes de la acidificación; 665_a: absorbancia después de la acidificación; v: volumen de metanol usado para la extracción (ml); Vf: volumen de agua filtrada; l: longitud de la celda (cm).

De esta manera, la concentración de Cl_a fue promediada (promedio ± ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Tasa de sedimentación/resuspensión (SED/RES)

Para registrar la tasa de SED/RES, se clavó una varilla de metal en el fondo de cada estación de muestreo, la cual funcionó como un soporte para fijar un tubo de PVC. Sobre este último, se colocaron dos trampas de sedimento, que consistieron en recipientes de plástico, con una boca de 2.9 cm de diámetro y 1 L de capacidad (**Fig. 2.2B**). Los recipientes y su contenido se retiraron al terminar el muestreo (entre 2 y 3 días) y se trasladaron al laboratorio. Después de dejar que se asentaran las muestras, se decantaron y lavaron con agua dulce para disminuir la concentración de sales, repitiendo la operación al menos dos veces. Después, cada muestra se secó en una estufa a 70 °C hasta que esta alcanzó un peso constante, y se registró su peso seco.

A partir del peso seco del sedimento, del área de la boca del colector, y del tiempo de permanencia en el fondo se calculó la tasa de SED/RES ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) (**Moore 1972, Carballo et al. 1996, Bell & Barnes 2000, Maughan 2001**), promediándola (promedio ± ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Turbulencia del agua (TA)

Para medir la TA, se utilizó el método de las esferas de escayola, el cual ha sido empleado en el estudio de comunidades bentónicas (**Gambi et al. 1989, Carballo et al. 1996, Naranjo et al. 1996, Carballo & Nava 2007**). Las esferas se secaron a 70 °C durante 48 h, y se registró su peso seco inicial. En cada estación de muestreo se colocaron cuatro esferas, las cuales permanecieron en el agua de 2 a 3 días sujetas al soporte de PVC (**Fig. 2.2B**).

En el laboratorio se secaron y se pesaron. La disminución de peso de cada esfera está linealmente relacionada con la TA (**Muus 1968, Komatsu & Kawai 1992, Maldonado &**

Young 1999), y la diferencia entre el peso inicial y el final es una medida relativa que sirvió para comparar las condiciones de TA de las dos localidades. Adicionalmente, se descartó la pérdida de masa de las esferas a temperatura ambiente debido a disolución del material en el agua (**Carballo et al. 2006**), y así se obtuvo la pérdida neta provocada por la turbulencia TA. El desgaste se expresó en % día⁻¹ y se promedió (promedio ± ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Transparencia horizontal a nivel del fondo (TH)

Para medir la TH a nivel del fondo, se utilizó un disco de Secchi, con el cual se midió la distancia horizontal máxima a la que este fue visible (**Fig. 2.2A**). De esta manera, la TA a nivel del fondo fue expresada en metros y se promedió (promedio ± ES) para cada muestreo y para cada localidad.

Temperatura del agua (T°)

Para el registro de la T°, se colocó en cada localidad un dispositivo sumergible y autónomo denominado HOBO[®] Water Temp Pro (**Fig. 2.2C**). Previamente, el dispositivo se programó por computadora para registrar la temperatura cada 6 horas, y se colocó uno en cada localidad por periodos de hasta tres meses, al término de los cuales fueron sustituidos por otros similares.

Esta vez, los datos de T° fueron promediados (promedio ± ES) para cada mes en cada localidad.

Tratamiento de la información ambiental

El análisis de los datos se inició comprobando los supuestos de normalidad y homocedasticidad, mediante las pruebas de Lilliefors y Levene's, respectivamente. Para saber si había variaciones temporales en cada uno de los factores considerados en cada localidad se realizó un ANOVA de 1 vía, y para verificar diferencias entre localidades, se realizó un ANOVA de dos vías, considerando los factores localidad y tiempo.

El patrón general del ambiente se estudió mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP), usando como variables los parámetros ambientales previamente

estandarizados (media/desviación típica) y utilizando distancias Euclidianas para construir la matriz de partida (Clarke & Warwick 1994). En las variables ambientales, a diferencia de las variables bióticas, no existe el predominio del 0, son generalmente variables continuas, y son fáciles de normalizar estabilizando sus varianzas, por lo que el análisis ACP, basado en distancias Euclidianas parece uno de los métodos mas recomendados para su estudio (Clarke & Warwick 1994, Naranjo *et al.* 1997).

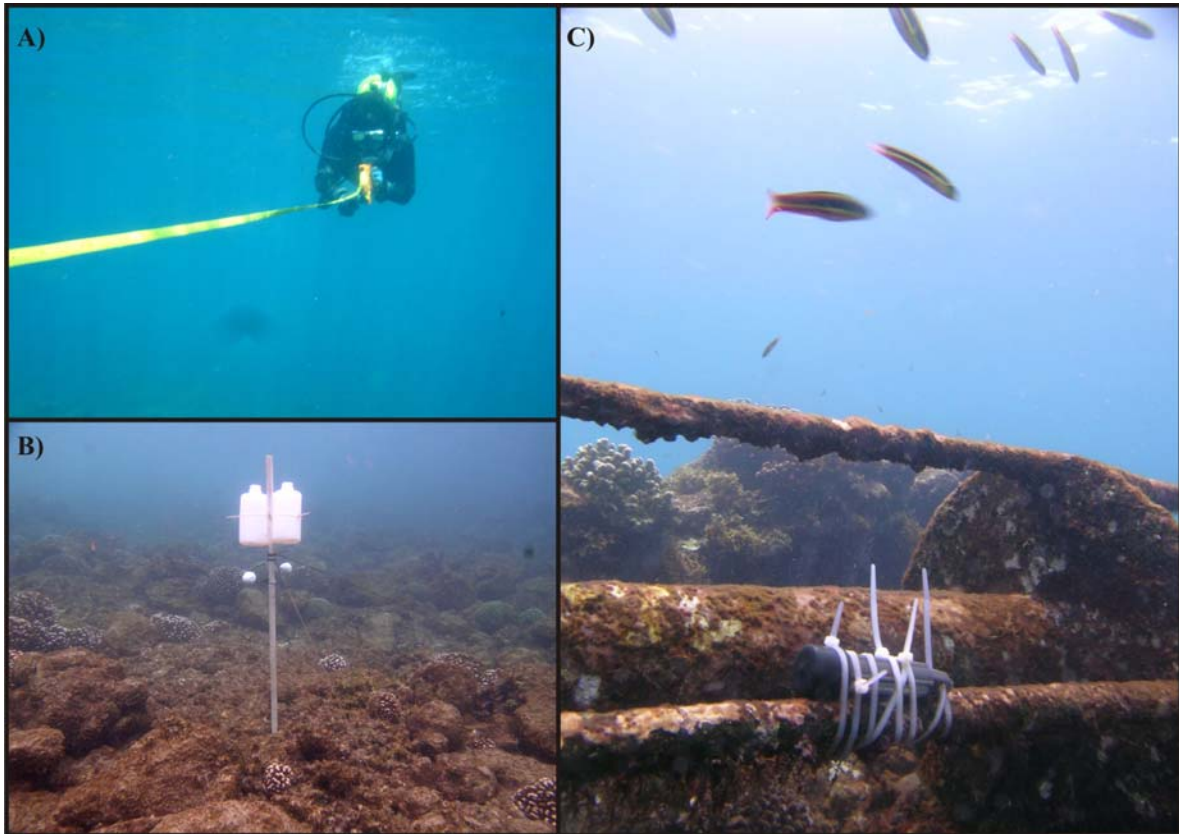


Fig.2.2. Detalle del procedimiento de muestreo de los parámetros ambientales. A) Medición de la transparencia horizontal. B) Módulo usado para la medición de la tasa de sedimentación/resuspensión y la turbulencia del agua. C) Dispositivo sumergible usado en el registro de la temperatura del agua (HoBo).

RESULTADOS

Descripción del ambiente de cada localidad

Punta de Mita

La concentración de los sólidos suspendidos totales varió significativamente durante nuestro estudio ($F = 6.7004$, $p < 0.001$). No obstante, la concentración se mantuvo entre 10.7 y 13.1 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ y sólo en el mes de noviembre de 2006 la concentración fue significativamente menor (6.8 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) (**Tabla II.1**). La concentración de la materia orgánica particulada también mostró variaciones significativas ($F = 10.1106$, $p < 0.001$). En los meses de junio de 2005 y noviembre de 2006 se registraron las concentraciones más bajas (1.4 y 2.0 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, respectivamente) en relación al mes de octubre de 2005, cuando se registró la más alta (3.7 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) (**Tabla II.1**). La concentración de clorofila *a* no mostró variaciones significativas a lo largo del tiempo ($F = 0.82082$, $p > 0.05$). La concentración más baja se registró en octubre de 2005 (0.3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y la más alta en junio de 2005 (0.9 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) (**Tabla II.1**). La sedimentación/resuspensión varió significativamente durante este estudio ($F = 54.2130$, $p < 0.001$). Las tasas más bajas se registraron en los meses de octubre de 2005 y noviembre de 2006 (0.5 y 0.6 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$, respectivamente) y la más alta en julio de 2006 (6.1 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) (**Tabla II.1**). La turbulencia del agua también varió significativamente ($F = 5.644$, $p < 0.005$). No obstante, el desgaste en las esferas se mantuvo entre 24.1 y 26.3 $\%\cdot\text{día}^{-1}$, y sólo en el mes de noviembre de 2006 el desgaste en las esferas fue significativamente menor (22.6 $\%\cdot\text{día}^{-1}$). La transparencia horizontal también varió significativamente ($F = 18.4396$, $p < 0.001$). En general, esta se mantuvo entre 5.2 y 7 m, y solamente cambió significativamente entre los meses de julio de 2006 y noviembre de 2006 (2.7 y 9.9 m, respectivamente), cuando se registró la transparencia más baja y la más alta. Por último, la temperatura del agua mostró una variación de casi 10 °C durante este estudio, con registros de 20.8 ± 0.14 °C durante marzo de 2006, hasta 30.6 ± 0.04 °C durante septiembre de 2005 (**Fig. 2.4**).

Tabla II.1. Registro (promedio \pm error estándar) de la concentración de los sólidos suspendidos totales (SST), de la materia orgánica particulada (MOP) y de la clorofila *a* (Cl_a), así como de la tasa de sedimentación/resuspensión (Sed/res), de la turbulencia del agua (MA) y de la transparencia horizontal (TH) registrados en Punta de Mita durante los meses de marzo (Mar), junio (Jun), julio (Jul), octubre (Oct) y noviembre (Nov) de 2005 (05) y de 2006 (06).

Parámetros	Jun-05	Oct-05	Mar-06	Jul-06	Nov-06
SST ($mg \cdot l^{-1}$)	12.2 ± 0.6	10.7	10.8 ± 0.2	13.1 ± 0.9	6.8 ± 1.8
MOP ($mg \cdot l^{-1}$)	1.4 ± 0.1	3.7 ± 0.5	3.0 ± 0.1	2.9 ± 0.2	2.0 ± 0.4
Cl_a ($mg \cdot m^{-3}$)	0.9 ± 0.4	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.6 ± 0.5
Sed/res ($kg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$)	2.7 ± 0.5	0.5 ± 0.1	4.2 ± 0.1	6.1 ± 0.2	0.6 ± 0.0
MA ($\% \cdot d^{-1}$)	26.3 ± 0.6	24.9 ± 0.3	24.1 ± 1.0	24.1 ± 0.4	22.6 ± 0.8
TH (m)	6.8 ± 0.3	5.2 ± 0.4	6.9 ± 0.6	2.7 ± 0.2	9.9 ± 1.0

Isla Isabel

La concentración de los sólidos suspendidos totales mostró diferencias significativas ($F=9.6474$, $p < 0.001$). Estos se mantuvieron entre 8.6 y 13.5 $mg \cdot l^{-1}$, pero en marzo de 2006 se registró una concentración significativamente alta (23.5 $mg \cdot l^{-1}$). La concentración de la materia orgánica particulada también mostró diferencias significativas ($F = .2046$, $p < 0.001$). La concentración se mantuvo entre 1.7 y 3.4 $mg \cdot l^{-1}$, no obstante, en el mes de marzo de 2006 se registró una concentración significativamente mas alta (5 $mg \cdot l^{-1}$). La concentración de clorofila *a* no varió durante nuestro estudio ($F = 3.1285$, $p > 0.05$); la mínima se registró durante el mes de marzo de 2006 (0.09 $mg \cdot m^{-3}$), y la máxima durante octubre de 2005 (0.5 $mg \cdot m^{-3}$). La tasa de sedimentación/resuspensión mostró diferencias significativas ($F = 108.3$, $p < 0.001$). Esta se mantuvo entre 0.06 y 0.32 $kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$, pero en enero de 2007 se registró una tasa significativamente más alta (1.3 $kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$). La turbulencia del agua varió significativamente durante este estudio ($F = 10.835$, $p < 0.001$). Durante el mes de marzo de 2006 se registró el menor desgaste de las esferas (16.6 $\% \cdot día^{-1}$) en relación a los meses de julio de 2005 y enero de 2007, (23 $\% \cdot día^{-1}$). En general, la transparencia horizontal no mostró diferencias significativas ($F=21.7707$, $p>0.05$). No obstante, en enero de 2007 se registró una baja transparencia horizontal (9 m) en relación a los demás meses de muestreo, cuando se registraron niveles de transparencia mayores (14.4 y 17.6 m). La temperatura varió casi 10 °C durante este estudio, con registros de 21.2 ± 0.12 °C durante enero de 2008, hasta 31 ± 0.04 °C durante septiembre de 2005 (**Fig. 2.4**).

Tabla II.2. Valores (promedio \pm error estándar) de la concentración de los sólidos suspendidos totales (SST), de la materia orgánica particulada (MOP) y de la clorofila a (Cl_a), así como de la tasa de sedimentación/resuspensión (Sed/res), de la turbulencia del agua (MA) y de la transparencia horizontal (TH) registrados en la isla Isabel durante los meses de marzo (Mar), julio (Jul), octubre (Oct) y enero (Ene) de 2005 (05), de 2006 (06) y de 2007 (07).

Parámetros	Jul-05	Oct-05	Mar-06	Jul-06	Oct-06	Ene-07
SST ($mg \cdot l^{-1}$)	9.4 ± 0.2	8.6 ± 1.3	23.5 ± 4.3	11.0 ± 0.5	10.2 ± 0.3	13.5 ± 0.1
MOP ($mg \cdot l^{-1}$)	1.7 ± 0.1	3.4 ± 0.4	5.1 ± 0.8	2.2 ± 0.1	2.2 ± 0.1	2.6 ± 1.1
Cl_a ($mg \cdot m^{-3}$)	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.0
Sed/res ($kg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$)	0.2 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.3 ± 0.0	1.3 ± 0.1
MA ($\% \cdot d^{-1}$)	23.1 ± 1.3	20.0 ± 0.5	16.6 ± 0.7	19.7 ± 0.5	20.0 ± 1.4	23.2 ± 0.8
TH (m)	17.6 ± 2.1	15.6 ± 0.3	14.4 ± 0.9	15.9 ± 1.4	14.7 ± 0.9	9.0 ± 0.5

Comparación entre localidades

Los resultados del ANOVA demostraron que la concentración de clorofila fue significativamente mayor en Punta de Mita que en la isla Isabel (0.6 ± 0.1 vs. 0.3 ± 0.04 $mg \cdot m^{-3}$, respectivamente), al igual que el desgaste de las esferas causado por la turbulencia del agua (25.0 ± 0.4 vs. 19.9 ± 0.5 $\% \cdot día^{-1}$) y la tasa de sedimentación/resuspensión (2.0 ± 0.4 vs. 0.2 ± 0.02 $kg \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$). La transparencia horizontal fue significativamente menor en Punta de Mita (5.6 ± 0.5 m) respecto a la registrada en la isla Isabel (16 ± 0.7 m) (**Fig. 2.3**).

Cuando analizamos todos los datos en conjunto (ACP) se observan estas mismas diferencias ambientales entre los dos lugares (76.2 % de la varianza absorbida) (**Fig. 2.5**). El primer componente (43.9 %), indicó diferencias ambientales entre Punta de Mita y la isla Isabel, lo cual se resaltó gráficamente en la separación de los muestreos de Punta de Mita (lado derecho) de los de la isla Isabel (Lado izquierdo). Esta diferenciación se debió principalmente a variables como la turbulencia del agua ($r = 0.5$), la clorofila ($r = 0.5$), la transparencia horizontal ($r = -0.4$) y la tasa de sedimentación/resuspensión ($r = 0.4$). El segundo componente (32.3 %), mostró que ambas localidades tuvieron cambios ambientales significativos a lo largo del tiempo, en función de variables como los sólidos suspendidos totales ($r = -0.5$), la materia orgánica ($r = -0.4$) y la temperatura ($r = 0.5$).

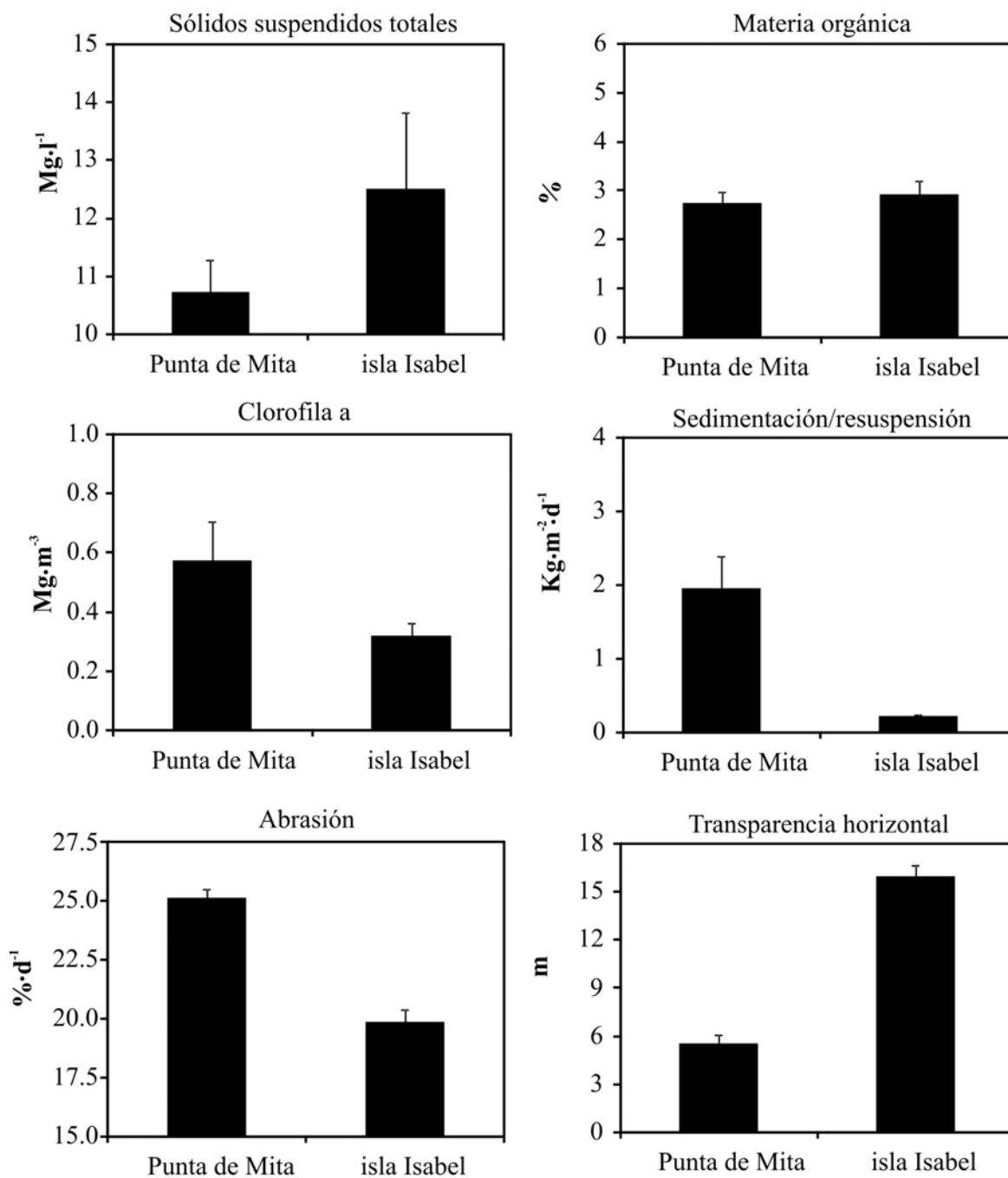


Figura 2.3. Comparación de las variables ambientales promediadas para cada localidad. El error estándar se muestra en las líneas verticales encima de las columnas.

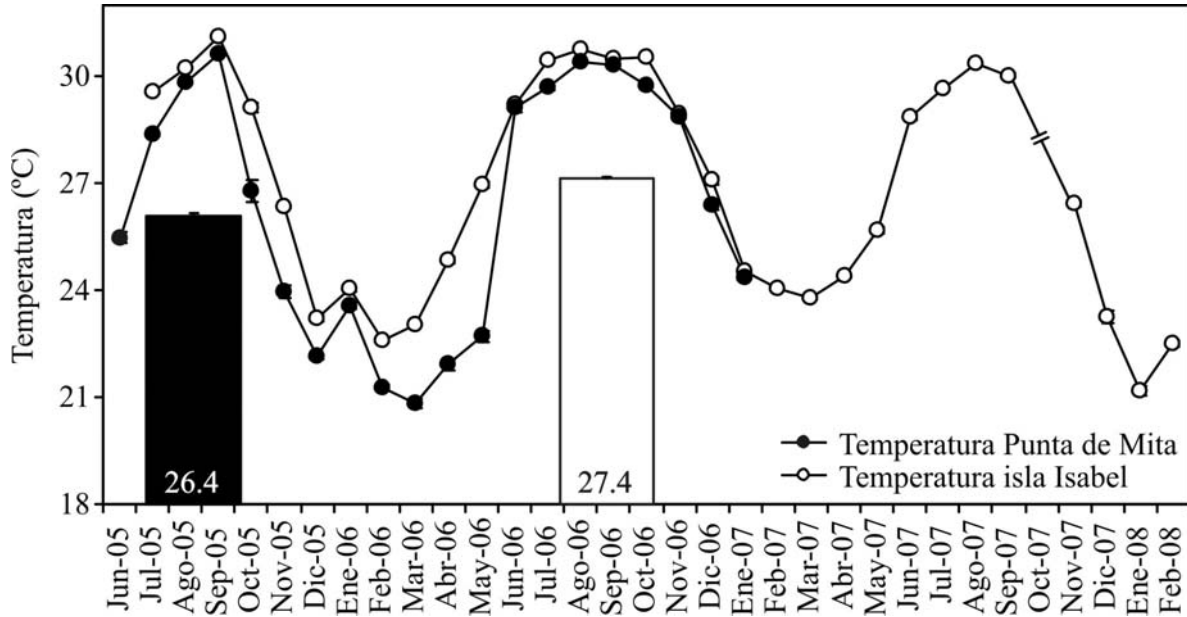


Figura 2.4. Variación de la temperatura mensual promedio del agua en Punta de Mita (círculos negros) y en la isla Isabel (círculos claros). Las columnas muestran el promedio de la temperatura registrada en ambas localidades durante el periodo de junio de 2005 a enero de 2007. Las líneas verticales muestran el error estándar.

Tabla II.3. Resumen de los resultados del ANOVA para el análisis del efecto de la localidad en los parámetros ambientales registrados en Punta de Mita y en la isla Isabel. F, Índice de Fisher; *p*, probabilidad; ns, no significativo ($p > 0.05$); s, significativo ($p < 0.05$).

Fuente de variación	F	<i>p</i>
SST	1.9846	>0.05 (ns)
Materia orgánica	0.7307	>0.05 (ns)
Clorofila a	33.829	<0.005 (s)
Sedimentación/resuspensión	20.65741	<0.005 (s)
Movimiento del agua	33.82900	<0.005 (s)
Transparencia horizontal	68.4758	<0.005 (s)

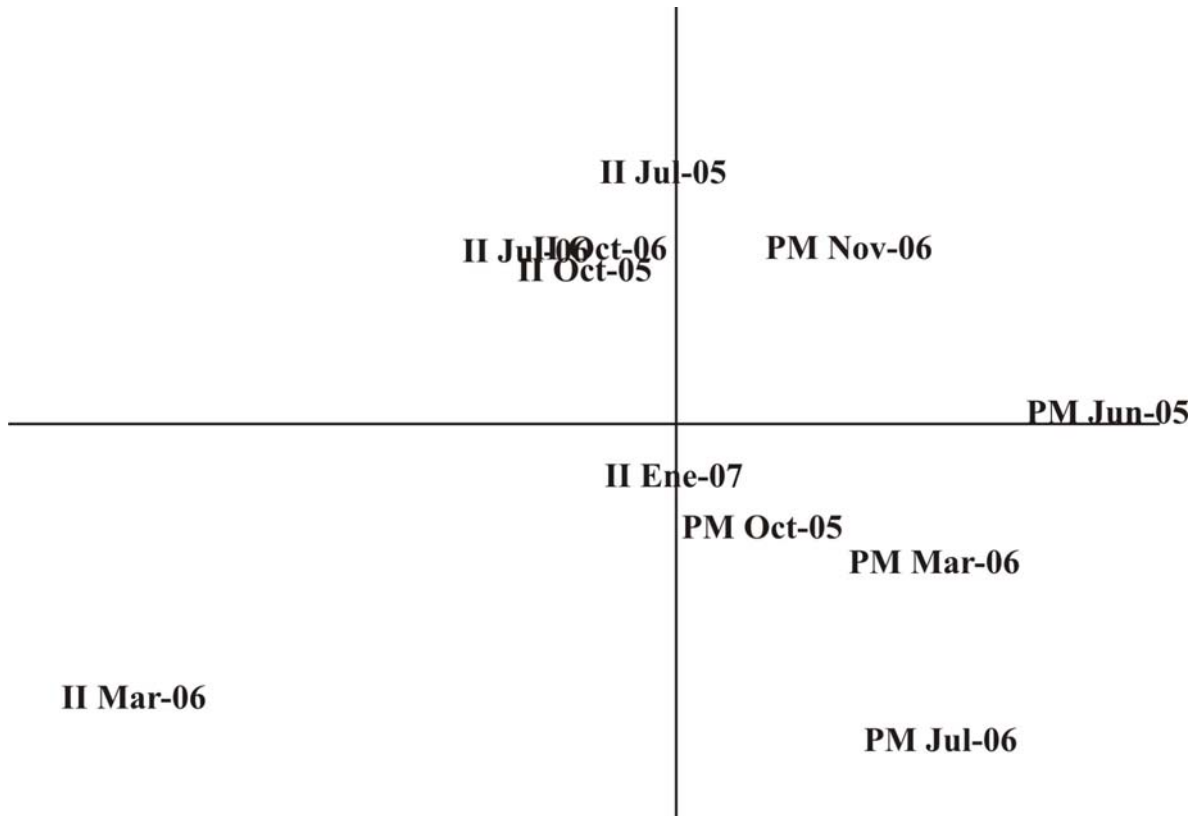


Figura 2.5. Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales. Los códigos comienzan con las iniciales de cada localidad: (PM) Punta de Mita y (II) isla Isabel, seguidas por el mes de muestreo: (Ene) enero, (Mar) marzo, (Jun) junio, (Jul) julio, (Oct) octubre y (Nov) noviembre. Al final se indica el año como (05) 2005, (06) 2006 y (07) 2007. La varianza absorbida por ambos componentes es de 80.9 %.

DISCUSIÓN

Descripción del ambiente de Punta de Mita y de la isla Isabel

El Análisis de Componentes Principales (**Fig. 2.4**) separó verticalmente los muestreos de Punta de Mita mucho más que los de la isla Isabel, indicando que el ambiente de la primera localidad fue temporalmente más heterogéneo. A continuación, se hace mención de las principales condiciones ambientales que prevalecieron en las localidades durante el presente estudio (**Fig. 2.3, 2.4**).

- En Punta de Mita, durante junio de 2005 y noviembre de 2006, la turbulencia del agua fue intensa (24 y $26 \text{ \%}\cdot\text{día}^{-1}$, respectivamente) y la transparencia horizontal fue baja (6.8 y 9.6 m). La concentración de clorofilas fue alta (0.9 y $0.6 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), y también prevalecieron condiciones altas de sedimentación/resuspensión (2.7 y $0.6 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$). Los sólidos suspendidos totales estuvieron presentes en concentraciones bajas (12 y $6.7 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) al igual que la materia orgánica particulada (1.4 y $2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Durante estos meses, la temperatura fue alta (25.5 y $28.9 \text{ }^\circ\text{C}$).
- Durante octubre de 2005 y los meses de marzo y julio de 2006, Punta de Mita siguió mostrando niveles altos de la turbulencia del agua (24 - $25 \text{ \%}\cdot\text{día}^{-1}$), y con baja transparencia horizontal (2.7 - 7 m). La concentración de clorofilas también fue alta (0.3 - $0.6 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), así como lo fueron las condiciones de sedimentación-resuspensión (0.5 - $6 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$). Los sólidos suspendidos totales, por el contrario, se registraron en concentraciones altas (10.7 - $13 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$), y lo mismo ocurrió con la materia orgánica particulada (2.9 - $3.7 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). En esos meses, la temperatura fue baja (20.1 - $29.7 \text{ }^\circ\text{C}$).
- En la isla Isabel, durante los meses de julio y octubre de 2005 y 2006, la turbulencia del agua fue de baja intensidad (19.7 - $23.1 \text{ \%}\cdot\text{día}^{-1}$), aunque la transparencia horizontal fue alta (14.7 - 17.6 m). La concentración de clorofilas fue baja (0.2 - $0.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), al igual que las condiciones de sedimentación-resuspensión (0.1 - $0.3 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$). Los sólidos suspendidos totales se registraron en concentraciones bajas (8.6 - $11 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) y lo mismo sucedió con la materia orgánica particulada (1.7 - $3.4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). La temperatura fue alta en

esos meses (29-30.5 °C).

- Durante los meses de Marzo de 2006 y Enero de 2007, la isla Isabel siguió mostrando niveles bajos en la turbulencia del agua (16.6 y 23 %·día⁻¹, respectivamente), y una transparencia horizontal alta (14 y 9 m). La concentración de clorofilas fue baja (0.1 y 0.2 mg·m⁻³), así como lo fueron las condiciones de sedimentación/resuspensión (0.4 y 1 kg·m⁻²·día⁻¹). Los sólidos suspendidos totales, por el contrario, se registraron en concentraciones más altas (23.5 y 13.5 mg·l⁻¹), y lo mismo sucedió con la materia orgánica particulada (5 y 2.6 mg·l⁻¹). La temperatura fue baja en esos meses (23-24.5 °C).

En general, la concentración promedio de sólidos totales fue similar entre localidades (10.7 mg·l⁻¹ en Punta de Mita y 12.5 mg·l⁻¹ en la isla Isabel) (**Tabla II.2**). Estas condiciones podrían no ser una amenaza seria para los corales de estas localidades, pues sobrepasan muy poco el límite establecido por **Rogers (1990)**, quien propuso que en los ambientes coralinos no afectados por actividades humanas las concentraciones de sólidos suspendidos no exceden los 10 mg·l⁻¹. Concentraciones mayores a esta, pueden atenuar la luz lo suficiente para perjudicar fisiológicamente a los corales (**Dodge et al. 1974, Dodge & Vaisnys 1977**). Si bien, algunos corales pueden adaptarse fisiológicamente a estas condiciones de baja iluminación (**Enríquez et al. 2005**), esta habilidad puede ser menguada por estrés causado por exposición a altas temperaturas (**Hoegh-Guldberg 1999**).

La concentración promedio de materia orgánica particulada tampoco mostró diferencias significativas entre ambas localidades (2.8 y 2.9 mg·l⁻¹, respectivamente) (**Tabla II.3**). Estas concentraciones pueden considerarse como moderadas para organismos como los corales, considerando que estos organismos son capaces de tolerar concentraciones de hasta 20 mg·l⁻¹ durante periodos extendidos, como ha sido registrado en arrecifes de la Gran Barrera Australiana (**Larcombe et al. 1995**). Aunque se suele considerar que las concentraciones altas de materia orgánica particulada son perjudiciales para los arrecifes coralinos, los organismos suspensívoros, pueden aprovecharlas como alimento (**Marshall 1965, Larcombe et al. 1995**). Un ejemplo son los corales, que en ambientes con hasta 30 mg·l⁻¹, pueden cubrir hasta el 50 % del carbono y 33 % del nitrógeno requeridos para su crecimiento (**Anthony 1999**).

La temperatura promedio registrada durante el periodo de junio de 2005 a enero de 2007 fue de 26.4 °C en Punta de Mita y de 27.4 °C en la isla Isabel (**Fig.2.4**). A pesar de que en la isla Isabel se rebasó un poco el límite tolerable por los corales, que es de 30 °C (**Hoegh-Guldberg 1999**), este registro (de 31 °C) solo fue alcanzado durante el mes de septiembre de 2005, año en el que transcurrió un evento El Niño de baja magnitud, el cual no pareció causar ningún daño a los corales de ambas localidades.

Las siguientes variables fueron significativamente diferentes entre Punta de Mita y la isla Isabel. La concentración de clorofilas y la turbulencia del agua, fueron más altas en Punta de Mita (0.6 mg·m⁻³ y 25 %·día⁻¹) respecto a la isla Isabel (0.3 mg·m⁻³ y 20 %·día⁻¹). No obstante, los niveles registrados para estos parámetros son similares a los que prevalecen en condiciones ambientales normales en arrecifes bien conservados (**Holmes et al. 2000, Bautista-Guerrero 2006**). En Indonesia, **Holmes et al. (2000)** registraron concentraciones de clorofila de 0.3 a 0.4 mg·m⁻³ en varios arrecifes bien conservados, y de 1.1 a 1.2 mg·m⁻³ en arrecifes afectados por eutrofización. El registro máximo hecho en Punta de Mita (0.9 mg·m⁻³) no indica por sí solo condiciones eutróficas permanentes, pues esta concentración solamente fue registrada en el primero de los cinco muestreos realizados en esa localidad. En este caso, es sabido que la compleja circulación oceánica de la zona, que en ciertas ocasiones propicia la aparición de surgencias, pudo ser promotora de un florecimiento de fitoplancton (**van Duyl et al. 2002**).

Los niveles de turbulencia, son comparables a los registrados por **Bautista-Guerrero (2006)**, quien registró desgastes de 25 a 33 %·día⁻¹ en La Entrega y San Agustín, dos arrecifes bien desarrollados del complejo arrecifal de Huatulco (Oaxaca). La turbulencia del agua es muy importante en la circulación de nutrientes y desechos a través de los arrecifes (**Goreau et al. 1971, Hubbard 1997**). También es un agente modelador de los arrecifes coralinos y tiene una gran influencia en la zonación de las especies, principalmente en las crestas y plataformas arrecifales (**Adey & Burke 1977**). En esta zona, el oleaje provoca la fragmentación de los corales, que aprovechan para dispersarse como un mecanismo de reproducción asexual (**Tunncliffe 1979, López-Victoria & Zea 2004**).

Punta de Mita y la isla Isabel, al igual que los arrecifes de La Entrega y San Agustín, poseen ambientes semiprotectidos que no sufren continuamente el embate de oleajes intensos, salvo durante episodios esporádicos en los que reciben marejadas causadas por

tormentas tropicales y huracanes (**Glynn et al. 1998**). En las dos localidades estudiadas, los niveles registrados de turbulencia no parecen ejercer efectos negativos constantes sobre las colonias vivas de coral, y aún cuando en la isla Isabel ocasionalmente se observaron fracciones importantes sustrato calcáreo desprendido de la matriz calcárea, estas aparecieron justo después de la llegada de marejadas provenientes de tormentas tropicales generadas más al sur.

Por el contrario, las siguientes variables parecen menos favorables para el desarrollo de los corales de Punta de Mita que para los de la isla Isabel (**Fig. 2.3**). La alta tasa promedio de sedimentación/resuspensión y la baja transparencia del agua registradas en Punta de Mita ($2.0 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ y 5.6 m, respectivamente) podrían indicar condiciones adversas para los corales, en comparación con los de la isla Isabel ($0.2 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ vs. 16 m). Tasas excesivamente altas de sedimentación/resuspensión y baja transparencia del agua, por ejemplo, constituyen dos de los indicadores más notorios de la degradación de los arrecifes en todo el mundo (**Rogers 1990, Ginsburg 1994, Hughes 1994, Wilkinson 2000, Holmes et al. 2000**), ya que la tasa de sedimentación tolerable por estos organismos no sobrepasa los $0.1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (**Rogers 1990**). En este caso, Punta de Mita ha sufrido una intensa modificación en su zona costera durante los últimos 5 años, debido al desarrollo urbano y turístico, que ha propiciado una intensa deforestación y probablemente ha provocado la incorporación de altas cargas de sedimentos a la zona litoral. El caso de la isla Isabel es diferente, ya que por su ubicación, se encuentra lejos de cualquier fuente de material sedimentario proveniente de la costa. En este sentido, la tasa promedio registrada en el presente estudio no refleja necesariamente una excesiva entrada de sedimentos que se acumulan sobre el fondo, ya que en las zonas someras una parte importante de la tasa de sedimentación proviene de la resuspensión del material depositado en el fondo (**Ogston et al. 2004**).

La transparencia registrada en la isla Isabel es comparable con los registros hechos en los arrecifes de La Entrega y San Agustín, donde se tienen registros de transparencia de hasta 25 m (**Bautista-Guerrero 2006**). La claridad del agua registrada en esta última localidad podría considerarse buena, considerando que es similar a la registrada en otros arrecifes bien conservados, como los del Mar de Java, en Indonesia (**Holmes et al. 2000**), en los que se registraron hasta 20 m de transparencia. En este sentido, las condiciones de

sedimentación/resuspensión y turbulencia del agua podrían ser las responsables de la transparencia del agua en ambas localidades. Dado que una parte importante de los requerimientos energéticos de los corales es cubierta mediante fotosíntesis (**Muscatine 1990**), los corales de Punta de Mita, que actualmente sobreviven en condiciones de transparencia del agua tan bajas como de 2 m, podrían estar tolerando condiciones subóptimas e incluso su supervivencia podría estar amenazada.

Esta aseveración se basa en los resultados de este estudio, los cuales muestran que las condiciones ambientales no son adecuadas para el desarrollo de la comunidad coralina de Punta de Mita, y sugieren que más que una recuperación del extinto arrecife que subsistía antes del evento El Niño de 1997-98, se puede esperar un progresivo debilitamiento de los corales de esta localidad, que los volverá más susceptibles a los efectos del cambio climático que se espera en los próximos años, como el aumento en la frecuencia e intensidad de los huracanes, de los eventos El Niño y de la acidificación de los océanos.

Capítulo 3

LISTADO DE ESPECIES Y DIAGNOSIS DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS DE PUNTA DE MITA E ISLA ISABEL

RESUMEN

Durante el periodo de enero de 2005 a marzo de 2008, en las localidades de Punta de Mita e isla Isabel fueron recolectados fragmentos de colonias vivas (CVA), de la matriz arrecifal muerta (MAM) y de corales muertos (FCM). Las muestras invadidas por esponjas perforadoras fueron analizadas en el laboratorio, y se registraron características morfológicas de las esponjas como su color exterior, la forma y el tamaño de sus papilas, así como la consistencia y el color del tejido coanosómico. En un intento por encontrar una característica nueva para la identificación de las especies, se analizaron sus patrones de excavación. Para esto, se fotografiaron cortes transversales en los fragmentos y se registraron características como tamaño y forma de las cámaras excavadas por las esponjas así como su distribución en los cortes y su profundidad. También se tomaron microfotografías para estudiar la forma y el tamaño de las huellas microscópicas excavadas en las paredes de las cámaras. Se analizaron también las características especulares y su tamaño y forma fueron comparados con las descripciones de la literatura disponible. Finalmente, se registró su distribución y profundidad a la que fueron colectados los ejemplares. Como resultado de este estudio se registraron 14 especies pertenecientes a los géneros *Aka*, *Cliona*, *Pione*, *Thoosa* y *Sphaciospongia*. El estudio de los patrones de excavación demostró que la forma y distribución de las cámaras varió notablemente entre las especies, sin embargo ni esta característica ni las huellas microscópicas mostraron ser características útiles para diferenciar entre las especies, aunque las últimas si mostraron diferencias entre diferentes géneros. De manera general, las especies no mostraron una preferencia por ninguno de los tres sustratos, aunque fueron más abundantes en la matriz arrecifal muerta y en los fragmentos de coral muerto.

INTRODUCCIÓN

Las esponjas perforadoras se distinguen de otros grupos de esponjas por su capacidad para perforar, y en algunos casos, desintegrar sustratos calcáreos, y están incluidas especies de los géneros *Aka*, *Cliona*, *Pione*, *Sphaciospongia* y *Thoosa* (**Buznego & Alcolado 1987** **Carballo et al. 2004**). Las primeras referencias de esponjas perforadoras en la costa del Pacífico mexicano fueron hechas por **Hancock (1867)**, quien describe dos especies del género *Pione*. Hasta 1988, solamente cinco especies habían sido registradas en este litoral (**Carballo et al. 2004**). Posterior a este estudio, fueron reconocidas quince especies, de las cuales, cuatro fueron reportadas como perforadoras de sustratos coralinos. El estudio de las esponjas en este tipo de ecosistemas dio como resultado el reconocimiento de ocho especies de esponjas perforadoras de sustratos coralinos (**Bautista-Guerrero 2006**), incluidas dos especies nuevas para la ciencia, *Cliona pocillopora* (**Bautista-Guerrero et al. 2006**) y *Aka cryptica* (**Carballo et al. 2007**). Este es un avance importante, considerando que en otras regiones se tiene conocimiento de un número mayor de esponjas perforadoras de sustratos coralinos. Por ejemplo, en el Indopacífico, **Venkataraman & Wafar (2005)** mencionan la existencia de 18 y 20 especies en los arrecifes de Lakshadweep y del Golfo de Mannar, respectivamente, mientras que en el Caribe, **Holmes (2000)** hace referencia a por lo menos 13 especies perforadoras de corales en Spring Garden, de las islas Barbados.

En los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano, **Bautista Guerrero (2006)** realizó por primera vez una diagnósis de las especies de esponjas perforadoras encontradas en colonias vivas ancladas, en colonias vivas sueltas y en fragmentos de corales muertos, de dos arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, en Oaxaca, lo cual proporcionó una valiosa información sobre las especies que participan en el proceso de bioerosión de los arrecifes coralinos de esta región. No obstante, el estilo de vida críptico de la mayoría de las especies las convierte en un grupo de organismos difícil de ubicar e identificar *in situ* por lo cual aún son poco conocidos muchos aspectos de su diversidad y ecología.

Por esta razón, el presente estudio tiene como objetivo continuar el registro de especies de esponjas perforadoras de sustratos coralinos en el Pacífico mexicano, analizando exhaustivamente los sustratos formados por los corales de Punta de Mita e isla Isabel, dos localidades con comunidades coralinas importantes en las que aún no se han realizado este

tipo de estudios. Además de la descripción convencional basada en la morfología de las esponjas, los patrones de excavación y su morfología espicular, este estudio detalla la abundancia de cada especie en los tres tipos de sustratos coralinos formados por los corales pocilopóridos de ambas localidades: colonias vivas ancladas, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto.

METODOLOGÍA

Estrategia de muestreo

Adaptando la metodología usada por **Carballo *et al.* (2004)**, se registró la presencia de esponjas perforadoras en tres tipos de sustratos coralinos de las comunidades coralinas de la isla Isabel y Punta de Mita: coral vivo anclado (CVA), matriz arrecifal muerta (MAM), y fragmentos de coral muerto (FCM).

Mediante buceo autónomo se recolectaron fragmentos de un volumen aproximado de 90 cm² de cada categoría, los cuales se guardaron en bolsas durante su transporte al laboratorio.

La revisión de las muestras se realizó con una lupa estereoscópica y fragmentando el sustrato para buscar tejido endolítico. Para confirmar la identidad de cada esponja se tomó una muestra de su tejido y se observaron sus espículas bajo la lente de un microscopio óptico.

Diagnósis de las especies

Con el objeto de hacer una descripción representativa de cada especie, se analizó el mayor número posible de muestras de cada una. Se describió el color, la forma y el diámetro de las papilas. Cuando fue posible, también se mencionó el número de estas estructuras por unidad de área (papilas·cm⁻²). También se describió la consistencia y el color del tejido coanosómico, y cuando fue el caso, las medidas de los diafragmas.

Otra característica importante fue el patrón de excavación de las especies, el cual se analizó a partir de cortes transversales y longitudinales hechos en las muestras recolectadas. Inicialmente, se describió considerando la forma y el diámetro máximo de las cámaras

excavadas por la esponja, así como la profundidad máxima y la disposición de las mismas. También se mencionó la altura y la longitud de las galerías que comunican las cámaras contiguas. A partir del análisis de microfotografías obtenidas de un microscopio electrónico de barrido, se describió la forma, la disposición y el diámetro máximo de las huellas dejadas por la esponja en las paredes de las cámaras durante su actividad excavadora. Finalmente, usando una cámara digital se fotografiaron las cámaras y las galerías excavadas por las esponjas. Las imágenes se analizaron con el software **Coral Count Point with Excel extensions (CPCe V3.4 National Coral Reef Institute)**, y con ellas se determinó el porcentaje máximo que fueron capaces de ocupar las esponjas en la superficie de los cortes (**Macdonald & Perry 2003**).

Las características espiculares también fueron consideradas. Según la especie, se describió la morfología de los tilostilos, considerando su longitud y el grosor del tallo y del tilo. En el caso de las oxas, se consideró su longitud y su grosor máximo, y en el caso de los ráfides y de las microscleras (espirásteres, microrhabdes y anfiásteres), se consideró solamente la longitud.

Finalmente, se señalaron aspectos referentes a su distribución y ecología, realizando en cada especie una reseña breve sobre registros previos en otras regiones, a nivel mundial, y en las costas del Pacífico mexicano, así como la profundidad de recolección y su abundancia (%) en las colonias vivas ancladas, en la matriz arrecifal muerta y en los fragmentos de coral muerto.

RESULTADOS

Clasificación taxonómica

Se han contabilizado un total de 14 especies, las cuales se listan a continuación.

Phylum PORIFERA Grant, 1836

Clase DEMOSPONGIAE Bowerbank, 1866

Orden Hadromerida Topsent, 1894

Familia Clionidae D'Orbigny, 1851

Género *Cliona* Grant, 1826

Cliona amplicavata Rützler, 1974

Cliona californiana (De Laubenfels, 1932)

Cliona euryphylla (Topsent, 1887)

Cliona flavifodina Rützler, 1974

Cliona mucronata Sollas, 1878

Cliona pocillopora Bautista-Guerrero *et al.* 2006

Cliona sp.

Cliona vermifera Hancock, 1867

Género *Pione* Gray, 1867

Pione carpenteri (Hancock, 1867)

Pione mazatlanensis (Hancock, 1867)

Género *Sphaciospongia* Marshall, 1892

Sphaciospongia incrustans Carballo *et al.*, 2004

Género *Thoosa* Hancock, 1849

Thoosa calpulli Carballo *et al.*, 2004

Thoosa mismalolli Carballo *et al.*, 2004

Orden Haplosclerida Topsent, 1928

Familia Phloeodictyidae Carter, 1882

Género *Aka* De Laubenfels 1936

Aka cryptica Carballo *et al.*, 2007

FAMILIA CLIONAIDAE D'ORBIGNY, 1851

GÉNERO CLIONA GRANT, 1826

CLIONA AMPLICAVATA RÜTZLER, 1974

Descripción: Las papilas son de forma circular, con un diámetro de 0.5-0.7 mm. En vida, estas estructuras son de color amarillo brillante y son visibles a simple vista, siendo muy abundantes en algunas partes de la superficie (1-8 por cm²) (**Fig. 3.2A**). Dentro del coral, el tejido coanosómico de la esponja es de color amarillo brillante, es muy delgado, y se adhiere a las galerías como una capa mucosa. Solamente en excavaciones de diámetro pequeño (< 5mm) alcanza a llenar completamente el espacio excavado (**Fig. 3.2B**).

Patrones de excavación: Generalmente, la esponja excava cámaras alargadas de 0.6 a 2 mm (1.6 en promedio) muy cerca de la superficie del sustrato, aunque también en algunos casos se pueden encontrar cámaras distribuidas uniformemente en el interior de los corales (**Fig. 3.2A, B**). Durante su actividad excavadora, esta esponja esculpe huellas de forma circular a elíptica, las cuales tienen una superficie lisa y se traslapan sobre la superficie excavada (**Fig. 3.2C**). Su diámetro es de 49.5-(77.8)-116.8 µm (**Fig. 3.2D**). En cortes transversales de las ramas de estos corales, se observa que la esponja aprovecha los espacios naturales del esqueleto de la colonia, interconectándolos mediante pequeños orificios entre estos, los cuales pueden estar cerrados por diafragmas. El análisis de cortes transversales practicados en muestras invadidas por esta esponja ha mostrado que esta especie puede llegar a ocupar hasta un 21 % de la superficie.

Espículas: Esta especie posee tilostilos y ráfides (**Fig. 3.2E**). Los tilostilos son ligeramente más gruesos en la parte media de su longitud, y ligeramente curvados en la parte superior del tallo de la espícula. Su longitud es de 150-(228.5)-307.5 µm y su grosor es de 2.5-(5.5)-10 µm. El tilo es semiesférico, mucronado, y mide 5-(7.8)-12.5 µm de diámetro (**Fig. 3.2F**). Los ráfides son delgados y generalmente son rectos, aunque algunos muestran una ligera curvatura en su parte central. Estos miden 72.5-(121)-172.5 µm de longitud.

Distribución y ecología: Esta esponja ha sido registrada previamente en el Caribe (Rützler 1974), en el Mar Mediterráneo (Rosell & Uriz 2002) y en el Pacífico este (Carballo *et al.* 2004). En el Pacífico mexicano, *Cliona amplicavata* ha sido previamente encontrada en Sonora, Sinaloa y Nayarit, perforando conchas de moluscos (Carballo *et al.* 2004). Durante el presente estudio, ha sido encontrada en Punta de Mita e isla Isabel, a profundidades de 2 a 4 m. En estas localidades, la esponja es poco abundante, aunque ha sido observada perforando colonias vivas ancladas (0.3 y 0.4 %, respectivamente), la matriz arrecifal muerta (2.9 y 3.0 %), y fragmentos coralinos, donde se ha encontrado con más frecuencia (5.3 y 5.8 %) (Fig. 3.1).

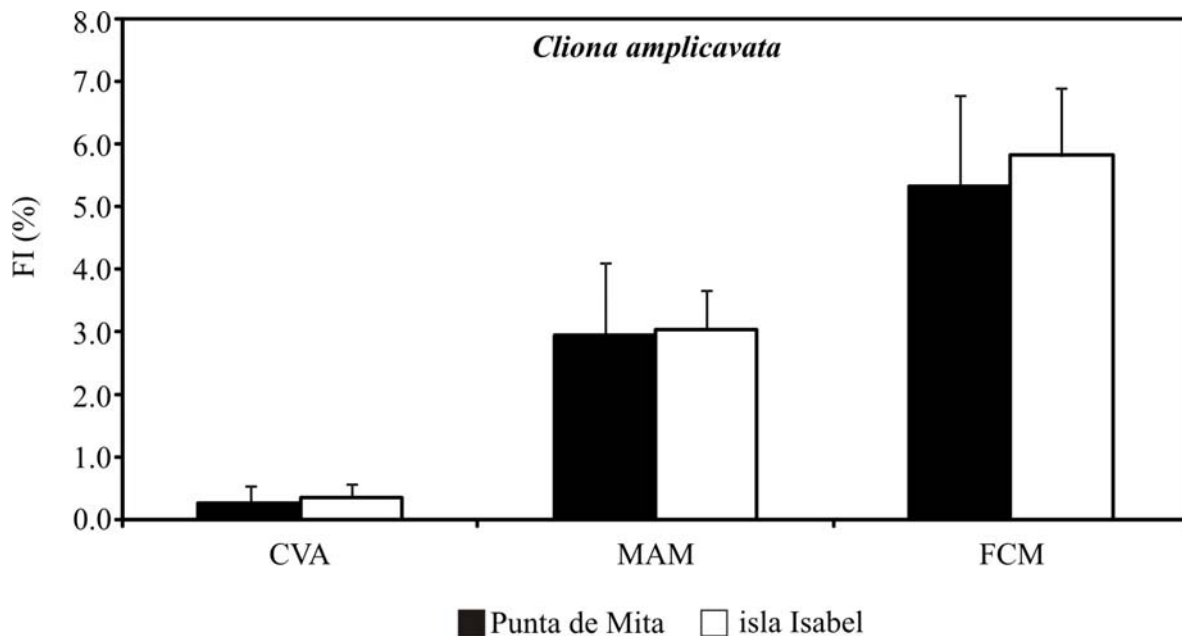


Figura 3.1. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Cliona amplicavata* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

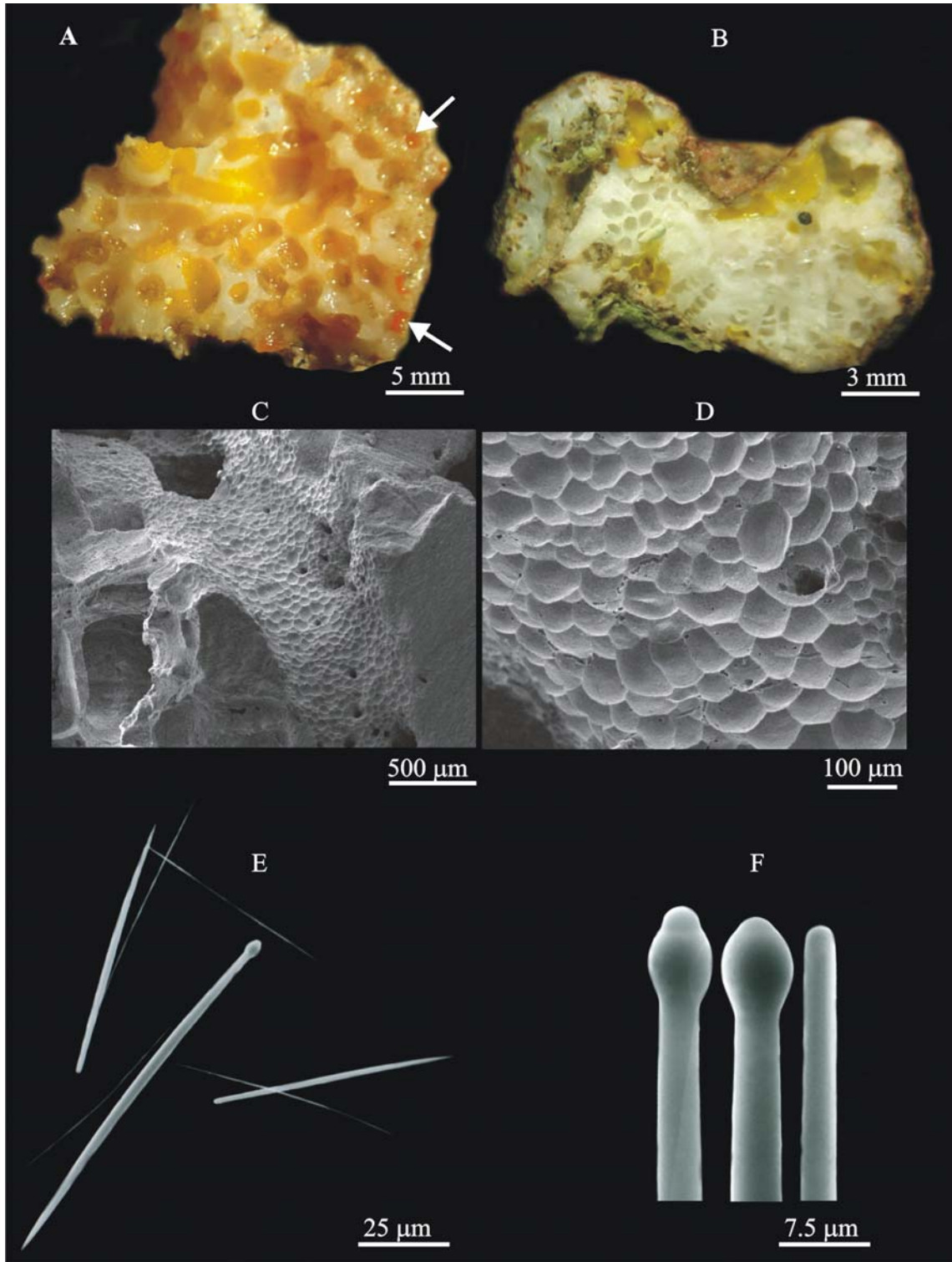


Figura 3.2. *Cliona amplicavata* de Laubenfels, 1932. A y B) Cortes transversales del coral *Pocillopora* sp. en los que se muestra el patrón de excavación. Las papilas se indican con una flecha. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja en el coral. E) Espículas típicas de la esponja. F) Detalle de la morfología de los tilostilos.

CLIONA CALIFORNIANA (DE LAUBENFELS, 1932)

Descripción: Las papilas son circulares, con un diámetro de 0.7-(1.6)-2.5 mm y son escasas sobre la superficie del sustrato. Cuando la esponja esta viva, las papilas son de color amarillo brillante, mientras que al ser conservada en formol, se tornan a un color blanquecino. Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color amarillo claro, es muy viscoso y se adhiere a las cámaras y galerías como una capa mucosa. La mayoría de las veces alcanza a llenar completamente los espacios excavados (**Fig. 3.4A**).

Patrones de excavación: La esponja excava cámaras esféricas y elípticas, de 1-(2.5)-4 mm de diámetro. Estas se ubican a 0.5-(0.7)-1.7 mm de la superficie del sustrato y en algunas ocasiones, las cámaras se unen a otras adyacentes, formando cavidades alargadas. Las cámaras se comunican al exterior del coral mediante galerías de 0.3-(0.5)-0.7 mm de diámetro, construidas en el punto donde la cámara se encuentra a menor distancia de la superficie del sustrato. En general, esta esponja parece aprovechar los espacios naturales del coral: tras llenar completamente el espacio con tejido coanosómico, procede a horadar sus paredes, esculpiendo una cámara semicircular (**Fig. 3.4A**). En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas elípticas de superficie lisa, que se traslapan entre si (**Fig. 3.4C**). Estas miden de 43.9-(70.2)-56 μm de diámetro (**Fig. 3.4D**). En cortes transversales, esta esponja puede llegar a ocupar hasta el 33 % de la superficie. Durante el proceso de bioerosión, la esponja expele el sustrato en forma de partículas lenticulares de 50-(67.5)-100 μm de diámetro (**Fig. 3.4F**).

Espículas: Esta especie posee tilostilos y las microscleras están completamente ausentes. Los tilostilos son ligeramente curvados, con un ensanchamiento en la parte media de la longitud del tallo. Su longitud es de 145-(221.4)-287 μm y su grosor es de 2.5-(5.7)-7.5 μm . El tilo es semiesférico y frecuentemente presenta una prolongación apical. Este mide 5-(7.5)-10 μm de diámetro (**Fig. 3.4E**).

Distribución y ecología: Esta esponja ha sido registrada en el Pacífico este, desde la costa de California, hasta el golfo de Tehuantepec, incluido el Mar de Cortés (**Carballo et al. 2004** y referencias en el texto). En las localidades de estudio, esta especie ha sido

encontrada a profundidades de 2 a 4 m. En Punta de Mita, solamente fue encontrada perforando la matriz arrecifal muerta, y los fragmentos de coral muerto (en ambos 0.8 %), mientras que en la isla Isabel se le encontró perforando en las colonias vivas ancladas (1.0), en la matriz arrecifal muerta (0.8) y en los fragmentos de coral muerto (1.0 %) (**Fig. 3.3**).

Comentarios: Esta es una especie que, aunque es poco abundante en los sustratos coralinos de Punta de Mita e isla Isabel, suele ser frecuente en otros sustratos calcáreos como conchas envejecidas de bivalvos y gasterópodos (como indica el alto grado de incrustación de algas calcáreas sobre la superficie de las muestras examinadas).

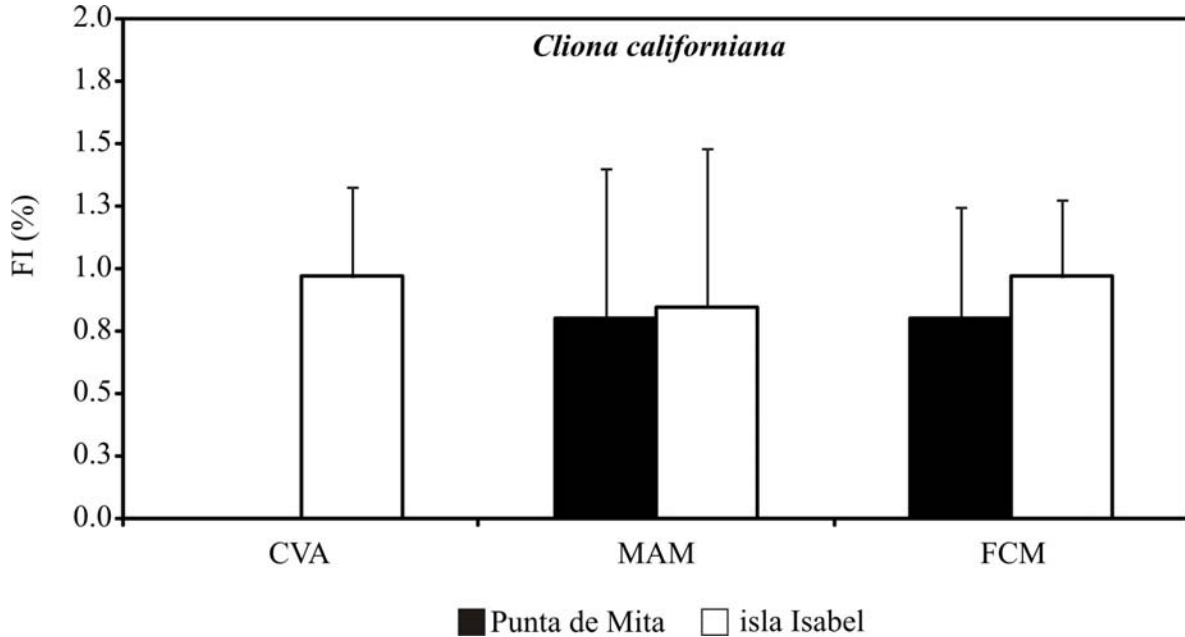


Figura 3.3. Frecuencia de invasión promedio (%) de *C. californiana* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

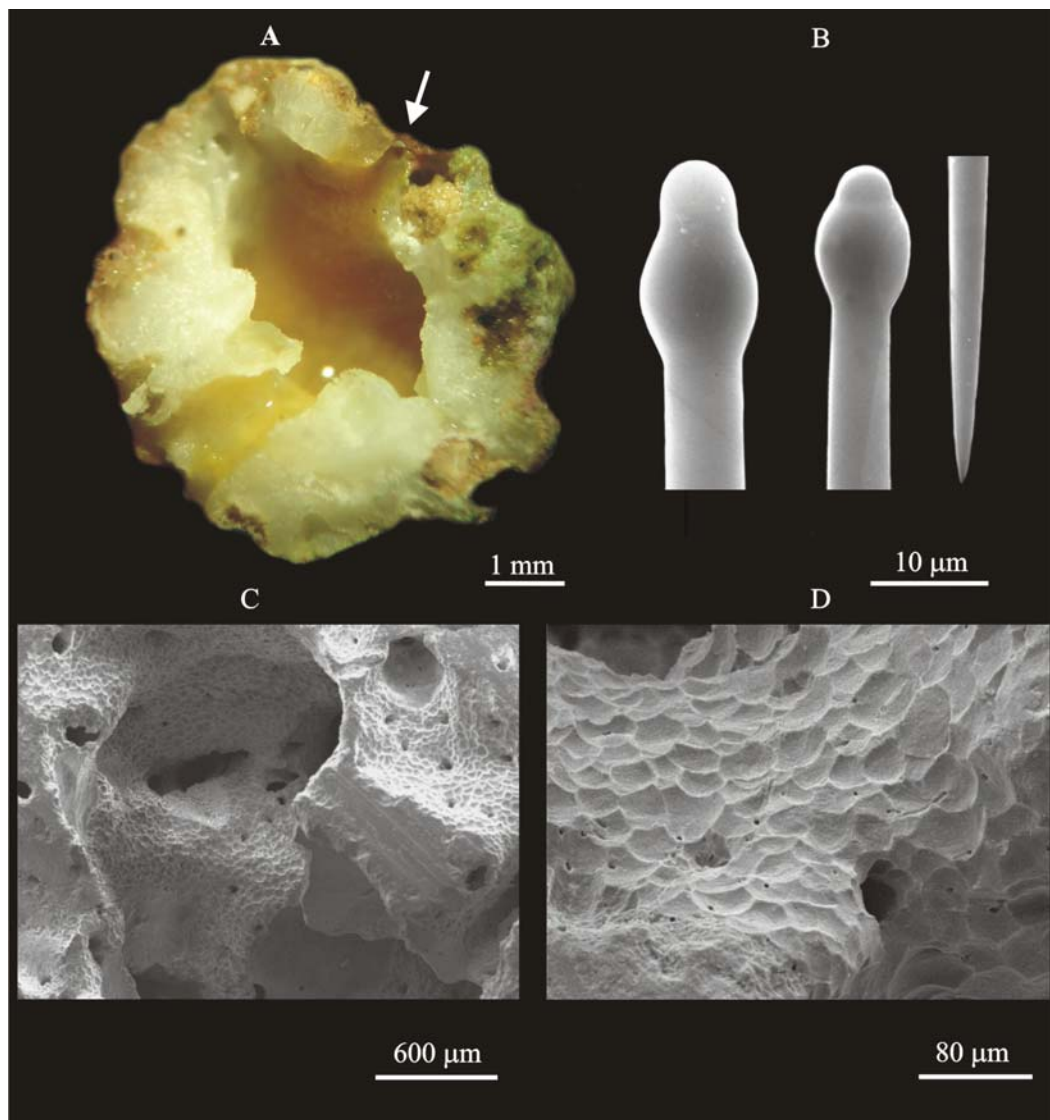


Figura 3.4. *Cliona californiana* De Laubenfels, 1932. A) Corte transversal del coral *Pocillopora* sp. en el que se observa el patrón de excavación. Las papilas se indican con una flecha. B) Detalle de la morfología de los tilostilos. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja.

CLIONA EURYPHYLLA (TOPSENT, 1887)

Descripción: Las papilas son visibles a simple vista y sus bordes sobresalen hasta 2 mm sobre el sustrato (**Fig. 3.6A**). Aún cuando en ocasiones las papilas se extienden lateralmente hasta 2 mm sobre el sustrato, la fusión de las mismas no fue observada. Son de color amarillo pálido, de forma circular a ligeramente elíptica, con un diámetro de 0.5-(1.3)-2.2 mm. Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color amarillo brillante, es de consistencia carnosa y suele llenar completamente los espacios excavados (**Fig. 3.6B**).

Patrones de excavación: Durante el presente estudio, solamente fue encontrado un ejemplar de esta especie. Sus cámaras eran de forma circular a elíptica, de 2-(3.5)-4 mm de diámetro (**Fig. 3.6B**), distribuidas paralelamente a la superficie del coral, a una profundidad de 2-(2.7)-3 mm. Al estar aisladas entre sí, entre las cámaras no se observaron ductos, sin embargo, estas estructuras si se observaron comunicando las cámaras con el exterior. La superficie de las paredes de las cámaras está esculpida con huellas circulares a elípticas, cuya superficie es lisa y se traslapan entre sí (**Fig. 3.6C**). Su diámetro es de 52.3-(60.3)-74.5 μm (**Fig. 3.6D**). En la superficie de la muestra donde podían observarse las excavaciones, la esponja ocupó el 6 %.

Espículas: Esta esponja posee tilostilos y espirásteres. Los tilostilos son ligeramente curvados la parte superior del tallo de la espícula. Su longitud es de 147.5-(222)-287.5 μm y su grosor es de 2.5-(4.9)-7.5 μm . El tilo es esférico, y mide 5-(8.2)-10 μm de diámetro (**Fig. 3.6E**). Los espirásteres son cortos y muy robustos, con espinas cónicas que son fuertes y abundantes. Su longitud es de 10-(12.4)-13.8 μm y suelen mostrar de 1 a 3 ondulaciones (**Fig. 3.6E**).

Distribución y ecología: Esta esponja ha sido registrada previamente en el golfo de México, Nueva Zelanda y Pacífico central (**Carballo et al. 2004** y referencias en el texto). También tiene una distribución amplia en el Pacífico mexicano, que va desde Sonora hasta Jalisco, incluyendo la isla Isabel. Durante nuestro estudio, sólo se encontró una vez en la isla Isabel (0.1 %), en un fragmento de coral muerto (**Fig. 3.5**).

Comentarios: Aún cuando solamente se contó con un ejemplar, las características

morfológicas y espiculares coincidieron con las descritas por **Carballo *et al.* (2004)**. La presencia de esta esponja en la isla Isabel se confirma con el registro previo hecho por estos autores. Durante nuestro estudio, la esponja fue colectada a 2 m de profundidad, invadiendo otros sustratos calcáreos, como conchas de moluscos y rocas calcáreas.

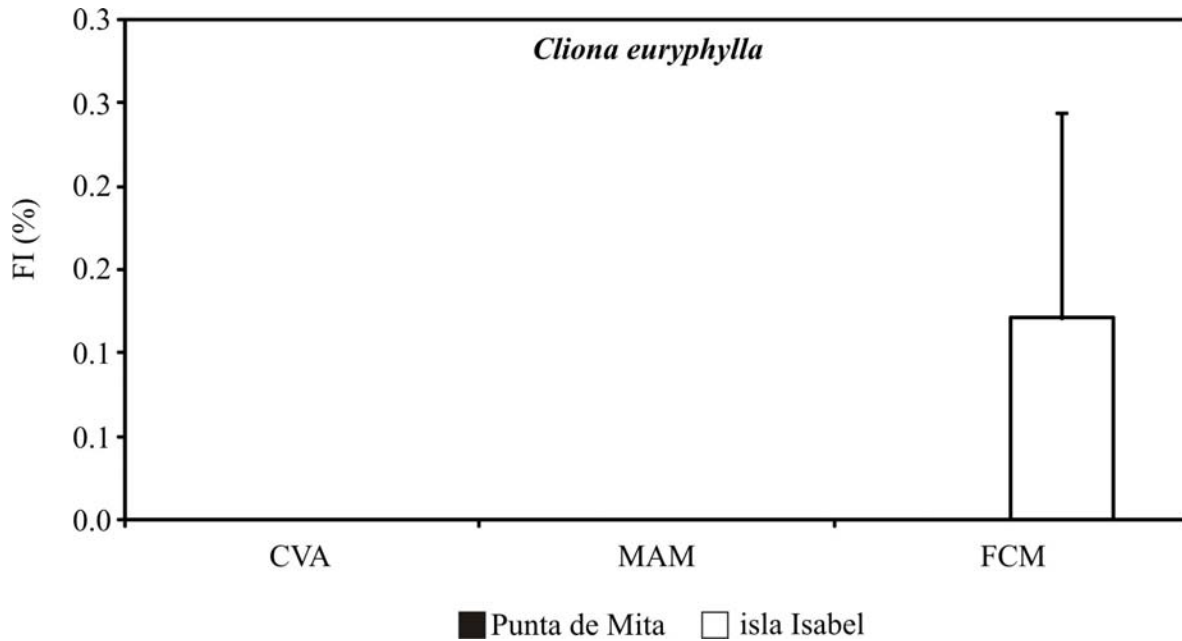


Figura 3.5. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Cliona euryphylla* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

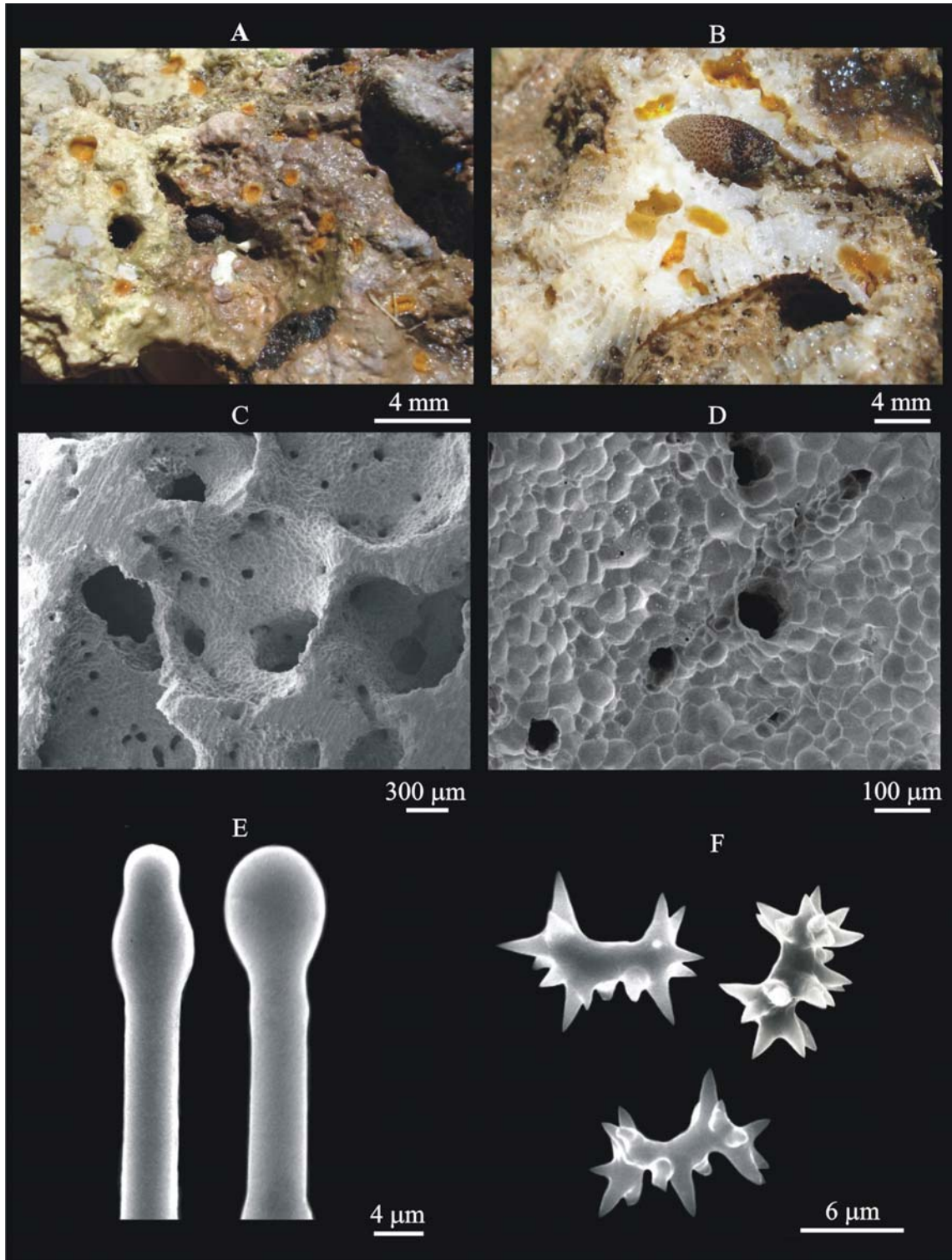


Figura 3.6. *Cliona euryphylla* (Topsent, 1887). A) Detalle de las papilas. B) Corte transversal de un fragmento de coral muerto en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E y F) Microfotografía mostrando la morfología típica de los tylasteres y de los espirásteres.

CLIONA FLAVIFODINA RÜTZLER, 1974

Descripción: Las papilas son circulares, con un diámetro de 0.5-(0.8)-2 mm y son visibles a simple vista, aunque no son abundantes en la superficie de los corales (**Fig. 3.8A**). Cuando la esponja está viva, son de color amarillo, y aún cuando ha sido descrita la fusión de papilas, en los ejemplares de la isla Isabel este patrón no fue observado. Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color amarillo brillante, es de consistencia carnosa y suele llenar completamente los espacios excavados (**Fig. 3.8B**).

Patrones de excavación: Esta esponja excava cámaras de forma irregular a elíptica, de 0.7-(2.2)-4 mm de diámetro. Estas suelen distribuirse paralelamente a la superficie del sustrato, a una distancia de 1-(1.5)-2.2 mm, aunque pueden ocupar la parte central de ramas muertas de coral de menos de 2 cm de diámetro. Frecuentemente, puede observarse la fusión de cámaras, resultando en cavidades alargadas de más de 2 mm (**Fig. 3.8B**). En la superficie de los cortes transversales, esta esponja llegó a ocupar hasta el 16.7 %. La comunicación entre cámaras adyacentes, y de las cámaras con el exterior, se mantiene a través de galerías de 0.5-(0.7)-1.2 mm de diámetro y de 1-(1.2)-2.1 mm de longitud. Las partículas expelidas por esta especie son de forma hemiesférica, y miden de 30-(37)-42.5 μm de diámetro por 15-(18.3)-22.5 μm de altura.

Espículas: Esta especie posee tilostilos y espirásteres. Los tilostilos son ligeramente curvados y están ensanchados en la parte media del tallo. Su longitud es de 195-(284)-350 μm , y su grosor es de 5-(6.6)-10 μm . El tilo es esférico y en ocasiones globular. Este mide 5-(10)-12.5 μm de diámetro (**Fig. 3.8C**). Los espirásteres muestran hasta 4 ondulaciones, miden de 9-(27.7)-40 μm de longitud. Aunque en ocasiones se pueden observar algunos espirásteres casi rectos, con espinas pequeñas y afiladas, con bifurcaciones en los extremos (**Fig. 3.8D**). En las papilas, los tilostilos forman una empalizada, con las puntas vueltas hacia el exterior y los tilos convergiendo hacia el interior.

Distribución y ecología: Esta especie ha sido registrada previamente en el Océano Atlántico, en Bermuda (**Rützler 1974**) y en el Pacífico mexicano, en Mazatlán, Sinaloa (**Carballo et al. 2004**). Aunque esta especie estuvo ausente en Punta de Mita, el presente

estudio la registra por primera vez en la isla Isabel, y amplía su rango de distribución hasta el estado de Nayarit, donde ha sido encontrada entre los 2 y 3 m de profundidad. En esta localidad, fue registrada en las colonias vivas ancladas (0.7 %), en la matriz arrecifal muerta (6.3 %) y en los fragmentos de coral muerto (2.9 %) (**Fig. 3.7**).

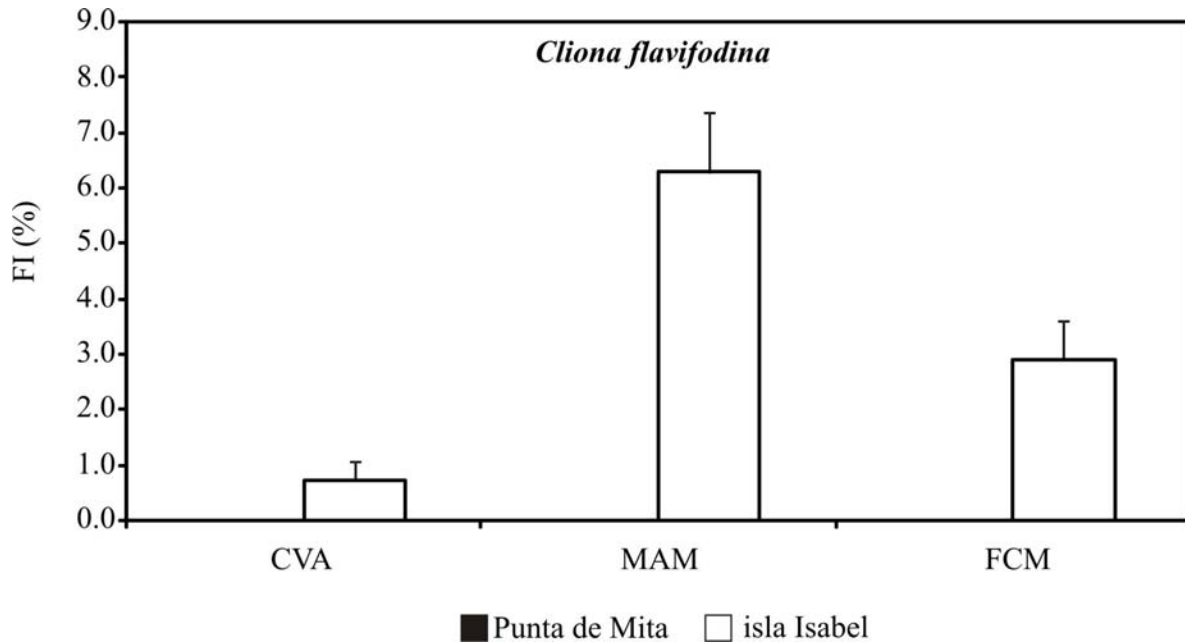


Figura 3.7. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Cliona flavifodina* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

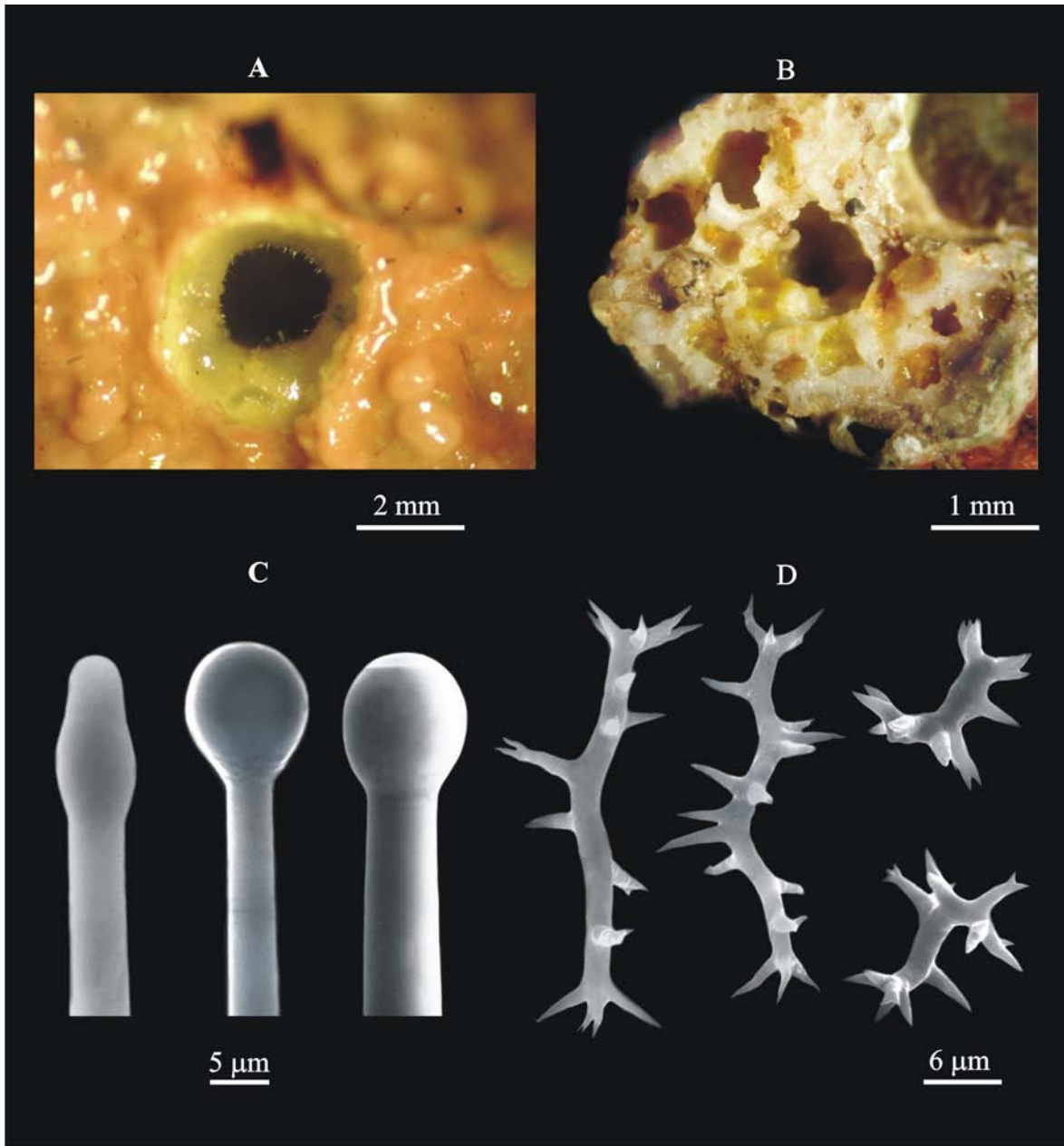


Figura 3.8. *Cliona flavifodina* Rützler, 1974. A) Detalle de una papila. B) Corte transversal del coral *Pocillopora* sp. en el que se observa el patrón de excavación. C) Detalle de la morfología de los tilostilos. D) Microfotografía mostrando la morfología típica de los espirásteres.

CLIONA MUCRONATA SOLLAS, 1878.

Descripción: Esta especie tiene papilas de forma oval con un diámetro de 0.2-(0.4)-0.5 mm de diámetro, que están irregularmente dispersas sobre la superficie del sustrato, alcanzando una densidad máxima de 6 papilas·cm². Las papilas no sobresalen del sustrato y presentan una consistencia firme después de la fijación en formaldehído (**Fig. 3.10A**). La fusión de las papilas no ha sido observada. En los extremos de las galerías que conectan a las cámaras de excavación hay diafragmas de color rojo oscuro, de forma ovalada, los cuales tienen un diámetro de 0.1-(0.2)-0.3 mm. En vida, las papilas y el tejido coanosómico son de color rojo (**Fig. 3.10B**). Después de la fijación en formaldehído al 4% o en alcohol, la esponja se torna de color rojo o marrón oscuro.

Patrones de excavación: La esponja excava una red de galerías de forma reticulada, con cámaras ovoides o irregularmente esféricas, cuyo diámetro es de 0.67-(0.8)-1.14 mm. Las cámaras están distribuidas densamente en el coral y están separadas por paredes remanentes de sustrato de 0.1-(0.2)-0.25 mm de grosor. Las cámaras localizadas cerca de la periferia del sustrato presentan deformaciones notables, y pueden fusionarse. Las ubicadas en la parte central del sustrato tienen una forma más regular y están separadas por las paredes naturales del sustrato, ya que la esponja también ocupa completamente los poros naturales del coral. Los conductos que interconectan a cada una de las cámaras son cilíndricos y miden 3.6-(4.2)-5.4 mm de longitud por 0.8-(1.3)-1.7 mm de diámetro. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas de forma elíptica que se traslapan entre sí, cuya superficie es lisa (**Fig. 3.10C**). Su diámetro es de 47-(64.4)-74.9 μm (**Fig. 3.10D**). Esta especie tiene una capacidad de invasión alta, pues en cortes transversales, las cámaras pueden llegar a ocupar hasta un 13 % de la superficie de dicha sección.

Espículas: Esta especie presenta dos categorías de tilostilos (**Fig. 3.10E**): I) Tilostilos que en su mayoría son rectos y solo algunos son ligeramente curvos. Presentan una cabeza oval o esférica generalmente bien desarrollada, algunas veces con una protuberancia apical. A partir de la parte media de la espícula, se observa un adelgazamiento hacia los extremos. Los tilostilos de esta categoría miden 125-(166.9)-205 de largo y tienen un grosor de 2.5-

(3.5)-7.5 μm , con un tilo de 5-(7.0)-10 μm de ancho. II) Tilostilos ensiformes, robustos y cortos. En su mayoría son rectos con las puntas telescópicas, algunas veces el tallo es ligeramente curvo con una cabeza globular, esférica u ovoide bien diferenciada. Frecuentemente, la cabeza tiene una protuberancia apical. Los tilostilos de esta categoría tienen una longitud de 70-(84)-107.5 y un grosor de 5-(7.4)-10 μm , con una cabeza de 7.5-(10.9)-12.5 μm de ancho. Algunos especímenes pueden presentar tilostilos ensiformes con el tilo subterminal frecuentemente colocado en la región media del tallo o algunas veces en el tercio inferior (**Fig. 3.10F**).

Distribución y Ecología: Esta especie ha sido reportada previamente en Oaxaca, Michoacán y Nayarit, incluida la isla Isabel (**Bautista-Guerrero et al. 2006**). Durante el presente estudio, *C. mucronata* fue encontrada únicamente en la isla Isabel, entre los 2 y 3 m de profundidad, invadiendo colonias vivas ancladas (0.1 %), Matriz arrecifal muerta (3.9 %), y fragmentos de coral muerto (5.8 %) (**Fig. 3.9**).

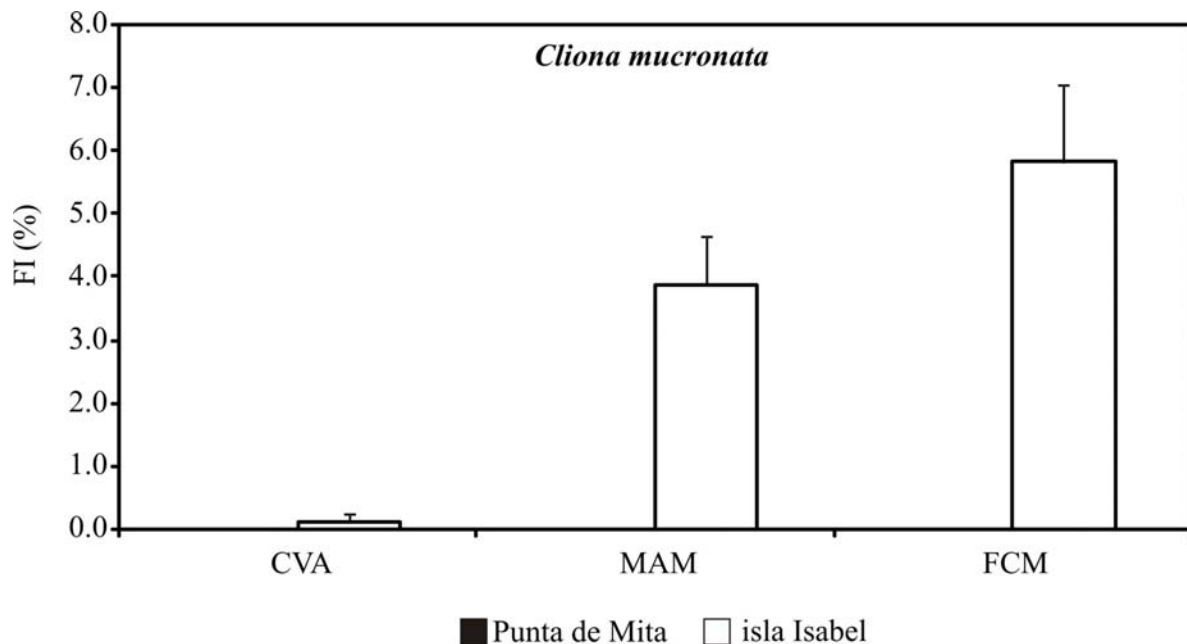


Figura 3.9. Frecuencia de invasión promedio (%) de *C. mucronata* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

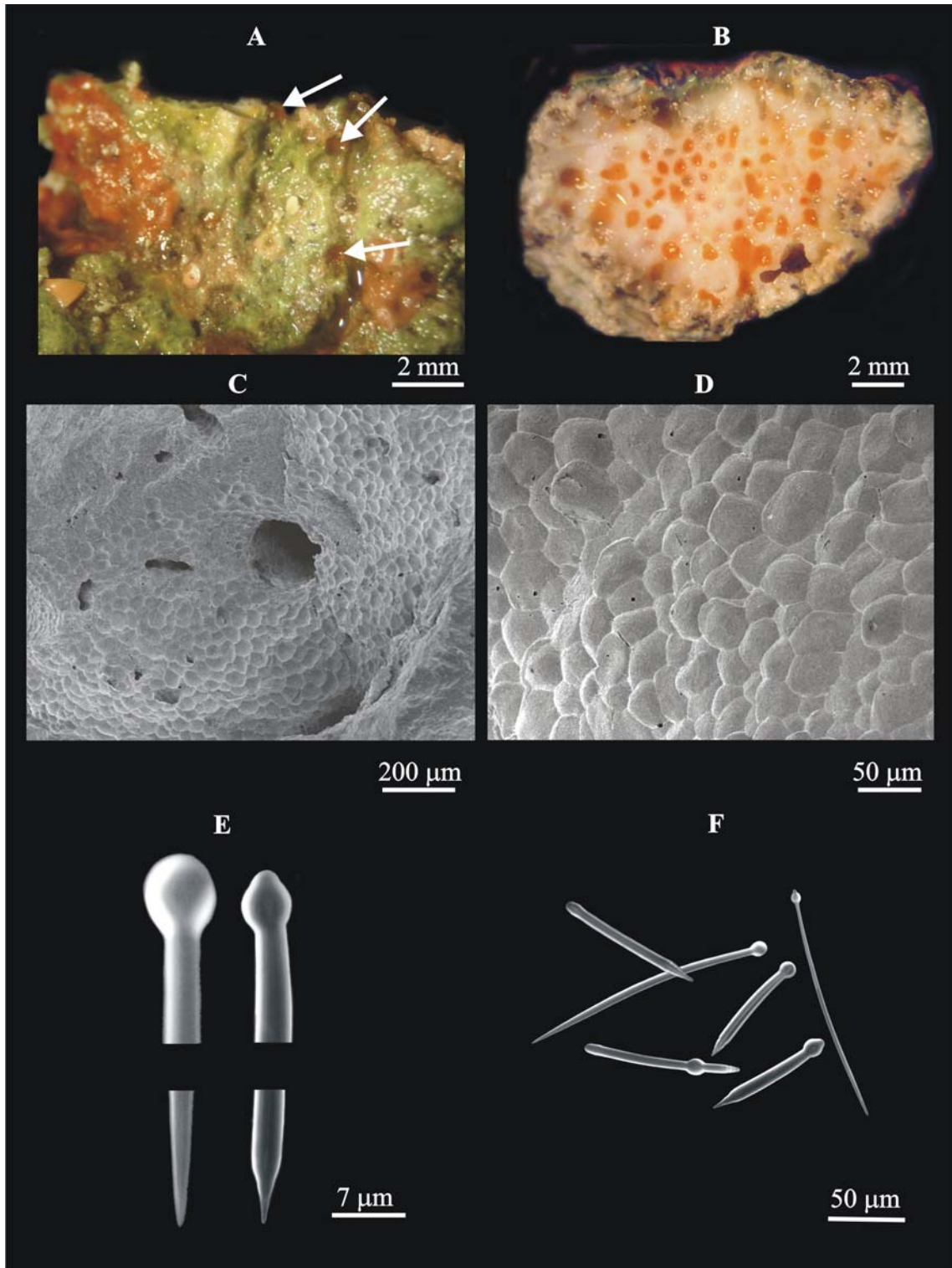


Figura 3.10. *Cliona mucronata* **Bautista-Guerrero et al., 2006.** A) Detalle de las papilas de la esponja, indicadas con flechas. B) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E y F) Detalle de la morfología de los tilostilos.

CLIONA POCILLOPORA BAUTISTA-GUERRERO *ET AL.* 2006

Descripción: Sus papilas son muy pequeñas y muy difíciles de distinguir a simple vista (**Fig. 3.12A**). Estas son circulares o ligeramente ovales, con un diámetro de 0.3-(0.6)-0.9 mm. Son muy escasas y se encuentran irregularmente dispersas sobre la superficie del sustrato coralino. En vida, tanto las papilas como el coanosoma son de color marrón claro, tonándose a marrón oscuro después de fijarla en alcohol o formaldehído (**Fig. 3.12B**). El tejido coanosómico es de consistencia mucosa y muy compresible, llena completamente las cámaras y en las galerías es delgado y muy frágil. En esta especie, los diafragmas miden de 200-(450)-600 μm de diámetro y se encuentran ubicados en la parte más angosta de las galerías, que generalmente se encuentra a la mitad de su longitud.

Patrones de excavación: La esponja excava galerías conformadas por cámaras rectangulares, algunas veces subovoides o poligonales que tienen un diámetro de 0.7-(1.5)-2.4 mm (**Fig. 3.12B**). Dichas excavaciones generalmente se presentan cerca de la superficie del sustrato y solo se extienden aproximadamente de 0.2-(3.5)-4 mm hacia el interior del esqueleto del coral. Tienden a ser lineales, formando una fila de cámaras contiguas, separadas por paredes de sustrato remanente que miden 0.2-(0.5)-0.6 mm de grosor. Las cámaras están interconectadas por medio de ductos (2-3 por cámara) que miden 0.2-(0.35)-0.4 mm de largo por 0.3-(0.7)-0.9 mm de diámetro. Las galerías son más estrechas a la mitad de su longitud, por lo que tienen forma de dos semi-conos truncados. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas circulares a elípticas que se traslapan entre sí (**Fig. 3.12C**). Su superficie es lisa y miden de 57.2-(70.1)-90.6 μm de diámetro (**Fig. 3.12D**). Esta esponja tiene una capacidad de invasión baja, pues en cortes transversales, esta esponja ocupó una superficie máxima de 8.2 %.

Espículas: Esta especie presenta dos tipos de tilostilos morfológicamente diferentes, con algunas formas intermedias (**Fig. 3.12E**). I) Tilostilos cuyo tallo es moderadamente largo y robusto; está curvado en la parte media (algunas veces es recto) y adelgazado hacia la punta. Su longitud es de 105-(145)-182.5 μm y su grosor es de 2.5-(4.3)-7.5 μm . El tilo

consiste en un tilo con una cabeza generalmente mucronada, con un diámetro de 3-(7.7)-11.5 μm . II) Tilostilos variables en la forma y en la talla, con tallo gradualmente adelgazado hacia la punta. Su longitud es de 110-(136.6)-167 μm y su grosor es de 2.5-(4.3)-7.5 μm . El tilo es globular o mucronado frecuentemente subterminal, colocado a cierta distancia de la base de la espícula y algunas veces desplazado hacia la región media y tienen un diámetro de 3.75-(7.5)-10 μm . Las variantes son tilostilos ligeramente más cortos, mucho más delgados y curvados en la región media del tallo, con una cabeza generalmente mucronada. También hay tilostrongilos cortos y robustos con una cabeza esférica. Algunos tilostilos presentan una protuberancia secundaria colocada debajo del tilo principal. Ocasionalmente pueden encontrarse oxas centrotíloles, cuya longitud es de 137.5-(170.5)-190 μm , y su grosor es de 5-(6.0)-7.5. El diámetro del tilo mide 7.5-(9.4)-10 μm .

Distribución y ecología: Esta especie es exclusiva del Pacífico mexicano (**Bautista-Guerrero et al. 2006**). Previamente ha sido registrada en Oaxaca, Michoacán y Nayarit. Durante el presente estudio, fue encontrada en ambas localidades, a profundidades entre los 2 y 5 m. En Punta de Mita, solamente fue observada perforando la matriz arrecifal muerta y los fragmentos de coral muerto (5.9 y 2.9 %, respectivamente), mientras que en la isla Isabel, fue encontrada en las colonas vivas ancladas (0.6 %), en la matriz arrecifal muerta (27.8 %) y en los fragmentos de coral muerto (8.5 %) (**Fig. 3.11**).

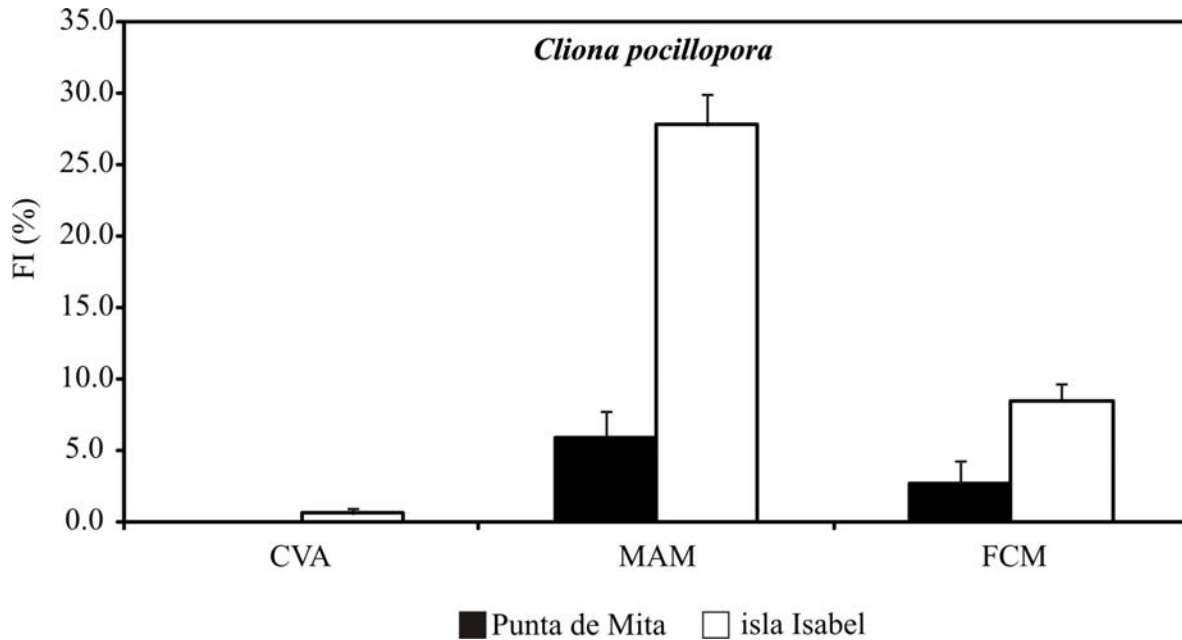


Figura 3.11. Frecuencia de invasión promedio (%) de *C. pocillopora* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

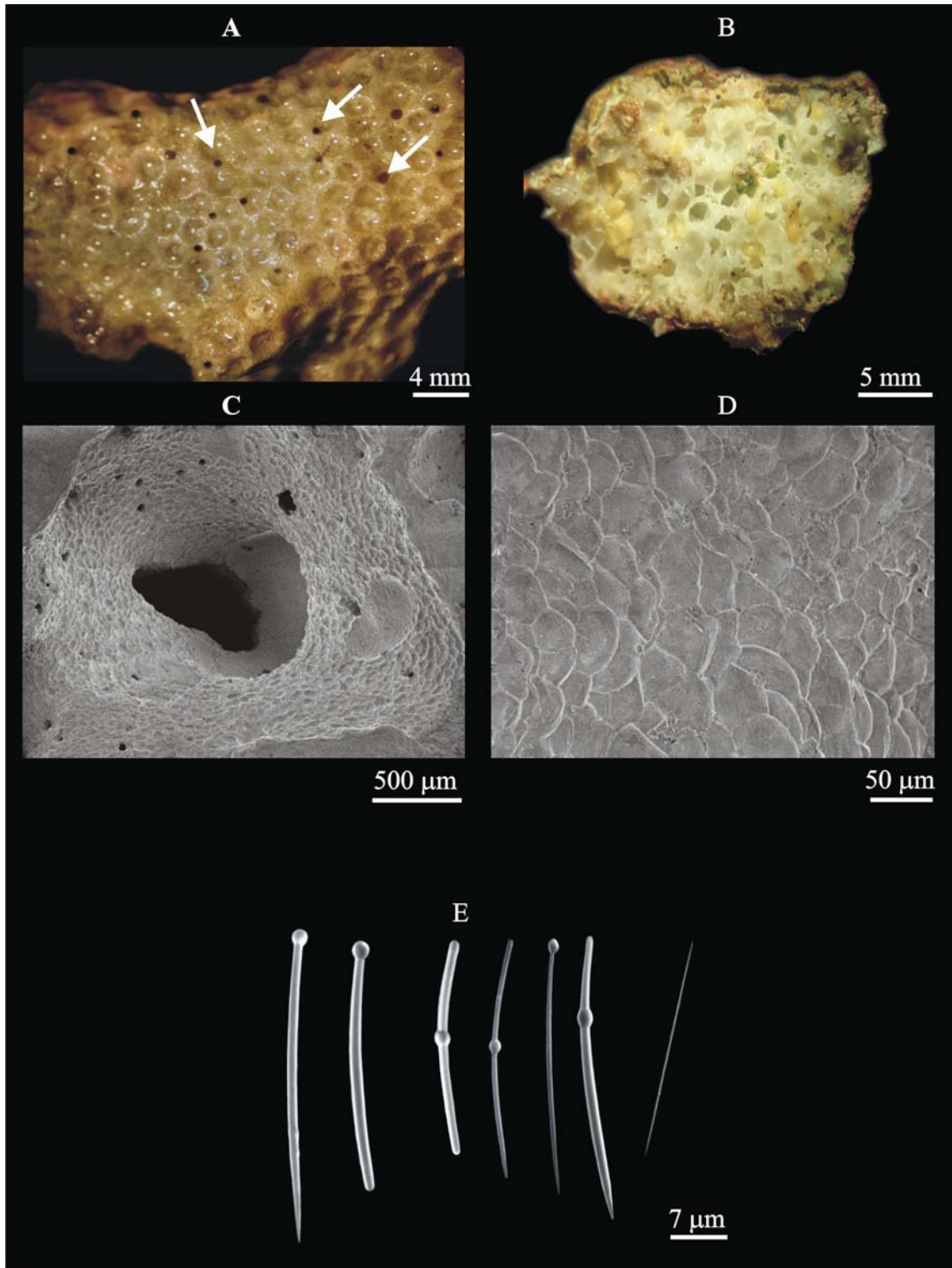


Figura. 3.12. *Cliona pocillopora* **Bautista-Guerrero et al. 2006.** A) Detalle de las papilas de la esponja. B) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E) Detalle de la morfología de los tilostilos.

CLIONA SP.1

Descripción: Sus papilas son circulares o ligeramente ovales, con un diámetro de 0.6-(0.8)-1.7 mm y una abundancia que puede oscilar de 4-(5.7)-8 papilas cm⁻². De color amarillo brillante, no sobresalen del sustrato, y fueron encontradas sobre la superficie muerta de la colonia, aún cuando en ocasiones fueron observadas abriéndose paso en la superficie ocupada por algas calcáreas (**Fig. 3.14A**). La fusión de papilas no ha sido observada. En el interior, el tejido coanosómico es esponjoso y compresible, de color amarillo transparente. Mientras que en algunos casos llena completamente las cámaras, en otros se observa incrustado en las paredes de las cámaras como una capa fina transparente (**Fig. 3.14B**). La comunicación entre cámaras adyacentes es interrumpida por diafragmas de color amarillo oscuro, de forma oval a ligeramente irregular. Su diámetro es de 0.2-(0.45)-0.7 mm.

Patrones de excavación: La esponja excava cámaras circulares y elípticas que pueden ser ligeramente irregulares y poligonales. Su diámetro es de 1-(2.8)-6.2 mm y están separadas por paredes de sustrato remanente que miden 0.1-(1.3)-5 mm de grosor. En algunos casos, las cámaras están fusionadas y en otros se les encuentra tan juntas que solamente las separa un diafragma. Las cámaras no fueron encontradas en el centro de la rama, pues se distribuyen de forma lineal y paralelas a la superficie, a una profundidad de 0.2-(1.2)-3.5 mm. Las cámaras se comunican a la superficie y con otras cámaras adyacentes por medio de conductos que tienen una longitud de 0.2-(0.5)-0.7mm y un diámetro de 0.2-(0.4)-0.8 mm (**Fig. 3.14C**). En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas elípticas que tienen una superficie lisa y se traslapan entre sí (**Fig. 3.14D**). Su diámetro es de 76.9-(85.7)-93.1 µm. Esta esponja puede llegar a ocupar un espacio considerable dentro de las ramas de los corales, pues en cortes transversales, esta esponja llegó a ocupar un 40.5 % de la superficie.

Espículas: Esta especie posee tilostilos y espirásteres. Los tilostilos incrementan su grosor hacia la parte media y luego se adelgaza uniformemente hasta terminar en un extremo aguzado y simétrico. Su longitud es de 203-(235)-280 µm y su grosor de 2.5-(4.9)-10 µm de ancho. El tilo es irregular en forma, aunque en algunos casos es perfectamente

redondeado seguido por un reborde anular Su diámetro es de 2.5-(8.7)-12.5 μm (**Fig. 3.14E**). Los espirásteres son largos y delgados, pueden ser rectos o hasta con 5 ondulaciones y con espinas muy finas y pequeñas (**Fig. 3.14F**). Su longitud es de 7.5-(20.6)-43 μm .

Distribución y ecología: Esta esponja sólo ha sido encontrada previamente en Oaxaca (**Bautista-Guerrero 2006, Carballo et al. 2008**). El nuestro es el primer registro para Nayarit, donde pudo encontrarse entre los 2 y 5 m de profundidad. En ambas localidades, esta especie fue observada invadiendo las colonias vivas ancladas (8.0 y 0.4 %, respectivamente), la matriz arrecifal muerta (5.1 y 1.5 %), y los fragmentos de coral muerto (1.9 y 0.4%) (**Fig. 3.13**).

Comentarios: Anteriormente, **Bautista-Guerrero (2006)** discutió la proximidad de esta especie con la esponja perforadora *C. caribbaea* **Carte, 1882**. Aún cuando ambas especies comparten similitudes morfológicas, como el color, la estructura y distribución de las papilas, este autor resaltó las diferencias en la talla de las espículas. En *C. caribbaea*, los tilostilos tienen una longitud de 204-(319)-410 μm y un grosor de 2.6-(6)-8.1 μm ; con un tilo cuyo diámetro es de 7.0-(10)-14.8 μm . Las espículas de la especie descrita en el presente estudio coinciden con las descripciones de **Bautista-Guerrero (2006)**, cuyas dimensiones son poco más de la mitad que las descritas en *C. caribbaea*. Al igual que este último autor *Cliona* sp. es considerada provisionalmente como una especie diferente a *C. caribbaea*.

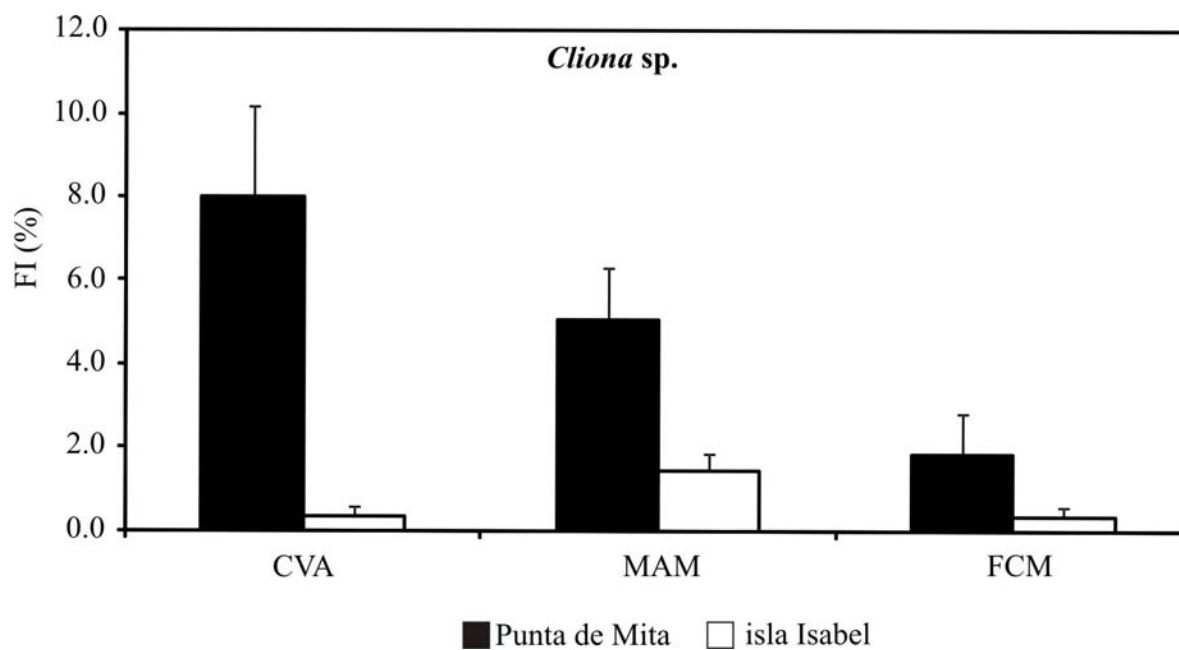


Figura 3.13. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Cliona sp.* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

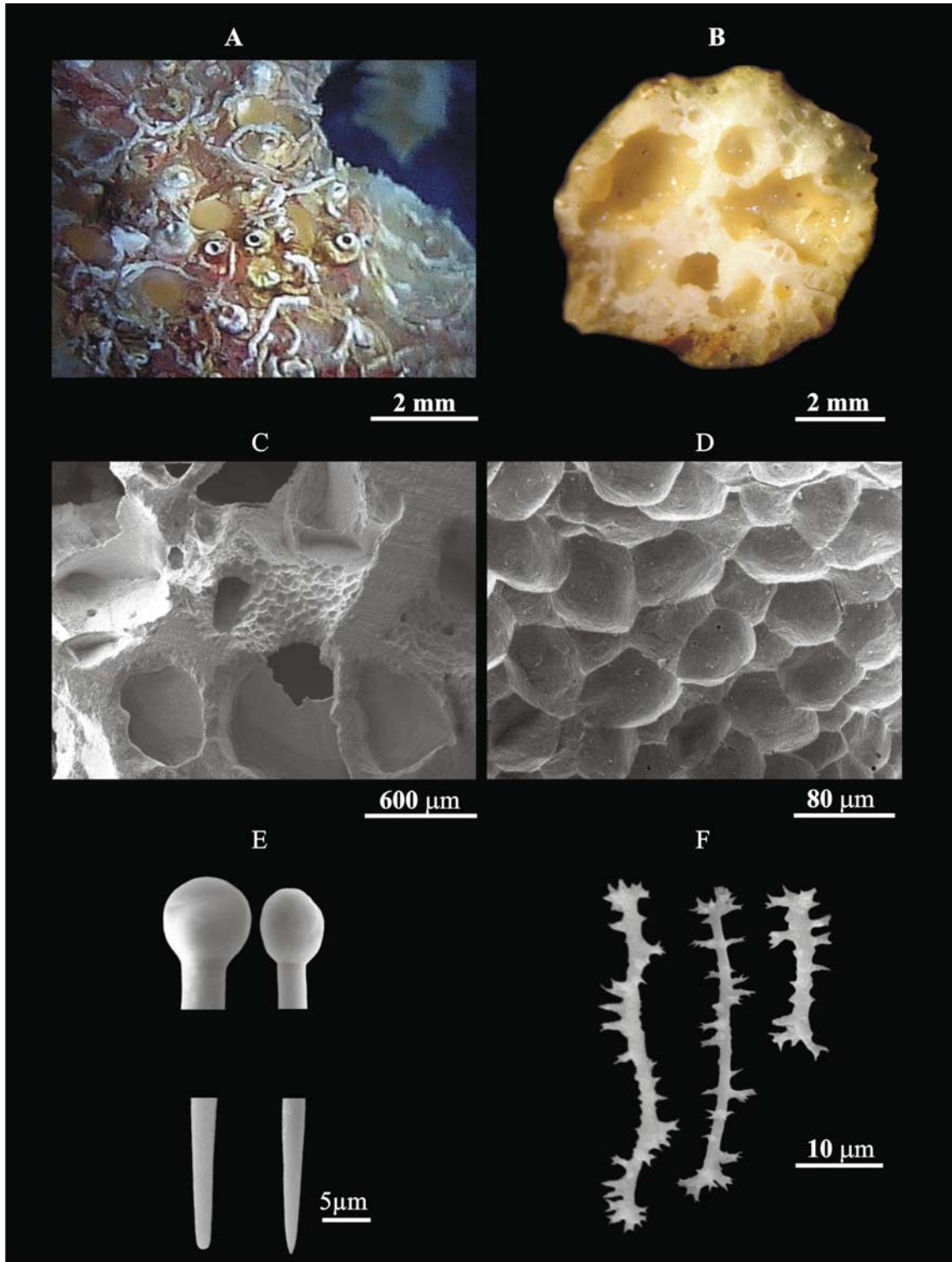


Figura. 3.14. *Cliona* sp. A) Detalle de las papilas de la esponja. B) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E y F) Detalle de la morfología de los tilostilos y de los espirásteres.

CLIONA VERMIFERA HANCOCK, 1867

Descripción: Las papilas son visibles a simple vista y son muy abundantes (de 1 a 8 papilas·cm⁻²). Son de color rojo oscuro, de forma circular a ligeramente elíptica, con un diámetro de 0.5-(1.3)-2.2 mm (**Fig. 9.16A**). Transversalmente, las papilas muestran una forma cónica, con la punta vuelta hacia el interior de la cámara. La papila se une al coanosoma mediante una porción de tejido resistente. Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color rojo, es muy delgado y se adhiere a las cámaras y galerías como una capa mucosa; solamente en excavaciones de diámetro pequeño (< 5 mm) alcanza a llenar completamente el espacio excavado (**Fig. 3.16B**). En los extremos de las galerías, forma diafragmas redondos de color rojo oscuro, con un diámetro de 0.3-(0.5)-0.7 mm. Estos diafragmas tienen una protuberancia cónica en ambas caras (Fig. 9C). En algunas ocasiones, se pueden observar hasta dos diafragmas fusionados lateralmente.

Patrones de excavación: La esponja excava cámaras muy cerca de la superficie del coral 0.6-(1.3)-2 mm. En cortes transversales del coral, se observa una distribución periférica, muy cercanas entre sí 0.1-(3.2)-5 mm, al grado de unirse y formar cámaras muy largas. Las cámaras individuales son muy grandes en relación a la superficie de cada corte, tienen una forma que va de irregular a elíptica, con un diámetro máximo de 1.5-(2.4)-3.7 mm. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas de forma circular a elíptica, cuya superficie es lisa (**Fig. 3.16C**). Estas huellas se traslapan entre sí y miden de 72.1-(85.5)-98.8 µm de diámetro (**Fig. 3.16E**). En cortes transversales, las cámaras pueden llegar a ocupar hasta un 36 % de la superficie. Entre las cámaras hay galerías de hasta 1-(3.4)-4 mm de longitud y 0.2-(0.3)-0.5 mm de altura. Las partículas extraídas durante la excavación de la esponja miden de 37.5-(71.5)-105 µm de diámetro por 25-(55)-100 µm de altura.

Espículas: Esta especie posee tilostilos y espirásteres (**Fig. 3.16F**). Los tilostilos son ligeramente curvados, con un ensanchamiento en la parte media de la longitud del tallo. Su longitud es de 92.5-(198)-322 µm y su grosor es de 2.5-(5.6)-7.5 µm. El tilo es de forma redonda, a mucronada, con un diámetro de 5-(8.5)-10 µm. Las microscleras son lisas, espiradas u onduladas, con los extremos redondeados y muestran hasta 4 ondulaciones. Su

longitud es de 30-(45)-57.5 μm .

Distribución y ecología: Esta especie ha sido registrada previamente en el mar Mediterráneo, Océano Atlántico, oeste del Caribe, y el Pacífico este (Carballo *et al.* 2004 y referencias en el texto). En el Pacífico mexicano, ha sido registrada en Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca (Carballo *et al.* 2004, Bautista-Guerrero 2006). Durante el presente estudio, se encontró a esta esponja en ambas localidades, entre los 2 y los 5 m de profundidad. Además de ser la especie más abundante, fue encontrada en las colonias vivas ancladas (13.3 y 30.1 %, respectivamente), en la matriz arrecifal muerta (27.2 y 32.6 %) y en los fragmentos de coral muerto (3.5 y 12.1 %) (Fig. 3.15).

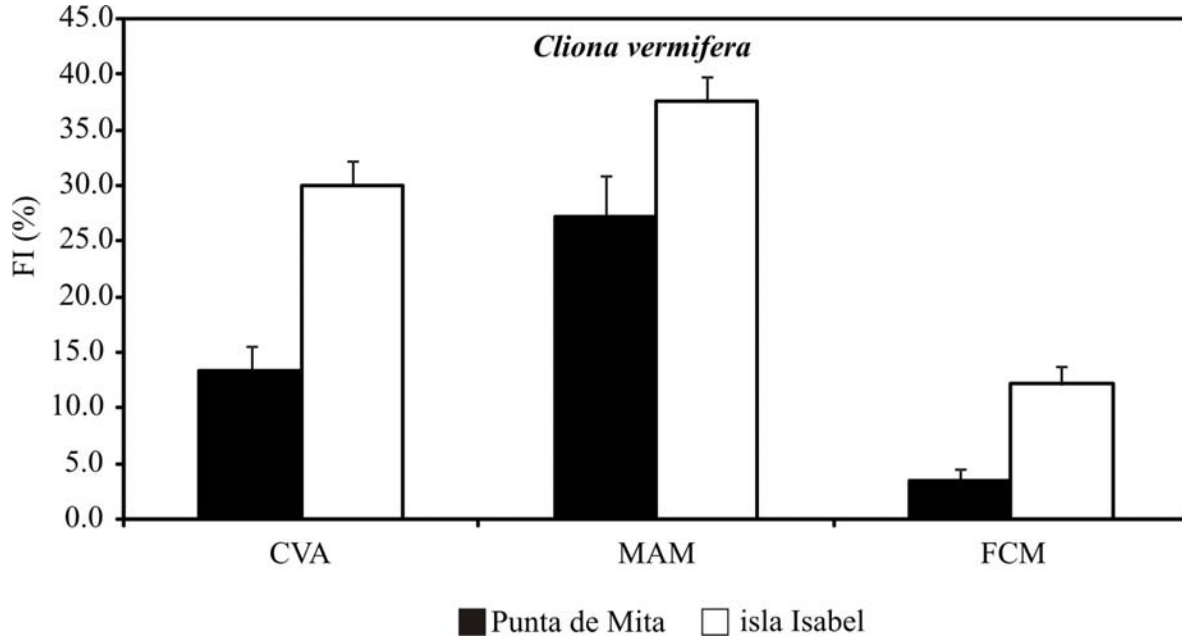


Figura 3.15. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Cliona vermifera* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

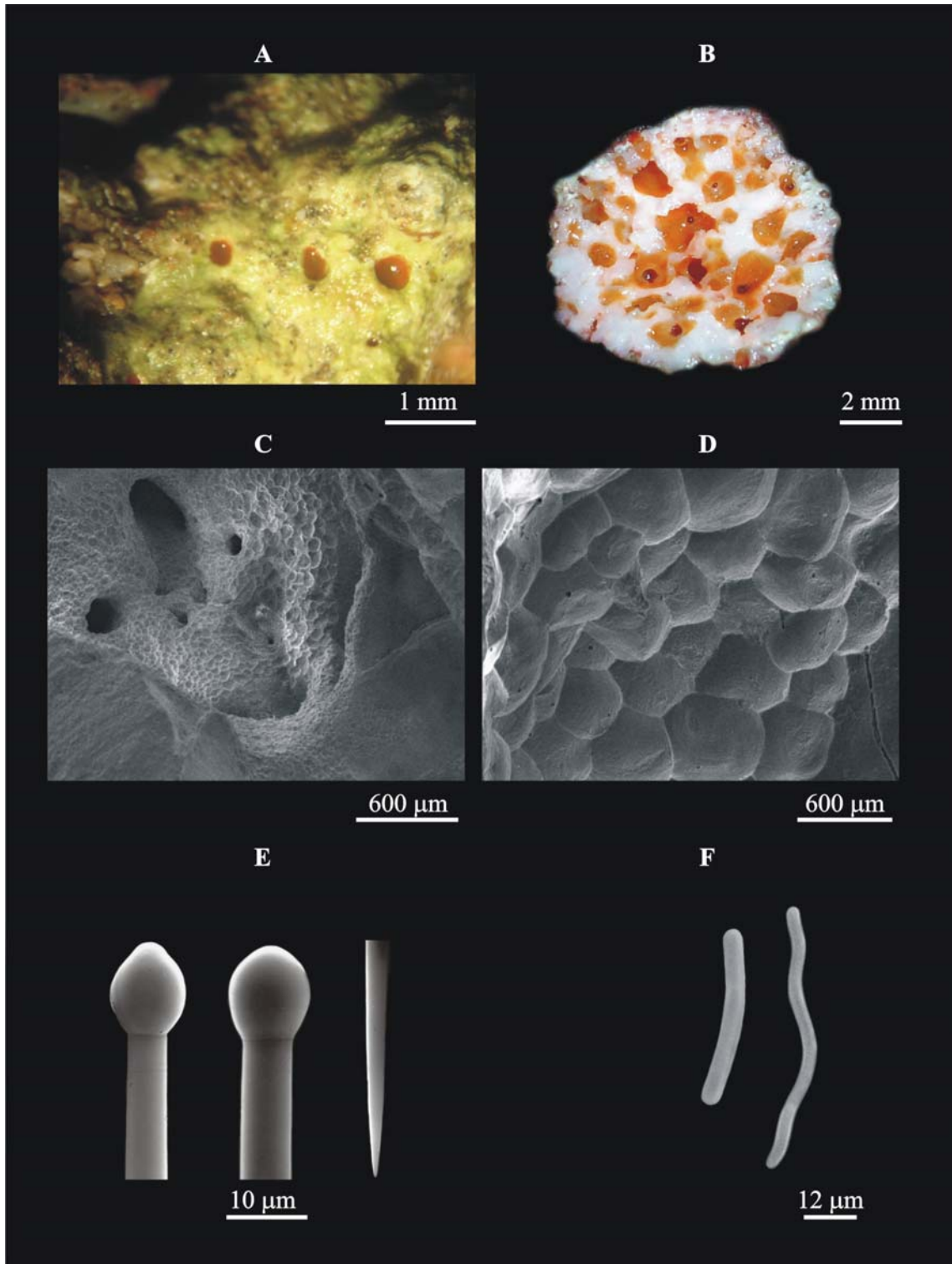


Figura 3.16. *Cliona vermifera* Hancock, 1867. A) Detalle de las papilas. B) Corte transversal del coral *Pocillopora* sp. en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Acercamiento de las huellas esculpidas por la esponja. E) Microfotografía mostrando la morfología típica de los tilostilos y los espirásteres.

GÉNERO PIONE GRAY, 1867
PIONE CARPENTERI (HANCOCK, 1867)

Descripción: Las papilas son de color marrón o rojo oscuro y son visibles a simple vista. Su forma es circular a ligeramente elíptica, y su diámetro es de 0.5-(0.8)-1 mm (**Fig. 3.18A**). En algunas partes de la superficie se muestran muy abundantes 1-(5)-8 papilas·cm⁻². Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color anaranjado, es delgado y se adhiere a las cámaras y galerías como una capa mucosa; solamente en excavaciones de diámetro pequeño (< 3 mm) alcanza a llenar completamente el espacio excavado (**Fig. 3.18B**).

Patrones de excavación: Esta esponja excava cámaras pequeñas y semicirculares, las cuales miden de 1.5-(2.2)-5 mm de diámetro (**Fig. 3.18C**). Estas suelen distribuirse paralelamente a la superficie del sustrato, a una profundidad de 0.7-(3.5)-6 mm. No obstante, esta especie parece aprovechar los espacios internos del coral, los cuales invade y posteriormente amplía, al grado de fusionar cámaras adyacentes de más de 7 mm de longitud que se pueden distribuir uniformemente en el interior de los corales. En este sentido, no se observaron ductos comunicando cámaras adyacentes, excepto entre el punto más cercano entre las cámaras y la superficie del sustrato. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas circulares, su superficie es lisa y se traslapan entre sí. Su diámetro es de 77.7-(87.5)-105.4 µm (**Fig. 3.18A**). En las muestras revisadas, esta esponja ocupó muy poco espacio en el interior de los corales, de menos del 0.7 % de la superficie de cortes transversales.

Espículas: Esta especie posee tilostilos, oxas microespinadas y microrhabdes. Los tilostilos son ligeramente curvados, con un ensanchamiento en la parte media de la longitud del tallo y con una punta astada. Su longitud es de 187.5-(213.8)-230 µm y su grosor es de 2.5-(2.6)-3.8 µm. El tilo es de forma redonda, a mucronada, con un diámetro de 3.8-(5.1)-7.5 µm (**Fig. 3.18E**). Las oxas tienen una superficie con abundantes espinas pequeñas y están ligeramente curvadas en su parte media (**Fig. 3.18F**). Su longitud es de 65-(86)-107.5 µm y su grosor es de 2.5-(5.6)-7.5 µm. Los microrhabdes son pequeños y rectos. También están microespinados, y su terminación en ambos extremos es cónica (**Fig. 3.18G**). Su

longitud es de 7.5-(9)-12.5 μm .

Distribución y ecología: Esta especie ha sido registrada previamente en el océano Índico y Pacífico este (Carballo *et al.* 2004 y referencias en el texto). En el Pacífico de México, la esponja ha sido observada previamente en Sinaloa y Jalisco, perforando conchas de moluscos. Durante el presente estudio, fue encontrada entre los 2 y 5 m de profundidad en ambas localidades. En Punta de Mita, *P. carpenteri* solamente fue encontrada perforando las colonias vivas ancladas (0.8 %) y los fragmentos de coral muerto coralino (1.9 %), mientras que en la isla Isabel fue encontrada en las colonias vivas ancladas (1.3 %), en la matriz arrecifal muerta (1.1 %) y en los fragmentos de coral muerto coralino (2.8 %) (Fig. 3.17).

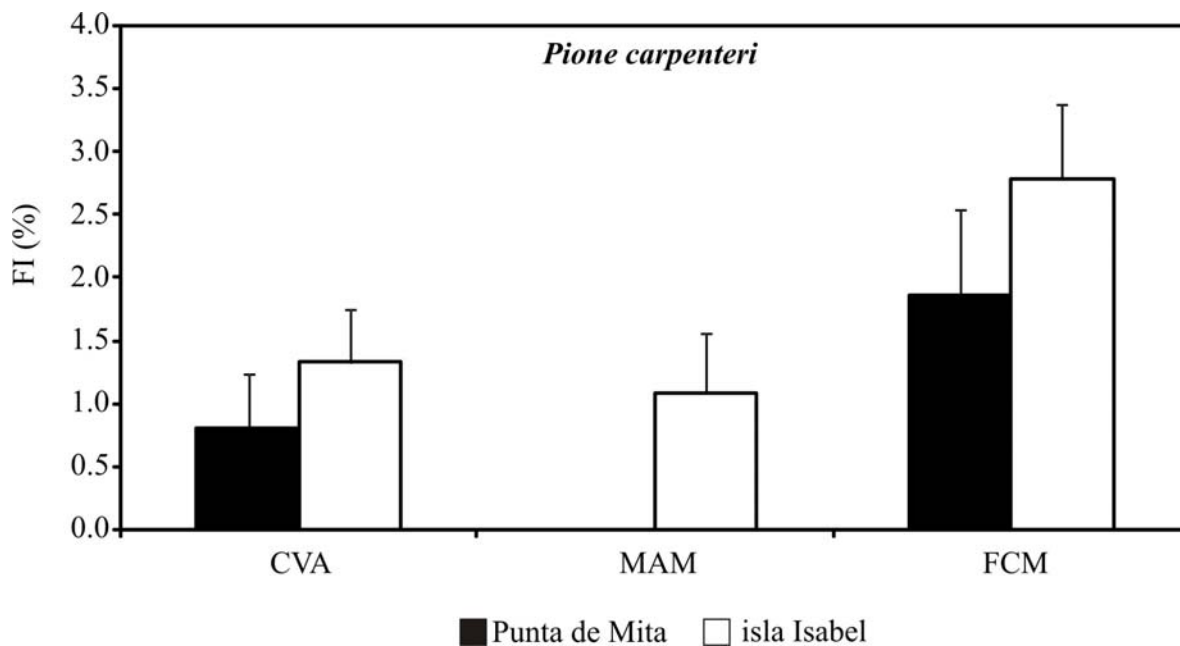


Figura 3.17. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Pione carpenteri* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

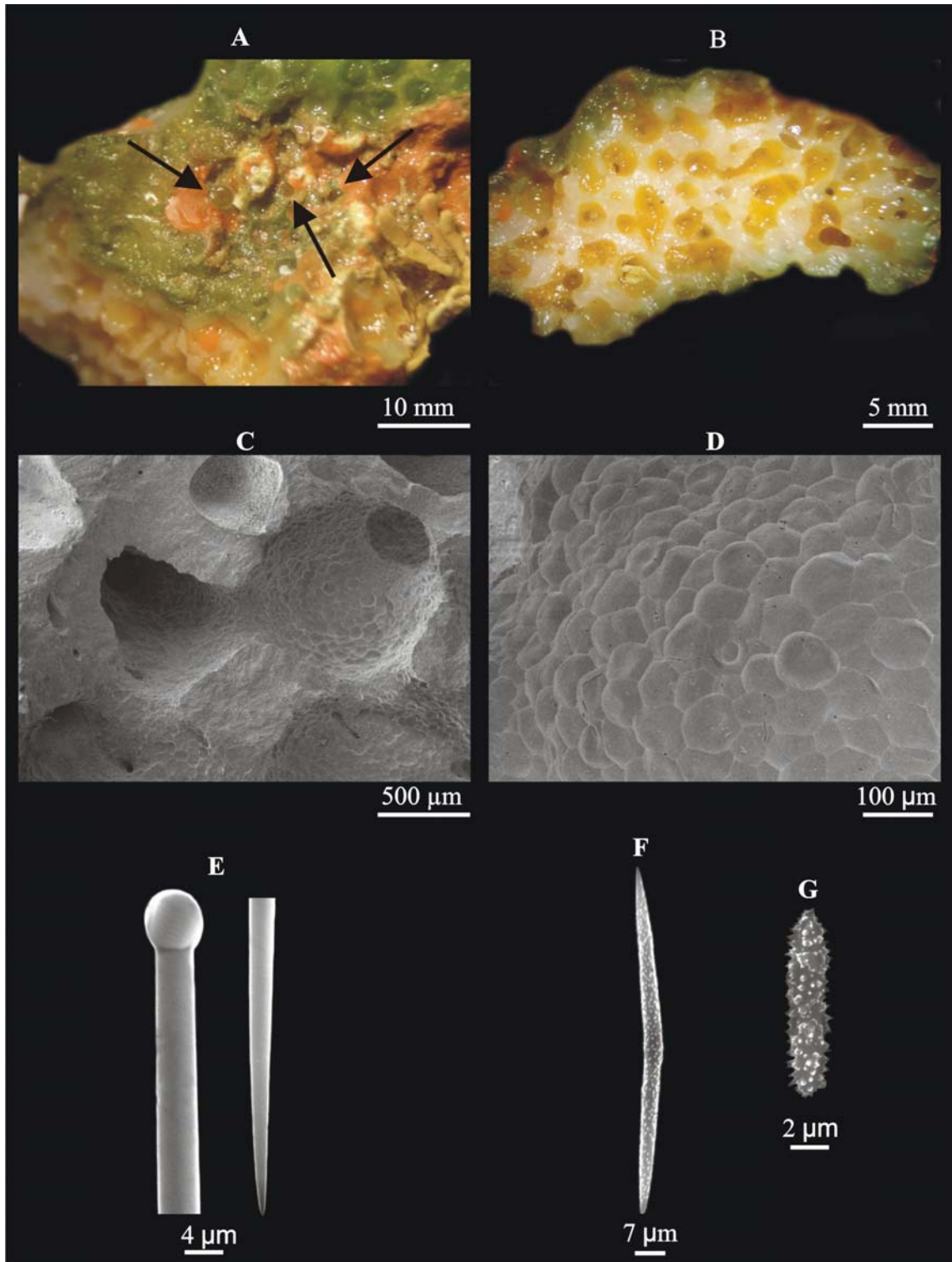


Figura 3.18. *Pione carpenteri* Hancock, 1867. A) Detalle de las papilas (señaladas con flechas). B) Corte transversal del coral *Pocillopora* sp. en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Acercamiento de las huellas esculpidas por la esponja. E) Microfotografía mostrando la morfología típica de los tilostilos. F) Microfotografía de una oxa. G) Microfotografía de un microhabde.

PIONE MAZATLANENSIS (HANCOCK, 1867)

Descripción: Las papilas son de color rojo oscuro, y poco visibles a simple vista. Son de forma circular a ligeramente elíptica, con un diámetro de 0.15-(0.8)-1.2 mm. Dentro del coral, el tejido coanosómico de la esponja es de color rojo oscuro y se adhiere a las cámaras y galerías como una capa mucosa. Solamente en las excavaciones pequeñas (< 5mm de longitud), alcanza a llenar completamente el espacio excavado.

Patrones de excavación: Los ejemplares examinados no mostraron una alta capacidad para perforar los sustratos coralinos. Los espacios ocupados por la esponja fueron cavidades elípticas de 2-(4)-8 mm de diámetro máximo (**Fig. 3.20A**). Generalmente, estas se observaron paralelamente a la superficie del sustrato, y en poca cantidad. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas de forma circular a elíptica, las cuales tienen una superficie lisa y se traslapan entre sí (**Fig. 3.20B**). Su diámetro es de 33.8-(47.1)-58.6 μm . En cortes transversales, esta esponja llegó a ocupar menos del 0.8 % de la superficie.

Espículas: Esta especie posee tilostilos, oxas microespinadas y microrhabdes. Los tilostilos son rectos, con un ligero ensanchamiento en la parte media de la longitud del tallo y con una punta astada. Su longitud es de 160-(215)-230 μm y su grosor es de 2.5-(5.2)-7.5 μm . El tilo es de forma redonda, con un diámetro de 5-(7)-10 μm (**Fig. 3.20C**). Las oxas son curvadas y con abundantes espinas pequeñas en su superficie. En ocasiones se puede observar un nódulo en su parte media (**Fig. 3.20D**). Su longitud es de 65-(90)-107.5 μm y su grosor de 2.5-(5)-10 μm . Los microrhabdes muestran hasta 3 ondulaciones y su terminación en ambos extremos es redondeada (**Fig. 3.20E**). Su longitud es de 7.5-(12.7)-13.2 μm .

Distribución y ecología: Esta especie ha sido registrada previamente en el Pacífico mexicano desde Sonora hasta Colima, donde ha sido observada perforando sustratos calcáreos como conchas de moluscos y estructuras calcáreas formadas por poliquetos serpúlidos (**Carballo et al. 2004**). La esponja fue encontrada únicamente en Punta de Mita, a 5 m de profundidad, específicamente en las colonias vivas ancladas y en los fragmentos de coral muerto coralino (ambos 0.5 %) (**Fig. 3.19**).

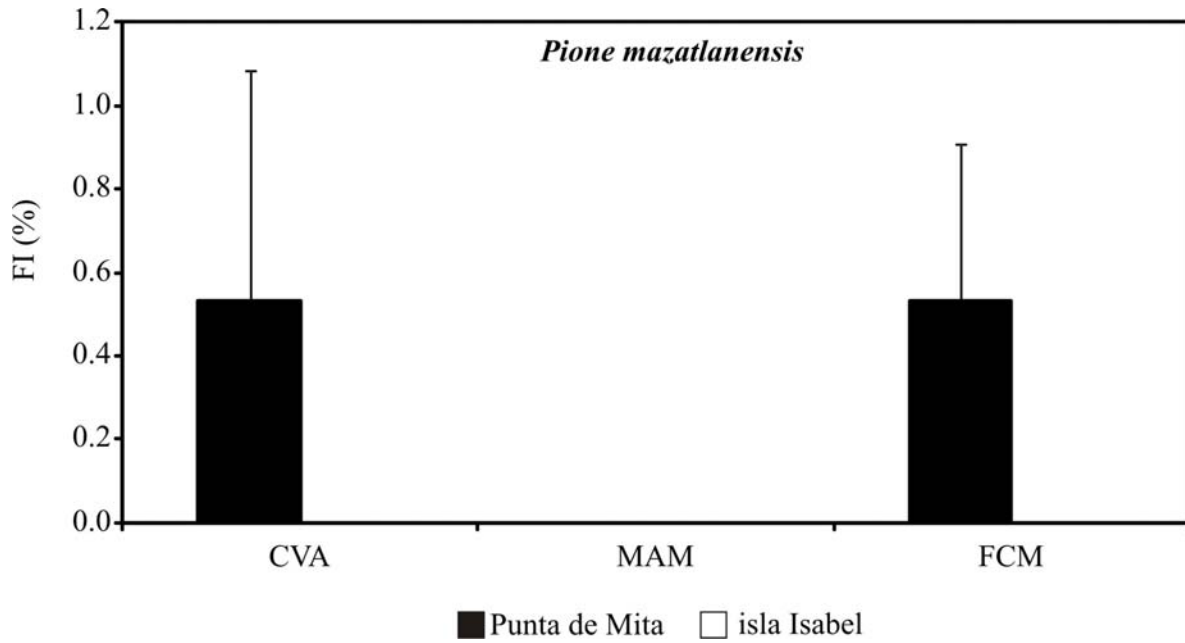


Figura 3.19. Frecuencia de invasión promedio (%) de *P. mazatlanensis* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

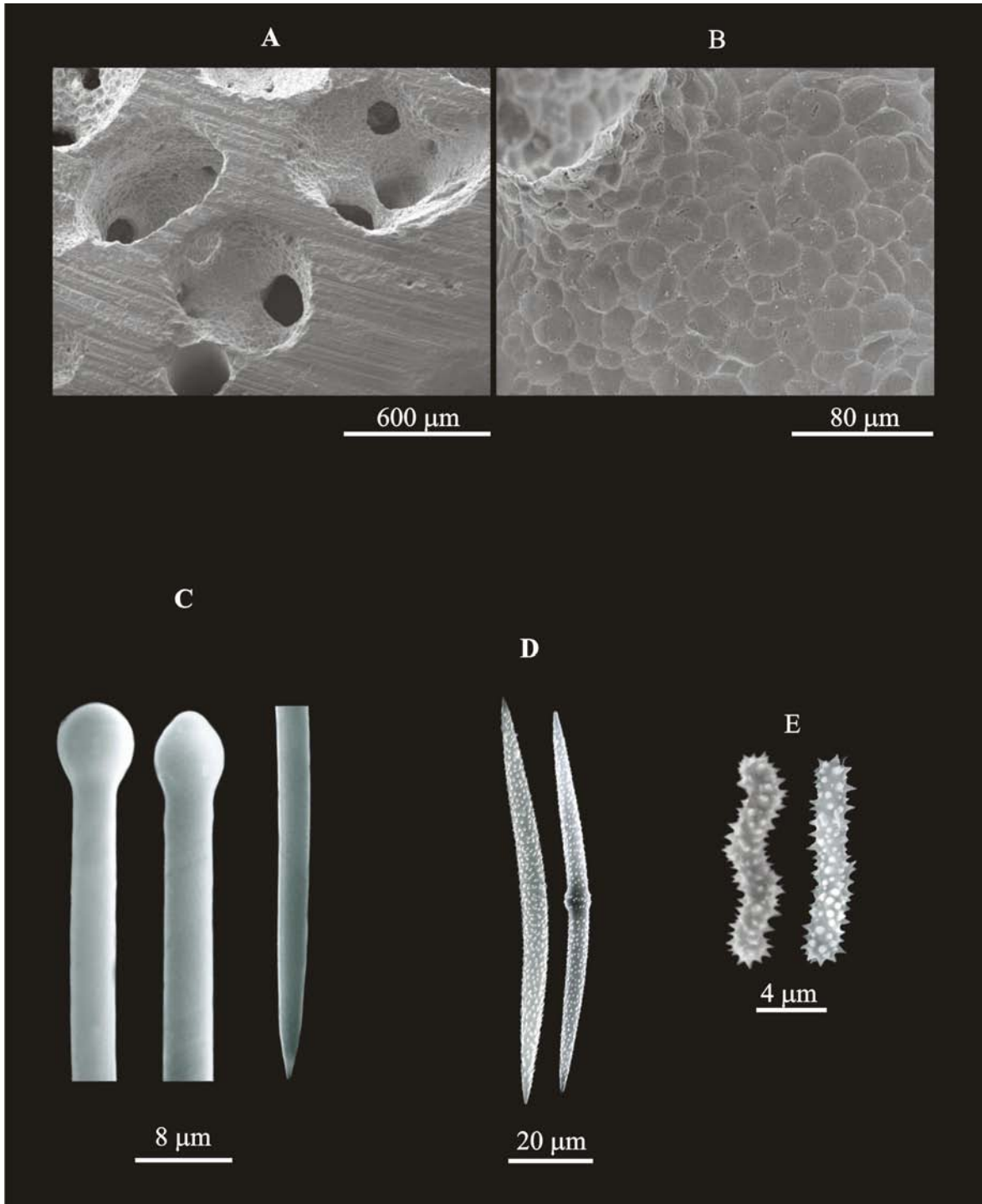


Figura 3.20. *Pione mazatlanensis* Hancock, 1867. A) Microfotografía de una cámara de coanocitos. B) Acercamiento de las huellas esculpidas por la esponja. C) Microfotografía mostrando la morfología típica de los tilostilos. D) Microfotografía de las oxas. E) Microfotografía de los microrhabdes.

GÉNERO SPHECIOSPONGIA MARSHALL, 1892
SPHECIOSPONGIA INCRUSTANS CARBALLO ET AL. 2004

Descripción: Los ejemplares fueron encontrados únicamente incrustando el coral. El sistema acuífero de esta esponja se conecta al exterior mediante una estructura cribosa formada por una porción de ectosoma y un agrupamiento de hasta 10 poros de 2-(2.5)-5 mm de diámetro (**Fig. 3.22A**). En vida, el ectosoma es de color púrpura y el coanosoma es amarillo pálido. Dentro del coral, el tejido de la esponja es muy delgado y se adhiere a las cámaras y galerías como una capa viscosa; solamente en excavaciones de diámetro pequeño (< 5mm) alcanza a llenar completamente el espacio excavado (**Fig. 3.22B**). En esta esponja no se encontraron diafragmas.

Patrones de excavación: La esponja muestra una gran capacidad de perforación en la matriz arrecifal muerta, ya puede llegar a socavar completamente grandes porciones internas del sustrato, conformando cavidades de hasta 8 cm³. En las paredes de esas cavidades se pueden observar conductos interconectados de 0.7-(1.5)-2 mm de longitud y 0.2-(0.35)-0.5 mm de diámetro. En las partes donde la esponja no forma cavidades tan grandes, parece aprovechar los espacios naturales del coral, cuyos septos son desintegrados progresivamente por la esponja. Este mecanismo genera cavidades de 3-(4.7)-7.5 mm de longitud y 0.15-(0.42)-0.75 mm de ancho, las cuales se conectan entre sí por orificios circulares de 250-(325)-350 µm de diámetro. Estos orificios se distribuyen linealmente a lo largo de las galerías de manera casi uniforme, aproximadamente cada 1.6-(2.5)-2.8 mm. En las paredes de las cámaras, esta esponja esculpe huellas de forma elíptica, las cuales son pequeñas y muy numerosas (**Fig. 3.22C**). Su diámetro es de 44.2-(51.9)-59.7 µm (**Fig. 3.22D**). La actividad erosionadora de esta esponja puede tener un fuerte efecto de debilitamiento en la estructura del sustrato. Esta esponja puede llegar a retirar hasta el 60 % de la superficie en cortes transversales hechos en ramas de corales muertos. Las partículas producidas por esta esponja tienen una forma circular y hemiesférica convexa en un lado, con un diámetro de 17.5-(26.4)-37.5 µm y altura de 17.5-(20.5)-25 µm.

Espículas: Esta especie posee tilostilos y espirásteres. Los tilostilos son robustos y curvados, con un ensanchamiento en la parte media de la longitud del tallo y un extremo

que termina en una punta simétrica muy corta y aguda. Su longitud es de 117-(285.3)-382 μm y su grosor es de 3.5-(9.5)-15 μm . El tilo está poco desarrollado, tiene forma mucronada a ligeramente globular y tiene un ancho de 5-(11.3)-20 μm (**Fig. 3.22E**). Los espirásteres son muy cortos, con espinas muy finas y con una o dos ondulaciones. Su longitud es de 7.5-(12.7)-17.5 μm (**Fig. 3.22F**).

Distribución y ecología: Esta especie ha sido registrada previamente en Jalisco y Nayarit, perforando sustratos calcáreos entre los cuales se incluyen corales muertos (**Carballo et al. 2004**). Durante el presente estudio, fue encontrada en ambas localidades entre 2 y 5 m de profundidad. *S. incrustans* se encontró perforando las colonias vivas ancladas (0.5 y 1.0 %, respectivamente), la matriz arrecifal muerta (5.3 y 7.3 %) y los fragmentos de coral muerto (1.1 y 0.5 %). En general, esta especie suele ser más abundante en la matriz arrecifal muerta, donde llega a extenderse hasta una profundidad de 20 cm (**Fig. 3.21**).

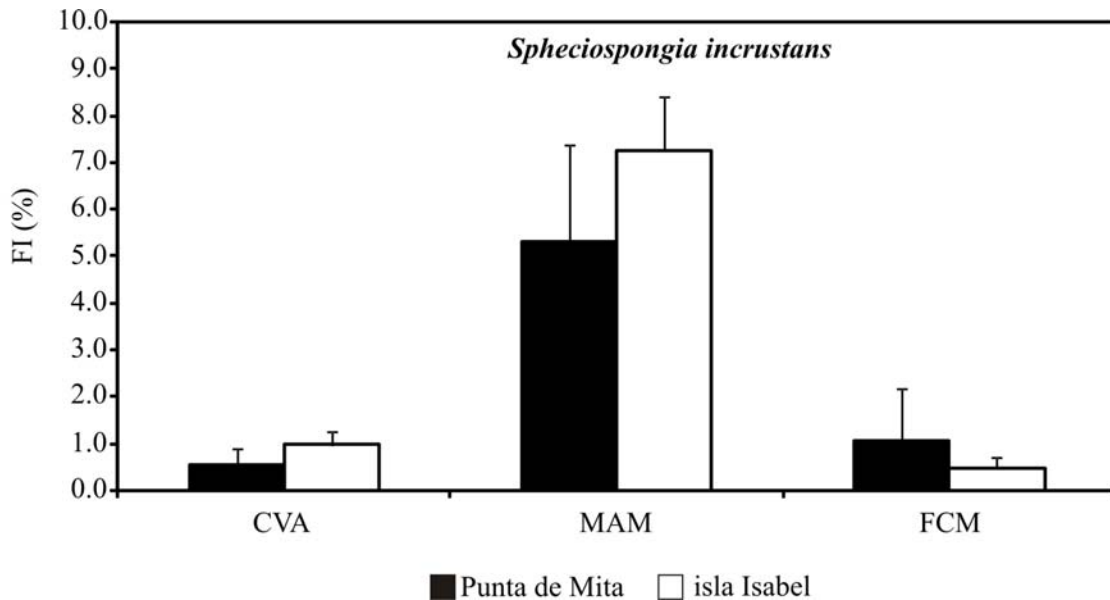


Figura 3.21. Frecuencia de invasión promedio (%) de *S. incrustans* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

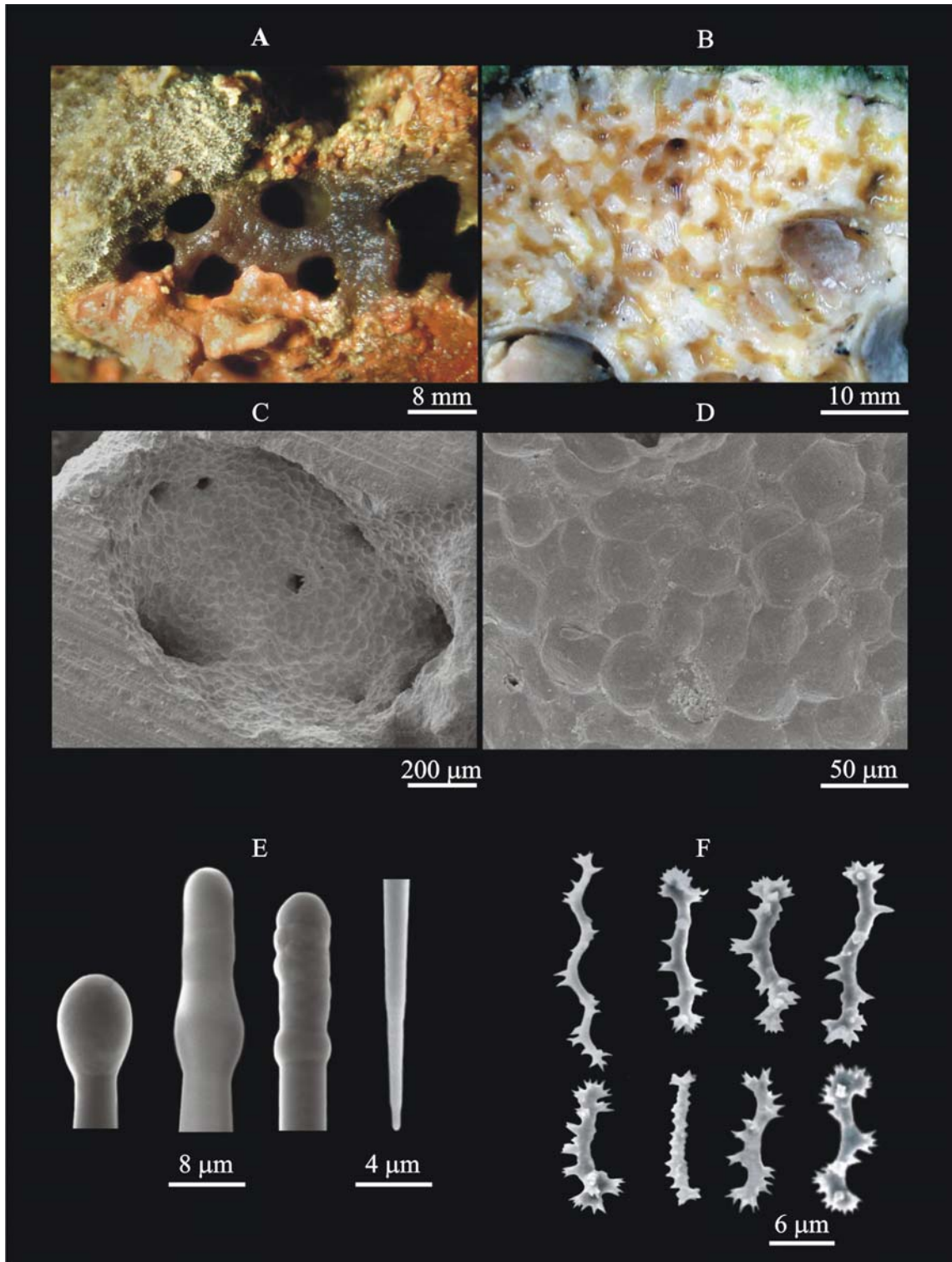


Figura 3.22. *Spheciospongia incrustans* Carballo *et al.* 2004. A) Detalle de las papilas de la esponja. B) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E y F) Detalle de la morfología de los tilostilos y de los espirásteres.

GÉNERO *THOOSA* HANCOCK, 1849
THOOSA CALPULLI CARBALLO ET AL. 2004

Descripción: Las papilas son transparentes y son muy difíciles de ubicar a simple vista. Son de forma circular, y miden de 0.5-(0.75)-0.8 mm de diámetro (**Fig. 3.24A**). El tejido coanosómico suele llenar completamente las cámaras y es de color beige y de consistencia viscosa. Una vez conservado en alcohol se vuelve carnososo, de color casi blanco (**Fig. 3.24B**). En esta esponja no fueron observados diafragmas ni estructuras rígidas como las observadas en *T. mismalolli*. Los huevos de esta esponja se pueden observar embebidos en el tejido coanosómico. Son de color blanquecino y de un diámetro de 0.3-(0.3)-0.4 mm.

Patrones de excavación: La esponja excava cámaras pequeñas y alargadas, de 0.7-(2.5)-4 mm de diámetro, separadas por paredes de sustrato remanente que miden menos de 0.3-(0.5)-1 mm de grosor. En algunos casos, las cámaras están fusionadas y generalmente se encuentran cerca de la superficie, a una profundidad de 0.7-(1.8)-1.4 mm. En las paredes de estas cámaras, pueden observarse huellas elípticas, cuya superficie está fuertemente surcada por estrías concéntricas (**Fig. 3.24C**). El diámetro de estas huellas es de 52.1-(60.7)-71 μm (**Fig. 3.24D**). En cortes transversales, esta esponja llega a ocupar hasta un 30.2 % de la superficie.

Espículas: Esta especie posee anfiásteres, oxiásteres y oxas centrotílotas. Los anfiásteres son delgados, y poseen un nódulo microespinado que remata el extremo de cada uno de los 7 radios que surgen en cada extremo de la espícula. Cada nódulo tiene una espina afilada y los radios suelen ser cónicos, con el extremo más ancho unido al eje central de la espícula. Su longitud es de 17.5-(20.3)-25 μm (**Fig. 3.24E**). Los oxiásteres tienen un centro pequeño, y los radios son lisos y curvados. Pueden formar diactinas, triactinas y tetractinas. Su longitud es de 22.5-(31.3)-42.5 μm (**Fig. 3.24F**). Las oxas centrotílotas son microespinadas y ligeramente curvadas en la parte media de su longitud, donde en ocasiones presentan también un nódulo. Su longitud es de 200-(226)-250 μm , su grosor es de 5-(7)-7.5 μm y el diámetro del nódulo es de 7.5-(9.5)-10 μm . En ocasiones, se observan oxas centrotílotas más pequeñas y rectas. Su longitud es de 25-(33.8)-42.5 μm (**Fig. 3.24G**).

Distribución y Ecología: Esta especie ha sido encontrada únicamente en el Pacífico mexicano, específicamente en Nayarit, donde fue registrada perforando colonias muertas de corales (**Carballo et al. 2004**). En el presente estudio, esta esponja fue encontrada en ambas localidades, a una profundidad de entre 2 y 5 m. En Punta de Mita fue observada perforando la matriz arrecifal muerta (0.8 %) y los fragmentos de coral muerto coralino (2.1 %), mientras que en la isla Isabel fue encontrada en las colonias vivas ancladas (1.1 %), en la matriz arrecifal muerta (0.8 %) y en los fragmentos de coral muerto coralino (7.9 %) (**Fig. 3.23**).

Comentarios: Durante todos los muestreos de esponjas aparecieron ejemplares de *Thoosa calpulli* con huevos concentrados en algunas de las cámaras de coanocitos, por lo cual, esta especie pareció estar en reproducción todo el año, sobre todo en los meses en los que la temperatura fue baja, que fue cuando se recolectaron más ejemplares con estos elementos reproductivos.

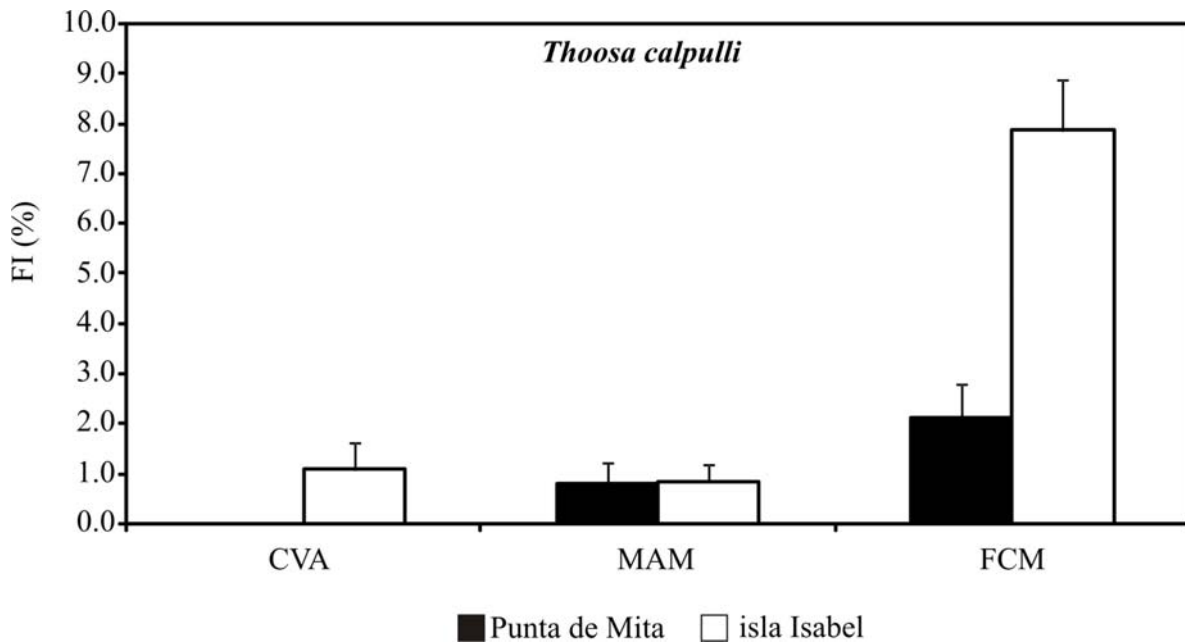


Figura 3.23. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Thoosa calpulli* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

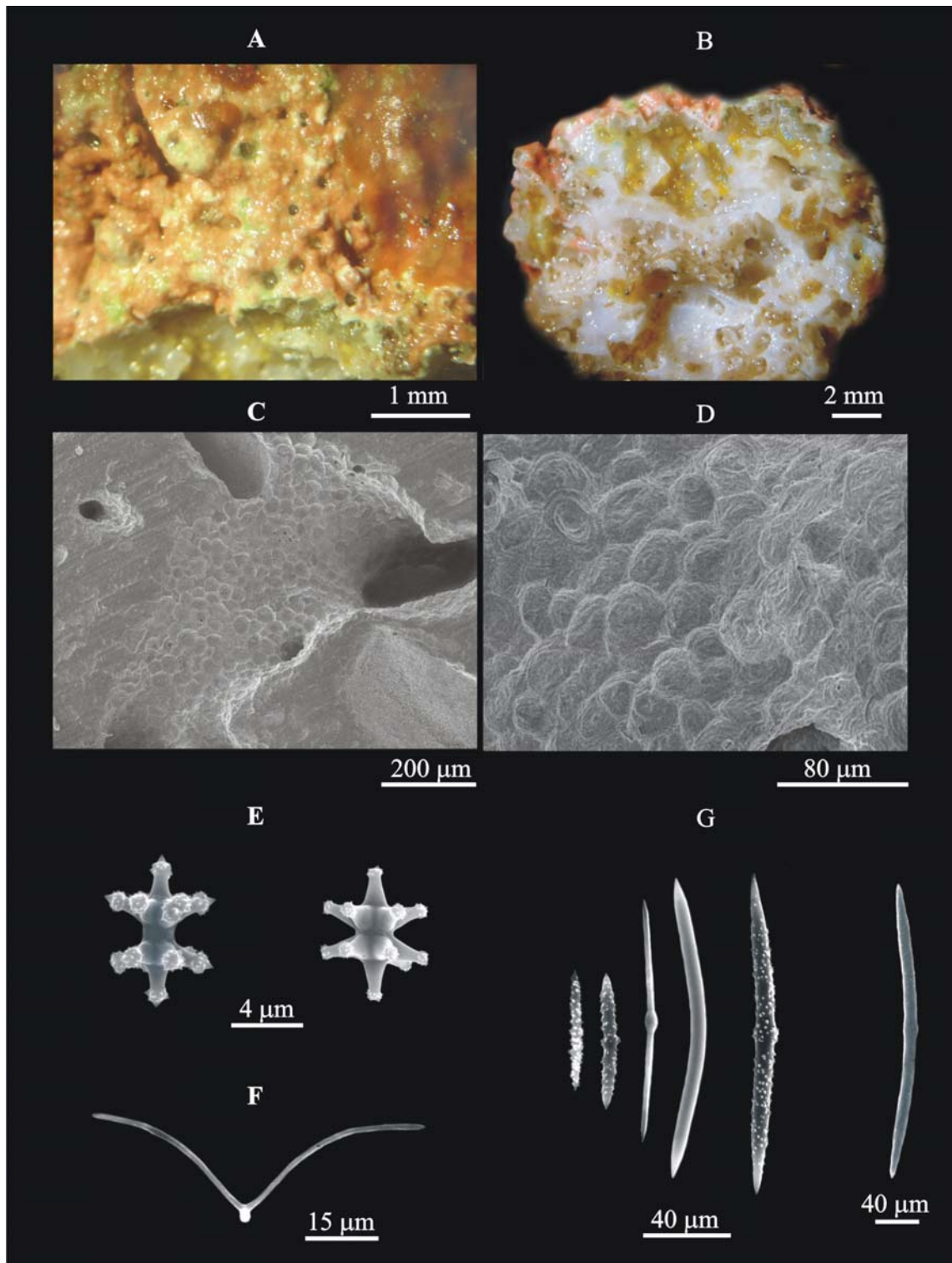


Figura 3.24. *Thoosa calpulli* Carballo *et al.* 2004. A) Detalle de las papilas de la esponja. B) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. C) Microfotografía de una cámara de coanocitos. D) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. E) Detalle de la morfología de los anfiásteres. F) Oxas. G) Oxiáster.

THOOSA MISMALOLLI CARBALLO ET AL. 2004

Descripción: Las papilas son transparentes, lo que las hace difíciles de ubicar a simple vista, y solo fueron encontradas emergiendo de superficies carentes de tejido coralino vivo. Son de forma circular con un diámetro de 2.3-(2.6)-3.3 mm y no sobresalen del sustrato (**Fig. 3.26A**). El tejido coanosómico suele llenar completamente las cámaras y en vida, es de color beige y de consistencia carnosa. Una vez conservado en alcohol, se vuelve esponjoso, de color casi blanco (**Fig. 3.26B**). En esta esponja no se observaron diafragmas, pero en ocasiones se observan estructuras rígidas de dimensiones y morfología variables, formadas por aglomeraciones de anfiásteres, las cuales pueden formar verdaderas barreras entre el tejido coanosómico de la esponja y el exterior, e incluso entre esta y otras esponjas. En ocasiones, estas estructuras rígidas forman pequeñas cápsulas en forma de gémulas e incluso pueden contener huevos de la esponja, los cuales son de color amarillo ocre y tienen un diámetro de 1 mm (**Fig. 3.26C**).

Patrones de excavación: La esponja excava cámaras semicirculares y alargadas, las cuales miden de 2-(4.5)-6 mm de diámetro y están separadas por paredes de sustrato remanente que miden de 0.3-(0.7)-1 mm de grosor. En muchos casos, las cámaras están fusionadas y pueden encontrarse en el centro de la rama del coral, aunque también se distribuyen de forma lineal y paralelas a la superficie, a una profundidad de 1-(1.2)-1.5 mm (**Fig. 3.26B**). En las paredes de estas cámaras, la esponja esculpe huellas circulares a elípticas, las cuales tienen una superficie fuertemente surcada por estrías radiales que parten desde el centro (**Fig. 3.26D**). Estas huellas se traslapan sobre la superficie de la cámara y tienen un diámetro de 46.3-(59.6)-72 μm (**Fig. 3.26E**). En cortes transversales, estas cámaras pueden llegar a ocupar hasta un 23 %. Las partículas de coral extraídas por esta especie tienen forma hemiesférica, son convexas en la parte superior y en la parte inferior son cóncavas y miden 35-(60)-100 μm de diámetro y 22.5-(33)-50 μm de altura.

Espículas: Esta especie posee anfiásteres, oxiasteres y oxas centrotílotos (**Fig. 3.26F**). Los anfiásteres pueden ser robustos o delgados, y poseen un nódulo verrucoso que remata el extremo de cada uno de los 7 radios que surgen en cada extremo de la espícula. Su

longitud es de 17.5-(20.8)-22.5 μm . Los oxiásteres tienen radios lisos, que convergen en un centro de forma irregular. Estos pueden generar diactinas, triactinas y tetractinas. Su longitud es de 42.5-(52.5)-70 μm . Las oxas centrotíletes son rectas, su superficie suele ser microespinada, y muestran un nódulo en su parte central. Su longitud es de 57-(82.5)-95 μm y su grosor es de 2.5-(2.7)-3.5 μm , con un nódulo de 2.5-(3.7)-5 μm de diámetro.

Distribución y ecología: Especie es endémica del Pacífico mexicano (Jalisco y Nayarit), encontrada en conchas de bivalvos y corales muertos (Carballo *et al.* 2004). En el presente estudio, fue encontrada en ambas localidades, a una profundidad de 2 a 5 metros perforando en las colonias vivas ancladas (3.2 y 18.8 %, respectivamente), en la matriz arrecifal muerta (9.3 y 12.7 %) y en los fragmentos de coral muerto coralino (1.1 y 4.0 %) (Fig. 3.25).

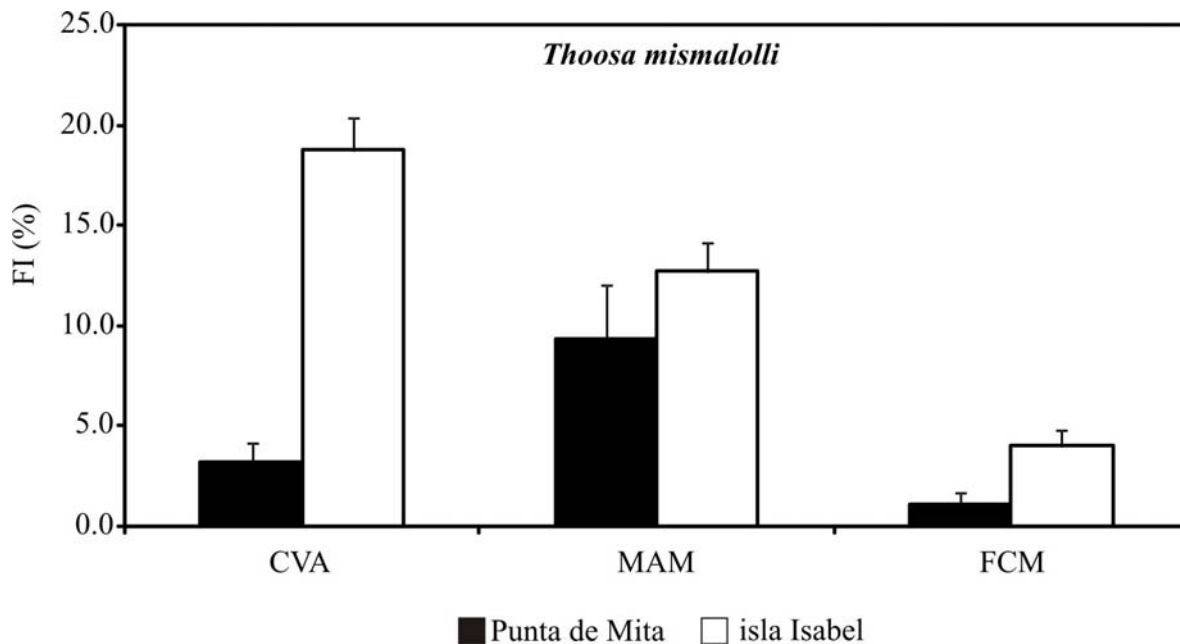


Figura 3.25. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Thoosa mismalolli* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

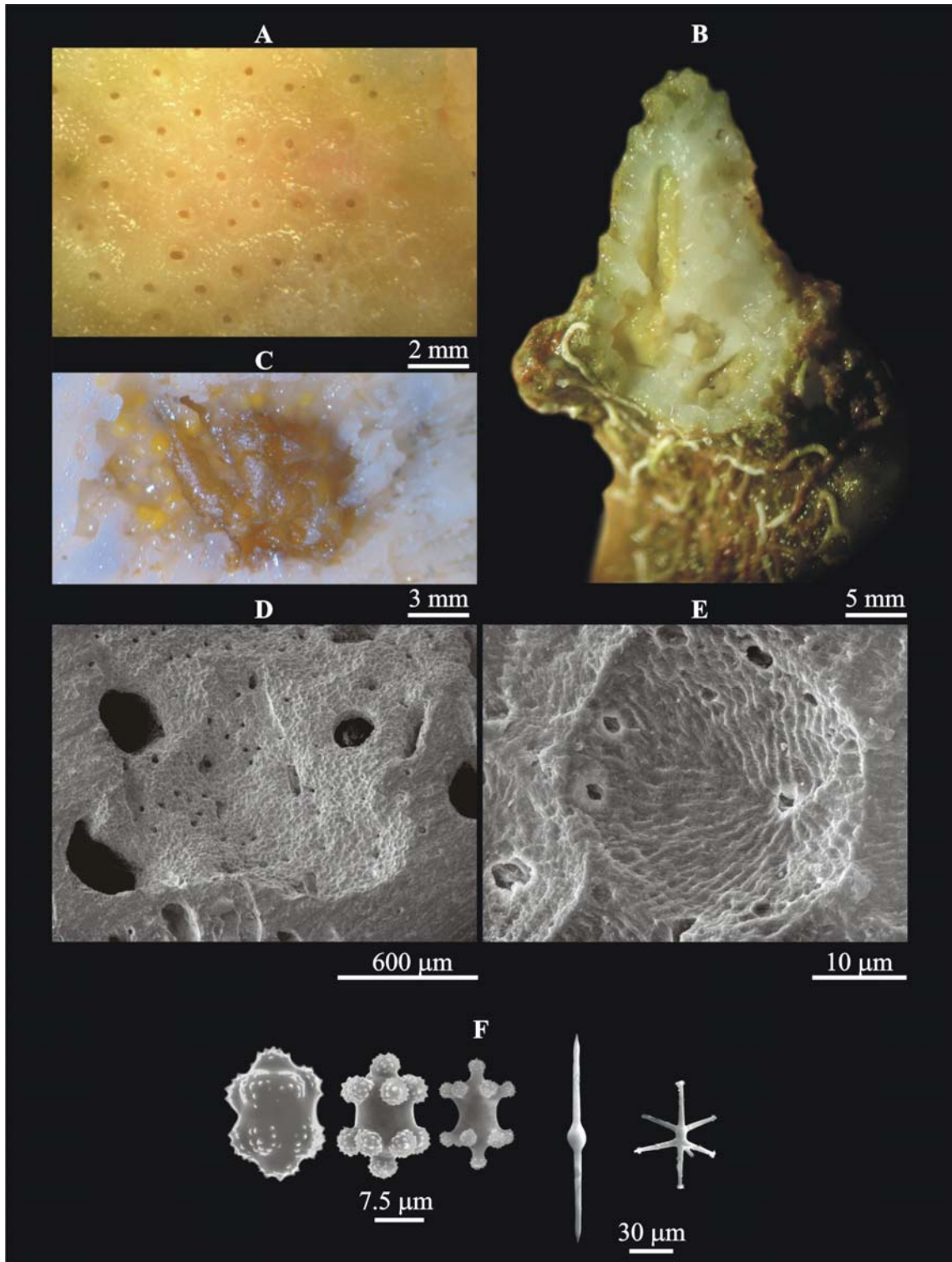


Figura 3.26. *Thoosa mismalolli* Carballo *et al.* 2004. A) Detalle de las papilas de la esponja. B) Corte transversal del coral donde se observa el patrón de excavación. C) Cámara llena de elementos reproductivos y protegida por una estructura de resistencia. D) Microfotografía de una cámara de coanocitos. E) Detalle de las huellas esculpidas por la esponja. F) Detalle de la morfología de las espículas.

Género *Aka* De Laubenfels 1936
AKA CRYPTICA CARBALLO ET AL. 2007

Descripción: Los ejemplares poseen fistulas visibles a simple vista y son de color beige, de forma cilíndrica y huecas por dentro. En las fistulas exhalantes el extremo es abierto (**Fig. 3.28A**), mientras que en las inhalantes, el extremo es romo y redondeado, como un domo (**Fig. 3.28B**). Su longitud es de 1.5-(0.7)-5 mm y tienen un diámetro externo de 0.8-(1.2)-2 mm (Fig. 14A). Dentro del coral, el tejido de la esponja es de color beige a marrón muy claro y puede ser tan abundante que llena las cavidades de las cámaras, además que también es visible dentro de las cavidades naturales del coral (**Fig. 3.28C**). Dentro del coral, forma diafragmas circulares de color marrón oscuro de 15-(20)-30 μm de diámetro, los cuales obstruyen las comunicaciones entre algunas cámaras.

Patrones de excavación: Las cámaras miden de 0.4-(0.8)-1mm de longitud y de 0.6-(0.8)-1 mm de ancho. Son de forma elíptica a poligonal, aunque algunas se fusionan formando cavidades más alargadas (**Fig. 3.28D**). Son visibles principalmente cerca de la superficie exterior del coral, ya que parece que la esponja no suele excavar cavidades verdaderas en las partes más internas del coral. Sin embargo, la esponja puede invadir una gran parte del interior ocupando los huecos naturales formados por el coral, que en general son más pequeños. En un corte longitudinal del coral, se puede ver que la esponja destruye únicamente los septos construidos por el coral durante su crecimiento, formando así galerías paralelas muy largas de hasta 8 mm de longitud y 0.8 mm de diámetro. Ocasionalmente, se pueden ver comunicaciones laterales entre esas cavidades, las cuales son taponadas con diafragmas. En las paredes de las cavidades excavadas, esta esponja esculpe huellas de forma circular a elíptica, cuya superficie se muestra levemente surcada con estrías circulares concéntricas (**Fig. 3.28E**). Estas huellas miden de 40.6-(48.8)-55.6 μm de diámetro.

Espículas: Esta especie posee oxas lisas, y ligeramente curvadas en su parte media, aunque también existen oxas rectas (**Fig. 3.28F**). Los extremos terminan en una punta afilada y simétrica. Su longitud es de 87.5-(104.6)-122.5 μm y su grosor es de 2.5-(3.8)-7.5

µm.

Distribución y Ecología: La esponja ha sido recolectada previamente en los estados de Oaxaca y Nayarit, perforando corales vivos y sustratos coralinos muertos (**Carballo et al. 2008**). Durante el presente estudio, esta especie fue encontrada en ambas localidades a profundidades entre los 2 y 5 m, si bien en Punta de Mita parece ser más abundante que en la isla Isabel. La esponja fue colectada perforando las colonias vivas ancladas (6.9 y 1.5 %, respectivamente), la matriz arrecifal muerta (5.3 y 1.2 %) y los fragmentos de coral muerto coralino (en ambas localidades 1.3 %) (**Fig. 3.27**).

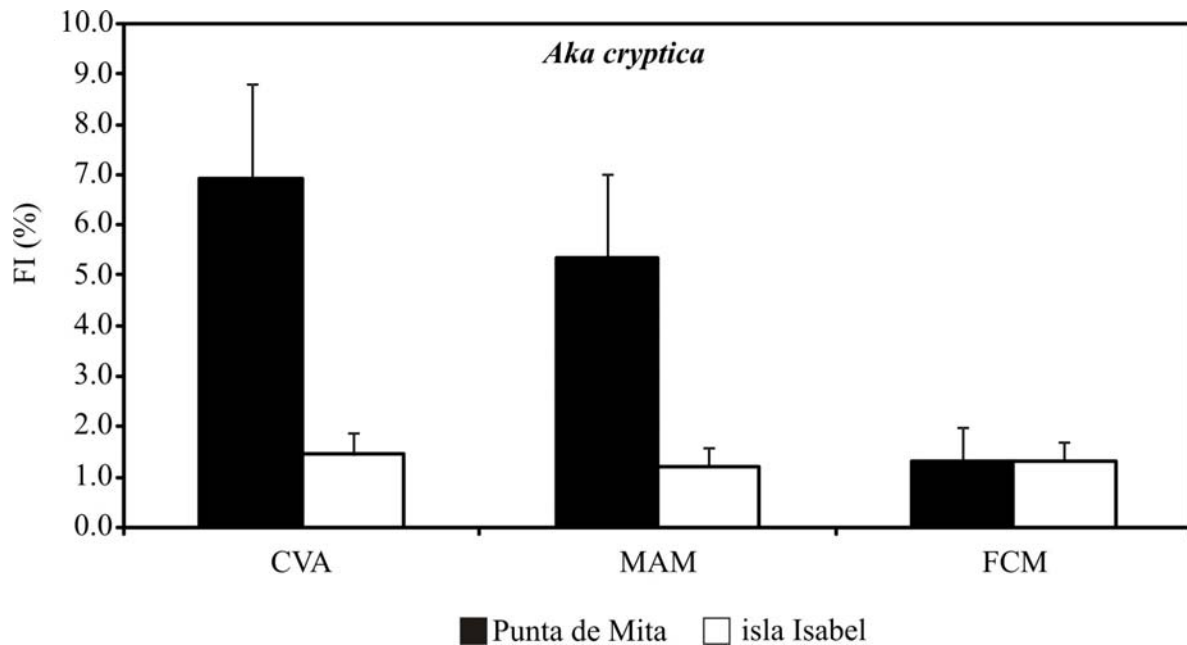


Figura 3.27. Frecuencia de invasión promedio (%) de *Aka cryptica* en Punta de Mita (Barras oscuras) e isla Isabel (Barras blancas). CVA) Coral vivo anclado. MAM) Matriz arrecifal muerta. FCM) Fragmentos de coral muerto. Las líneas verticales indican el error estándar.

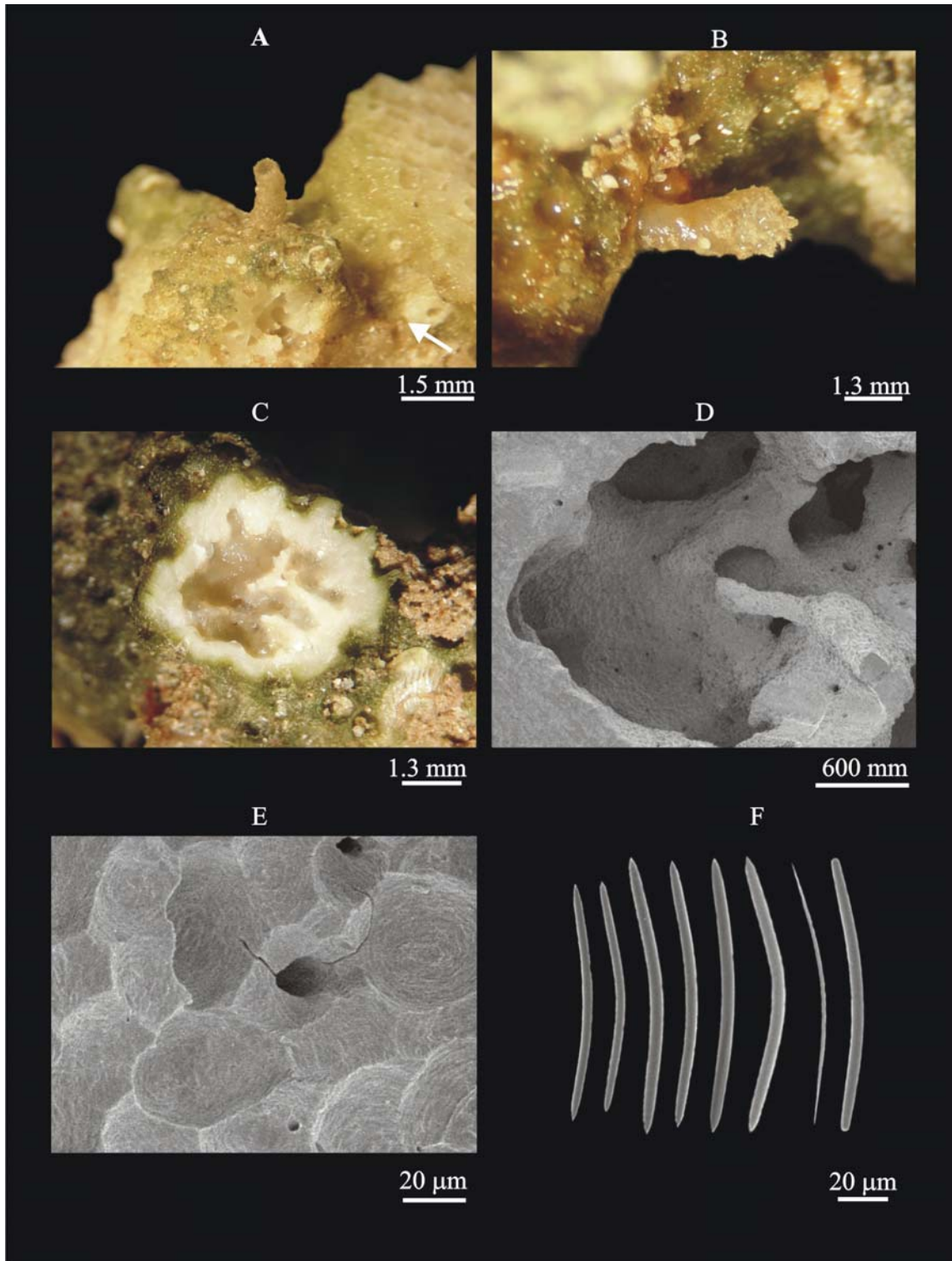


Figura 3.28. *Aka cryptica* Carballo *et al.* 2008. A) Detalle de una fistula exhalante. B) Detalle de una fistula inhalante. C) Corte transversal del coral en el que se observa el patrón de excavación. D) Microfotografía de una cámara de coanocitos. E) Acercamiento de las huellas esculpidas por la esponja. F) Detalle de la morfología de las oxas.

DISCUSIÓN

Esta contribución aumenta a 14 las especies de esponjas perforadoras de corales en el Pacífico mexicano. Aún cuando la mayoría han sido registradas previamente en esta región (**Carballo et al. 2004**), antes de este estudio se conocían solamente ocho especies perforadoras de material coralino (**Carballo et al. 2007**). Algunas de las especies encontradas en este estudio fueron descritas originalmente en el Caribe, el Indopacífico e incluso el Mar Mediterráneo, lo cual no es común en otros invertebrados como los corales, que han divergido a causa del aislamiento geográfico entre estas regiones (**Glynn & Ault 2000**). No obstante, la taxonomía de esponjas se basa tradicionalmente en características morfológicas, y previamente, han sido encontradas especies de esponjas similares en el Caribe y el Pacífico Este (**Laubenfels 1936**). Aún así, recientemente ha sido sugerido que la taxonomía clásica de esponjas deberá complementarse con técnicas más avanzadas (**Erpenbeck et al. 2006**), pues aún cuando no ha sido generalizado, se ha comprobado que algunas esponjas que parecían morfológicamente similares en realidad eran especies distintas (**Boury-Esnault et al. 1999**). No obstante, estas dificultades aún no han sido resueltas en la taxonomía dentro del Phylum Porifera, y las diagnósis de este estudio se apoyaron en investigaciones previas que consideraron estas limitaciones (**Carballo et al. 2004, Bautista-Guerrero et al. 2006, Carballo et al. 2007**).

Aunque se ha sugerido que los patrones de excavación no son constantes en las especies, debido a que dependen de la textura y composición del sustrato (**Bromley 1970, Cobb 1975**), en este estudio las diferentes especies mostraron patrones de excavación distintos y mostraron una tendencia a variar en su capacidad de perforación. A nivel microscópico, se ha observado que las huellas dejadas en las paredes excavadas suele variar entre especies de órdenes distintos, tal es el caso de dos esponjas del género *Cliona* y *Aka* (**Calcinai et al. 2003**). En nuestro estudio encontramos esas diferencias, incluso entre especies de diferentes géneros. No obstante, las huellas grabadas en las paredes de las cámaras no parecen ser un parámetro confiable para discriminar a nivel de especies.

En general, los sustratos coralinos inertes fueron los más susceptibles a ser invadidos por todas las especies.

Capítulo 4

EFEECTO DEL AMBIENTE EN LA ESTRUCTURA Y EN LA VARIACIÓN TEMPORAL DE LAS POBLACIONES DE ESPONJAS PERFORADORAS DE PUNTA DE MITA E ISLA ISABEL

RESUMEN

En los ecosistemas marinos, las características ambientales influyen terminantemente en la supervivencia de las especies y en la estructura de las comunidades que conforman. Durante el periodo de junio de 2005 a septiembre de 2007, cada tres o cuatro meses se registraron la riqueza de especies (S) y la frecuencia de invasión (FI, en %) de las esponjas perforadoras de Punta de Mita e isla Isabel en fragmentos de colonias vivas (CVA), de la matriz arrecifal muerta (MAM) y de corales muertos (FCM). En ambas localidades se intentaron registrar los periodos de reclutamiento larvario (usando colectores artificiales) y de producción de gametos (mediante la observación de ovocitos) en las muestras de esponjas recolectadas. Los registros de riqueza de especies y de frecuencia de invasión se intentaron correlacionar con características ambientales como la concentración en el agua de los sólidos totales suspendidos (STS), de la materia orgánica particulada (MOP), de la clorofila *a* (Cla), la tasa de sedimentación/resuspensión (SED/RES), la turbulencia del agua (TA), la transparencia horizontal a nivel del fondo (TH) y la temperatura del agua (T°). En total, fueron revisadas 3, 375 muestras, de las cuales, el 50.9 % estuvieron invadidas por al menos una de las 14 especies encontradas durante este estudio. Mientras que en Punta de Mita fueron registradas 11 especies, en la isla Isabel se registraron 13, y fue en esta última localidad donde se registró la frecuencia de invasión más alta (57%). En ambas localidades, *C. vermifera* fue la especie más abundante (14.7 y 26.6 %, respectivamente). Los sustratos muertos (MAM y FCM) fueron los más invadidos por esponjas, sobre todo en la isla Isabel (79.7 y 46 %), y en ambas localidades, los fragmentos de coral muerto albergaron el total de las especies. Durante el periodo de estudio, la frecuencia de invasión no varió significativamente dentro de cada localidad, aunque en la isla Isabel, se mantuvo más alta que en Punta de Mita. En un periodo de 24 meses, no se registró reclutamiento en los colectores de larvas, aunque especies como *Cliona vermifera*, *C. pocillopora*, *Pione carpenteri*, *Thoosa mismalolli* y *T. calpulli* mostraron una incidencia importante de ovocitos. Las variables ambientales que se relacionaron significativamente con la frecuencia de invasión fueron fueron la TA (R= -0.7), la TH (0.7), la SED/RES (-0.7) y la T° (0.8).

INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades bentónicas depende de las interacciones entre las especies y de su capacidad de respuesta al ambiente en el que viven (**Glynn 1976, Scarsbrook 2002**). En los ambientes marinos someros, se ha demostrado que diversos factores ambientales y del hábitat, entre los cuales se encuentran la disponibilidad y calidad del sustrato, la sedimentación, la abrasión causada por el movimiento del agua, la temperatura y la irradiancia, tienen un efecto importante (**Dean 1981, Sebens 1991, Carballo 2006, Carballo & Nava 2007**).

En las comunidades coralinas, la transparencia del agua es muy importante, ya que favorece la penetración de la luz necesaria para la supervivencia de los organismos fotosintéticos. Organismos como las esponjas perforadoras, sin embargo, no suelen ser afectadas por la transparencia de la columna del agua -salvo algunas especies que albergan simbiontes fotosintéticos, que parecen favorecer la tasa de crecimiento y bioerosión del organismo hospedero (**Hill 1996, Schönberg 2006**)-. La sedimentación puede ser perjudicial incluso para los perforadores endolíticos como las esponjas perforadoras, ya que puede obstruir su sistema acuífero, obstaculizando la respiración y la alimentación, además de que recubre el sustrato con una película fina que impide el asentamiento de sus larvas (**Chavez-Fonnegra et al. 2007**). Sin embargo, se conocen especies adaptadas a vivir en ambientes con altas tasas de sedimentación, como el caso de *Cliona viridis* y *C. celata*, que toleran niveles de hasta $7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$; también existen especies poco tolerantes a estas condiciones, como *C. vermifera* y *C. schmidtii* (**Carballo et al. 1994**).

La temperatura, por otra parte, influye en la fisiología de muchos invertebrados marinos, y en las esponjas perforadoras de la familia Clionidae la temperatura activa la gametogénesis y la liberación de los huevos (**Mariani et al. 2000, Mariani et al. 2001, Schönberg 2002a**).

De manera general, las esponjas perforadoras parecen beneficiarse bajo circunstancias que son perjudiciales para los corales, ya sea porque les dan mayor ventaja de crecimiento, o porque aumentan la disponibilidad de sustrato calcáreo -por muerte de los corales- (**Glynn 1997, Holmes 2000**). Por ejemplo, aun cuando de manera general se asume que la diversidad de invertebrados bentónicos aumenta al alejarse de la descarga de los ríos y de

aguas residuales urbanas (**Rose & Risk 1985**, **Ward-Paige et al. 2005**), la abundancia de las esponjas perforadoras suele aumentar en la cercanía de estas fuentes de contaminación (**Alcolado & Herrera 1987**, **Rogers 1990**, **Salinas & Urdangarin 1994**). De hecho, hay información que confirma que el aumento en la concentración de nutrientes derivados de la contaminación por desechos urbanos, además de ocasionar la pérdida de corales vivos, aumentó la abundancia de esponjas perforadoras en algunos arrecifes coralinos de Florida (**Ward-Paige et al. 2005**). La concentración de coliformes derivados del vertido de aguas residuales en Gran Caimán, incrementó cinco veces la abundancia de la esponja perforadora *Cliona delitrix*, la cual incidió negativamente en el arrecife (**Rose & Risk 1985**).

La disponibilidad de sustrato es también otro de los factores que se relaciona con la abundancia de esponjas perforadoras, aún en comunidades coralinas no afectadas por actividades humanas (**Holmes 2000**). Por ejemplo, en ciertos arrecifes coralinos del mar de la India, el aumento de la temperatura durante El Niño de 1997-98 resultó en la mortalidad de más del 90 % de los corales (**Sheppard et al. 2002**). Esta catástrofe aumentó abruptamente el sustrato calcáreo expuesto, favoreciendo a las esponjas perforadoras, cuya abundancia aumentó hasta un 81 %.

Los factores que favorecen la abundancia de las esponjas perforadoras en los sistemas coralinos del Pacífico Mexicano han sido poco estudiados. Recientemente, se han realizado esfuerzos importantes en algunos arrecifes coralinos del complejo arrecifal de Huatulco (Oaxaca) (**Carballo et al. 2008**), donde se describió por primera vez una comunidad completa de esponjas perforadoras en el Pacífico Este, así como el efecto de la zonación arrecifal y del tipo de sustrato en su distribución y abundancia. No obstante, los ambientes marinos son complejos y las condiciones, así como sus efectos en los organismos, suelen variar entre distintas localidades. El presente trabajo tiene como objetivo principal comparar la estructura de las asociaciones de especies de esponjas perforadoras de Punta de Mita e isla Isabel y estudiar el efecto del ambiente en la variación temporal de la frecuencia de invasión, durante un periodo de 12 meses.

HIPÓTESIS

Dado que las comunidades coralinas que habitan en condiciones ambientales ideales (niveles altos de transparencia, bajos de sedimentación, de productividad primaria, de abrasión y de materia orgánica, etc.) poseen la capacidad para soportar la bioerosión de organismos destructores de coral como las esponjas (**Pastorok & Bilyard 1985, Rose & Risk 1985, Meesters & Bak 1993**), se espera que en Punta de Mita, donde la calidad del agua parece ser desfavorable para los corales, la diversidad y la frecuencia de invasión de esponjas perforadoras sean mas altas que en la isla Isabel, que posee condiciones ambientales más aptas para el desarrollo de los corales.

METODOLOGÍA

Estrategia de muestreo

Los muestreos se realizaron en la isla Isabel y Punta de Mita desde junio de 2005 a septiembre de 2007, con una periodicidad trimestral o cuatrimestral.

En cada muestreo se cuantificó la riqueza de especies y la frecuencia de invasión por esponjas perforadoras. Para ello, en cada localidad se colocaron tres transectos perpendiculares a la línea de costa, usando equipo de buceo autónomo. En cada transecto, se recolectaron 75 fragmentos de coral: 25 fragmentos de corales vivos anclados (CVA), 25 ramas obtenidas de la matriz arrecifal muerta (MAM), y 25 fragmentos de coral muerto (FCM).

Posteriormente, las muestras se examinaron en el laboratorio observando la superficie de cada muestra bajo la lente de una lupa estereoscópica intentando buscar las papilas de las esponjas. A continuación, cada fragmento se rompió para encontrar el tejido endolítico de las esponjas. Para identificar a las esponjas, una muestra pequeña de cada una se degradó sobre un porta-objetos con una gota de cloro. En seguida, se examinó la composición y morfología de sus espículas, empleando un microscopio óptico. La identificación se realizó usando las descripciones taxonómicas para el Pacífico este (**Carballo et al. 2004, Bautista-Guerrero et al. 2006, Carballo et al. 2007 y Carballo et al. 2008**).

Cuantificación de la frecuencia de invasión y diversidad de la comunidad

La frecuencia de invasión (FI) se estimó como la proporción (%) de muestras que mostraron indicios de invasión por al menos una especie de esponja. Esta se cuantificó como el promedio del total de muestras colectadas por cada localidad, y por cada tipo de sustrato. La diversidad de la comunidad de esponjas perforadoras se analizó usando la riqueza de especies, considerada como un descriptor de la diversidad en comunidades terrestres y marinas (**Connell 1978**).

Finalmente, se registró la frecuencia de invasión para cada especie, por cada localidad y por cada tipo de sustrato.

Reproducción y reclutamiento larvario

Para registrar el reclutamiento de las esponjas perforadoras, se usaron sustratos experimentales constituidos por fragmentos de corales muertos recolectados en la zona de estudio. Con ellos se obtuvieron bloques de dimensiones regulares (6 x 6 x 1.5 cm) usando una sierra circular. Para limpiarlos, se sumergieron en hipoclorito de sodio al 30 % durante 48 horas, se lavaron con agua corriente, y se pusieron a secar bajo el sol durante una semana.

Después, se colocaron 100 colectores en cuerdas de nylon monofilamento, y en junio del 2005 se colocaron dos de estas líneas en cada una de las localidades (**Fig. 4.1A, B**).

Los colectores fueron examinados en cada muestreo para buscar indicios de invasión por esponjas perforadoras (**Fig. 4.1C**). De esta manera, se intentó detectar los periodos de reproducción y los meses de reclutamiento. Simultáneamente, se registró la frecuencia de aparición de ovocitos en cada una de las especies durante los muestreos poblacionales.



Figura 4.1. Colectores de larvas usados durante el estudio. A) Fabricación de las sartas de colectores. B) Ubicación en el área de estudio. C) revisión *in situ* de cada colector.

Registro de las características ambientales

Simultáneamente al registro de los parámetros biológicos, fueron registradas algunas características ambientales como la concentración en el agua de los sólidos totales suspendidos (STS), de la materia orgánica particulada (MOP), de la clorofila *a* (Cl_a), la tasa de sedimentación/resuspensión (SED/RES), la turbulencia del agua (TA), la transparencia horizontal a nivel del fondo (TH) y la temperatura del agua (T°) (ver capítulo II).

Análisis de los resultados

El análisis de los datos se inició comprobando los supuestos de normalidad y homocedasticidad, mediante las pruebas de Lilliefors y Levene's, respectivamente.

Para detectar diferencias significativas en la frecuencia de invasión entre localidades y entre sustratos, así como diferencias temporales en cada localidad y cada tipo de sustrato, fueron empleados ANOVAS de dos vías mediante la prueba de Cochran, seguida de un análisis a posteriori en el que fue empleada la prueba de Neuman-Keuls a un 5 % de significatividad.

Finalmente, para revelar que variables ambientales se relacionaron con la variación de la frecuencia de invasión, se empleó el análisis no paramétrico de correlaciones de Spearman.

RESULTADOS*Diversidad y frecuencia de invasión*

Durante el presente estudio fueron revisadas un total de 3, 375 muestras, registrándose un total de 14 especies de esponjas perforadoras, pertenecientes a cinco géneros (*Aka*, *Cliona*, *Pione*, *Thoosa* y *Spheciospongia*). De ese conjunto de muestras, el 50.9 % estuvieron invadidas por esponjas perforadoras.

Punta de Mita

Del total de las especies, 11 fueron encontradas en Punta de Mita (**Tabla IV.1**) y una de ellas (*Pione mazatlanensis*) fue encontrada solamente en esta localidad. La frecuencia de invasión promedio desde junio de 2005 hasta septiembre de 2007 fue de 35.7 % (**Fig. 4.2**). Las especies más abundantes fueron *Cliona vermifera* (14.7%), seguida de *Cliona* sp. (5%), y *Thoosa mismalolli* y *Aka cryptica* (ambas con 4.5 %). Mientras que las especies menos abundantes fueron *P. mazatlanensis* y *Cliona californiana* (0.4 y 0.5 %, respectivamente) (**Tabla IV.1**).

Los fragmentos de coral muerto albergaron todas las especies de la localidad (11), mientras que el coral vivo anclado albergó el menor número de especies (8) (**Fig. 4.2**). Los resultados del ANOVA demostraron diferencias significativas en la frecuencia de invasión registrada en los tres sustratos (**Tabla IV.2**). En este caso, la matriz arrecifal muerta fue la más invadida, con una frecuencia de invasión promedio de 55.5 %, mientras que los fragmentos de coral muerto fueron los menos invadidos (20%) (**Fig. 4.2**).

La especificidad por algún tipo de sustrato no fue observada, pero algunas especies fueron notablemente más abundantes en alguno de los tres sustratos. *C. vermifera* fue más abundante en el coral vivo anclado (13 %), mientras que *T. mismalolli*, *C. pocillopora* y *S. incrustans* lo fueron en la matriz arrecifal muerta (9, 5.9 y 5 %, respectivamente), y *C. amplicavata*, *T. calpulli* y *P. carpenteri* lo fueron en los fragmentos de coral muerto (5, 2 y 1.9 %, respectivamente) (**Tabla IV.1**).

Isla Isabel

En esta localidad se registraron 13 especies, de las cuales, *C. mucronata*, *C. euryphylla* y *C. flavifodina* no se encontraron en Punta de Mita (**Tabla IV.1**). La frecuencia de invasión promedio fue de 57.6 % (**Fig. 4.2**). La especie más abundante fue *C. vermifera* (26.6%), seguida por *C. pocillopora* (12%) y *T. mismalolli* (11.8 %); mientras que las especies menos abundantes fueron *C. californiana* y *Cliona* sp.1 (0.9 y 0.7 respectivamente) (**Tabla IV.1**).

Nuevamente, los fragmentos de coral muerto albergaron todas las especies de la localidad (13), mientras que el coral vivo anclado y la matriz arrecifal muerta albergaron el mismo número de especies (12). Los resultados del ANOVA (**Tabla IV.2**) mostraron que

la matriz arrecifal muerta fue también el sustrato más invadido (79.7 %) respecto al promedio registrado en el coral vivo anclado y en los fragmentos de coral muerto, los cuales no mostraron diferencias entre sí (46 %) (**Fig. 4.2**). En esta localidad, la especificidad por algún tipo de sustrato fue aún menos evidente. El coral vivo anclado fue el sustrato menos invadido por las esponjas. En este caso, *C. pocillopora*, *S. incrustans* y *C. flavifodina* fueron más abundantes en la matriz arrecifal muerta (27.8, 7.3 y 6 %, respectivamente). En cambio, *T. calpulli* lo fue en los fragmentos de coral muerto (7.9 %) (**Tabla IV.1**).

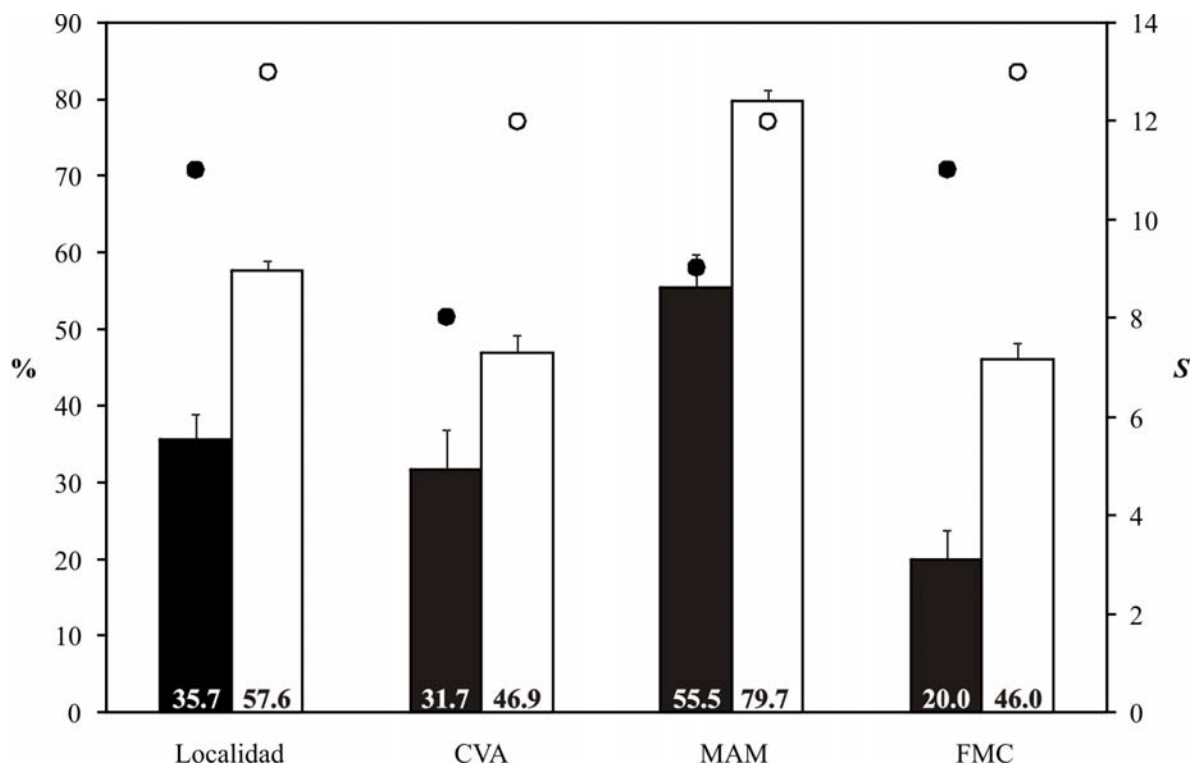


Figura 4.2. Variación de la frecuencia de invasión (% , eje Y principal) y de la riqueza de especies (*S*, eje Y secundario) por localidad (localidad), en el coral vivo anclado (CVA), la matriz arrecifal muerta (MAM) y los fragmentos de coral muerto (FCM) de Punta de Mita (barras negras) e isla Isabel (barras blancas). El error estándar se muestra como barras sobre las columnas.

Tabla IV.1. Frecuencia de invasión (%) de las esponjas perforadoras por localidad (localidad), en el coral vivo anclado (CVA), en la matriz arrecifal muerta (MAM) y en los fragmentos de coral muerto (FCM), en Punta de Mita y en la isla Isabel. El error estándar se resalta en cursivas y las especies exclusivas en negritas.

Especies	Punta de Mita						isla Isabel									
	Localidad	CVA	MAM	FCM	Localidad	CVA	MAM	FCM								
<i>A. cryptica</i>	4.5	1.1	6.93	1.87	5.33	1.70	1.33	0.66	1.3	0.2	1.45	0.43	1.21	0.37	1.33	0.38
<i>C. amplicavata</i>	2.8	0.7	0.27	0.28	2.93	1.18	5.33	1.44	3.1	0.5	0.36	0.21	3.03	0.64	5.82	1.08
<i>C. mucronata</i>	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.3	0.5	0.12	0.12	3.88	0.76	5.82	1.25
<i>C. californiana</i>	0.5	0.2	0.00	0.00	0.80	0.60	0.80	0.44	0.9	0.3	0.97	0.35	0.85	0.63	0.97	0.31
<i>C. eurypylla</i>	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.12
<i>C. flavifodina</i>	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.3	0.5	0.73	0.33	6.30	1.09	2.91	0.69
<i>C. pocillopora</i>	2.8	0.9	0.00	0.00	5.87	1.89	2.67	1.60	12.3	1.4	0.61	0.36	27.76	2.21	8.48	1.17
<i>C. spl</i>	5.0	0.9	8.00	2.18	5.07	1.24	1.87	0.98	0.7	0.2	0.36	0.21	1.45	0.43	0.36	0.21
<i>C. vermicifera</i>	14.7	1.5	13.33	2.20	27.20	3.75	3.47	1.06	26.6	1.6	30.06	2.22	37.58	2.38	12.12	1.59
<i>P. mazatlanensis</i>	0.4	0.2	0.53	0.55	0.00	0.00	0.53	0.38	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. carpenteri</i>	0.9	0.3	0.80	0.44	0.00	0.00	1.87	0.68	1.7	0.3	1.33	0.42	1.09	0.48	2.79	0.60
<i>T. mismalotti</i>	4.5	1.0	3.20	0.92	9.33	2.73	1.07	0.63	11.8	1.0	18.79	1.63	12.73	1.41	4.00	0.77
<i>T. calpulli</i>	1.0	0.3	0.00	0.00	0.80	0.44	2.13	0.68	3.3	0.5	1.09	0.54	0.85	0.34	7.88	1.02
<i>S. incrustans</i>	2.3	0.8	0.53	0.38	5.33	2.05	1.07	1.10	2.9	0.5	0.97	0.31	7.27	1.17	0.48	0.23

Diferencias entre localidades

Los resultados del ANOVA (**Tabla IV.2**) para el análisis simultáneo de los factores localidad y tipo de sustrato mostraron que existieron diferencias significativas entre la frecuencia de invasión de los sustratos de ambas localidades. La abundancia promedio de esponjas fue menor en punta de Mita respecto a la isla Isabel (57.6 vs. 35.7 %, respectivamente), sucediendo lo mismo en el coral vivo anclado (31.7 vs. 46.9 %), en la matriz arrecifal muerta (55.5 vs. 79.7 %) y en los fragmentos de coral muerto (20 vs. 46 %) (**Fig. 4.2**).

Tabla IV.2. Resumen de los resultados del ANOVA de 2 vías para el análisis de la frecuencia de invasión por cada localidad y tipo de sustrato. Factores: localidad (2 niveles: Punta de Mita e isla Isabel) y sustrato (3 niveles: coral vivo anclado, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto). *Df*, grados de libertad; MS, suma de cuadrados; F, índice de Fisher; *P*, probabilidad; ns, no significativo ($P>0.05$); s, significativo ($P<0.05$).

Fuente de variación	<i>Df</i>	MS	F	<i>P</i>
Localidad	1	14705.5	79.528	<0.005 (s)
Sustrato	2	14271.5	77.181	<0.005 (s)
Localidad*Sustrato	2	438.1	2.370	0.097 (ns)

*Variación temporal de la frecuencia de invasión**Punta de Mita*

La frecuencia de invasión por localidad aumentó a lo largo del tiempo (**Fig. 4.3**), y fue significativamente más baja durante junio y octubre de 2005, y marzo de 2006 (23-29%), respecto a los meses de agosto y noviembre de 2006 (50 y 44%, respectivamente) (**Tabla IV.3**). En ninguno de los tres sustratos se registraron variaciones significativas (interacción Época·Sustrato, **Tabla IV.3**). En el coral vivo anclado, la frecuencia de invasión osciló de 13 % (en junio de 2005) a 45% (en julio de 2006); en la matriz arrecifal muerta, la frecuencia de invasión osciló de 40% (en marzo de 2006) a 69% (en noviembre de 2006) y en los fragmentos de coral muerto, la frecuencia de invasión osciló de 10.7% (octubre de

2005) a 41% (julio de 2006).

Isla Isabel

La frecuencia de invasión por localidad mostró poca variación (**Fig. 4.3**), pues durante casi todo el estudio osciló entre 50 y 64 %, siendo en febrero de 2007 cuando se registró la frecuencia de invasión más baja (**Tabla IV.3**). De los tres sustratos, únicamente se registraron variaciones significativas en el coral vivo anclado. En este sustrato la frecuencia de invasión osciló entre 37 y 62 %, y sólo en febrero de 2007 se registró la frecuencia de invasión más baja (24 %). En la matriz arrecifal muerta, la frecuencia de invasión osciló de 72 % (marzo de 2006) a 85 % (julio de 2006). En los fragmentos de coral muerto, la frecuencia de invasión osciló de 30.7 % (mayo de 2007) a 54.7 % (octubre de 2006).

Reproducción y reclutamiento larvario

Después de 24 meses, no se encontraron indicios de reclutamiento por esponjas perforadoras en los colectores de larvas, aunque se encontraron ovocitos de *T. calpulli*, *T. mismalolli*, *C. vermifera*, *C. sp.* y *P. carpenteri* en algún momento del estudio poblacional. Un hecho interesante es que los meses en los que se registraron temperaturas bajas (23 a 29 °C), la esponja *T. calpulli* mostró la mayor incidencia de ovocitos, mientras que en las demás esponjas parecieron incrementarse en los meses en que se registraron temperaturas altas (**Tabla IV.1**).

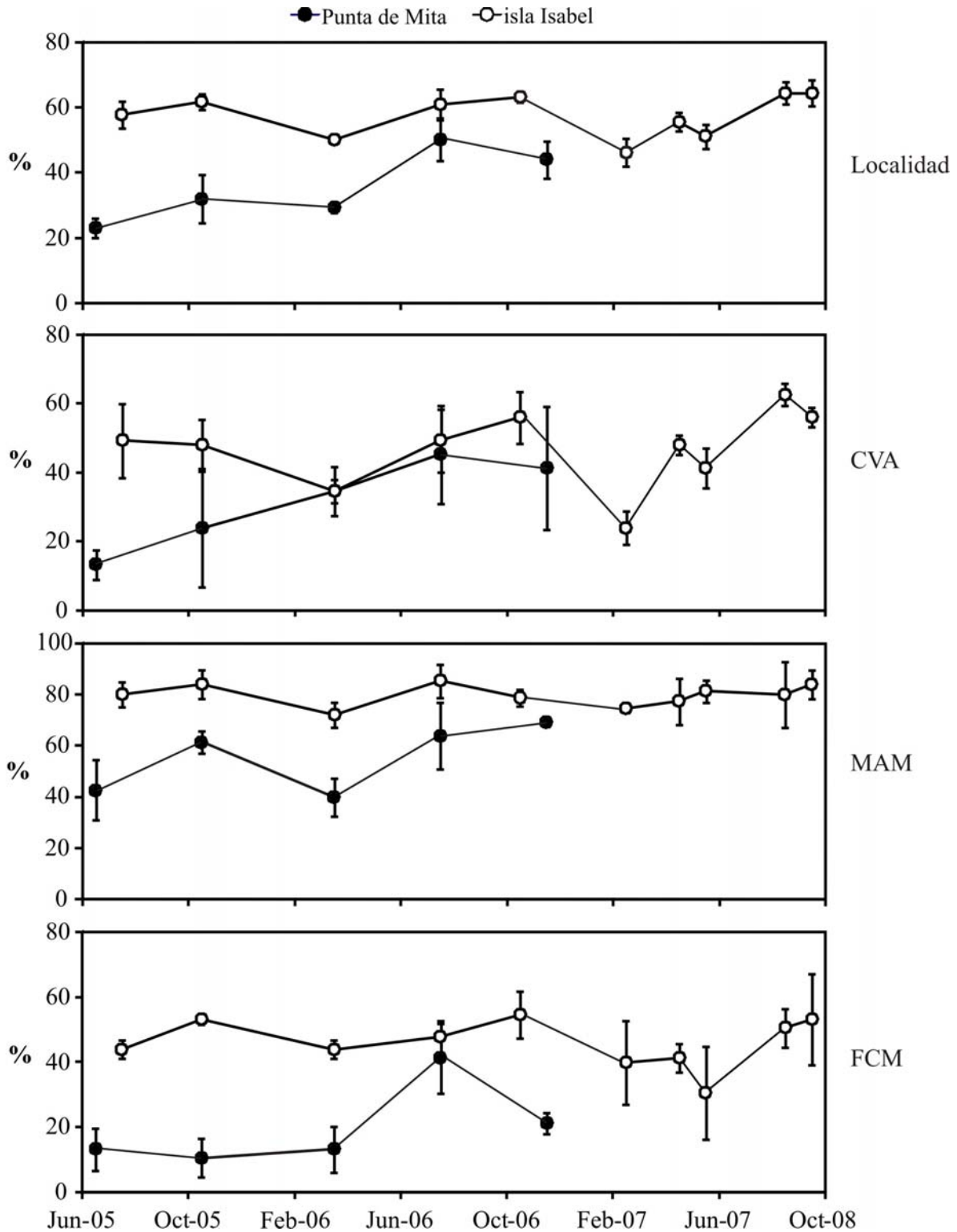


Figura 4.3. Variación temporal de la frecuencia de invasión (%) promedio por localidad (localidad) y por tipo de sustrato. CVA = coral vivo anclado; MAM = matriz arrecifal muerta y FCM = fragmentos de coral muerto). Punta de Mita círculos oscuros, e isla Isabel círculos claros. Las barras muestran el error estándar.

Tabla IV.3. Resultados del ANOVA de 2 vías para el análisis de la variación temporal de la frecuencia de invasión en las localidades de Punta de Mita y la isla Isabel. Factores: Mes de muestreo (5 niveles en Punta de Mita y 11 en la isla Isabel) y sustrato (3 niveles: coral vivo anclado, matriz arrecifal muerta y fragmentos de coral muerto). *Df*, grados de libertad; MS, suma de cuadrados; F, Índice de Fisher; *P*, probabilidad; ns, no significativo ($P > 0.05$); s, significativo ($P < 0.05$).

Fuente de variación	<i>Df</i>	MS	F	<i>P</i>
Punta de Mita				
Mes de muestreo	4	11.0809	5.5851	<0.005 (s)
Sustrato	2	4897.07	24.6828	<0.005 (s)
Mes de muestreo *Sustrato	8	203.29	1.0246	0.44 (ns)
isla Isabel				
Mes de muestreo	10	344.3	2.943	<0.005 (s)
Sustrato	2	12761.9	109.066	<0.005 (s)
Mes de muestreo *Sustrato	20	117.1	1.000	0.47 (ns)

Relación de la abundancia de las esponjas con el ambiente

El análisis de correlaciones de *Spearman* indicó correlaciones significativas entre las características ambientales y la frecuencia de invasión registrada en ambas localidades (**Tabla IV.4**). El movimiento del agua y la tasa de sedimentación/resuspensión se relacionaron negativamente con la frecuencia de invasión ($r = -0.7$), y la transparencia horizontal, y la temperatura del agua se correlacionaron positivamente ($r = 0.7$ y 0.8 , respectivamente).

Tabla IV.4. Resultados del análisis de correlaciones de Spearman entre las variables ambientales y la frecuencia de invasión promedio de (FI) registrado por localidad. *r*, valor de la correlación; s, s significativo; ns, no significativo.

	<i>r</i>	<i>p</i>
FI vs. Movimiento del agua	-0.7	<0.05 (s)
FI vs. Clorofilas	-0.5	>0.05 (ns)
FI vs. Transparencia horizontal	0.7	<0.05 (s)
FI vs. Tasa de sedimentación/resuspensión	-0.7	<0.05 (s)
FI vs. Sólidos suspendidos totales	-0.3	>0.05 (ns)
FI vs. Materia orgánica particulada	0.1	>0.05 (ns)
FI vs. Temperatura del agua	0.8	<0.005 (s)

Tabla IV.5. Presencia de ovocitos (%) en las diferentes especies de esponjas perforadoras de las localidades de Punta de Mita (filas negras) e isla Isabel (filas grises).

	Jun-05	Jul-05	Oct-05	Mar-06	Jul-06	Oct-06	Nov-06	Feb-07	Abr-07
<i>C. pocillopora</i>	0.0	nd	0.0	0.0	0.0	nd	0	nd	nd
	nd	0.0	0.0	0.0	13.8	0.0	15.4	2.9	0.0
<i>C. vernifera</i>	0.0	nd	0.0	0.0	13.6	0.0	0.0	nd	nd
	nd	0.0	0.0	0.0	7.4	5.4	3.6	0.0	0.0
<i>P. carpenteri</i>	0.0	nd	0.0	0.0	0.0	nd	0.0	nd	nd
	nd	0.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>T. misndolli</i>	0.0	nd	0.0	12.5	16.7	nd	0.0	nd	nd
	nd	0.0	3.2	0.0	6.3	0.0	11.1	4.3	0.0
<i>T. calpulli</i>	0.0	nd	0.0	0.0	0.0	nd	33.3	nd	nd
	nd	22.2	50.0	50.0	25.0	37.5	33.3	28.6	16.7

DISCUSIÓN

Diversidad y frecuencia de invasión

Las esponjas perforadoras constituyen uno de los principales componentes de las comunidades horadoras de los ecosistemas coralinos de todo el mundo (**Glynn 1991**). Particularmente, en el Pacífico Este, el interés por el estudio de este grupo se ha incrementado en años recientes, sobre todo en la costa del Pacífico mexicano (**Carballo et al. 2004, Carballo & Cruz-Barraza 2005, Bautista-Guerrero et al. 2006, Carballo et al. 2007, 2008, Nava & Carballo 2008**).

Uno de los avances más notables de estos trabajos se debe a que por primera vez, es posible realizar comparaciones de la riqueza y abundancia de las esponjas perforadoras entre diferentes comunidades coralinas del Pacífico mexicano.

De manera general, la riqueza de especies y la abundancia de las esponjas perforadoras de las comunidades coralinas de Nayarit (de 11 a 13 especies y de 35.7 a 57 %, respectivamente) fue superior a la registrada en comunidades coralinas de Oaxaca, al sur de la costa mexicana, donde solamente se han registrado un máximo de 7 especies por localidad, y una frecuencia de invasión promedio de 47 % (**Carballo et al. 2008**). Por el contrario, en comunidades de Baja California Sur, la riqueza de especies y la abundancia de estas esponjas ha mostrado ser similar a las registradas en las localidades de nuestro estudio, con un máximo de 13 especies por localidad, y una frecuencia de invasión (máxima) de 58 % (**Nava et al. en prep.**).

En una comparación global, la comunidad de esponjas perforadoras de las comunidades coralinas de Nayarit parece ser tan rica en especies como las de comunidades coralinas del Caribe (**Holmes 2000, MacGeachy 1977, Highsmith et al. 1983, MacDonald & Perry 2003**) y el indopacífico (**Venkataraman & Wafar 2005, Hutchings & Peyrot-Clausade 1988**), donde en promedio, se han registrado entre 9 y 11 especies por localidad, respectivamente. Los niveles de invasión por esponjas, no obstante, parecen ser menores en el Caribe (alrededor del 17 %), y solamente algunas localidades del Indopacífico como el arrecife Lakshadweep (45 %) y los de la isla Chagos (81 %), en el mar de la India muestran un nivel de invasión similar o superior (**Sheppard et al. 2002, Venkataraman & Wafar 2005**).

Aunque ambas localidades compartieron 10 especies, *P. mazatlanensis* fue encontrada solamente en Punta de Mita, y *C. mucronata*, *C. flavifodina* y *C. euryphylla* en la isla Isabel.

La composición de especies de esponjas de corales del Pacífico Mexicano parece enriquecerse al aumentar la latitud, pues casi todas las especies de las comunidades de Oaxaca están incluidas en las comunidades de Nayarit, y estas a su vez, están incluidas en las comunidades de Baja California Sur, donde se han registrado alrededor de 16 especies perforadoras de corales (**Carballo et al. 2008, Nava et al. en prep.**).

En ambas localidades de Nayarit, *C. vermifera* fue la especie más abundante, y en la isla Isabel, su frecuencia de invasión superó el 26 %. Esta esponja también fue muy abundante en las comunidades de Oaxaca y Baja California Sur (**Carballo et al. 2008, Nava et al. en prep.**), por lo que se puede considerar como la especie más abundante en las comunidades coralinas de todo el Pacífico Mexicano.

A diferencia del coral vivo anclado y de la matriz arrecifal muerta, en los que se registraron menos especies, los fragmentos de coral muerto albergaron el total de especies en ambas localidades (**Fig. 4.2**). Por otro lado, fue en la matriz arrecifal muerta donde se registró la mayor frecuencia de invasión en ambas localidades (**Tabla IV.2**). En un estudio parecido, **Holmes et al. (2000)** compararon la abundancia de bioerosionadores de fragmentos de coral muerto y corales masivos de arrecifes con diferente nivel de impacto por eutrofización. Entre sus resultados, encontraron las correlaciones más significativas en los arrecifes impactados, con lo que sugieren a los fragmentos de coral muerto como una herramienta no destructiva para la evaluación de la bioerosión de corales masivos en ambientes eutróficos. Los resultados de nuestro estudio coinciden y aportan más información. Además de que la composición de especies de esponjas perforadoras de los fragmentos de coral muerto coincide con la composición de la comunidad completa (**Fig. 4.2**), los registros de diversidad y abundancia realizados en estos y otros arrecifes del Pacífico mexicano (**Nava et al. en prep**) muestran la tendencia reportada por **Holmes et al. (2000)**. Lo interesante es que este patrón es igual en ecosistemas no impactados antropogénicamente.

Durante nuestro estudio, ninguna especie de esponja mostró especificidad por alguno de los sustratos. No obstante *C. vermifera* fue más abundante en el coral vivo anclado de Punta

de Mita, y *C. pocillopora* y *S. incrustans* lo fueron en la matriz arrecifal muerta en ambas localidades. *T. calpulli* lo fue en los fragmentos de coral muerto de ambas localidades (**Tabla IV.1**). La especificidad de esponjas perforadoras por diferentes sustratos coralinos no ha sido estudiada previamente. **Hartman (1956)** estudió la diferenciación de nichos en nueve esponjas perforadoras del mar Adriático y propuso que la preferencia de sustratos calcáreos (rocas, conchas y algas coralinas) era afectada fuertemente por interacciones de competencia por el sustrato, y tolerancia a las características ambientales. Encontró que *C. vermifera* no mostraba preferencias por alguno de los sustratos y era abundante en su área de distribución. En un estudio similar al nuestro, **Bautista-Guerrero (2006)** encontró diferencias en la especificidad por el sustrato entre los arrecifes de La Entrega y San Agustín, en Oaxaca. En su caso, *Cliona sp.* y *C. vermifera* fueron más abundantes en el coral vivo anclado de La Entrega y *A. cryptica* en el de San Agustín, mientras que las demás especies no mostraron diferencias de abundancia en los otros sustratos (en su caso, fueron el coral vivo suelto y los fragmentos de coral muerto).

Comparación de las comunidades de esponjas y su relación con el ambiente

Aún cuando la diversidad fue similar entre ambas localidades (11 especies en Punta de Mita y 13 en la isla Isabel), la frecuencia de invasión fue significativamente inferior en Punta de Mita respecto a la isla Isabel (**Tabla IV.2**), lo cual es interesante considerando las características ambientales de ambas localidades.

En general, se ha asumido que los ambientes enriquecidos con materia orgánica y concentraciones elevadas de nutrientes son favorables para los organismos filtradores, incluyendo los horadores (**Johannes 1975, Brock & Smith 1983, Rose & Risk 1985**). En Florida, por ejemplo, el incremento en seis veces la concentración de la materia orgánica y nutrientes ha sido relacionado con el aumento en cinco veces de la biomasa de esponjas perforadoras, lo cual condujo a la destrucción de la matriz arrecifal (**Rose & Risk 1985, Ward-Paige et al. 2005**).

Durante nuestro estudio, la concentración de materia orgánica particulada no mostró diferencias significativas entre Punta de Mita y la isla Isabel (**Tabla II.2b**), y la concentración de clorofila *a* (indicativa de la productividad primaria) fue significativamente más alta en Punta de Mita que en la isla Isabel (0.57 vs. 0.32 mg·m⁻³). En base a los niveles

de productividad primaria, se esperaría una frecuencia de invasión más alta en la localidad con más recursos de alimento para las esponjas (**Holmes et al. 2000, Rützler 2002, Ward-Paige et al. 2005**). No obstante, según los resultados del análisis de correlaciones de Spearman (**Tabla IV.4**), ninguno de los dos factores ambientales pareció guardar relación con la abundancia de esponjas perforadoras. Al parecer, ni la concentración de materia orgánica ni la productividad fueron lo suficientemente altas para promover la abundancia de esponjas en las localidades de nuestro estudio. De hecho, los niveles de productividad reportados en Punta de Mita e isla Isabel (0.6 y $0.3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, respectivamente) son mucho menores que los registrados en arrecifes eutrofizados ($1.22 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), y donde la bioerosión por esponjas perforadoras no rebasa el 5 % (**Holmes et al. 2000**).

Sin embargo, otros factores sí parecieron influir en la abundancia de las esponjas. El movimiento del agua y la tasa de sedimentación/resuspensión, por ejemplo, se relacionaron negativamente con la abundancia de esponjas ($r = -0.7$), sucediendo lo contrario con la transparencia del agua ($r = 0.7$). Esta respuesta a los factores ambientales ya ha sido registrada previamente en ambientes con altos niveles de sedimentación y turbidez, donde la abundancia de los organismos horadores ha disminuido, aún cuando la disponibilidad de alimento y nutrientes son suficientes para sostenerlos (**Tribollet et al. 2002**).

El exceso de sedimentación, como suele ocurrir en muchas comunidades bentónicas (**Carballo 2006, Carballo & Nava 2007**), pudo afectar negativamente la abundancia de las esponjas perforadoras de Punta de Mita, pues el recubrimiento del sustrato previene el asentamiento larval (**Tribollet & Golubic 2005**) y puede obstaculizar la alimentación y la respiración, provocando su muerte por asfixia (**Eggleston 1972, Hiscock 1983**). Un efecto añadido es provocado por el movimiento excesivo del agua, que provoca la resuspensión de las partículas, dañando a los organismos por abrasión mecánica (**Carballo et al. 1996, Carballo 2006, Carballo & Nava 2007**) y además propicia la fragmentación, y aún el desprendimiento completo de los individuos (**Bell & Barnes 2000**).

Otro factor muy importante que podría explicar la abundancia de esponjas perforadoras en las localidades de nuestro estudio puede ser el estado de conservación de ambas comunidades coralinas. Se conoce que fenómenos globales tales como El Niño pueden ocasionar deterioros considerables en comunidades coralinas, sobre todo en aquellas que habitan ambientes óptimos y no están adaptadas a periodos cortos de estrés (**Goreau 1998a**,

1998b, 1998c). El más documentado ha sido El Niño de 1997-98, el cual causó un aumento considerable de la temperatura superficial de los océanos tropicales del hemisferio norte y en consecuencia, el blanqueamiento y mortalidad de los corales de muchas localidades en el mundo (**Glynn 1988, Berkelmans & Oliver 1999, Goreau et al. 2000**). La mortalidad de los corales, a su vez, va acompañada del incremento de la bioerosión, pues aumenta la disponibilidad de sustrato para los erosionadores endolíticos, y el ramoneo de organismos que se alimentan de las algas que empiezan a predominar al ser desplazados los corales (**Reaka-Kudla et al. 1996, Glynn 2000, Pari et al. 2002**).

En este sentido, ambas localidades han sufrido una pérdida considerable de la cobertura de coral vivo a causa del blanqueamiento de los corales. Actualmente, Punta de Mita tiene una cobertura de coral muerto menor a la de la isla Isabel (33.6 % vs. 50 %), además de que los corales de la isla Isabel llevan mucho más tiempo bajo estas condiciones de deterioro (**Nava & Carballo 2008**). Existen referencias de una pérdida considerable de la cobertura de coral vivo de la isla Isabel desde El Niño de 1982 (información de pescadores locales), mientras que el deterioro de Punta de Mita comenzó después de El Niño de 1997-98 (**Carrquiry et al. 2001**). Junto con las características ambientales expuestas anteriormente, el tiempo que ha estado expuesta la matriz arrecifal puede considerarse también de gran importancia en la consolidación de la comunidad de los organismos horadadores (**Pari et al. 2002, Kiene & Hutchings 1994**). Tal es el caso de la isla Isabel, que muestra que aun cuando se encuentra bajo un nulo impacto por actividades antropogénicas, su comunidad coralina deteriorada permite albergar una alta diversidad de esponjas perforadoras, que además son más abundantes, comparadas con las de Punta de Mita.

Dinámica de la frecuencia de invasión y estructura de la comunidad

La frecuencia de invasión promedio registrada en Punta de Mita mostró cambios significativos durante nuestro estudio (**Tabla IV.3**), pues la abundancia registrada en los meses de Junio, y octubre de 2005 y marzo de 2006 fue la mitad de la registrada durante los meses de agosto y noviembre de 2006 (**Fig. 4.3**). No obstante, la frecuencia de invasión registrada entre los diferentes tipos de sustrato no mostró variaciones significativas. En cuanto a la isla Isabel, la abundancia de las esponjas permaneció muy constante durante este estudio, pues ni el promedio registrado por localidad ni por tipo de sustrato mostró una variación significativa (**Tabla IV.3, Fig. 4.3**).

Dado que la temperatura mostró una alta relación con la frecuencia de invasión ($r = 0.8$), este parámetro pudo tener un efecto significativo en la abundancia de estas esponjas de ambas localidades.

Aun cuando el efecto de la temperatura en el crecimiento de las esponjas perforadoras ha sido debatido (**Rützler 2002, Márquez et al. 2006**), está bien establecido que este parámetro estimula la reproducción (**Pomponi & Merit 1990, Mariani et al. 2000, 2001**).

En una comunidad de moluscos de la bahía Chesapeake, por ejemplo, **Pomponi & Merit (1990)** observaron que la esponja *Cliona truitti* comienza a producir gametos cuando la temperatura alcanza los 15 °C, en el principio de la primavera, continuando entonces el desarrollo de los gametos hasta el verano. A partir de ese momento, comienzan a aparecer nuevos individuos en las conchas de los moluscos, los cuales crecen hasta que la temperatura baja de 20 °C, después de lo cual el tejido se retrae y produciendo gémulas. Este patrón pareció afectar la abundancia de la esponja, pues la magnitud de la bioerosión aumentó después del periodo de gametogénesis. **Mariani et al. (2000)** observaron un patrón similar en la reproducción de *C. viridis* del mediterráneo, con gametogénesis cuando la temperatura rebasó los 15 °C. Al igual que en el caso anterior, la reproducción tiene lugar durante los meses de verano.

En Punta de Mita no se tienen registros de reclutamiento larval, pues no se observaron esponjas perforadoras en los colectores después de 24 meses de exposición. Sin embargo, el reclutamiento de esponjas perforadoras en sustratos experimentales puede tomar hasta 5 años (**Pari et al. 2002**). Durante nuestro estudio, se hicieron registros de esponjas perforadoras adultas con gametos desde julio de 2005 (**Tabla IV.5**), y más aún, en Punta de

Mita, la incidencia más alta del fenómeno coincidió con el periodo en los que se registraron las mayores temperaturas y la mayor abundancia de esponjas.

En la isla Isabel, aun cuando no es evidente el efecto de la temperatura en la dinámica de la frecuencia de invasión, si puede observarse en los siguientes dos aspectos: 1) la temperatura en la isla Isabel suele ser mayor que la de Punta de Mita y lo mismo sucede con la abundancia. 2) a diferencia de Punta de Mita, en la isla Isabel la reproducción fue relativamente constante durante todo el periodo de estudio, debido a que algunas especies parecen reproducirse sexualmente durante los meses cálidos (*C. pocillopora*, *C. vermifera* y *P. carpenteri*), y otras durante los fríos (como *T. calpulli*) (**Tabla IV.5**).

Capítulo 5

IMPORTANCIA DE LA FRAGMENTACIÓN EN LA DISPERSIÓN DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS DE LA ISLA ISABEL

RESUMEN

La dispersión en los organismos vivos es un mecanismo mediante el cual los organismos extienden su distribución, para buscar nuevos espacios ó para completar su ciclo de vida. En las comunidades bentónicas sésiles, este fenómeno se lleva a cabo durante sus primeros estadios de vida, o bien durante su fase adulta. Este estudio examinó la capacidad de las esponjas perforadoras de la isla Isabel para invadir colonias vivas mediante el transporte de fragmentos de coral previamente invadidos. Se estudió la incidencia natural de este fenómeno examinando la presencia de fragmentos de coral en colonias de corales de *Pocillopora* sp., y se estudió la influencia del tamaño de estas colonias y la frecuencia de invasión por esponjas perforadoras en estos fragmentos. También se estudió la capacidad de los fragmentos para permanecer en las colonias y la capacidad de tres esponjas perforadoras para invadir las colonias mediante fragmentos fusionados a sus ramas vivas y a porciones del esqueleto expuesto. Finalmente, se estudió la relación entre la frecuencia de invasión en los corales de la localidad y los fragmentos atrapados en las colonias. Los resultados mostraron que las colonias son trampas efectivas que capturan fragmentos, y en promedio, este fenómeno fue registrado hasta en un 80 % de las colonias. A su vez, un porcentaje significativo de los fragmentos (41 %) transportó esponjas perforadoras hasta las colonias, registrándose hasta 11 especies, de las cuales, dos de las más abundantes, fueron *C. pocillopora* (25 %) y *C. vermifera* (15 %). Fue demostrado experimentalmente que en un periodo de al menos tres meses, un porcentaje importante de los fragmentos atrapados en las colonias eran fusionados al esqueleto de los corales (51 %). Sin embargo, transplantando fragmentos de corales invadidos sobre ramas de colonias sanas se pudo comprobar que durante esta fusión, el tejido vivo de los corales cubría los fragmentos, asfixiando a las esponjas, lo cual sugirió que este mecanismo no es efectivo en la invasión de las colonias. Por otro lado, esto quedó demostrado al observar que la frecuencia de invasión en las colonias vivas no mostró ninguna correlación con la frecuencia de invasión en los fragmentos. No obstante, la presencia de ovocitos en las esponjas que invadían los fragmentos sugirió que las esponjas los aprovechan para acercar sus larvas hasta las colonias, favoreciendo la invasión de las larvas, las cuales, por sí solas, tienen una capacidad muy baja de desplazamiento.

INTRODUCCIÓN

La dispersión en los organismos vivos es definida como el movimiento que ocasiona su cambio de ubicación, ya sea para completar su ciclo de vida, o para conseguir nuevos espacios con baja o ninguna presión por competencia (**Platnick 1976**).

En las comunidades bentónicas sésiles, es común que las especies tengan una capacidad limitada para dispersar su descendencia (**Margalef 1982**), y muchas aprovechan agentes externos que aumentan su capacidad para desplazarse sobre grandes distancias. En estos ambientes, las corrientes actúan como un transporte efectivo que traslada gametos, larvas y propágulos producidos asexualmente (**Thorson 1950**).

En el caso de las esponjas perforadoras, se sabe que la dispersión puede iniciar mediante la liberación de huevos o larvas producidas de forma sexual (**Warburton 1958, Pomponi & Merit 1990, Mariani et al. 2000 y Mariani et al. 2001**), o mediante la propagación asexual de fragmentos (**Tunncliffe 1979, Schönberg & Wilkinson 2001, López-Victoria & Zea 2005**). Cuando ambos mecanismos de reproducción se asocian, la capacidad de dispersión puede incrementarse, tal como ha sido sugerido en otros grupos de esponjas (**Maldonado & Uriz 1999**).

En ecosistemas coralinos como los del Pacífico mexicano, las esponjas perforadoras son de vida críptica. Esto significa que la fragmentación de las mismas suele ocurrir cuando el oleaje o la turbulencia del agua es lo suficientemente fuerte para fragmentar el coral donde estas habitan, tal como pasa en las zonas de rompiente de los arrecifes coralinos (**Tunncliffe 1981, Edmuns & Witman 1991**).

El establecimiento posterior de las esponjas perforadoras se lleva al cabo en sustratos calcáreos, que incluyen la base de las colonias de coral (**Goreau & Hartman 1963, MacGeachy 1977, Pari et al. 2002**), y el esqueleto adyacente a la parte viva de la colonia (**López-Victoria & Zea 2005, Schönberg & Wilkinson 2001**). Otro sustrato potencial son las conchas de los moluscos (**Grant 1826, Thomas 1979, Stefaniak et al. 2005**). Una vez establecidas, las esponjas perforan el sustrato colonizando los nuevos espacios creados (**Neumann 1966, Fütterer 1974, Rützler 1975, Warburton 1958**). La consecuencia de esta actividad es el debilitamiento estructural del sustrato, que a mediano plazo es fragmentado y removido nuevamente, durante periodos de oleaje intenso (**Ginsburg 1957**,

Goreau & Hartman 1963, Tunnicliffe 1979, López-Victoria & Zea 2005). Una vez que un fragmento invadido se desprende de su sitio, y es transportado hasta otra localidad donde la esponja coloniza nuevos sustratos, vuelve a comenzar el ciclo.

En ecosistemas coralinos como los del Caribe, se ha comprobado que un número significativo de esponjas transportadas por fragmentos de coral puede establecerse en colonias ramificadas del género *Acropora* (**Tunnicliffe 1979, López-Victoria & Zea 2005**). No obstante, a pesar de que la capacidad de algunas esponjas para invadir corales mediante este mecanismo, aun no hay antecedentes que indiquen la importancia de este fenómeno en la dinámica poblacional de las esponjas que viven en las comunidades coralinas.

La comunidad coralina de la isla Isabel está dominada por corales ramificados del género *Pocillopora*, los cuales se fragmentan continuamente de forma natural. Hasta la fecha, durante los muestreos de dinámica poblacional se han encontrado 14 especies de esponjas perforadoras, y se han observado muchas de ellas presentes en estos fragmentos ($46 \% \pm 2.2 \%$) durante muestreos preliminares. El objetivo principal de este trabajo es estudiar la importancia de la fragmentación de las esponjas perforadoras en su dinámica poblacional. Se hace también un estudio experimental con algunas de las esponjas más importantes de la isla Isabel para investigar su capacidad de invasión mediante el asentamiento de fragmentos de esponjas sobre colonias vivas del coral *Pocillopora verrucosa*.

HIPÓTESIS

La dispersión de esponjas perforadoras mediante fragmentación de corales previamente invadidos ha mostrado ser importante en algunas poblaciones de esponjas del Caribe, sobre todo en localidades donde predominan corales ramificados como *Acropora sp.* (**Tunnicliffe 1979, López-Victoria & Zea 2005**). La comunidad coralina de la isla Isabel es dominada por especies de corales ramificados, y se ha observado la presencia de esponjas perforadoras en fragmentos desprendidos de estos corales, por lo cual se espera que en esta localidad, este fenómeno sea muy importante en la dinámica poblacional de las especies de estas esponjas.

OBJETIVOS

Estudiar la capacidad de dispersión por fragmentación de las esponjas perforadoras en la comunidad coralina de la isla Isabel.

Como objetivos específicos:

1. - Estudiar la frecuencia con que los fragmentos de coral son atrapados entre las ramas del coral *Pocillopora verrucosa*.

2. Comprobar si el tamaño de las colonias influye en la cantidad y el tamaño de los fragmentos.

3.- Cuantificar la frecuencia de invasión de esponjas perforadoras en los fragmentos de coral y en conchas de moluscos habitadas por cangrejos hermitaños.

4.- Determinar el tiempo de retención de los fragmentos en las colonias.

5.- Determinar si los fragmentos de coral invadidos por tres de las esponjas perforadoras más abundantes de la isla Isabel invaden nuevas colonias de *Pocillopora verrucosa*.

6.- Determinar la importancia de la dispersión por fragmentación en la dinámica de la comunidad de las esponjas perforadoras de la isla Isabel.

METODOLOGÍA

Variación temporal del número de fragmentos atrapados en las colonias

Inicialmente, se realizaron muestreos preliminares en la isla Isabel para cuantificar la frecuencia con que las colonias de *Pocillopora verrucosa* retenían fragmentos entre sus ramas. Para esto se eligieron aleatoriamente 75 colonias y se registró la proporción de estas colonias (%) con al menos un fragmento.

Posteriormente, se eligieron 25 colonias al azar de *P. verrucosa* cuya periferia varió entre 50 y 250 cm. Se midió la abertura entre las ramas de cada colonia, y se marcaron individualmente con una etiqueta clavada en el sustrato adyacente a cada una. A continuación, le fueron extraídos todos los fragmentos de corales atrapados entre sus ramas, los cuales fueron embolsados separadamente, y fijados en formaldehído al 4%. En el laboratorio, los fragmentos se secaron, se pesaron y luego se calculó el volumen de cada uno de ellos.

Este muestreo se realizó en octubre y noviembre de 2007, y mayo de 2008, para registrar la variación temporal del número de fragmentos atrapados en las colonias (n), el peso de cada uno (g), y su volumen (cm³).

De esta manera, se estudió la relación entre el número de fragmentos (n), su peso (g) y su volumen (cm³), con el tamaño de las colonias, que es interpretado como el área de asentamiento de los fragmentos (cm), y con la abertura de sus ramas (cm).

Permanencia de los fragmentos en las colonias

30 colonias del coral *Pocillopora verrucosa* fueron marcadas con una etiqueta de plástico y a cada una se le introdujo un fragmento de coral de dimensiones similares a los encontrados en las colonias (~ 8 cm³). Después de tres meses se cuantificó el porcentaje de fragmentos que aún permanecieron en las colonias, expresados como la proporción de los 30 fragmentos, considerados como el 100 %.

Capacidad de invasión de C. vermifera, T. mismalolli y C. sp.

La capacidad de las esponjas *C. vermifera*, *T. mismalolli* y *C. sp.* para colonizar nuevas colonias de coral, fue estudiada mediante el trasplante de fragmentos de coral con cada una de estas especies sobre colonias vivas de *Pocillopora verrucosa* (**Fig. 5.1**).

El objetivo fue someter a las esponjas a dos situaciones que pueden ocurrir cuando el fragmento de coral que las transporta se establece sobre una colonia viva. Este experimento se llevó a cabo en 45 colonias de coral sin indicios de invasión por esponjas. Cada colonia se expuso a la invasión bajo los dos tratamientos que se describen a continuación. El experimento se replicó 15 veces con las tres especies de esponja, por lo que fueron empleados 30 fragmentos de coral invadidos por cada especie de esponja.

1. En el primer tratamiento, se sujetó un fragmento con esponja a una rama de coral vivo con una brida de plástico, poniendo a la esponja en contacto directo con el tejido del coral.
2. En el segundo tratamiento, se rompió una rama de la misma colonia, y sobre el carbonato expuesto se fijó otro fragmento con la misma especie de esponja.

Después de 6 meses, se extrajo cada rama de coral junto con su fragmento y se conservaron en formol al 4 % hasta su procesamiento en el laboratorio. Para cada una de las especies fueron registrados los siguientes datos:

1. El % de fragmentos de los cuales la esponja logró invadir las ramas del coral.
2. El % de fragmentos de los cuales la esponja no logró invadir al coral pero aún vivía dentro del fragmento transplantado.
3. El % de fragmentos de los cuales la esponja no invadió al coral pues no logró sobrevivir al tratamiento.

*Relación entre la frecuencia de invasión en los fragmentos y la frecuencia de invasión de las colonias del coral *Pocillopora verrucosa**

Para ver la relación entre la frecuencia de invasión en los fragmentos atrapados en las colonias con la frecuencia de invasión en el coral vivo anclado, en los fragmentos de coral muerto, en la matriz arrecifal muerta, y por localidad (considerando los tres sustratos juntos), se utilizó el análisis no paramétrico de correlaciones de *Spearman*.

La frecuencia de invasión en los fragmentos atrapados en las colonias, y la frecuencia de las especies encontradas en estos, fue obtenida en los muestreos realizados desde marzo de 2006 hasta agosto de 2007. El segundo conjunto de datos provino de los muestreos de dinámica poblacional realizados en los mismos periodos, donde se registró la frecuencia de invasión en el coral vivo anclado, en la matriz arrecifal muerta y en los fragmentos de coral muerto, así como la frecuencia de invasión de las especies encontradas en estos.

RESULTADOS

Dispersión de las esponjas mediante fragmentos

Los estudios preliminares indicaron que un porcentaje alto de las colonias (hasta un 80 %) tenían fragmentos atrapados entre sus ramas.

El número, el peso y el volumen de los fragmentos recolectados en las colonias marcadas mostraron una tendencia unimodal, que además varió a lo largo del periodo de estudio (**Fig. 5.2**). La cantidad de fragmentos por colonia observada durante los meses de septiembre y noviembre, fue mayor en las colonias cuyo tamaño osciló entre los 100 y 150 cm (hasta 17 y 21 fragmentos respectivamente), mientras que en el mes de mayo, los registros más altos fueron observados en las colonias de más de 150 cm (hasta 12 fragmentos por colonia) (**Fig. 5.2A**).

El peso de los fragmentos registrado en septiembre fue mayor en las colonias de tamaño entre los 100 y los 150 cm (hasta 23.5 g). En noviembre, en cambio, el peso mostró una tendencia a ser mayor en las colonias con tamaños entre los 75 y los 150 cm (hasta 16.2 g), mientras que en mayo los registros más altos fueron observados en las colonias de más de 150 cm (hasta 14.5 g) (**Fig. 5.2B**).

El volumen de los fragmentos registrado en septiembre fue mayor en las colonias cuyo tamaño osciló entre los 75 y los 150 cm (hasta 10 cm³). En noviembre, los fragmentos nuevamente mostraron una tendencia a ser más voluminosos en las colonias con tamaños entre los 75 y los 150 cm (hasta 10 cm³), y en mayo, los fragmentos más voluminosos se registraron en las colonias con tamaños entre los 130 y los 250 cm (**Fig. 5.2C**).

La proporción de fragmentos con esponjas varió desde 22.2 hasta 69.2 % (41 ± 5.6 %) (**Fig. 5.3A**) y la riqueza de especies de esponjas en los fragmentos alcanzó las 11 especies durante el presente estudio (**Tabla V.1**). En los fragmentos de coral, las especies más abundantes fueron *C. pocillopora* (9.2 ± 2.4 %), *C. vermifera* (8.8 ± 2 %), *T. mismalolli* (6.9 ± 2.1 %) y *C. amplicavata* (4.5 ± 1.4 %) (**Tabla V.1**).

Al término de tres meses, el 53.3% de los fragmentos fijados artificialmente en las ramas de las colonias se fusionaron con las colonias (**Fig. 5.3b**). Sin embargo, la invasión

prosperó únicamente con *C. vermifera* (**Fig. 5.1C**), y esta tuvo mayor éxito sobre el la superficie de las ramas rotas que sobre tejido vivo del coral (65.7 y 25.3%, respectivamente). Las esponjas *T. mismalolli* y *Cliona* sp. no invadieron las colonias bajo ninguno de los dos tratamientos (**Fig. 5.3b**). Aunque al final del experimento todas las esponjas siguieron vivas, su tejido se encontraba retraído dentro de los fragmentos transplantados, mostrándose alejado de la superficie de contacto (**Fig. 5.1D**).

La frecuencia de invasión por esponjas en los fragmentos no mostró ninguna relación significativa con la frecuencia de invasión de la localidad, y a excepción de las demás especies, *C. pocillopora* fue la única cuya frecuencia de invasión en los fragmentos se correlacionó positivamente con su frecuencia de invasión registrada en la localidad ($r = 0.9$ $p < 0.005$) (**Fig. 5.3c**).

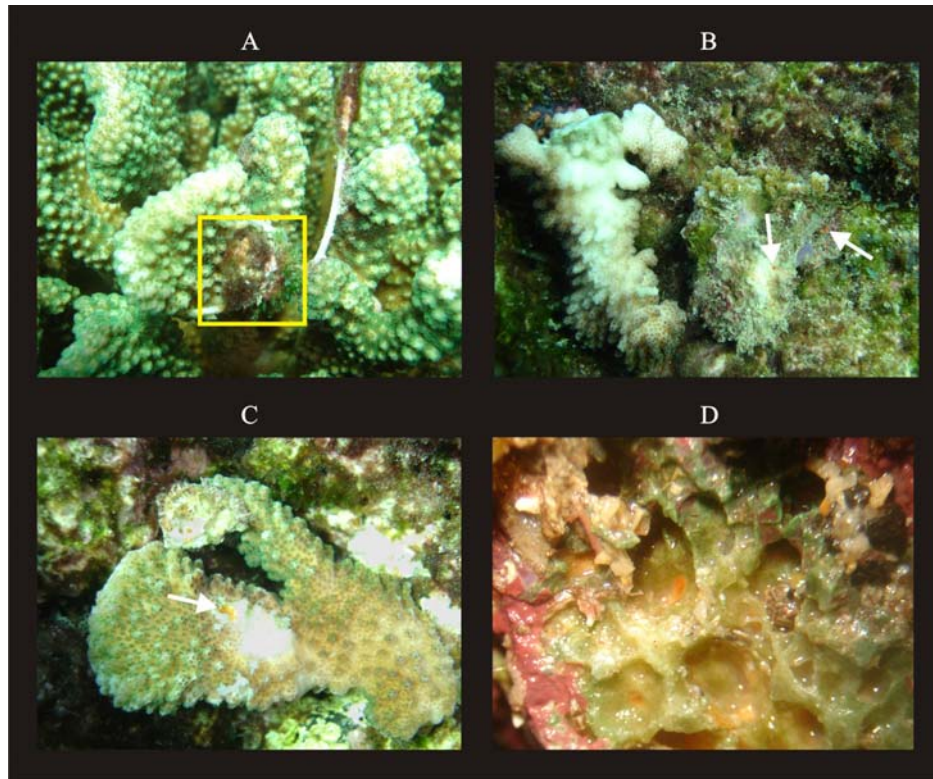


Figura 5.1. Experimento de trasplante de los fragmentos invadidos por esponjas perforadoras. A) Fragmento sujeto a una rama del coral *Pocillopora verrucosa* (resaltado en el recuadro). B) Rama de coral sin rastros de invasión al final del experimento (las flechas señalan las papilas aun presentes en el fragmento transplantado). C) Rama del coral invadida por la esponja *Cliona vermifera* (la flecha señala la cámara excavada en la rama del coral). D) Acercamiento de un fragmento en el que la esponja se retrajo tras estar tres meses en contacto con una rama sana del coral.

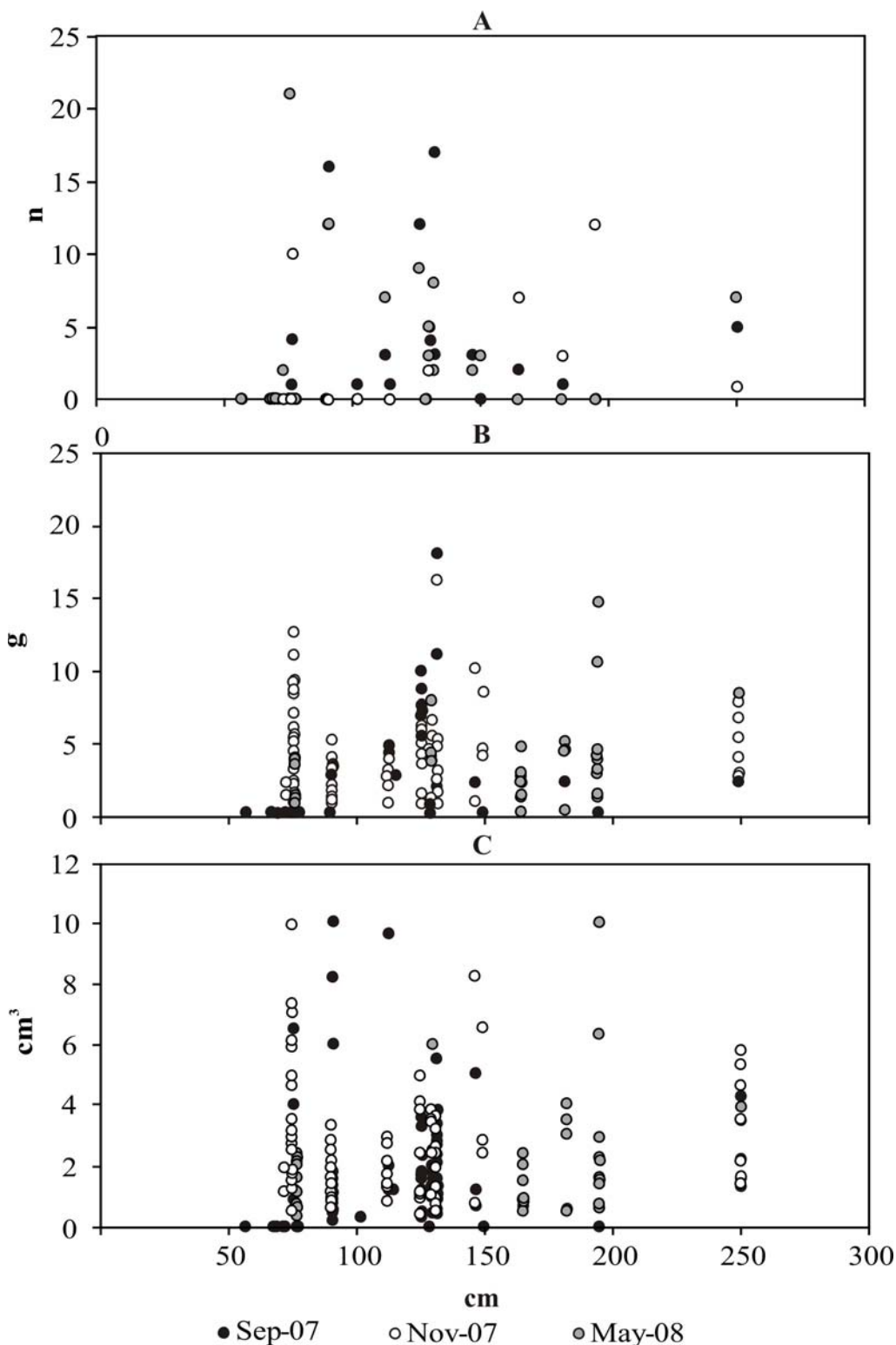


Figura 5.2. Variación temporal de la relación del perímetro (cm) de los corales de *Pocillopora verrucosa* con A) el número (n), B) el peso (g) y C) el volumen (cm³) de los fragmentos atrapados entre las ramas de las colonias durante septiembre (círculos negros) y noviembre (círculos claros) de 2007.

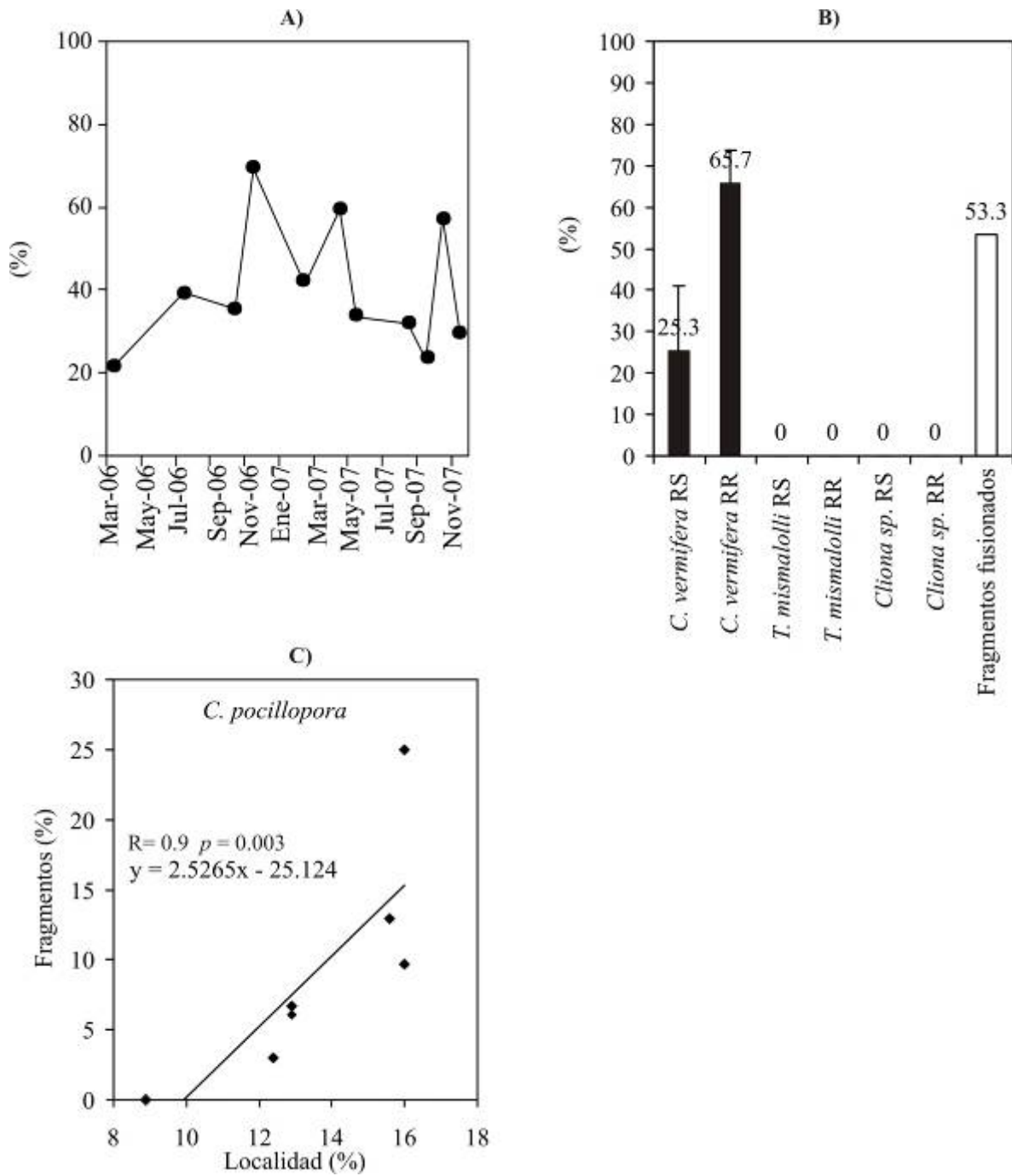


Figura 5.3. A) Variación temporal de los fragmentos infectados por esponjas. B) Porcentaje de los transplantes cuyas esponjas lograron penetrar las ramas intactas (RS) y las ramas rotas (RR) del coral *Pocillopora sp.* (columnas oscuras), y porcentaje de fragmentos fusionados en los corales (columna blanca). C) Relación entre la frecuencia de invasión de la esponja *C. pocillopora* en la localidad (eje X) y en los fragmentos (eje Y). Se muestra el valor de la correlación de spearman y su ecuación.

Tabla V.1. Frecuencia relativa de las especies de esponjas perforadoras presentes en los fragmentos de coral recolectados en las colonias de Pocillopora sp. en cada uno de los meses de muestreo.

Especies	Mar 2006	Jul 2006	Oct 2006	Nov 2006	Feb 2007	Abr 2007	May 2007	Ago 2007	Sep 2007	Oct 2007
<i>A. cryptica</i>	2.8	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	0.00	2.7	0.00	2.67
<i>C. vermifera</i>	2.8	6.1	0.0	12.9	11.8	6.3	15.2	12.0	3.85	17.33
<i>C. amplificavata</i>	0.0	3.0	9.7	11.1	5.9	0.0	3.03	0.0	5.13	6.67
<i>C. mucronata</i>	0.0	3.0	3.2	0.0	0.0	3.1	6.06	0.0	1.28	4.00
<i>C. pocillopora</i>	11.1	6.1	12.9	9.7	0.0	25.0	3.03	6.7	6.41	10.67
<i>T. calpuli</i>	5.6	6.1	3.2	6.5	0.0	6.3	3.03	1.3	0.00	5.33
<i>T. mismalolli</i>	0.0	12.1	3.2	16.1	11.8	9.4	0.00	9.3	0.00	6.67
<i>Cliona sp.</i>	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	0.0	0.00	0.0	0.00	0.00
<i>C. flavifodina</i>	0.0	0.0	0.0	3.2	11.8	0.0	3.03	1.3	3.85	1.33
<i>P. carpenteri</i>	0.0	0.0	0.0	6.5	0.0	0.0	0.00	2.7	1.28	1.33
<i>S. In crustans</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.4	0.00	0.0	1.28	1.33

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio mostraron que el transporte de las esponjas perforadoras mediante fragmentos de coral es un fenómeno posible en la isla Isabel. Las colonias de *P. verrucosa* son trampas que atrapan fragmentos de coral entre sus ramas, pues hasta un 80 % de las colonias examinadas albergaron fragmentos. En los ecosistemas acuáticos, la turbulencia del agua tiene una gran relevancia en el movimiento de materiales y organismos (Cowen *et al.* 2000, Ogston *et al.* 2004). En la isla Isabel, este factor parece influir en el tamaño de los fragmentos, y en el tamaño de las colonias donde estos pueden arribar y más aún, acumularse. Durante los meses de septiembre y noviembre, en los cuales todavía inciden oleajes intensos generados por las tormentas, los fragmentos fueron más abundantes y grandes en las colonias chicas (de menos de 30 cm de altura), si bien estos estuvieron presentes en todas las colonias. En mayo de 2008, en cambio, el bajo nivel de turbulencia pudo haber permitido la entrada y salida de los fragmentos de las colonias chicas, mientras que en las colonias grandes (de alrededor de 60 cm de altura), pudo no ser suficiente para extraer los fragmentos. Esto podría haber permitido la acumulación de fragmentos en las colonias más grandes, sobre todo de los fragmentos más grandes y pesados (Fig. 5.2).

El transporte de esponjas perforadoras hasta los corales mediante fragmentos fue corroborado durante este estudio, pues en promedio, el 41 % de los fragmentos atrapados en las colonias estaban invadidos por esponjas perforadoras (Fig. 5.3A), y en total, fueron registradas hasta 11 especies. *Cliona pocillopora* y *C. vermifera* fueron dos de las especies más abundantes en los fragmentos (25 y 15 %, respectivamente) (Tabla V.1).

De manera experimental, se demostró que los fragmentos de coral (el 51%) son fusionados a las ramas de las colonias si permanecen en contacto con estas por lo menos durante tres meses, tiempo suficiente para que los corales los cubran con tejido y depositen sobre ellos más carbonato de calcio (Fig. 5.3B). Esta alta capacidad de crecimiento es cercana la reportada por Guzman (1991), quien en un periodo de 5 meses observó la fusión de fragmentos de corales pocilopóridos a la matriz arrecifal durante un experimento de restauración. En el presente estudio, el hecho que los fragmentos invadidos se pudieran fusionar con el esqueleto de las colonias, haría esperar entonces que en poco tiempo las esponjas perforadoras pudieran invadir los corales.

No obstante, de las tres especies sometidas al experimento de invasión por trasplantes, solamente *C. vermifera* fue capaz de infectar al coral (hasta en un 65.7 %), si bien el éxito de la invasión pudo ser significativamente mayor cuando la esponja se mantuvo en contacto directo con la superficie expuesta del esqueleto de la colonia (**Fig. 5.3b**).

La invasión mediante fragmentos de coral ha sido descrita en *Cliona tenuis* en el Caribe (Islas del Rosario, Colombia) (**López-Victoria & Zea 2005**). En un experimento practicado con esta especie, el 26 % de estas esponjas pudieron invadir los corales mediante crecimiento lateral desde fragmentos de coral asentados sobre las colonias vivas. Aún cuando la esponja no pareció ser resistente a las defensas de los corales, esta pudo perforar el soporte basal de los pólipos desde abajo para eliminarlos, lo cual le permitió desplazar el tejido vivo de la colonia a una velocidad de 4.3 cm·año (**López-Victoria et al. 2006**). En Australia, la esponja *Cliona orientalis* ha mostrado una alta capacidad para invadir colonias vivas, aún mediante contacto directo con el tejido vivo de los corales (**Schönberg & Wilkinson 2001**). Si bien esta capacidad es variable entre diferentes especies de corales, en ese estudio se registró una supervivencia de hasta 92 % después de tres meses de contacto entre la esponja y la superficie de colonias de coral vivas.

La esponja *C. vermifera* de la isla Isabel no mostró esta capacidad, e invadió más rápidamente la superficie del esqueleto expuesta, mientras que en la superficie viva de la colonia, las esponjas se retrajeron dentro de los fragmentos. Si bien un porcentaje menor de estas esponjas logró la invasión, probablemente esto fue a causa del sofocamiento de los pólipos bajo el trasplante (**Schönberg & Wilkinson 2001**), pues en todos los casos, el tejido del coral no sobrevivió bajo el área cubierta por este.

En su estudio experimental, **Schönberg & Wilkinson (2001)** registraron que la esponja *Cliona orientalis* era capaz de establecerse sobre coral muerto en pocas semanas y sobre colonias vivas en menos de tres meses. No obstante, durante el presente estudio, las esponjas *T. mismalolli* y *C. sp* fueron incapaces de hacer contacto con el esqueleto de las colonias, aún en la superficie expuesta de las ramas rotas y tras haber estado en contacto durante 6 meses. Aún cuando estas esponjas no perecieron durante el experimento, se mantuvieron alejadas de la superficie de contacto, lo cual resultó en la pérdida del tejido coanosómico de las cámaras cercanas a esta zona. Esto podría significar una eliminación

total de las esponjas por sofocamiento, una vez que los corales recubriesen los fragmentos completamente.

La frecuencia de invasión por esponjas en los fragmentos recolectados en las colonias no se correlacionó con la frecuencia de invasión en la matriz arrecifal muerta, en las colonias vivas ancladas, ni en los fragmentos de coral muerto, lo cual indica que este mecanismo de dispersión no explica por sí solo la dinámica poblacional de las esponjas perforadoras de la isla Isabel. No obstante, si se encontró una alta correlación entre la frecuencia de invasión de *C. pocillopora* en los fragmentos y en la matriz arrecifal (**Fig. 5.4C**). Dado que durante el presente estudio esta especie fue la más abundante en los fragmentos atrapados en las colonias (**Tabla V.1**), podría esperarse que esta sea su principal vía para invadir los corales de la isla Isabel. No obstante, es necesario estudiar más en detalle a esta especie para determinar si este mecanismo de dispersión es determinante en su dinámica poblacional.

La invasión de colonias de coral mediante el asentamiento de fragmentos de corales invadidos previamente, ha sido citada como un mecanismo de dispersión que favorece la abundancia de esponjas perforadoras (**Tunncliffe 1979, López-Victoria et al. 2005**). Sin embargo, los presentes resultados sugieren que la dispersión de las esponjas perforadoras en la isla Isabel podría ser afectada también otros mecanismos como es la liberación de larvas (**Zilberberg et al. 2006**). Esta afirmación se basa en la observación de ovocitos en algunas de las esponjas que invadían los fragmentos.

La capacidad de reproducción sexual en fragmentos de esponjas ha sido observada previamente, tal es el caso de la esponja no perforadora *Scopalina lophyropoda* (**Maldonado & Uriz 1999**). Como resultado de la combinación de la fragmentación asexual, y la reproducción sexual, la esponja maximizó considerablemente su capacidad de dispersión. Este hecho sugiere que aún cuando las esponjas que habitan los fragmentos no puedan establecerse en las colonias, los fragmentos si pueden actuar como un transporte de larvas. Dado que las esponjas perforadoras se caracterizan por producir larvas de poca capacidad para dispersarse nadando (**Mariani et al. 2000**), al ser acercadas a su recurso de hábitat por los fragmentos, las larvas pueden incrementar su supervivencia y la posibilidad de establecerse en los corales.

Capítulo 6

DETERMINACIÓN DE LA TASA DE BIOEROSIÓN DE LAS ESPONJAS PERFORADORAS *CLIONA VERMIFERA* Y *CLIONA FLAVIFODINA*

RESUMEN

La bioerosión por esponjas tiene un papel muy importante en los ecosistemas coralinos del todo el mundo. De manera general, se asume que influye en la morfología de los arrecifes coralinos, y genera una cantidad importante de sedimentos. Durante mayo de 2007, fue estudiada la capacidad de disolución de carbonato y de producción de sedimentos de las esponjas perforadoras *Cliona vermifera* y *C. flavifodina*. Ambas especies mostraron tasas similares de disolución de carbonato (1.2 ± 0.4 y 0.5 ± 0.2 kg CaCO_3 m^{-2} año^{-1}) y de producción de sedimentos (3.3 ± 0.6 y 4.6 ± 0.5 kg CaCO_3 m^{-2} año^{-1}), resultando en una tasa de bioerosión promedio de 4.5 ± 0.9 y 5.1 ± 0.5 kg CaCO_3 m^{-2} año^{-1} , respectivamente. Esas tasas de bioerosión son próximas a los registros previos de calcificación de corales en la misma unidad de área, lo cual sugiere que por sí sola, la bioerosión por esponjas puede promover el desequilibrio en la relación entre acreción/erosión arrecifal en localidades donde la matriz arrecifal está fuertemente invadida por esponjas perforadoras. La proporción de material disuelto por *C. vermifera* y *C. flavifodina* (27 y 10.2 %, respectivamente) confirma que la disolución química juega un papel importante en la bioerosión de las esponjas perforadoras y en el ciclo del carbonato de los arrecifes coralinos.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento y la perdurabilidad de los arrecifes coralinos es resultado del equilibrio entre el depósito y la erosión del basamento coralino (**Hutchings 1986**). Una parte significativa del proceso de erosión es de naturaleza biológica y es llamada bioerosión (**Neumann 1966**). En los arrecifes coralinos, la bioerosión es generada por una gran diversidad de organismos, pero comúnmente, el grupo dominante en los arrecifes coralinos son las esponjas perforadoras (**MacGeachy & Stearn 1976, Hudson 1977**). La actividad perforadora de estas esponjas junto con otros bioerosionadores puede debilitar el arrecife, causando el desprendimiento de porciones significativas del basamento, especialmente durante el embate causado por el oleaje (**Stearn & Scoffin 1977, MacDonald & Perry 2003**). En algunas zonas del Caribe, las esponjas perforadoras han sido consideradas como las responsables de destrucciones importantes de arrecifes coralinos (**Rose & Risk 1985, Ward-Paige et al. 2005**). Mientras la esponja penetra el coral, el sustrato es destruido gradualmente mediante la excavación de un extensivo sistema de cavidades y túneles. Esas excavaciones son producidas mediante el desprendimiento del sustrato, en forma de pequeñas partículas de forma lenticular de 15 a 100 μm de diámetro. Estas partículas son expelidas fuera del sustrato mediante el sistema acuífero de la esponja (**Rützler & Rieger 1973**). Las esponjas pueden remover grandes cantidades de material calcáreo del basamento arrecifal mediante la producción de estas partículas (más de 22 kg de CaCO_3 por metro cuadrado en un año), generando con ello más del 40 % del sedimento depositado en algunos ecosistemas arrecifales (**Neumann 1966, Rützler & Rieger 1973, Fütterer 1974, Rützler 1975**).

Adicionalmente, las esponjas perforadoras son capaces de disolver una parte del sustrato calcáreo durante el proceso de bioerosión (bioerosión química) (**Rützler & Rieger 1973, Pomponi 1977**). Tradicionalmente, ha sido considerado que la cantidad de material disuelto químicamente es mínima comparada con el material removido mecánicamente (**Rützler & Rieger 1973, Rützler 1975, Acker & Risk 1985**). No obstante, recientemente ha sido demostrado que la esponja perforadora *Pione cf. vastifica* (**Hancock 1849**) disuelve tres partes de CaCO_3 por cada parte de CaCO_3 removida mecánicamente, sugiriendo que la producción de material particulado representa solamente una pequeña fracción de la

capacidad de bioerosión de estas esponjas (**Zundlevich et al. 2007**).

Las comunidades coralinas del Pacífico este se distribuyen entre los 30° N y los 5° S (**Glynn & Ault 2000**), y la costa Pacífica mexicana abarca el 46 % de su distribución total. El presente estudio fue realizado en la isla Isabel, que alberga una comunidad coralina típica del Pacífico este, formada principalmente por corales del género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla 1993).

Este trabajo tiene los siguientes objetivos: 1) Cuantificar la tasa de disolución de carbonato de *Cliona vermifera* **Hancock, 1867** y *Cliona flavifodina* **Rützler, 1974**, dos de las esponjas perforadoras más abundantes y más ampliamente distribuidas del Pacífico este. Este estudio es especialmente importante para validar y generalizar los resultados previos obtenidos del estudio de **Zundlevich et al. 2007** hecho con *Pione cf. vastifica*, lo cual permitirá establecer una predicción confiable sobre la importancia real de las esponjas perforadoras en ambientes arrecifales. 2) Cuantificar la producción material particulado por *C. vermifera* y *C. flavifodina*. 3) Cuantificar la tasa de bioerosión de ambas especies.

METODOLOGÍA

Cuantificación de la tasa de disolución de carbonato

La cuantificación de la variación en la alcalinidad total del agua de mar ha sido aceptada como una herramienta confiable y rápida para cuantificar cambios pequeños en la concentración de carbonato disuelto en el agua (**Smith & Kinsey 1978**). Esta técnica ha sido empleada inicialmente para calcular la tasa de bioerosión por litófagas (**Lazar & Loya 1991**) y calcificación en corales (**Chisholm & Gattuso 1991**). Recientemente, esta técnica ha sido probada exitosamente para calcular la tasa de bioerosión en la esponja perforadora *Pione cf. vastifica* (**Zundelevich et al. 2007**).

Cinco fragmentos de coral invadidos por las esponjas *C. vermifera* y otras cinco invadidas por *C. flavifodina* fueron recolectadas y transportadas al laboratorio. Se dejaron por un periodo de 24 h para que se recuperaran de la manipulación. Antes del inicio del experimento, cada fragmento de coral fue limpiado externamente con una brocha suave y después colocada en un contenedor de plástico con 2.5 l de agua filtrada y aireada. Otros cinco fragmentos de coral fueron también limpiados y usados como controles (**Zundelevich et al. 2007**).

El experimento comenzó una vez que todos los fragmentos estuvieron instalados en los contenedores de plástico, bajo aireación constante, y a temperatura ambiente. Para registrar la alcalinidad total (AT) inicial en el agua, se tomó una alícuota de 100 ml de agua de cada contenedor de plástico, y a cada una le fueron añadidos 25 ml de ácido clorhídrico 0.01000N. En seguida, cada una fue homogeneizada y su pH fue medido una vez que alcanzaron la temperatura ambiente. La AT fue obtenida mediante la siguiente ecuación, modificada de **Rosales-Hoz (1980)**:

$$A = \frac{\left(\frac{1000 * V * N}{X} \right) - \left(\frac{1000(X \div V)}{X} \right) \left(\frac{\text{antilog pH}}{f_{H^+}} \right)}{1000}$$

Donde A es la alcalinidad total de la muestra (en equivalentes por litro), V es el volumen de ácido clorhídrico empleado en cada medición (25 ml), N es la normalidad del ácido clorhídrico (0.01), X es el volumen (en ml) de la alícuota de agua tomada de cada acuario y f_{H^+} (0.758) es el coeficiente usado para calcular la alcalinidad del agua de mar.

El procedimiento para calcular la AT fue realizado después de 24 h, cuando concluyó el experimento. Con la diferencia entre la AT inicial y final (ΔAT), fue calculado el carbonato disuelto y expresado en kg de $CaCO_3$, usando la ecuación modificada de **Zundeleovich et al. (2007)**.

$$M_{(CaCO_3)} = (0.5(\text{mol eq}^{-1}) \cdot \Delta A_T \cdot 100 \cdot V_{sw} \cdot \rho_{sw}) / 1000$$

Donde 100 es la masa molecular del $CaCO_3$, V_{sw} es el volumen (l) de agua en el contenedor y ρ_{sw} es la densidad del agua de mar (1.026 kg l^{-1}).

Cuantificación de la producción de sedimento

Ya que el tamaño de las partículas producidas por las esponjas perforadoras varía desde 15 hasta 100 μm (**Rützler & Rieger 1973**), el agua de cada contenedor de plástico fue tamizada con una malla de 150 μm de abertura de poro, eliminando las partículas de tamaño mayor. En seguida el agua fue filtrada con un filtro de fibra de vidrio de 0.45 μm de abertura de poro, previamente secado y pesado. De esta manera, todas las partículas dentro del intervalo de tamaño de las partículas producidas por las esponjas fueron retenidas en el filtro. Después, el filtro y su contenido fueron lavados con agua destilada y puestos a incinerar a 500 °C antes de volver a pesar el filtro. De esta manera, el peso de las partículas fue obtenido de la diferencia entre el peso final y el peso inicial de los filtros.

Después, todas las partículas del filtro fueron lavadas y homogeneizadas en 1 ml de agua destilada. Entonces, la proporción promedio de las partículas producidas por la esponja y las no producidas por esta (%) fueron contadas mediante muestreos repetitivos en un hematocitómetro.

La producción promedio de sedimentos (promedio \pm SE) fue calculada como el peso de

las partículas producidas por la esponja (kg) extrapoladas al peso total de las partículas retenidas en el filtro.

Cuantificación de la tasa de bioerosión

Cuando hubo terminado el experimento, los fragmentos fueron fijados con una solución de formol al 4 %. En seguida, fueron cortadas en rodajas de 0.5 cm de grosor, y ambos lados de las rodajas fueron fotografiados sobre una cuadrícula de cuadrantes de 1 cm². Las fotografías fueron digitalizadas y analizadas con una computadora para calcular el área de la esponja en cada rodaja. Después, el área de la esponja de todas las rodajas se sumó y fue expresada en m², usando los cuadrantes como referencia.

Ya que la disolución de carbonato y la producción de sedimento fueron cuantificadas en un periodo de 24 h, las tasas de bioerosión promedio fueron extrapoladas a kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹.

Análisis de los datos

Las diferencias significativas en la tasas de disolución de carbonato, de producción de sedimento y de bioerosión entre ambas especies fueron comprobadas mediante un ANOVA (prueba de Cochran) y fueron posteriormente analizadas una prueba de Student-Neuman Keuls (SNK) a un grado de significatividad del 5 %.

RESULTADOS

La tasa de disolución varió de 0.6 a 2.5 $\text{kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ($1.3 \pm 0.4 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) para *Cliona vermifera* y de 0.2 a 1.2 $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ($0.6 \pm 0.2 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) para *Cliona flavifodina*. La producción de material particulado varió de 2.1 a 4.7 $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ($3.3 \pm 0.6 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) y de 3.8 a 5.6 ($4.6 \pm 0.4 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) respectivamente. No obstante, no existieron diferencias significativas para ambos factores entre las especies. En total, la tasa de bioerosión (material disuelto y particulado) fue similar para las dos esponjas. Esta varió de 3.5 a 7.2 $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ($4.6 \pm 0.9 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) para la esponja *C. vermifera*, y de 4.0 a 6.3 $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ($5.2 \pm 0.5 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) para *C. flavifodina* (**Fig. 6.1**).

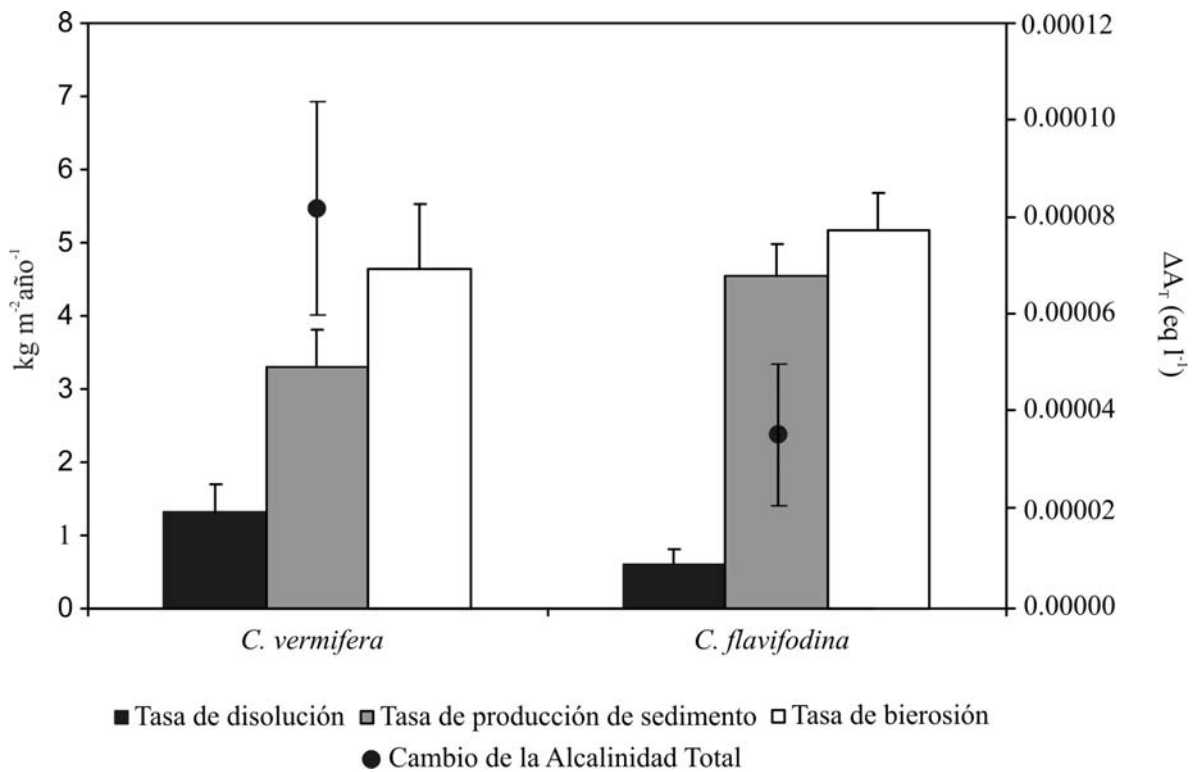


Figura 6.1. Tasa de disolución de carbonato, de producción de sedimentos y tasa de bioerosión promedio ($\text{kgm}^{-2}\text{d}^{-1}$) y promedio del cambio de la alcalinidad total (eq l^{-1}) para las esponjas *C. vermifera* y *C. flavifodina*.

DISCUSIÓN

Este estudio provee la tasa de bioerosión de dos esponjas perforadoras de corales del Pacífico este, y confirma la alta capacidad de estas esponjas para disolver carbonato de calcio durante el proceso de bioerosión.

Cliona flavifodina y *Cliona vermifera* disolvieron 0.6 y 1.3 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ respectivamente, que representan casi una décima y una tercera parte de carbonato disuelto de cada parte removida mecánicamente. *Pione cf. vastifica* disuelve 0.3 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹, que representa tres partes de CaCO₃ por cada parte de carbonato removido en forma de sedimentos (Zundeleovich *et al.* 2007).

Ya que estudios previos no calcularon la tasa de disolución durante el proceso de bioerosión, no es posible hacer más comparaciones con otras especies de esponjas. La fracción disuelta, 29 % en *Cliona vermifera*, 12 % en *Cliona flavifodina* y 75 % en *Pione cf. vastifica*, es mayor que el 2-3 % reportado en estudios previos (Tabla VI.1), lo cual confirma la importancia de la fase química en el proceso de bioerosión.

Estos resultados sugieren que las esponjas perforadoras podrían ejercer un papel más importante como recicladores del carbonato de calcio, aún beneficiando a los corales de comunidades coralinas bien conservadas, al acelerar la reincorporación del carbonato en la columna de agua.

Por otro lado, no hubo diferencias significativas en la producción de sedimentos en ambas esponjas, 3.3-4.6 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ para *Cliona vermifera* y *Cliona flavifodina*, respectivamente. En contraste, *Pione cf. vastifica* produjo una menor cantidad de sedimento, 0.08 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Zundeleovich *et al.* 2007). El carbonato disuelto junto con el material particulado sumaron una tasa de bioerosión de 5.2 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ para *Cliona flavifodina* y 4.6 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ para *Cliona vermifera*, la cual se encuentra dentro de las tasas reportadas previamente en esponjas del género *Cliona* (Acker & Risk 1985) (Tabla VI.1). Por ejemplo, mientras que la tasa de bioerosión de *Cliona peponaca* no excede los 3.3 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Bak 1976), *Cliona caribbaea* alcanza los 8 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Acker & Risk 1985), y *Cliona orientalis* ha mostrado tasas que varían entre 3.4 a 10 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Schönberg 2002b). Tasas de bioerosión tan altas como 23 kg·CaCO₃·m⁻²·año⁻¹, han sido reportadas en fragmentos de *Cliona lampa* transplantados

sobre sustratos experimentales (**Neumann 1966**). Sin embargo, como fue discutido por **Rützler (1975)**, la fase inicial de la colonización del sustrato en las esponjas perforadoras puede conducir a tasas de bioerosión altas, lo cual pudo haber ocurrido en el experimento de **Neumann (1966)**.

Dada la alta frecuencia de invasión de la esponja *Cliona vermifera* en colonias vivas de corales pocilopóridos, puede esperarse una participación importante de esta esponja en los procesos de bioerosión de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano.

Tabla VI.1. Tasas de bioerosión ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}$), proporción de chips en los sedimentos (%) y de material disuelto (%) por esponjas en ambientes coralinos de distintas localidades.

Especies	Tasa de bioerosion ($\text{kg}/\text{m}^2/\text{año}$)	Fracción disuelta (%)	Localidad	Fuente
<i>Cliona caribbaea</i>	8	2	islas Gran Caimán	Acker & Risk 1985
<i>Cliona peponaca</i>	2.5-3.3		Curaçao	Bak 1976
<i>Cliona lampa</i>	22.0-23.0		Harrington Sound, Bermuda	Neumann 1966
<i>Cliona vermifera</i>	4.6	28.7	isla Isabel, México	Este estudio
<i>Cliona flavifodina</i>	5.2	11.8	isla Isabel, México	Este estudio
<i>Cliona aprica</i>	7.0		Cayo Carrie Bow, Belice	Rützler 1975
<i>C. lampa</i>	6.6-14.2	2-3	Bermuda	Rützler 1975
<i>C. lampa</i>		2-3	Bermuda	Rützler & Rieger 1973
<i>Cliona orientalis</i>	3.4-10.3		Gran Barrera Australiana	Schönberg 2002b
<i>Pione cf. vastifica</i>	0.84	75	Mar Rojo	Zundevich <i>et al.</i> 2007

LITERATURA

- Acker K. L., Risk M. J.** (1985). Substrate destruction and sediment production by the boring sponge *Cliona caribbaea* on Grand Cayman Island. *Journal of Sedimentary Research* **55**(5):705-711.
- Adey W. H., Burke R. B.** (1977). Holocene Bioherms of Lesser Antilles-geologic control of development. **In:** *Reef and related carbonates-Ecology and sedimentology* (ed. Frost S. H., Weiss M. P., Saunders J. B.), pp. 67-82. American Association of Petroleum Geologist Studies in Geology.
- Aerts L. A. M., van Soest R. W. M.** (1997). Quantification of sponge-coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia. *Marine Ecology Progress Series* **148**:125-134.
- Alcolado P., Herrera A.** (1987). Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas en el litoral de la Habana, Cuba. *Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología de la Habana* **68**:1-17.
- Anthony K. R. N.** (1999). Coral suspension feeding on fine particulate matter. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**:85-106.
- Arizpe O., Alvarez F., Molina C.** (1988). Macrobentos de la zona rocosa de La Paz, B. C. S. Resumen del I Congreso Asoc. Invest. Mar de Cortés, CICTUS, Hermosillo.
- Bak R. P. M.** (1976). The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherlands Journal of Sea Research* **10**:285-337.
- Battershill C. N., Bergquist P. R.** (1990). The influence of storms on asexual reproduction, recruitment, and survivorship of sponges. **In:** *New Perspectives in Sponge Biology*. (Ed. Rützler K.), pp. 397-403. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bautista-Guerrero E.** (2006). Diversidad y abundancia de esponjas perforadoras en dos sistemas arrecifales de Bahías de Huatulco (Oaxaca, México). Tesis de Maestría Universidad Nacional Autónoma de México. 83p.
- Bautista-Guerrero E., Carballo J. L., Cruz-Barraza J. A., Nava H. H.** (2006). New coral reef boring sponges (Hadromerida: Clionidae) from the Mexican Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **86**:963-970.
- Bavestrello G., Calcinai B., Sarà M.** (1995). Two new species of *Cliona* (Porifera, Demospongiae) boring the scleraxis of *Corallium elatius* from the western Pacific. *Bollettino di Zoologia* **62**:375-381.
- Bavestrello G., Arillo A., Benatti U., Cerrano C., Cattaneo-Vietti R., Cortesogno L., Gaggero L., Giovine M., Tonetti M., Sarà M.** (1995). Quartz dissolution by the sponge *Chondrosia reniformis* (Porifera, Demospongiae). *Nature* **378**:374-376.
- Bell J., Barnes D. K.** (2000). The distribution and prevalence of sponges in relation to environmental gradients within a temperate sea lough: inclined cliff surfaces. *Diversity and Distributions* **6**:305-323.
- Bellwood D. R.** (1995). Direct estimate of bioerosion by two parrotfish species, *Chlorurus gibbus* and *C. sordidus*, on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology* **121**: 419-429.
- Bellwood D. R., Hughes T. P., Folke C., Nyström M.** (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429**:827-833.

- Berkelmans R., Oliver J. K.** (1999). Large scale bleaching of corals on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **18**:55-60.
- Boney A. D.** (1989). Phytoplankton. Edward Arnold Publ. London, 118p.
- Boury-Esnault N., Klautau M., Bézac C., Wulff J., Solé-Cava A. M.** (1999). Comparative study of putative conspecific sponge populations from both sides of the Isthmus of Panama. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **79**:39-50.
- Borges M. K., Bergquist P. R.** (1988). Success in a shallow reef environment: sponge recruitment by fragmentation through predation. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**:757-762.
- Brock R. E., Smith S. V.** (1983). Response of coral reef cryptofaunal communities to food and space. *Coral Reefs* **1**:179-183.
- Bromley R. G.** (1970). Boring as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock, as an example. In: *Trace Fossils, Geological Journal* (Eds. Crimes T. P., Harper J. C.), **3**:49-90.
- Buznego M., Alcolado P. M.** (1987). Frecuencia de ataques de esponjas perforadoras sobre algunos corales escleractíneos y otros sustratos marinos en Cuba. *Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba* **59**:1-18.
- Calcinai B., Arillo A., Cerrano C., Bavestrello G.** (2003). Taxonomy-related differences in the excavating micro-patterns of boring sponges. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**:37-39.
- Calcinai B., Cerrano C., Bavestrello G., Sarà M.** (1999). Biology of the massive symbiotic sponge *Cliona nigricans* (Porifera: Demospongiae) in the Ligurian Sea. *Memoirs of the Queensland Museum* **44**:77-83.
- Cantera J. R., Contreras R.** (1988). Bivalvos perforadores de esqueletos de corales escleractinarios en la Isla de Gorgona. Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical* **36**:151-158.
- Carballo J. L.** (2006). Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages. *Ecoscience* **13**(1):119-130.
- Carballo J. L., Cruz-Barraza J. A.** (2005). *Cliona microstrongylata*, a new species of boring sponge from the Sea of Cortés (Pacific Ocean, México). *Cahiers de Biologie Marine* **46**:379-387.
- Carballo J. L., Nava H.** (2007). A comparison of sponge assemblage patterns in two adjacent rocky habitats (tropical Pacific Ocean, Mexico). *Ecoscience* **14**:92-102.
- Carballo J. L., Bautista-Guerrero E., Leyte-Morales G. E.** (2008). Boring sponges and the modeling of coral reefs in the East Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **356**:113-122.
- Carballo J. L., Naranjo S., García G.** (1996). Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series* **135**:109-122.
- Carballo J. L., Cruz-Barraza J. A., Gómez P.** (2004). Taxonomy and description of Clionaid sponges (Hadromerida Clionidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Zoological Journal of the Linnean Society* **241**:353-397.
- Carballo J. L., Sanchez-Moyano J. E., García-Gómez J. C.** (1994). Taxonomic and ecological remarks on boring sponges (*Clionidae*) from the Straits of Gibraltar (southern Spain): tentative bioindicators. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* **112**:407-424.

- Carballo J. L., Ávila E., Enríquez S., Camacho L.** (2006). Phenotypic plasticity in a mutualistic association between the sponge *Haliclona caerulea* and the calcareous macroalga *Jania adherens* induced by transplanting experiments. I: morphological responses of the sponge. *Marine Biology* **148**:467-478.
- Carballo J. L., Hepburn L., Nava H., Cruz-Barraza J. A., Bautista-Guerrero E.** (2007). Coral boring *Aka*-species (Porifera: Phloeodictyidae) from Mexico with description of *Aka cryptica* sp. Nov. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **87**:1477-1484.
- Carriquiry J. D., Reyes-Bonilla H.** (1997). Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas* **23**(2):227-248.
- Carriquiry J. D., Cupul-Magaña A. L., Rodriguez-Zaragoza F., Medina-Rosas P.** (2001). Coral Bleaching and mortality in the mexican Pacific during the 1997-1998 El niño and prediction form a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science* **69**(1):237-250.
- Chavez-Fonnegra A., Zea S., Gómez M. L.** (2007). Abundante of the excavating sponge *Cliona delitrix* in relation to sewage discharge at San Andres Island, sw Caribbean, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* **36**:63-78.
- Chilson J. R. M., Gattuso J. P.** (1991). Validation of the alkalinity anomaly technique for investigating calcification and photosynthesis in coral reef communities. *Limnology and Oceanography* **36**:1232-1239.
- Clarke K. R., Warwick R. M.** (1994). Change in marine communities: An statistical analysis and interpretation. p 1-45. *National Environmental Research Council UK*.
- Cobb W. R.** (1975). Fine structural features of destruction of calcareous substrata by the burrowing sponge *Cliona celata*. *Transactions of the American Microscopical Society* **94**:197-202.
- Connell, J. H.** (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1310.
- Cowen R. K., Lwiza K. M. M., Sponaugle S., Paris C. B., Olson D. B.** (2000). Connectivity of marine populations: Open or closed?. *Science* **287**:857-859.
- Dean T. A.** (1981). Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in an estuarine fouling community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **53**:163-180.
- Dodge R. E., Vaisnys J. R.** (1977). Coral populations and growth pattern: Responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. *Journal of Marine Research* **35**:715-730.
- Dodge R. E., Aller R. C., Thompson J.** (1974). Coral growth related to suspension of bottom sediments. *Nature* **247**:574-577.
- Edmunds P. J., Witman J. D.** (1991). Effect of hurricane Hugo on the primary framework of a reef along the south shore of St. John , US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series* **78**:201-204.
- Eggleston D.** (1972). Factors influencing the distribution of sub-littoral ectoprocts of the south of the Isle of Man (Irish Sea). *Journal of Natural History* **6**:247-260.
- Enríquez S., Méndez E. R., Iglesias-Prieto R.** (2005). Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography* **50**(4):1025-1032.
- Erpenbeck D., Breeuwer J. A. J., Parra-Velandia F. J., Soest Van R. W. M.** (2006).

- Speculation with spiculation?-Three independent gene fragments and biochemical characters versus morphology in demosponge higher classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**:293-305.
- Fiedler P. C.** (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. *NOAA Technical Report* **109**:1-65.
- Fisher H., Wahlen M., Smith J., Matroiani D., Deck B.** (1999). Ice core records of atmospheric CO₂ around the last three glacial terminations. *Science* **283**:1712-1714.
- Fütterer D. K.** (1974). Significance of the boring sponge *Cliona* for the origin of fine grained material of carbonate sediments. *Journal of Sedimentary Petrology* **44**:79-84.
- Gambi M. C., Buia M. C., Casola E., Scardi M.** (1989). Estimate of water movement in *Posidonia oceanica* beds. A first approach. **In: International Workshop of Posidonia Beds** (Eds. Boudouresque C. F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V.), **2**:101-112.
- Gardner T. A., Côte I. M., Gill J. A., Grant A., Watkinson A. R.** (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* **301**:958-960.
- Ginsburg R. N.** (1957). Early diagenesis and lithification of shallow water carbonate sediments in south Florida. *Society of Economic Paleontologist and Mineralogist, Special Publication* **5**:80-100.
- Ginsburg R. N.** (1994). Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs: health, hazards, and History, 1993. University of Miami, Miami, USA.
- Glynn P. W.** (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the Eastern Pacific. *Ecological Monographs* **46**:431-456.
- Glynn P. W.** (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the Eastern Pacific. *Galaxea* **7**:129-160.
- Glynn P. W.** (1991). Coral reef bleaching in the 1980s and possible connections with global warming. *Trends in Ecology & Evolution* **6**(6):175-179.
- Glynn P. W.** (1997). Bioerosion and coral-reef growth: A dynamic Balance. **In: Life and death of coral reefs** (Ed. Birkeland C.), pp: 68-95. Chapman & Hall, New York.
- Glynn P. W.** (1998). El Niño-southern oscillation 1982-1983: nearshore population, community and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**:309-345.
- Glynn P. W.** (2000). El Niño-Southern oscillation mass mortalities of reef corals: a model of high temperature marine extinctions? **In: Carbonate platform systems: Components and interactions** (Eds. Insalaco E., Skelton P. W., Palmer T. J.), pp. 117-133. London, UK: Geological Society of London.
- Glynn P. W., Ault J. S.** (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* **19**:1-23.
- Glynn P. W., Lirman D., Baker A. C., Leyte-Morals G. E.** (1998). First documented hurricane strikes on Eastern Pacific coral reefs reveal only slight damage. *Coral Reefs* **17**:368.
- Goreau T. J.** (1998a). Coral bleaching in Seychelles: impacts and recommendations. *Report to the Seychelles Marine Park Authority*. Available through Global Coral Reef Alliance web site at <http://www.fas.harvard.edu/~goreau>.
- Goreau T. J.** (1998b). Coral recovery from bleaching in Seychelles, December, 1998. *Report to the Seychelles Marine Park Authority*. Available through Global Coral Reef Alliance web site at <http://www.fas.harvard.edu/~goreau>.
- Goreau T. J.** (1998c). Coral recovery from bleaching in Alphonse and Bijoutier. *Report to the Seychelles Marine Park Authority*. Available through Global Coral Reef Alliance

- web site at <http://www.fas.harvard.edu/~goreau>.
- Goreau T. F., Hartman W. D.** (1963). Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs. In: *Mechanisms of hard tissue destruction. American Association for the Advancement of Science Publication* (Ed. Sognaes R. F.) **75**:25-54.
- Goreau T. F., Goreau N. I., Yonge C. M.** (1971). Reef corals: autotrophs or heterotrophs?. *The Biological Bulletin* **141**:247-260.
- Goreau T., McClanahan T., Hayes R., Strong A.** (2000). Conservation of coral reefs after the 1998 global bleaching event. *Conservation Biology* **14**:5-15.
- Grant R. E.** (1286). Notice of a new zoophyte (*Cliona celata* Gr.) from the Firth of Forth, Edinburgh. *New Philosophical Journal* **1**:78-81.
- Griffiths R. C.** (1968). Physical, chemical and biological oceanography at entrance to the Gulf of California, spring of 1960. *US Fish Wildlife Service Special Scientific Report, Fisheries* **573**:1-47.
- Guzman H. M.** (1991). Restoration of coral reefs in Pacific Costa Rica. *Conservation Biology* **5**(2):189-195.
- Hancock A.** (1849). On the excavating powers of certain sponges belonging to the genus *Cliona*; with descriptions of several new species, and an allied generic form. *Annals and Magazine of Natural History* **2**(3):321-348.
- Hancock A.** (1867). Note of the excavating sponges; with description of four new species. *Annals and Magazine of Natural History* **19**(3):229-242.
- Hartman W. D.** (1956). Ecological niche differentiation in the boring sponges (Clionidae). *Evolution* **11**:294-297.
- Highsmith R. C., Lueptow R. L., Schonberg S. C.** (1983). Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. *Marine Ecology Progress Series* **13**:261-271.
- Hill M. S.** (1996). Symbiotic zooxantellae enhance boring and growth rates of the tropical sponge *Anthosigmella varians* forma *variens*. *Marine Biology* **125**:649-654.
- Hiscock K.** (1983). Water movement. In: *Sublittoral Ecology: the Ecology of the Shallow Sublittoral Benthos* (eds. Earll R., Erwin D. G.), pp: 58-96. Clarendon Press, Oxford.
- Hoegh-Guldberg O.** (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Fresh Water Research* **50**:839-866.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P. J., Hooten A. J., Steneck R. S., Greenfield P., Comez E., Harvell C. D., Sale P. F., Edwards A. J., Caldeira K., Knowlton N., Eakin C. M., Iglesias-Prieto R., Muthiga N., Bradbury R. H., Dubi A., Hatziolos M. E.** (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* **318**:1737-1742.
- Holm-Hansen O.** (1978). Chlorophyll a determination: improvements in methodology. *Oikos* **30**:438-447.
- Holmes K. E.** (2000). Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian Sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae). *Invertebrate Biology* **119**(2):125-138.
- Holmes K. E., Edinger E. N., Hariyadi, Limmon G. V., Risk M. J.** (2000). Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin* **4**(7):606-617.
- Horta-Puga G., Carricart-Ganivet J. P.** (1993). Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinea) de México. In: *Biodiversidad Marina y Costera de México*

- (Eds. Salazar-Vallejo S. I., González N. E.), pp. 66-79. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.
- Hubbard D. K.** (1997). Reefs as dynamic systems. **In:** *Life and death of Coral Reefs* (Ed. Birkeland C.), pp 43-67. Chapman & Hall, New York.
- Hudson J. H.** (1977). Long-term bioerosion rates on a Florida reef. A new method. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **2**:491-497.
- Hughes T. P.** (1994). Catastrophes, phase-shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**:1547-1551.
- Hutchings P. A.** (1986). Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs* **4**:239-252.
- Hutchings P. A., Peyrot-Clausade M.** (1988). Macro-infaunal boring communities of *Porites* a biogeographical comparison. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **3**:263-267.
- Jackson J. B. C., Cubit J. D., Keller B. D., Batista V., Burns K., Caffey H. M., Caldwell R. L., Garrity S. D., Getter C. D., Gonzalez C., Guzman E. M., Kaufmann K. W., Knap A. H., Levings S. C., Marshall M. J., Steger R., Thompson R. C., Weil E.** (1989). Ecological effects of a major oil spill on Panamanian coastal marine communities. *Science* **243**:37-44.
- Johannes R. E.** (1975). Pollution and degradation of coral reef communities. **In:** *Tropical Marine Pollution* (Eds. Ferguson-wood E. J., Johannes R. E.) pp. 13-51. Elsevier Oceanography Series, vol 12. Elsevier Sci. Publ. Co., New York.
- Jordan D. E.** (1993). Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe mexicano. Parte I. El sistema continental. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 110 pp.
- Kiene W. E., Hutchings P. A.** (1994). Bioerosion experiments at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **13**:91-98.
- Kleypas J. A., Buddemeier R. W., Archer D., Gattuso J. P., Langdon C., Opdyke B. N.** (1999). Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* **284**:118-120.
- Komatsu T., Kawai H.** (1992). Measurements of time-averaged intensity of water motion with plaster balls. *Journal of Oceanography* **48**:353-365.
- Larcombe P., Ridd P. V., Prytz A., Wilson B.**, (1995). Factors controlling suspended sediments on inner-shelf coral reefs, Townsville, Australia. *Coral Reefs* **14**:163-171.
- Lazar B., Loya Y.** (1991). Bioerosion of coral reefs-a chemical approach. *Limnology and Oceanography* **36**:377-383.
- Laubenfels de M. W.** (1936). A comparison of the shallow water sponges near the Pacific end of the Panama Canal with those at the Caribbean end. *Proceedings of the United States National Museum* **83**:441-446.
- López-Perez R. A., Hernández-Ballesteros L. M.** (2004). Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western of Mexico. *Bulletin of Marine Science* **75**:453-472.
- López-Victoria M., Zea S.** (2004). Storm-mediated coral colonization by an excavating Caribbean sponge. *Climate Research* **26**:251-256.
- López-Victoria M., Zea S.** (2005). Current trends of space occupation by encrusting excavating sponges on Colombian coral reefs. *Marine Ecology* **26**:33-41.
- López-Victoria M., Zea S., Weil E.** (2003). New aspects on the biology of the encrusting excavating sponges *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona sp.* *Bolletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova* **68**:425-432.

- López-Victoria M., Zea S., Weil E.** (2006). Competition for space between encrusting excavating Caribbean sponges and other coral reef organisms. *Marine Ecology Progress Series* **312**:113-121.
- MacDonald I. A., Perry C. T.** (2003). Biological degradation of coral framework in a turbid lagoon environment, Discovery Bay, north Jamaica. *Coral Reefs* **22**:523-535.
- MacGeachy J. K.** (1977). Factors controlling sponge boring in Barbados reef corals. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **2**:477-483.
- MacGeachy J. K., Stearn C. W.** (1976). Boring by macroorganisms in the coral *Montastrea annularis* on Barbados Reefs. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* **61**:715-745.
- Maldonado M., Uriz M. J.** (1999). Sexual propagation by sponge fragments. *Nature* **398**:476.
- Maldonado M., Young C. M.** (1999). Effects of the duration of larval life on postlarval stages of the demosponge *Sigmadocia caerulea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**:9-21.
- Margalef R.** (1982). Ecología. Ediciones Omega, Barcelona. 951 pp.
- Mariani S., Piscitelli M. P., Uriz M. J.** (2001). Temporal and spatial co-occurrence in spawning and larval release of *Cliona viridis* (Porifera: Hadromerida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **81**:565-567.
- Mariani S., Uriz M. J., Turon X.** (2000). Larval bloom of the viviparous sponge *Cliona viridis*: Coupling of larval abundance and adult distribution. *Marine Biology* **137**:783-790.
- Márquez J. C., Zea S., López-Victoria M.** (2006). Is competition for space between the encrusting excavating sponge *Cliona tenuis* and corals influenced by higher-than-normal temperatures?. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* **35**:259-265.
- Marshall N.** (1965). Detritus over the reef and its potential contribution to adjacent waters of Eniwetok Atoll. *Ecology* **46**:343-344.
- Maughan B. C.** (2001). The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **256**:59-71.
- McClanahan T. R.** (2002). The near future of coral reefs. *Environmental Conservation* **29**:460-483.
- Meesters E. H., Bak R. P. M.** (1993). Effects of coral bleaching on tissue regeneration potential and colony survival. *Marine Ecology Progress Series* **96**:189-198.
- Medina-Rosas P., Cupul-Magaña A. L.** (2004). Coral Reefs of Isla Isabel, Mexico. Gulf of California Conf 13-17 junio 2004. Tucson, Arizona, EUA. Póster.
- Moore P. G.** (1972). Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special references to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **10**:59-80.
- Muscantine L.** (1990). The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Ecosystems of the world: Coral Reefs* **25**:75-87.
- Muss B. J.** (1968). A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. *Sarsia* **34**:61-68.
- Naranjo S. A., Carballo J. L., García-Gómez J. C.** (1996). The effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (Southern Spain). Possible Marine Bioindicators. *Marine Ecology Progress Series* **144**:119-131.

- Naranjo S. A., Carballo J. L., García-Gómez J. C.** (1997). Relaciones entre el medio abiótico y las comunidades bentónicas marinas. Una aproximación mediante técnicas multivariantes. In: Universidad de Cádiz (ed.) *Jornadas de Medio Ambiente, Sesión de Biología y Medio Ambiente*, pp. 95-143. Universidad de Cádiz.
- Nava H., Carballo J. L.** (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *The Journal of Experimental Biology* **211**:2827-2831.
- Neumann A. C.** (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography* **11**:92-108.
- Ogston A. S., Storlazzi C. D., Field M. E., Presto M. K.** (2004). Sediment resuspension and transport patterns on a fringing reef flat, Molokai Hawaii. *Coral Reefs* **23**:559-569.
- Pari N., Peyrot-Clausade M., Hutchings P. T.** (2002). Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) During 5 years of exposure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **276**:109-127.
- Pastorok R. A., Bilyard G. R.** (1985). Effects of sewage pollution on coral reef communities. *Marine Ecology Progress Series* **21**:175-189.
- Platnick N.** (1976). Concepts of dispersal in historical biogeography. *Systematic Zoology* **25**(3):294-295.
- Pomponi S. A.** (1977). Etching cells of boring sponges: an ultrastructural analysis. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **2**:485-490.
- Pomponi S. A.** (1980). Cytological mechanisms of calcium carbonate excavation by boring sponges. *International Review of Cytology* **65**:301-319.
- Pomponi S. A., Merit D. W.** (1990). Distribution and life history of the boring sponge *Cliona truttii* in the Upper Chesapeake Bay. In: *New perspectives in sponge biology* (Ed. Rützler K.), pp 384-390. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Reaka-Kudla M. L., Feingold J. S., Glynn P. W.** (1996). Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galapagos Islands. *Coral Reefs* **15**:101-109.
- Reguero M., García-Cubas A.** (1989). Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: sistemática y ecología (Cuatro cruceros oceanográficos). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM **16**:33-58.
- Reyes-Bonilla H.** (1993). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinea) del Pacífico de México. In: *Biodiversidad Marina y Costera de México* (Eds. Salazar-Vallejo S. I., González N. E.), pp. 207-222. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.
- Reyes-Bonilla H.** (2001). Effects of the 1997-1998 El niño-Southern Oscillation event on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **69**:251-266.
- Reyes-Bonilla H., Hernández-cortés M. P.** (1990). Comparación del efecto de la erosión natural y artificial sobre la estructura del arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S. *Resumen del VIII Congreso Nacional de Oceanografía.*, U.A.S., Mazatlán. 30p.
- Reyes-Bonilla H., Carriquiry J. D., Leyte-Morales G. E., Cupul-Magaña A. L.** (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs* **21**:368-372.
- Rogers C. S.** (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* **62**:185-202.

- Rosales-Hoz M. T. L.** (1980). Manual de laboratorio de oceanografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 170p.
- Rose C. S., Risk M. J.** (1985). Increase in *Ciona delitrix* infestation of *Montastrea cavernosa* heads on an organically polluted portion of the Grand Cayman fringing reef. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology* **6**(4):345-363.
- Rosell D., Uriz M. J.** (1991). *Cliona viridis* (Schmidt, 1862) and *Cliona nigricans* (Schmidt, 1862) (Porifera: Hadromerida): evidence which shows they are the same species. *Ophelia* **33**:45-53.
- Rosell D., Uriz M. J.** (2002). Excavation and endolithic sponge species (Porifera) from the Mediterranean: species descriptions and identification key. *Organisms Diversity & Evolution* **2**:55-86.
- Ruttimann J.** (2006). Sick seas. *Nature* **442**:978-980.
- Rützler K.** (1973). Clionid sponges from the coast of Tunisia. *Bulletin de l'Institut Oceanographique (Pêche, Salammbô)* **2**:623-636.
- Rützler K.** (1974). Burrowing sponges of Bermuda. *Smithsonian Contribution to Zoology* **165**:1-32.
- Rützler K.** (1975). The role of burrowing sponges in bioerosion. *Oecologia (Berl)* **19**:203-216.
- Rützler K.** (2002). Impact of crustose clionid sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geologica Hispanica* **37**(1):61-72.
- Rützler K., Rieger G.** (1973). Sponge burrowing: fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata. *Marine Biology* **21**:144-162.
- Salinas J. I., Urdangarin I. I.** (1994). Response of sublittoral hard substrate invertebrates to estuarine sedimentation in the outer harbour of Bilbao (N. Spain). *PSZNI Marine Ecology* **15**(2):105-131.
- Scarsbrook M. R.** (2002). Persistence and stability of lotic invertebrate communities in New Zealand. *Freshwater Biology* **47**:417-431.
- Schönberg C. H. L.** (2001a). Estimating the extent of endolithic tissue of a Great Barrier Reef clionid sponge. *Senckenbergiana Maritima* **31**(1):29-39.
- Schönberg C. H. L.** (2001b). Small-scale distribution of Great Barrier Reef bioeroding sponges in shallow water. *Ophelia* **55**(1):39-54.
- Schönberg C. H. L.** (2002a). *Pione lampa*, a bioeroding sponge in a worm reef. *Hydrobiologia* **482**:49-68.
- Schönberg C. H. L.** (2002b). Substrate effects on the bioeroding demosponge *Cliona orientalis*. 1. Bioerosion rates. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology* **23**(4):313-326.
- Schönberg C. H. L.** (2003). Substrate effects on the bioeroding demosponge *Cliona orientalis*. 2. Substrate colonization and tissue growth. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology* **24**(1):59-74.
- Schönberg C. H. L.** (2006). Growth and erosion of the zooxanthellate Australian bioeroding sponge *Cliona orientalis* are enhanced in light. **In: Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium** (Eds. Suzuki Y., Nakamori T., Hidaka M., Kayanne H., Casareto B. E., Nadao K., Yamano H., Tsuchiya M.), pp 168-174.
- Schönberg C. H. L., Wilkinson C. R.** (2001). Induced Colonization of corals by a clionid bioeroding sponge. *Coral reefs* **20**:69-76.
- Sebens K. P.** (1991). Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. **In: Habitat structure: The physical arrangement of objects in space** (Eds. Bell S. S., McCoy E. D., Mushinsky H. R.), pp 211-234. Chapman & Hall, London.

- Sheppard C. R. C., Spalding M., Bradshaw C., Wilson S.** (2002). Erosion vs. recovery of coral reefs after 1998 El Niño: Chagos reefs, Indian Ocean. *Ambio* **31**:40-48.
- Smith S. V., Kinsey D. W.** (1978). Calcification and organic carbonic metabolism as indicated by carbon dioxide. In: *Coral reefs: research methods* (Eds. Stoddart D. R., Johannes R. E.), pp 469-484. UNESCO, Paris.
- Stearn C. W., Scoffin T. P.** (1977). Carbonate budget of a fringing reef, Barbados. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **2**:471-476.
- Stefaniak L. M., McAtee J., Shulman M. J.** (2005). The costs of being bored: Effects of a clionid sponge on the gastropod *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **327**:103-114.
- Thomas P. A.** (1979). Boring sponges destructive to economically important molluscan beds and coral reefs in Indian Seas. *Indian Journal of Fisheries* **26**:163-200.
- Thorson G.** (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* **25**:1-45.
- Tribollet A., Decherf G., Hutchings P. A., Peyrot-Clausade M.** (2002). Large-scale spatial variability in bioerosion of experimental coral substrates on the Great Barrier Reef (Australia): importance of microborers. *Coral Reefs* **21**:424-432.
- Tribollet A., Golubic S.** (2005). Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* **24**:422-434.
- Tunncliffe V.** (1979). The role of boring sponges in coral fracture. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique* **291**:309-315.
- Tunncliffe V.** (1981). Breakage and propagation of the stony coral *Acropora cervicornis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **78**(4):2427-2431.
- Van Duyl F. C., Gast G. J., Steinhoff W., Kloff S., Veldhuis M. J. W., Bak R. P. M.** (2002). Factors influencing the short term variation in phytoplankton composition and biomass in coral reef waters. *Coral Reefs* **21**:293-306.
- Venkataraman K., Wafar M. V. M.** (2005). Coastal and marine biodiversity of India. *Indian Journal of Marine Science* **34**:57-75.
- Veron J. E. N.** (1995). Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia. Sydney, Australia: University of New South Wales Press. 312p.
- Warburton F. E.** (1958). The manner in which the sponge *Cliona* bores in calcareous objects. *Canadian Journal of Zoology* **36**:555-562.
- Ward-Paige C. A., Risk M. J., Sherwood O. A., Jaap W. C.** (2005). Clionid sponge surveys on the Florida reef tract suggest land-based nutrient inputs. *Marine Pollution Bulletin* **51**:570-579.
- Warne J. E.** (1969). Marine borers in calcareous terrigenous rocks of the Pacific coast. *American Zoologist* **9**:765-774.
- Wellington G. M., Glynn P. W., Strong A. E., Navarrete S. A., Wieters E., Hubbar D.** (2001). Crisis on coral reefs linked to climate change. *Eos, Transactions, American Geophysical Union* **82**:1-7
- Wesche S. J., Adlard R. D., Hopper J. N. A.** (1997). The first incidence of clionid sponges (Porifera) from the Sydney Rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley, 1993). *Aquaculture* **157**:173-180.

- Wielgus J., Chadwick-Furman N. E., Dubinsky Z.** (2004). Coral cover and partial mortality on anthropogenically impacted coral reefs at Eilat, northern Red Sea. *Marine Pollution Bulletin* **48**:248-253.
- Wilkinson C. R.** (1987). Significance of microbial symbionts in sponge evolution and ecology. *Symbiosis* **4**:135-146.
- Wilkinson C. R.** (2000). Status of coral reefs of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, 364 pp.
- Wórum F. P., Carricart-Ganivet J. P., Benson L., Golicher D.** (2007). Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnology and Oceanography* **52**:2317-2323.
- Wyrтки K.** (1965a). Surface currents of the eastern Pacific Ocean. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna commission* **9**:279-303.
- Wyrтки K.** (1965b). The annual and semiannual variation of the sea surface temperature in the north Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* **10**:307-313.
- Wulff J. L.** (1984). Sponge-mediated coral reef growth and rejuvenation. *Coral Reefs* **3**:157-163.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K.** (2001). Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**:686-693.
- Zilberberg C., Maldonado M., Solé-Cava A. M.** (2006). Assessment of the relative contribution of asexual propagation in a population of the coral excavating sponge *Cliona delitrix* from the Bahamas. *Coral Reefs* **25**:297-301.
- Zundevich A., Lazar B., Ilan M.** (2007). Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges-lessons from *Pione cf. vastifica*. *The Journal of Experimental Biology* **210**:91-96.