



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y PREFERENCIA DE
HÁBITAT DE DOS ESPECIES DE ESPONJAS
EXCAVADORAS DE SUSTRATOS CORALINOS (*Thoosa
mismalolli* y *T. calpulli*)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
**MAESTRA EN CIENCIAS
EN BIOLOGÍA MARINA**

PRESENTA:
LILIA YAZMIN RENDÓN DÍAZ

DIRECTOR DE TESIS:
(DR. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO
ICMyL (UNAM))

MAZATLÁN, SIN., NOVIEMBRE 2019



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
Unidad Académica Mazatlán
Universidad Nacional Autónoma de México



Biología reproductiva y preferencia de hábitat de dos especies de esponjas excavadoras de sustratos coralinos (*Thoosa mismalolli* y *T. calpulli*)

T E S I S

Que para obtener el grado académico de
Maestra en Ciencias

(Biología Marina)

P R E S E N T A

Lilia Yazmín Rendón Díaz

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo
ICMyL (UNAM)

Mazatlán, Sin, octubre 2019

Esta investigación fue financiada por el proyecto: “Biología Reproductiva, dispersión y conectividad demográfica de algunas esponjas destructoras de corales (SEP-CONACYT clave 102239) y Ecología larvaria y dispersión de algunas esponjas destructoras de corales (SEP-CONACYT clave 254806)

AGRADECIMIENTOS

Mi profundo agradecimiento al Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo por compartir sus conocimientos, pero sobre todo por creer en mí, aun, cuando yo deje de hacerlo, por motivarme a terminar este proyecto y por su infinita paciencia, le admiro, aprecio y respeto.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a todo el personal que labora en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, por haberme facilitado todos los medios y herramientas necesarias para mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico otorgado durante mis estudios de Maestría.

A mi comité tutorial que fue de vital importancia durante mi formación: Dr. Eric Jordán, Dr. Eugenio Carpizo, Dr. Enrique Ávila y a la Dra. Hilda León, por su profundo interés en el tema y por sus valiosos comentarios los cuales, enriquecieron mi proyecto.

Al Instituto Tecnológico Superior de Tamazunchale S.L.P. por su apoyo económico brindado en apoyo al proceso de titulación.

Agradezco a Dios haberme enviado al más grande de los tesoros, mi pequeño Dylan, que se ha convertido en la fuente más pura de mi inspiración, gracias por estar siempre a mi lado y por tu amor incondicional, te amo hijo.

A mis padres Francisca y Servando, a mis Ana Laura, Carlos y Mireya, por su amor y por apoyarme en todo momento

A mis cuñados seidy y pako, por brindarme su amistad y apoyo incondicional.

A mis sobrinitos que adoro y me motivan siempre Carlos, seidy, Dael y Caleb, los amo.

A mis compañeros y amigos de laboratorio: Cristina, José Antonio, Eric, Benjamín, Jesús Armando "Cheo", José María "Chema", Humberto, Jesica y Emilia por apoyarme con mis muestras, por su confianza y amistad, los momentos que pasamos juntos fueron maravillosos y divertidos.

Un especial agradecimiento a la Dra. Mónica Anabel Ortiz Arellano, quien me compartió sus conocimientos durante mi formación profesional, y se convirtió en una de mis grandes amigas, mil gracias por apoyarme siempre.

A mis queridas amigas Mayra y a Perla por otorgándome su amistad y apoyo desinteresado.

A Margarita Cordero por orientarme y por apoyarme en todos los trámites administrativos, gracias por su paciencia.

A Ma. Clara Ramírez, quien fuese responsable de la biblioteca del ICMYL, unidad Mazatlán, cuando curse las materias y quien en todo momento me ofreció su valioso apoyo en la búsqueda de material bibliográfico.

Al Mat. Germán Ramírez y al Lic. Carlos Suárez, por su apoyo y asesoría en las cuestiones de cómputo.

ÍNDICE

1.-INTRODUCCIÓN	1
2.-ANTECEDENTES	5
Estudios realizados en el Pacífico sobre esponjas perforadoras	5
Mecanismos de erosión	6
Reproducción	7
Relación del ciclo reproductivo con parámetros exógenos	9
3.-JUSTIFICACIÓN	12
4.-HIPÓTESIS	13
5.-OBJETIVOS	14
General	14
Específicos.....	14
6.-ÁREA DE ESTUDIO.....	15
7.-MATERIAL Y MÉTODOS	
7.1.-Variables ambientales.....	17
7.2.-Variables biológicas	17
7.2.1.-Abundancia	17
7.2.2.-Actividad reproductiva	20
7.3.-Análisis estadísticos.....	21
8.- RESULTADOS	23
8.1.-Abundancia de <i>Thoosa mismalolli</i> y <i>Thoosa calpulli</i>	23
8.2.- Actividad reproductiva de <i>Thoosa mismalolli</i> y <i>Thoosa calpulli</i>	25
8.2.1.-Ciclo reproductivo de <i>Thosa calpulli</i>	25
Reproducción asexual (gemulación)	33
8.2.2.-Ciclo reproductivo de <i>Thosa mismalolli</i>	36
9.- DISCUSION	46
9.1- Reproducción.....	49
9.1.2. Reproducción asexual	52
10.-CONCLUSIONES.....	53
11.- BIBLIOGRAFIA	54

ANEXOS.....61

ANEXO 161

ANEXO 262

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1 Secuencia del proceso de bioerosión en sustrato calcáreo.....	7
Figura 2 Localización del área de estudio en la Isla Isabel (San Blas, Nayarit).....	15
Figura 3 Categorías de sustrato analizados.	17
Figura 4 Instalación de los transectos.	18
Figura 5 Cálculo del área mínima.....	19
Figura 6 Elementos espiculares (anfiásteres) típicos de <i>Thoosa mismalolli</i> y <i>Thoosa calpulli</i>	20
Figura 7 Variación mensual de la abundancia.....	23
Figura 8 Variación del porcentaje de invasión de <i>T. mismalolli</i> y <i>T. calpulli</i> por tipo de sustrato	24
Figura 9 Variación estacional del porcentaje de los individuos en reproducción de <i>T. calpulli</i> y <i>T. mismalolli</i>	25
Figura 10 Reproducción sexual en la esponja <i>T. calpulli</i>	26
Figura 11 Densidad de elementos reproductivos en <i>T. calpulli</i>	28
Figura 12 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos en <i>T. calpulli</i>	30
Figura 13.-Histología de la gametogénesis de <i>T. calpulli</i>	31
Figura 14.-Embriogénesis de <i>T. calpulli</i> vista al SEM.....	32
.Figura 15-Variación estacional de la densidad de gémulas en el mesohilo de <i>T. calpulli</i>	33
Figura 16.-Variación estacional del diámetro de gémulas en el mesohilo de <i>T. calpulli</i>	34
Figura 17.-Morfología interna y externa de las gémulas de <i>T. calpulli</i>	35
Figura 18.-Reproducción sexual en la esponja <i>T. mismalolli</i>	36
Figura 19.-Densidad de elementos reproductivos en <i>T. mismalolli</i>	39
Figura 20 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos en <i>T. mismalolli</i>	40
Figura 21.-Gametogénesis de <i>T. mismalolli</i>	41
Figura 22 Embriogenesis de <i>T. mismalolli</i> vista al microscopio electrónico..	42
Figura 23 Densidad de elementos reproductivos asexuales (gémulas) en <i>T. mismalolli</i>	43
Figura 24 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos asexuales (gémulas) de <i>T. mismalolli</i>	44
Figura 25 Morfología interna y externa de las gemulas de resistencia de <i>T. mismalolli</i>	45

Tabla 1 <i>Thoosa calpulli</i> . Resultados de las correlaciones de Kendall entre la densidad de los elementos reproductores y la temperatura del mar.)	27
Tabla 2. <i>Thoosa calpulli</i> . Resultados de las correlaciones de Kendall entre el diámetro de los elementos reproductores y la temperatura del mar..	28
Tabla 3 <i>Thoosa mismalolli</i> . Resultados de las correlaciones de Kendall entre la densidad de los elementos reproductores y la temperatura del mar.....	37
Tabla 4. <i>Thoosa mismalolli</i> . Resultados de las correlaciones de Kendall entre el diámetro de los elementos reproductores y la Temperatura del mar..	38

RESUMEN

Los arrecifes de coral son ecosistemas submarinos extraordinariamente diversos que se forman en las aguas cálidas, limpias y poco profundas de los mares. Están compuestos principalmente por los esqueletos de corales hermatípicos, los cuales extraen carbonato de calcio del agua de mar para crear un exoesqueleto duro y duradero que protege sus cuerpos blandos. Tienen una gran importancia ecológica, proporcionan importantes beneficios económicos a las poblaciones humanas y sirven como registro del estado ambiental de las zonas costeras y de los cambios climáticos a gran escala. Uno de los principales factores que controlan la dinámica de los arrecifes es la bioerosión, que es llevada a cabo por diferentes organismos, entre los más importantes están las esponjas excavadoras. Actualmente, tres especies de esponjas excavadoras del género *Thoosa* están presentes en los arrecifes del Pacífico mexicano, y dos de ellas, *T. mismalolli* y *T. calpulli*, son algunas de las esponjas más abundantes en los arrecifes del Océano Pacífico mexicano. El objetivo principal de este trabajo fue describir el ciclo reproductivo y el proceso de embriogénesis de *T. mismalolli* y *T. calpulli*, así como estudiar las preferencias de hábitat de cada especie en los arrecifes de la Isla Isabel durante un ciclo de 17 meses (Océano Pacífico, México). Los resultados indicaron que *T. mismalolli* fue más abundante que *T. calpulli*, y que ambas especies estuvieron presentes durante todo el año, pero por lo general, en hábitats diferentes; *T. mismalolli* se encontró en mayor abundancia en el coral vivo, y en cambio, *T. calpulli* se encontró principalmente en fragmentos de coral muerto. En lo que respecta al ciclo biológico, ambas especies estuvieron en reproducción durante la mayor parte del período de estudio y presentaron un patrón de variación temporal muy similar con picos en primavera o verano. Son especies hermafroditas y vivíparas, y el desarrollo de óvulos, embriones y quistes espermáticos ocurre de forma asíncrona en el mesohilo de la esponja. La fertilización es interna, e incuba embriones que se desarrollan hasta que liberan una larva llamada hoplitomela con hábitos planctónicos, y con una alta capacidad de dispersión. *T. mismalolli* y *T. calpulli* también se propagan asexualmente a través de la formación de gémulas, principalmente durante el invierno. La existencia de estas dos estrategias reproductivas (sexual y asexual), puede ser una de las causas de su alta persistencia en los sistemas de arrecifes, además de facilitar su dispersión local y entre los arrecifes geográficamente distantes.

Abstract

Coral reefs are extraordinarily diverse underwater ecosystems that live in the warm, clean and shallow waters of the seas. They are composed mainly by the skeletons of coral hermatypic, which extract calcium carbonate from seawater to create a hard, durable exoskeleton that protects their soft bodies. They have great ecological importance, provide important economic benefits to human populations, and serve as a record of the environmental status of coastal areas and large-scale climate changes. One of the main factors controlling reef dynamic is bioerosion, which is driven by a high diversity of organisms, between the most important are boring sponges. Currently, three species of boring sponges of the genus *Thoosa* are present in Mexican Pacific reefs, and two of them, *T. mismalolli* and *T. calpulli*, are some of the most abundant excavating sponges in reefs from the Mexican Pacific Ocean. The main objective of this work is to describe the reproductive cycle and the embryogenesis process of *T. mismalolli* and *T. calpulli*, as well as the habitat preferences of each species on the reefs of Isabel Island (Pacific Ocean, Mexico). The results indicated that *T. mismalolli* was more abundant than *T. calpulli*, and both species were present throughout the year but generally live in different habitats; *T. mismalolli* was found in greater abundance in the living coral, and instead, *T. calpulli* had preference for fragments of dead coral, which are very unstable substrates in the reef. Regarding the biological cycle, both species were in reproduction for most of the study period, and presented a pattern of very similar temporal variation with peaks in spring or summer. They are hermaphroditic and viviparous species that reproduce continuously throughout the year, and the development of ovules, embryos and spermatocysts occur asynchronously in the mesohylous sponge. The fertilization is internal, and incubates embryos that develop until they release a larva called hoplitomela with planktonic habits, and with a high capacity for dispersion. *T. mismalolli* and *T. calpulli* also spreads asexually through the formation of gemmules, mainly during the winter. The existence of these two reproductive strategies (sexual and asexual), can be one of the causes of their high persistence in the reef systems, besides facilitating their local dispersion and among geographically distant reefs.

1.-INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son estructuras sólidas constituidas por carbonato de calcio, formadas principalmente por corales hermatípicos. Tienen una gran importancia, ya que constituyen biomas de gran diversidad, y proporcionan alimento y refugio a muchas especies, a la vez que ofrecen protección a la zona costera (Reyes-Bonilla 2003).

Su distribución depende principalmente de factores como la luz y la temperatura y por eso solo se encuentran en las costas tropicales del Atlántico, Indo-Pacífico y Pacífico oriental (Verón 2000; Knowlton 2001).

Estas estructuras, también son útiles para reconstruir las condiciones ambientales que existieron en el pasado, pues durante la calcificación incorporan elementos estables en proporción a su concentración en el agua de mar (Calderón-Aguilera *et al.* 2009).

En México existen tres áreas coralinas principales: la costa del Pacífico, que incluye a algunos de los estados costeros como Nayarit y Guerrero además de las Islas Marías y Revillagigedo, las costas de Veracruz y Campeche en el Golfo de México, y la costa este de la Península de Yucatán, desde Isla Contoy hasta Xcalak, incluyendo al atolón de Banco Chinchorro (Spalding *et al.* 2001).

Los arrecifes de coral del Pacífico este, son estructuras de poco relieve (menos de 3 metros de espesor) y se caracterizan por ser de pequeño tamaño, por presentar una distribución discontinua en aguas someras y por una baja diversidad de especies de corales. Desde el punto de vista estructural son más simples que los arrecifes del Indo-Pacífico o Caribe (Cortés 1997).

Los arrecifes coralinos se encuentran en constante remodelación, puesto que, la acumulación de carbonato o acreción tiene su antítesis en la erosión, y el delicado equilibrio entre ambos fenómenos resulta en el crecimiento neto de la matriz arrecifal (Wulff y Buss 1979). Entre los diversos procesos que intervienen en la remodelación o destrucción de los arrecifes coralinos, uno de los más importantes es la bioerosión, que debilita la estructura arrecifal hasta el punto de hacerla más susceptible a los cambios ambientales, a las presiones biológicas y a la influencia antropogénica directa e indirecta (Hardy *et al.* 1992, Grigg 1995, Jennings *et al.* 1995, Laroche y Ramananarivo 1995,

Allison 1996, Hubbard y Parsons 1996, Acosta *et al.* 1996, Jiménez 2001, 2001, Jiménez y Cortés 2001, Vázquez-Domínguez 2003).

La bioerosión puede ser realizada por dos mecanismos principales: uno es el químico, mediante el cual el sustrato es atacado con sustancias ácidas producidas por los propios organismos; mecanismo utilizado por algunas algas, hongos y esponjas. El otro es el mecánico, mediante el cual organismos como peces y erizos raspan el sustrato, y otros como moluscos, sipuncúlidos, poliquetos y esponjas lo perforan (Carballo *et al.* 2008).

En el proceso de bioerosión intervienen una gran variedad de organismos, sin embargo, en los arrecifes coralinos, uno de los grupos más importantes y que más daño provocan, son las esponjas, las cuales tienen la capacidad de retirar hasta 23 kg por m² por año de carbonato cálcico (Spencer y Viles 2002). De hecho, las esponjas son un componente estructural y funcional importante de estos ecosistemas.

Las esponjas pertenecen al phylum Porifera, uno de los fila más antiguos y simples que se conocen, y constituyen uno de los grupos más biodiversos y abundantes de invertebrados con más de 9000 especies descritas, aunque se ha estimado que el número real podría superar las 15000 especies (Hooper y Van Soest 2002, Carballo *et al.* 2008).

Desde un punto de vista de su organización corporal, las esponjas son el grupo animal más simple que se conoce; son organismos acuáticos multicelulares, que no poseen tejidos ni verdaderos órganos y en esencia se pueden considerar como una agrupación de células, que funcionan juntas y con poca integración de sus actividades celulares (Carballo *et al.* 2008).

Las esponjas están en la base del árbol evolutivo y son, por tanto, muy importantes en la evolución de los restantes metazoos (Carballo *et al.* 2008). Los principales grupos de esponjas surgieron en el periodo cámbrico y no han sufrido grandes cambios evolutivos (Bergquist 1978). Este plan estructural les ha permitido sobrevivir durante los últimos 600 millones de años (Carballo *et al.* 2008).

Las esponjas juegan papeles ecológicos de gran importancia en las comunidades marinas bentónicas, debido a su abundancia y modo de vida, tienen la capacidad de filtrar grandes volúmenes de agua y consumen grandes cantidades de bacterias y otros

organismos planctónicos de la columna incrementando la claridad del agua (Reiswig 1971). De hecho, una esponja puede llegar a bombear un volumen de agua igual al volumen de su cuerpo una vez cada cinco segundos; es decir, pueden bombear más 1200 veces su propio volumen por día (Barnes 2003).

Las comunidades de esponjas se estructuran en relación al tipo de hábitat, relieve, tipo de sustrato, etc. (Wilkinson y Evans 1988, Alcolado 1994; Freeman *et al.* 2007), así como en relación a diferentes factores ambientales, como la luz (Wilkinson y Trot 1985; Wilkinson y Cheshire 1989), el movimiento del agua o la intensidad del oleaje (Wilkinson y Evans 1988), los nutrientes disponibles, etc. (Wilkinson 1987).

Las esponjas pueden ser usadas como bioindicadores de contaminación en el arrecife (Alcolado, 2007) u otro tipo de estrés ambiental (Wulff 2006a; 2006c; Gochfeld *et al.* 2007), debido a que, por su carácter sésil, se adaptan al ambiente, así su presencia (o ausencia) refleja las condiciones ambientales generales o eventos recientes de fuerte estrés (Alcolado 2007).

Probablemente la bioerosión es una de las funciones más importantes de las esponjas en los sistemas arrecifales (Ginsburg 1957; Goreau & Hartman 1963), ya que como producto de su erosión se forman pequeñas partículas de carbonato de calcio, las cuales pasan a formar parte de la fracción fina de los sedimentos arrecifales (Rieger 1973, Rützler 1975), teniendo por consiguiente mucha importancia en los ciclos del carbonato de calcio en los arrecifes de coral.

Se ha considerado a las esponjas perforadoras del género *Cliona* y de otras especies pertenecientes a los géneros *Spirastrella*, *Thoosa* y *Spherospongia* (Buznego y Alcolado 1987, Rosell y Uriz 2002, Macdonald y Perry 2003) como los principales agentes de la bioerosión en zonas arrecifales tropicales y subtropicales (Díaz y Rützler 2001, Pari *et al.* 2002; Carballo *et al.* 2004, López-Victoria y Zea 2004).

Las esponjas perforadoras del género *Thoosa* son conocidas por su capacidad de excavar sustratos calcáreos como conchas de moluscos (Calcinai *et al.* 2001) y sustratos coralinos, como corales pétreos (Carballo *et al.* 2004 y 2008). En los sistemas arrecifales del Pacífico mexicano, dos especies de este género, *T. mismalolli* y *T. calpulli*, forman una

parte importante de la fauna horadora (Carballo *et al.* 2004, Bautista-Guerrero 2006, Nava 2008). De hecho, *T. mismalolli* es una de las esponjas excavadoras más abundantes en las colonias de coral vivo en los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano (Bautista-Guerrero 2006, Carballo *et al.* 2008). Es una especie endémica del Pacífico mexicano tropical, donde es muy abundante, distribuyéndose desde la zona intermareal hasta los 7 m de profundidad en los estados de Baja California Sur, Sinaloa, Oaxaca, islas Marías, Jalisco y el archipiélago de Revillagigedo (Carballo *et al.* 2008). Perfora principalmente estructuras coralinas y conchas de moluscos y su actividad perforadora le permite excavar cámaras amplias de 2 a 6 mm que pueden llegar a ocupar hasta el 23% del interior de una rama de coral. En algunas zonas entre el 18 y el 20% de los corales vivos del género *Pocillopora* están invadidos por esta especie (Nava 2008).

En cambio, *T. calpulli* perfora únicamente estructuras coralinas, y su actividad erosiva produce cámaras de 2.7 mm de diámetro en promedio. Las cámaras se localizan generalmente muy cerca de la superficie del sustrato. Esta especie se distribuye en el Pacífico mexicano, en los estados de Nayarit, Baja California, Michoacán, Oaxaca y en el archipiélago de Revillagigedo. Perfora estructuras coralinas entre los 4 y 20 m de profundidad

Dado que el conocimiento de los aspectos de reproducción contribuye a la comprensión de procesos ecológicos tales como, distribución, flujo genético, y dinámica poblacional de las esponjas (Mariani *et al.* 2000, Ettinger *et al.* 2007), el presente trabajo tiene como principal objetivo describir el ciclo reproductivo y el proceso de embriogénesis de *T. mismalolli* y *T. calpulli*, así como las preferencias de hábitat de cada especie.

2.-ANTECEDENTES

Estudios realizados en el Pacífico sobre esponjas perforadoras

El primer reporte de esponjas perforadoras no se hizo hasta hace casi dos siglos cuando una extraña plaga asoló los cultivos de moluscos comerciales en Francia (Grant 1826). Sin embargo, hay indicios de la actividad de las esponjas perforadoras desde el Cámbrico (Kobluk 1981).

La mayoría de los estudios que se han llevado a cabo en el Pacífico este son principalmente taxonómicos y ecológicos (Carballo *et al.* 2004; 2007; Carballo & Cruz-Barraza 2005; Bautista-Guerrero *et al.* 2006, Carballo *et al.* 2008b, etc.), los cuales describen la diversidad, abundancia y el daño que causan a los corales y concluyen que cada especie tiene preferencias específicas dependiendo del tipo de sustrato calcáreo. El número de especies de esponjas asociadas a comunidades coralinas del Pacífico mexicano de acuerdo a Carballo *et al.* (2019) es de 87. La mayoría de los arrecifes de coral del Pacífico mexicano han sido invadidos por una alta diversidad, encontrándose la mayor diversidad en los arrecifes completamente devastados o que han perdido la mayor parte de la matriz, mientras que los arrecifes mejor conservados presentan menor número de especies. La especie más frecuente es *C. vermifera*, la cual aparentemente no tiene preferencia alguna de hábitat, ya que puede vivir de la misma forma en las colonias de coral, así como en escombros de coral inestables y en la matriz del arrecife. A esta le siguen en orden de importancia *T. mismalolli*, *Cliona tropicalis*, y *Pione carpenteri* (Carballo *et al.* 2013). La matriz arrecifal es el sustrato que más invaden estas esponjas (56%), seguido por los fragmentos de coral muerto (45%), y las colonias de coral vivas (36%) (Carballo *et al.* 2013). La mayoría de estas especies son estrictamente endolíticas y participan directamente en la destrucción y remodelación del arrecife de coral donde desempeñan un papel importante en el reciclamiento del CaCO_3 (Carballo *et al.* 2004; Bautista-Guerrero *et al.* 2006, Carballo *et al.* 2008). De hecho, se ha calculado a nivel experimental la tasa de bioerosión de dos de las especies de esponjas perforadoras más comunes en el Pacífico mexicano: *C. vermifera* y *C. flavifodina*, las cuales presentan una tasa de bioerosión media de 4.5 ± 0.9 y 5.1 ± 0.5 kg de CaCO_3/m^2 al año, respectivamente) (Nava y Carballo (2008).

Otras especies, tales como *C. tropicalis* que prefieren vivir en el tallo basal de las colonias de coral y algunas otras prefieren vivir dentro de los escombros o en la matriz, tal es el caso de *P. carpenteri*, *Cliona pocillopora*, *Cliona flavifodina* o *Thoosa calpulli*.

Un hecho importante es que las especies del género *Thoosa* utilizan diferentes hábitats; *T. mismalolli* vive principalmente en el interior colonias vivas y *T. calpulli* tiene preferencia por los escombros (Carballo *et al.* 2013).

En la Isla Isabel se han llevado a cabo algunos trabajos sobre diversidad y abundancia de esponjas perforadoras. Hasta el momento se conocen 13 especies, las cuales invaden el 57.6% de los fragmentos de coral analizados. En este arrecife se observa que las perforadoras se encuentran en mayor abundancia en la matriz (81.3%) seguido por los fragmentos de coral muerto (47.7%) y finalmente en las colonias de coral vivas (43,7%). Las especies más sobresalientes debido a su abundancia son *C. vermifera* (26.4%), *T. mismalolli* (12,0%) y *C. pocillopora* (11.1%) (Nava *et al.* 2012).

Mecanismos de erosión

Las esponjas perforadoras emplean procesos químicos y mecánicos para la extracción del material calcáreo. Nassonov (1883) estableció que este proceso ocurría a nivel celular y que el sustrato era extraído mecánicamente en forma de partículas hemisféricas. A través del sistema acuífero se da la remoción de los pequeños fragmentos de material calcáreo y posteriormente son expulsados al exterior a través de sus papilas excurrentes (Rieger 1973, Rützler 1975) (Figura 1). Posteriormente, se sugirió que en este proceso estaban involucradas células contráctiles con pseudópodos (Topsent 1887), con capacidad de diluir químicamente el carbonato mediante la secreción de enzimas (Cotte 1902). Actualmente, se sabe que estas células son originadas por células totipotentes denominadas arqueocitos (Carballo 2008) y las enzimas son la anhidrasa carbónica y la fosfatasa ácida.

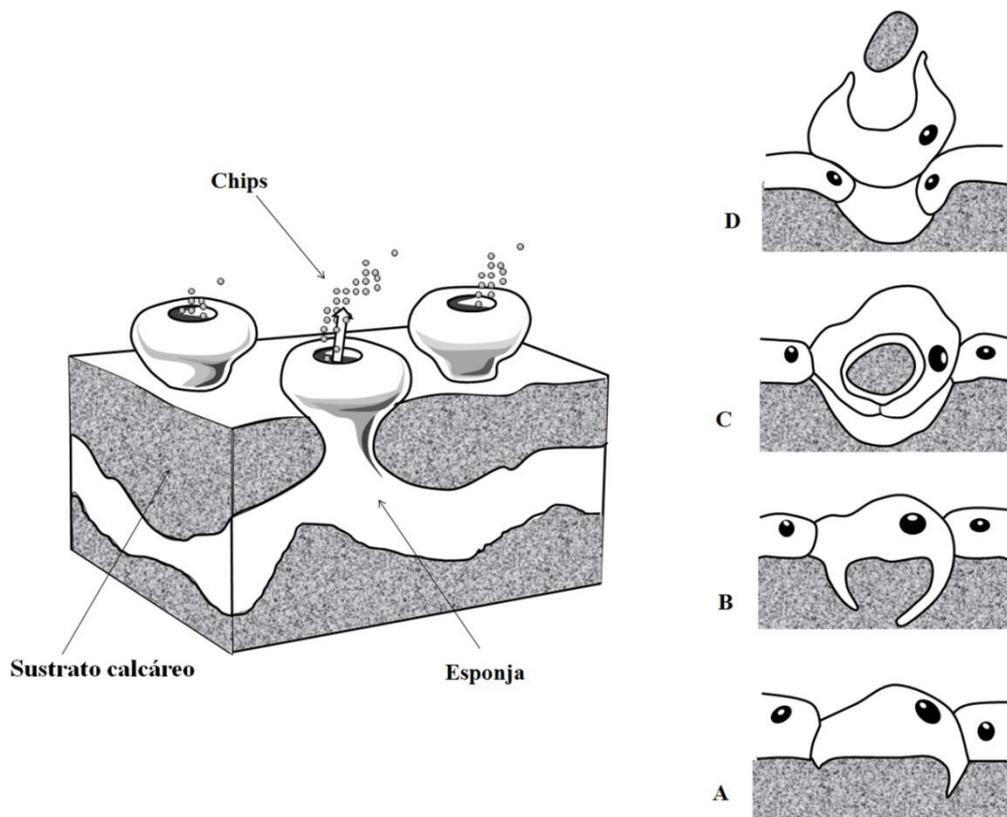


Figura 1 Secuencia del proceso de bioerosión en sustrato calcáreo. A) Tres células en contacto con el sustrato calcáreo a punto de comenzar el proceso de erosión. B) Proceso celular, penetración inicial de los pseudópodos por disolución química del sustrato. C) Envolvimiento del sustrato, previo a la expulsión al medio. D) Expulsión de la partícula calcárea al sistema acuífero (Tomado de Ruppert 2003).

Los fragmentos originados durante los procesos de bioerosión tienen una forma característica, que los hace fácilmente identificables en el sedimento. Estos miden entre 30 y 100 μm de longitud y 21 μm de grosor en promedio (Carballo *et al.* 2008).

Reproducción

En cuanto a los aspectos reproductivos se refiere, las esponjas no desarrollan gónadas, sino que los gametos (masculinos y femeninos), derivan de coanocitos y arqueocitos (Vos *et al.* 1991, Willenz y Hartman, 2004), los caules se encuentran dispersos o agrupados en el mesohilo al igual que los embriones (Fell 1983, Simpson 1984). También es importante destacar que presentan una gran variedad de estrategias reproductivas tanto sexuales como asexuales (Knox *et al.* 1994, Kowalke 2000, Battershill y Berquist 1990), pueden ser

vivíparas (Whalan *et al.* 2007), ovíparas (Corriero *et al.* 1996, 1998; Mariani *et al.* 2000, 2001), gonocóricas (Kaye y Reiswig, 1991, Witte *et al.* 1994) y hermafroditas (Sara 1983, Fromont 1999).

Las esponjas perforadoras pueden reproducirse tanto asexual como sexualmente (Carballo *et al.* 2008). Tal es el caso de las especies de la familia *Clionidae* que se reproducen tanto sexual como asexualmente, siendo este último caso por fragmentación o por la producción de estructuras de resistencia (gémulas o yemas) cargadas con células totipotentes (Wells *et al.* 1964, Rosell & Uriz 2002, Schönberg 2002). La biología reproductiva de la familia *Clionidae* se ha estudiado principalmente en especies masivas entre las que podemos tomar como ejemplo a *Cliona celata*, *C. viridis* y *C. lobata* (Tuzet 1930, Warburton 1958, Rosell 1996, Mariani *et al.* 2000, 2001). En cambio, se conoce muy poco de las que son excavadoras estrictas con hábitos crípticos, siendo estas especies las que más daños causan en los sistemas arrecifales (MacGeachy 1977, Zubia y Peyrot-Clausade 2001). Este grupo de esponjas son ovíparas (Lévi 1956, Rosell 1996) a excepción de *C. lobata* que es vivípara (Topsent 1900). Este tipo de reproducción típicamente involucra la fertilización interna, seguida de la liberación a la columna de agua de un cigoto rodeado por una membrana de protección, dentro de la cual, tiene lugar la embriogénesis y el desarrollo larvario. Posteriormente, eclosiona una larva ciliada nadadora denominada clavablástula (Warburton 1958, Pomponi y Meritt 1985, Mariani *et al.* 2000, 2001, Maldonado y Riesgo 2008). En regiones templadas, este proceso ha sido observado durante los meses previos al verano, justo cuando la temperatura del agua se incrementa (Fell *et al.* 1984, Mariani *et al.* 2000, 2001, Maldonado y Bergquist 2002).

Algunas especies pueden ser hermafroditas o dioicas e inclusive pueden alternar la producción de óvulos y espermatozoides en diferentes épocas del año. La reproducción asexual puede llevarse a cabo por fragmentación, gemación y gemulación. La fragmentación produce fragmentos de la esponja por la acción de las olas o las corrientes o incluso por depredación. La gemación consiste en la formación de prominencias o yemas sobre el individuo progenitor, que al crecer y desarrollarse forman nuevos seres que pueden separarse del organismo parental o quedarse unidos a él, iniciando así un nuevo individuo o colonia. La formación de yemas es un método común entre las esponjas

marinas, sin embargo, en el grupo de las perforadoras solo se ha observado ocasionalmente.

La formación de gémulas es otra vía reproductiva común en las esponjas perforadoras (Shirley y Donald 1985), mediante el cual se producen gémulas en el interior del coanosoma que inicialmente permanece en estado de latencia o inactividad y posteriormente germinan para dar origen a un nuevo individuo. Se han descrito gémulas en los géneros *Cliona* (*C. annulifera* y *C. janitrix*), *Thoosa* (*T. mollis* y *T. investigatoris*), *Siphonodictyon* (*S. labyrinthica*) y *Pione* (*P. lampa*, *P. truitti*, *P. vastifica*) (Shönberg 2002, Rosell y Uriz 2002). Se cree que las esponjas perforadoras, al igual que muchas especies de esponjas marinas, utilizan el método reproductivo asexual como un mecanismo de dispersión y de supervivencia ante condiciones extremas (Carballo *et al.* 2008).

Las esponjas del género *Thoosa* fueron consideradas por mucho tiempo como parte de la familia Clionidae, sin embargo, actualmente estaban ubicadas en la familia Thoosidae (Rosell y Uriz, 1997, dentro del suborden Thoosina, en el orden Tetractinellida (Carballo *et al.* 2018). A diferencia de las esponjas de la familia Clionidae no liberan un cigoto que se desarrolla externamente. Por el contrario, estas especies incuban embriones que se desarrollan internamente y liberan una larva atípica sin cilios, de vida planctónica, denominada hoplitomela, que se caracteriza por poseer un esqueleto constituido por espículas silíceas que no están presentes en el estado adulto (Topsent 1904, Vacelet 1999, Maldonado y Bergquist 2002).

Relación del ciclo reproductivo con parámetros exógenos

En la naturaleza, los invertebrados acuáticos están sujetos a las variaciones de factores como la luz, salinidad, presión y la temperatura (Riesgo *et al.* 2008). En algunas especies se ha comprobado que el desarrollo y la maduración de los elementos reproductivos están estrechamente vinculados con algunos factores exógenos como la temperatura del agua de mar, que funciona como activador y regulador de la gametogénesis (Mariani *et al.* 2001). Este parámetro en la mayoría de las esponjas también se ha relacionado con el crecimiento (Barthel 1986)

Se sabe que algunas especies como *C. vermifera* y *C. viridis* inician su actividad reproductiva cuando la temperatura del agua se incrementa. Esta última especie libera ovocitos durante los meses en que la temperatura del agua aumenta (Maldonado y Bergquist 2002) y *C. vermifera* incrementa la producción de gametos durante el verano y deja de producirlos durante los meses de invierno (Bautista 2011).

Algunas esponjas se reproducen durante todo el año, tanto en ambientes templados como tropicales, lo que sugiere que la reproducción no es controlada únicamente por señales ambientales como la temperatura. En el caso de la esponja *Luffariella variabilis*, la oogénesis comienza con temperaturas bajas, mientras que la espermatogénesis se da cuando la temperatura empieza a elevarse y liberan sus larvas cuando la temperatura es máxima (Ettinger-Epstein *et al.* 2007). En el caso de *Geodia cydonium* la oogénesis empieza a finales de la primavera y se detiene a finales del verano y los quistes espermáticos se presentan por un periodo corto, que coincide con la máxima intensidad de la oogénesis (Mercurio *et al.* 2007).

Existen numerosas especies de esponjas que presentan ciclos gametogénicos largos, de 5 meses a un año completo como el caso de la oogénesis (Lévi 1956, Scalera-Liaci & Sciscioli 1967, Fell 1974, 1976, Ayling 1980, Reiswig 1983, Corriero *et al.* 2007), mientras que otras consiguen completar la oogénesis en muy pocos meses (Scalera-Liaci *et al.* 1973, Wapstra & van Soest 1987, Fromont 1994, 1999, Usher *et al.* 2004).

Estudios en *Thenea abyssorum*, *Trichostemma sol* y *Tentorium semisuberites* sugieren que el ciclo de reproducción sexual en esponjas de aguas profundas probablemente sea provocado por la sedimentación y la advección de partículas de carbono orgánico (Witte *et al.* 1994). Cuando los invertebrados marinos sésiles se exponen a una excesiva sedimentación esto tiene un efecto sobre el gasto metabólico, lo que sugiere que hay una desviación de la energía en la supervivencia o mantenimiento en los gastos de reproducción y crecimiento (Whalan *et al.* 2007).

En *Geodia barretti* el inicio de su reproducción coincide con florecimiento de fitoplancton y con los picos de sedimentación de la materia orgánica, que siguen después del fitoplancton (Spetland *et al.* 2007).

En aquellos hábitats donde la temperatura del agua durante el año varía de forma muy sutil, el inicio de la gametogénesis depende de estímulos más intensos durante el ciclo anual, como el cambio del fotoperiodo, la altura de las olas, la variación de la salinidad, los picos en los flujos de alimento, etc. (Elvin 1976, Witte 1996, Corriero *et al.* 1998).

Riesgo y Maldonado (2008), revelan que diferentes especies de esponjas, que comparten el mismo hábitat y están sometidas a un régimen termal similar, pueden diferir substancialmente en la sincronización de la producción de gametos, sugiriendo que esta disparidad reproductiva puede estar asociada a otros procesos fisiológicos más que con las condiciones ambientales intrínsecas.

Bautista y colaboradores (2010) encontraron que el mayor porcentaje de individuos con ovocitos y embriones en *T. mismalolli* ocurrió durante los meses de mayo a agosto, cuando la temperatura del agua de mar es más alta (26.6 a 30.3°C). En cambio, la producción interna de gémulas, se desarrollaron continuamente durante todos los meses del año, con una producción máxima durante los meses más fríos.

3.-JUSTIFICACIÓN

Las esponjas destructoras de coral son importantes en la dinámica de los arrecifes coralinos y participan activamente en el balance del carbonato de calcio en estos ecosistemas (Goreau y Hartman 1963). En general, los estudios sobre esponjas perforadoras en México se han enfocado a aspectos taxonómicos y ecológicos y en menor medida en los biológicos, por lo cual surge la necesidad de conocer el ciclo reproductivo de las especies más abundantes. Estos procesos son importantes para entender otros aspectos más funcionales del propio ecosistema, como la dispersión, la conectividad, la abundancia y la permanencia de las especies.

4.-HIPÓTESIS

La competencia es uno de los factores bióticos que afectan la estructura de las comunidades ecológicas. *T. mismalolli* y *T. calpulli* viven en simpatría en los arrecifes coralinos del Pacífico tropical de México y particularmente en los arrecifes de la Isla Isabel.

La existencia de más de una especie de *Thoosa* compartiendo la misma zona geográfica (simpatría), o incluso ocupando un mismo tipo de hábitat en una localidad concreta (sintopía) se debe a adaptaciones a distintos microhábitats (sustratos calcáreos coralinos) y a diferentes características de su ciclo de vida.

Las dos especies tendrán distinta preferencia de hábitat para vivir, y sus épocas de maduración, gametogénesis, embriogénesis, etc., también serán diferentes.

5.-OBJETIVOS

General

Documentar la biología reproductiva de las esponjas perforadoras *Thoosa mismalolli* y *T. calpulli* en ecosistemas coralinos de la Isla Isabel, así como su preferencia de hábitat.

Específicos

1. Determinar la abundancia de *T. mismalolli* y *T. calpulli*.
2. Determinar la preferencia de hábitat de *T. mismalolli* y *T. calpulli*
3. Establecer el periodo y la duración de la actividad reproductiva de *T. mismalolli* y *T. calpulli*.
4. Describir el desarrollo gametogénico y morfología de las larvas de ambas especies.
5. Determinar el papel que desempeña la temperatura del agua en el ciclo reproductivo de estas especies.

6.-ÁREA DE ESTUDIO

La Isla Isabel es de origen volcánico y se ubica en el océano Pacífico, frente a las costas del estado de Nayarit ($21^{\circ} 52' 30''$ N y $105^{\circ} 54' 54''$ O). Posee un área de 82.16 ha, con una longitud máxima de 1.8 km y un ancho promedio de 0.7 km.

El estudio se realizó en una bahía semicerrada conocida como “Bahía Tiburón” localizada en la parte sur de la Isla Isabel ($21^{\circ}50'35''$ N y $105^{\circ}53'04''$ O) (Figura 2). La bahía tiene una profundidad máxima entre 5 y 7 m, y en sus bordes se desarrolla una formación coralina, constituida principalmente por especies del género *Pocillopora* que construyen pequeñas matrices arrecifales discontinuas con un porcentaje de coral vivo promedio de 6.7 % y 49.9 % de coral muerto (Nava *et al.* 2008). 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.

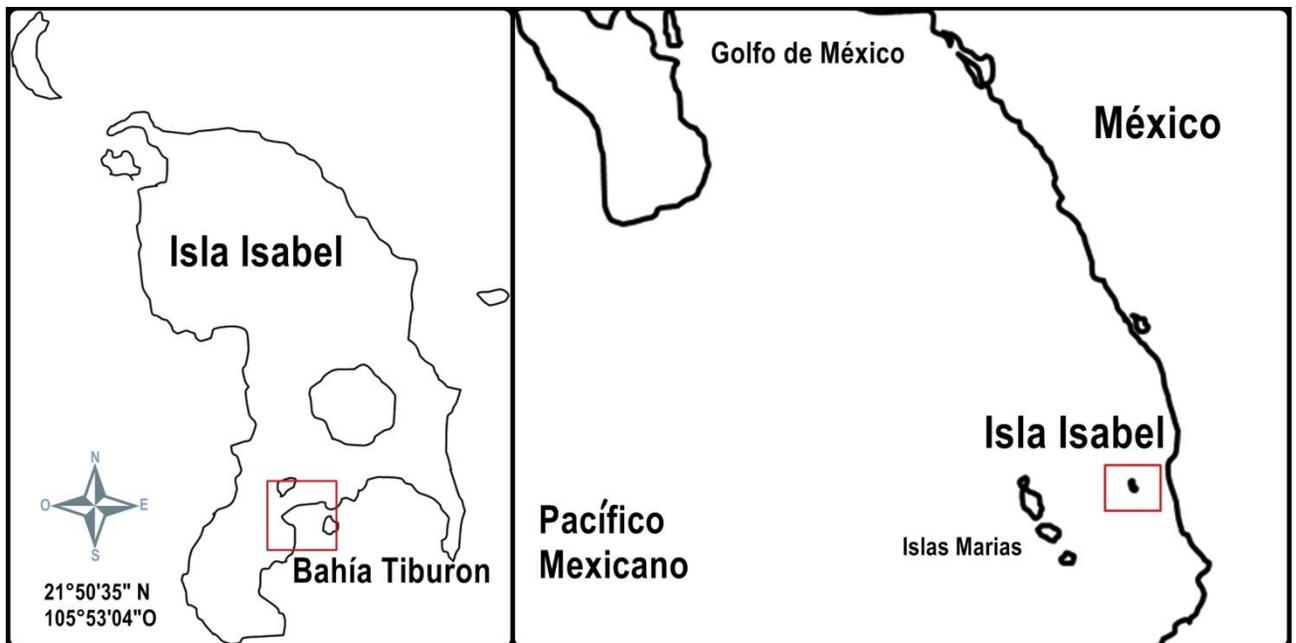


Figura 2 Localización del área de estudio en la Isla Isabel (San Blas, Nayarit).

La isla fue decretada como Parque Nacional en 1985. Se conocen 14 especies de corales, siendo *Pocillopora verrucosa* y *Pocillopora damicornis* las especies más representativas y las principales constructoras de las formaciones arrecifales.

El clima para esta región, de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificado por García (1973) es tropical subhúmedo con lluvias en verano y sequía en invierno, con menos del 5% de lluvia invernal. Se presentan tormentas tropicales y huracanes. La temporada de lluvias se inicia regularmente durante el mes de junio y termina en el mes de octubre. Durante el mes de enero se presentan precipitaciones, el promedio anual de lluvias en esta región es de 1,429.6 mm. El mes más frío es enero, con una temperatura media de 18.7°C y el más caliente corresponde a septiembre con 35.7°C. La temperatura media es de 22.5°C (Secretaría de Marina 1988). La temperatura máxima promedio del agua de mar es de 31.7°C durante el verano y de 21.2°C durante el invierno, y la temperatura media anual es de 28.7°C. La visibilidad durante la época de secas es de menos de 9 m a una profundidad de 5 m y durante la época de lluvias es de 15 m, lo cual sugiere moderada turbidez a lo largo del año. El coeficiente medio de atenuación vertical de luz (k_d) es de 0.149 m^{-1} a 5 m de profundidad y la tasa de sedimentación varía de 0.06 a 1.3 $kg/m^2/día$ (Nava 2008).

Las mareas son mixtas-semidiurnas con una pleamar media de 0.98 m y una bajamar media de 0.04 m (Secretaría de Marina, 1988). La media anual de salinidad superficial es de 34.5 UPS. En la isla Isabel no existen fenómenos hidrológicos significativos por tratarse de una zona insular de pequeña extensión superficial. No se observan escurrimientos o lechos de arroyos evidentes y no existe información con respecto a hidrología subterránea.

7.-MATERIAL Y MÉTODOS

7.1.-Variables ambientales

Con la finalidad de registrar la temperatura del agua (°C), se colocó un dispositivo sumergible y autónomo denominado HOBO® WaterTemperature Pro que se programó para registrar la temperatura cada 6 horas durante todo el tiempo que duró el estudio.

7.2.-Variables biológicas

7.2.1.-Abundancia

Los muestreos para determinar la abundancia de las dos especies se llevaron a cabo mensualmente desde agosto de 2010 a Julio de 2011 en tres hábitats: colonias de coral vivas ancladas (CV), matriz arrecifal, que es la parte inorgánica del arrecife donde no quedan colonias vivas (MA), y fragmentos de coral muerto suelto que son pequeños trozos de coral que se desprendieron de las colonias vivas y son erosionados por el oleaje y otros factores (CMS) (Figura 3).



Figura 3- Categorías de sustrato analizadas: A) Colonias de coral vivo (CV), B) Matriz arrecifal (MA), C) Fragmentos de coral muerto (CMS). D) Rama de coral fragmentada donde se aprecia la invasión por una esponja excavadora. D) Instalación del transecto (cinta métrica), y E) recogida del mismo.

En cada muestreo se colocaron sobre el arrecife tres transectos lineales de 50 m de longitud, marcados cada metro. El punto de inicio del primer transecto se estableció al azar desde la superficie lanzando una pequeña boya lastrada, y a partir de este se colocaron al azar uno más a cada lado (Figura 3 y 4). A continuación, mediante buceo SCUBA se instaló el transecto y se procedió a recolectar al azar 25 ramas de coral vivo (CV), 25 fragmentos de los restos de la matriz arrecifal (MA), y 25 fragmentos de coral muerto suelto (CMS). Este procedimiento se hizo a lo largo de cada transecto recolectando los fragmentos de cada categoría a intervalos determinados de unos 2 m. En cada muestreo se extrajeron un total de 225 muestras por cada especie: 75 por cada tipo de sustrato (CV, MA y CMS) (Bautista *et al.* 2010, Carballo *et al.* 2013). El estudio abarcó 17 meses, lo cual significa que se revisaron 3825 fragmentos de coral para cada especie.

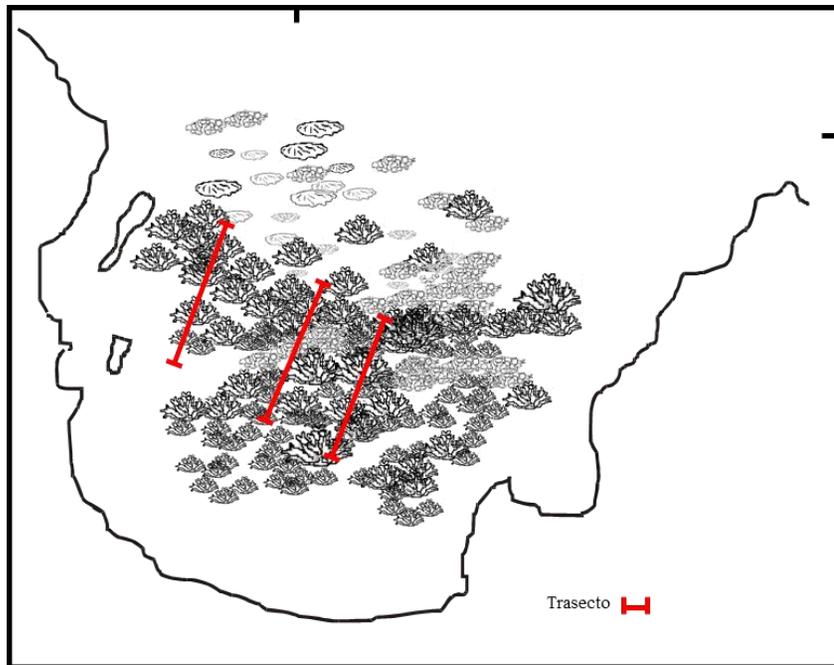


Figura 4 Instalación de los transectos. El punto de inicio se realiza desde la embarcación, y posteriormente un buzo extiende el transecto perpendicular a la costa (ver figura 3E)

Previamente se ha determinado que este número de muestras es suficientemente representativo para estimar la diversidad y la abundancia de las especies excavadoras de coral tanto a nivel comunidad (Carballo *et al.* 2013, Nava y Carballo 2016, entre otros), como poblacional (Bautista *et al.* 2010, Bautista *et al.* 2014, entre otros). El estudio consistió en estudiar la variación de la abundancia y de la diversidad en función de

diferentes unidades de muestreo mediante representaciones gráficas de riqueza acumulada y de estimadores no paramétricos de la diversidad como Chao1 y Jackknife1, los cuales se han usado también como estimadores poblacionales (Manning *et al.* 1995). La representación gráfica de estos estimadores determinó que 275 fragmentos es suficiente para estimar la diversidad y la abundancia de las especies excavadoras de coral (Figura 5).

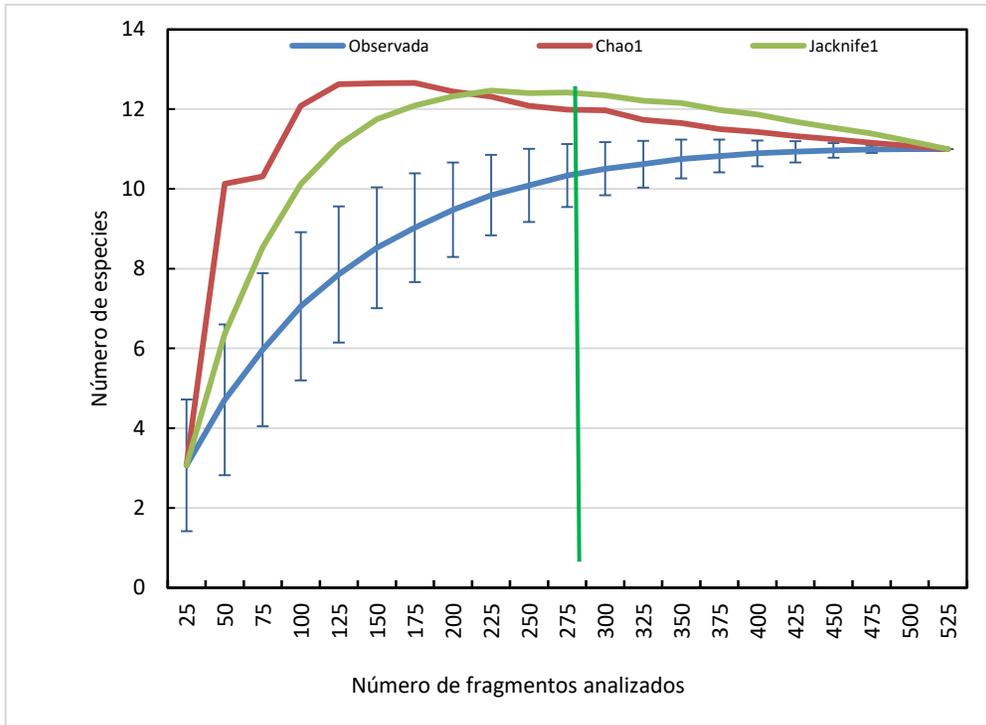


Figura 5 Cálculo del área mínima: número de fragmentos requeridos. La línea azul representa la riqueza acumulada, y las barras de error, la desviación típica. La línea roja representa la variación del estimador Chao 1, y la verde la del estimador Jackknife

Los fragmentos de coral recolectados fueron revisados con un microscopio y calcular el porcentaje de invasión de cada una de las especies. Para la identificación taxonómica, se extrajo un pequeño fragmento del tejido de la esponja, el cual se colocó en un portaobjetos, al que posteriormente se le añadió una gota de cloro para degradar el tejido. Después de unos minutos se observó al microscopio óptico para detectar la presencia de las espículas características de ambas especies (Figura 6)

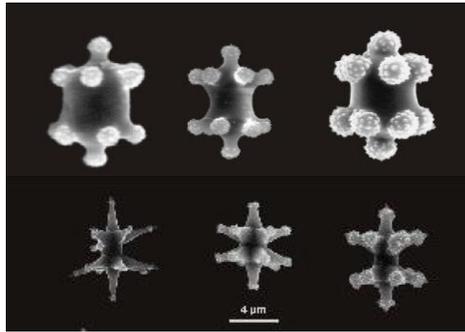


Figura 6. Elementos espiculares (anfiásteres) típicos de *Thoosa mismalolli* (arriba), y *Thoosa calpulli* (abajo)

Con los datos obtenidos del total de las muestras se obtuvo el porcentaje de las muestras de coral invadidas por *T. mismalolli* y *T. calpulli* (considerando los 225 fragmentos como el 100%). La abundancia se expresó como porcentaje de invasión para cada una de las especies y por cada tipo de hábitat (CVA, MA, CMS).

7.2.2.-Actividad reproductiva

El ciclo biológico de *T. calpulli* y *T. mismalolli* se estudió mensualmente desde abril de 2010 hasta agosto de 2011, para lo cual se contabilizó el número y el tamaño de los oocitos, quistes espermáticos, embriones y gémulas de resistencia.

En cada muestreo se extrajeron 10 fragmentos de coral invadido por cada especie, usando agujas de disección, los cuales se fijaron en una solución de formaldehído al 4% en agua de mar. En el laboratorio, el tejido fue descalcificado en ácido nítrico (HNO_3) al 6% durante tres horas para disolver los posibles restos del esqueleto del coral (CaCO_3) y posteriormente, se des-silificó (eliminación de espículas) con ácido hidrofúrico al 5% durante tres horas. A continuación, los tejidos fueron deshidratados a través de un gradiente seriado de alcoholes (70%, 80%, 96% y 100%) (ver Anexo 1) y posteriormente se aclararon con xileno y se embebieron en parafina.

Para el análisis del estado reproductivo y la determinación de la madurez de los gametos, se realizaron cortes histológicos (5 μm) de las muestras embebidas en parafina con un micrótopo RS2535ST (Leica Microsystems, Nussloch, Germany). Finalmente fueron teñidas con la técnica de Mayer-Hematoxilina/Floxina-Eosina (ver Anexo 2).

Cada uno de los cortes obtenidos se observó bajo el microscopio óptico para registrar los siguientes parámetros: presencia/ausencia y desarrollo de elementos reproductivos sexuales y asexuales. Los sexuales fueron clasificados como oocitos, embriones y células espermáticas (Whalan *et al.* 2007). Cuando se presentaron elementos asexuales, estos fueron clasificados como gémulas de resistencia.

Se realizaron mediciones con un microscopio compuesto Zeiss Axioplan II (Carl Zeiss Oberkochen, Germany) equipado con una cámara digital (spot-cooled color Polaroid) y se tomaron fotografías, con las cuales se determinó el número total de elementos reproductivos sexuales (ovocitos y quistes espermáticos) y asexuales (gémulas) por mes, así como el diámetro medio de 25 elementos reproductivos seleccionados al azar. Para minimizar el error de medición, sólo se consideraron los ovocitos con núcleo y nucléolo que al momento de realizar el corte fueron seccionados a través de su línea media. Como los quistes espermáticos fueron semiesféricos, se les midió el diámetro más largo. Para estudiar el desarrollo embrionario en las esponjas, fueron elegidos al azar 25 embriones en cada individuo.

7.3.-Análisis estadísticos

Se realizaron pruebas estadísticas previa comprobación de la normalidad de los datos mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, y la homocedasticidad de las varianzas mediante el test de Cochran (Zar, 1984, Sokal and Rohlf 1981).

La relación entre la frecuencia de especímenes en reproducción, la talla y número de los gametos a través del tiempo, y su relación con la temperatura, fueron analizados mediante la correlación de rango de Kendall, denominado τ (tau) de Kendall (Badii *et al.* 2014). Este permite medir la correlación o asociación entre dos variables cuando las mediciones se realizan en una escala ordinal, o cuando no existe distribución normal y se calcula en base a una serie de rangos asignados. Este coeficiente se ve poco afectado ante la presencia de un número pequeño de valores atípicos (extremos) en la muestra estudiada, adaptándose bien en aquellas variables que reportan moderadas asimetrías entorno a la relación general. El análisis se llevó a cabo con el programa Statgraphics.

La variación de la abundancia de las especies en cada uno de los sustratos fue evaluada con un ANOVA de dos vías con los siguientes factores: tiempo (17 meses),

especie y tipo de sustrato (CV, MA, CMS). La prueba de Student-Newman-Keuls (SNK), fue usada para determinar diferencias significativas entre medias. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA ver 7.1 con un nivel de confianza del 95% (Zar 1984).

8.- RESULTADOS

8.1.-Abundancia de *Thoosa mismalolli* y *Thoosa calpulli*

T. mismalolli fue más abundante que *T. calpulli* a lo largo de todo el estudio ($p < 0.05$; $F = 1.6359$), y, ninguna de las especies presentó un claro patrón estacional. El porcentaje de invasión de *T. mismalolli* fluctuó a lo largo del estudio desde 9 a 26 %, y el de *T. calpulli* desde 1 al 9%. *T. mismalolli* presentó un pico de abundancia en septiembre 2010 y junio 2011, mientras que *T. calpulli* se mantuvo más constante durante el estudio, con pequeños picos de abundancia en junio de 2010 y en agosto de 2011 (Figura 7).

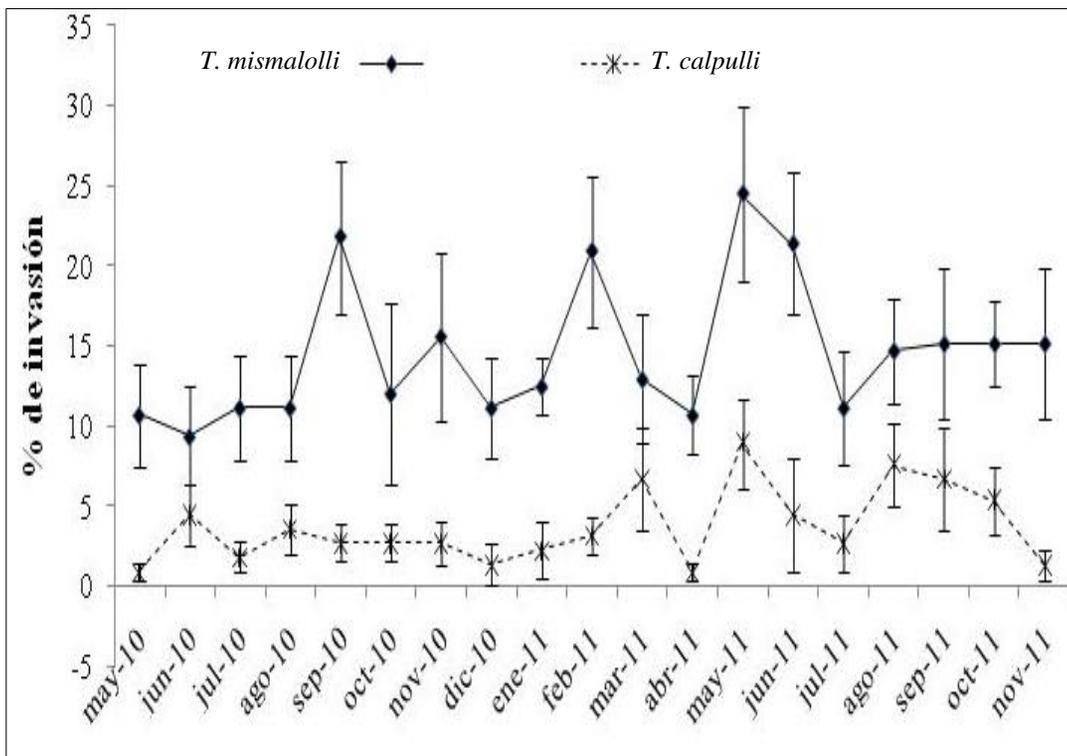


Figura 7 Variación mensual de la abundancia media de los tres sustratos analizados de las esponjas perforadoras *Thoosa mismalolli* y *Thoosa calpulli* a lo largo del tiempo. Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar

También se encontraron diferencias en cuanto a la abundancia por sustrato (Figure 8). *T. mismalolli* prefiere el coral vivo (50% de los fragmentos analizados) y *T. calpulli* los fragmentos de coral sueltos (74%), y a diferencia de *T. mismalolli*, el coral vivo es el sustrato que menos habita.

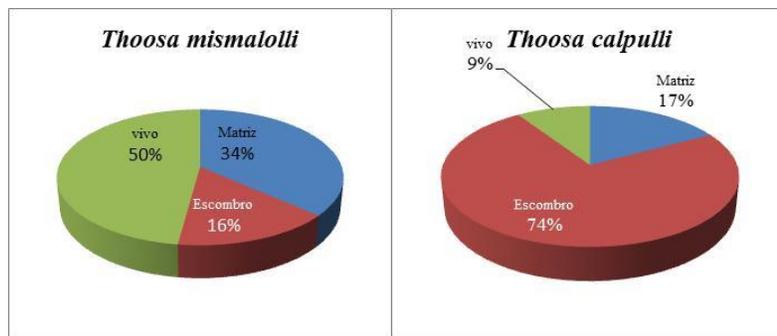


Figura 8 . Variación del porcentaje de invasión de *T. mismalolli* y *T. calpulli* por tipo de sustrato ($p < 0.01$). CV = coral vivo, MA = matriz arrecifal y CMS = fragmentos de coral suelto

T. mismalolli presentó un mayor porcentaje en los fragmentos de coral vivo en octubre de 2010 (33.3%), seguida de noviembre (32%) y septiembre (30.7%). En 2011, la máxima abundancia la presentó en mayo (37.3%) y la mínima en febrero (10.7%). La menor proporción de *T. mismalolli* se encontró en los fragmentos de coral muerto suelto (CMS). En 2010, la mayor abundancia se encontró en septiembre (8%) y junio (6.7%) y estuvo ausente en mayo, agosto, octubre y noviembre. En 2011, febrero fue el mes con mayor abundancia (18.7%) y julio (4%) el de menor abundancia (Figura 7).

En cambio, en la matriz arrecifal, la mayor abundancia se encontró en septiembre (26.7%) y la menor en octubre de 2010 (2.7%). En 2011, se presentó una gran variabilidad, mostrando la mayor abundancia en febrero (33.3%) y mayo (29.3%) y la menor en marzo (2.7%).

En el coral vivo *T. calpulli* solo estuvo presente en noviembre 2010 (6.7%), y julio de 2011 (6.7%). *T. calpulli* fue la especie dominante en los fragmentos de coral muerto. En el 2010 se encontró en mayor abundancia en junio (9.3%), mientras que en el 2011 fue en septiembre (18.7%). La mayor abundancia de *T. mismalolli* en 2010 se detectó en septiembre (8%) y en 2011 en febrero (18.7%).

En la matriz arrecifal *T. mismalolli* fue más abundante que *T. calpulli*, presentando su mayor abundancia en febrero de 2011 y la menor en octubre de 2010 y marzo de 2011. *T. calpulli* fue poco abundante en este hábitat, siendo más frecuente en mayo de 2010. En marzo 2011 las dos especies presentaron igual abundancia.

8.2.- Actividad reproductiva de *Thoosa mismalolli* y *Thoosa calpulli*

Ambas especies de esponjas estuvieron en reproducción la mayor parte del periodo de estudio, y presentaron un patrón de variación temporal muy similar con picos en primavera o verano. En el 2010, las poblaciones de ambas especies presentaron su máximo en el verano; *T. calpulli* en agosto y *T. mismalolli* en septiembre. En el 2011, la población de *T. calpulli* presentó su máximo en mayo y *T. mismalolli* en junio (Figura 9). Durante el 2010, el valor máximo de individuos en reproducción se presentó en agosto (100%) cuando la temperatura del agua es más cálida. Posteriormente, en 2011 la máxima actividad reproductiva se encontró en mayo (77 %). Sin embargo, no se encontró una relación significativa con la temperatura: Para *T. calpulli* $\tau = 0.30$ y $p = 0.09$; Para *T. mismalolli* $\tau = 0.33$, y $p = 0.06$.

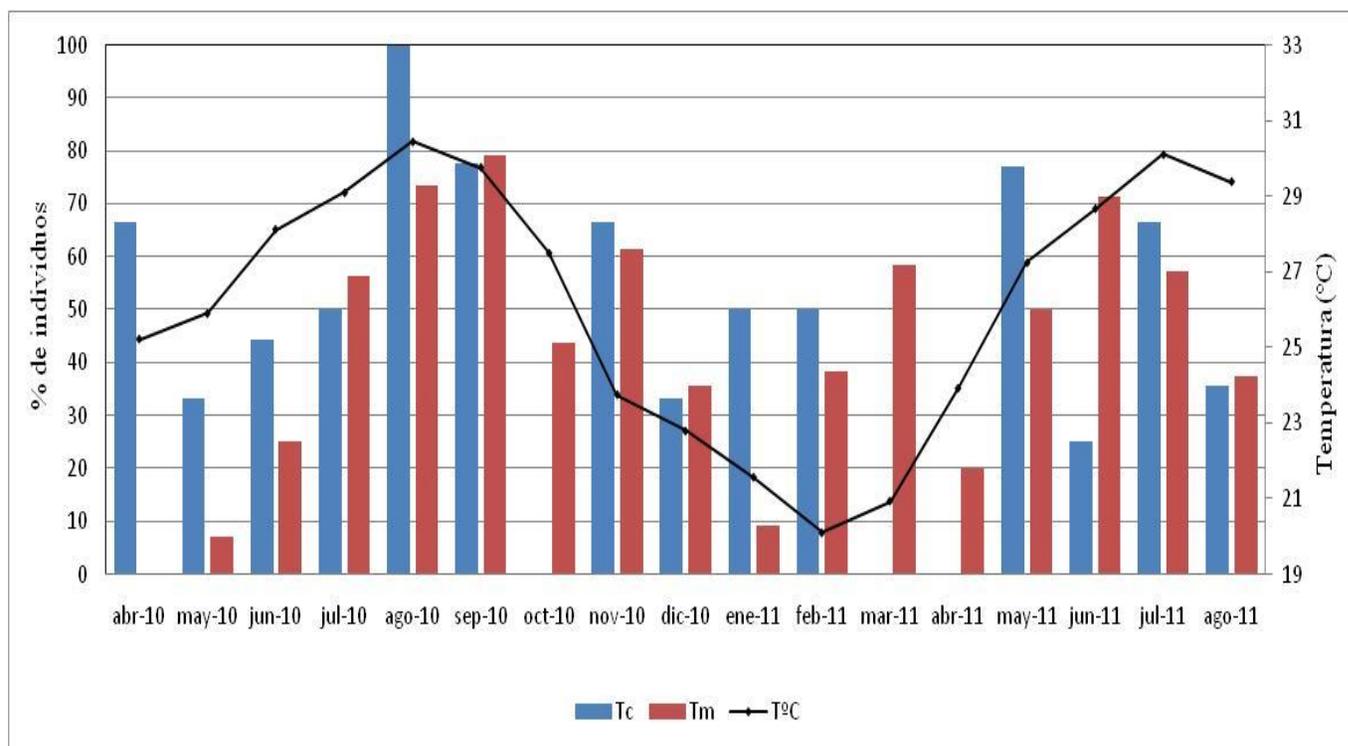


Figura 9 Variación estacional del porcentaje de los individuos en reproducción de *T. calpulli* (Tc) y *T. mismalolli* (Tm)

8.2.1.-Ciclo reproductivo de *Thosa calpulli*

La especie *T. mismalolli* es hermafrodita y vivípara, con ovocitos y quistes espermáticos que coexisten asincrónicamente durante varios meses del año. En general, esta especie se reproduce todo el año, y los gametos y embriones se distribuyen homogéneamente a lo

largo del mesohilo. En agosto de 2010 se encuentra el mayor porcentaje de organismos en reproducción, y el menor se presentó en mayo y diciembre de 2010 y junio de 2011.

Reproducción sexual de *Thoosa calpulli*

Las esponjas presentaron gametos (quistes espermáticos u ovocitos) durante todo el estudio. En agosto de 2010 se obtuvo el mayor porcentaje de individuos con quistes espermáticos (%), cuando la temperatura del agua es más elevada (T), mientras que el mayor porcentaje de individuos con ovocitos (%) se registró en septiembre de 2010 (Figura 10) (ver tablas siguientes).

La ovogénesis fue continua durante el periodo de estudio, los ovocitos coexistieron en el mesohilo de la esponja con embriones y quistes espermáticos en diferentes estadios de desarrollo. La densidad más alta de ovocitos se registró en abril de 2010 (1.4 ovocitos/mm²) y no se encontraron ovocitos en julio de 2010 y junio de 2011.

Los ovocitos más pequeños (detectados al microscopio óptico) midieron entre 9.0 y 11.3 μm de diámetro y fueron de forma ligeramente ovoide. Los ovocitos más grandes presentaron forma ameboidea con un diámetro que osciló entre 54.2 y 55.7 μm.

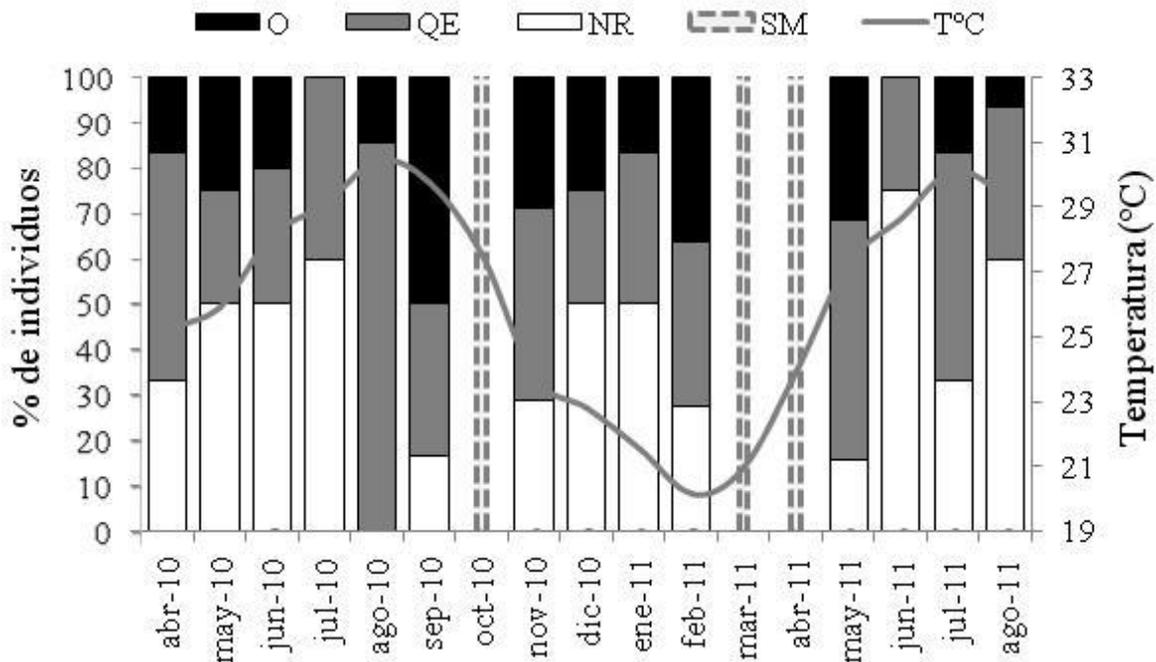


Figura 10.- Reproducción sexual en la esponja *T. calpulli* a lo largo del período de estudio en relación a la temperatura superficial del agua de mar. La actividad reproductiva fue

evaluada con base en el número de individuos recolectados que presentaron ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), y los individuos no reproductivamente activos (NR). No se dispone de datos debido a una mala conservación/fijación de las muestras durante el proceso histológico (SM)

Tabla 1 *Thoosa calpulli*. Resultados de las correlaciones de Kendall entre la densidad de los elementos reproductores y la temperatura del mar. Para cada correlación se dan tres valores; de arriba abajo son: el coeficiente de correlación τ (tau), el número de muestras y la significancia de la correlación (p). (en rojo se muestran las que son significativas).

	Embriones	Quistes espermáticos	Ovocitos	Gémulas	Temperatura
Embriones		0.16	0.38	0.32	0.19
		17	17	17	17
		0.36	0.048	0.13	0.28
Quistes espermáticos	0.16		0.27	0.43	0.01
	17		17	17	17
	0.36		0.13	0.03	0.96
Ovocitos	0.38	0.27		0.30	0
	17	17		17	17
	0.04	0.13		0.16	1
Gémulas	0.32	0.43	0.30		0
	17	17	17		17
	0.13	0.03	0.16		1
Temperatura	0.19	0.00	0	0	
	17	17	17	17	
	0.28	0.96	1	1	

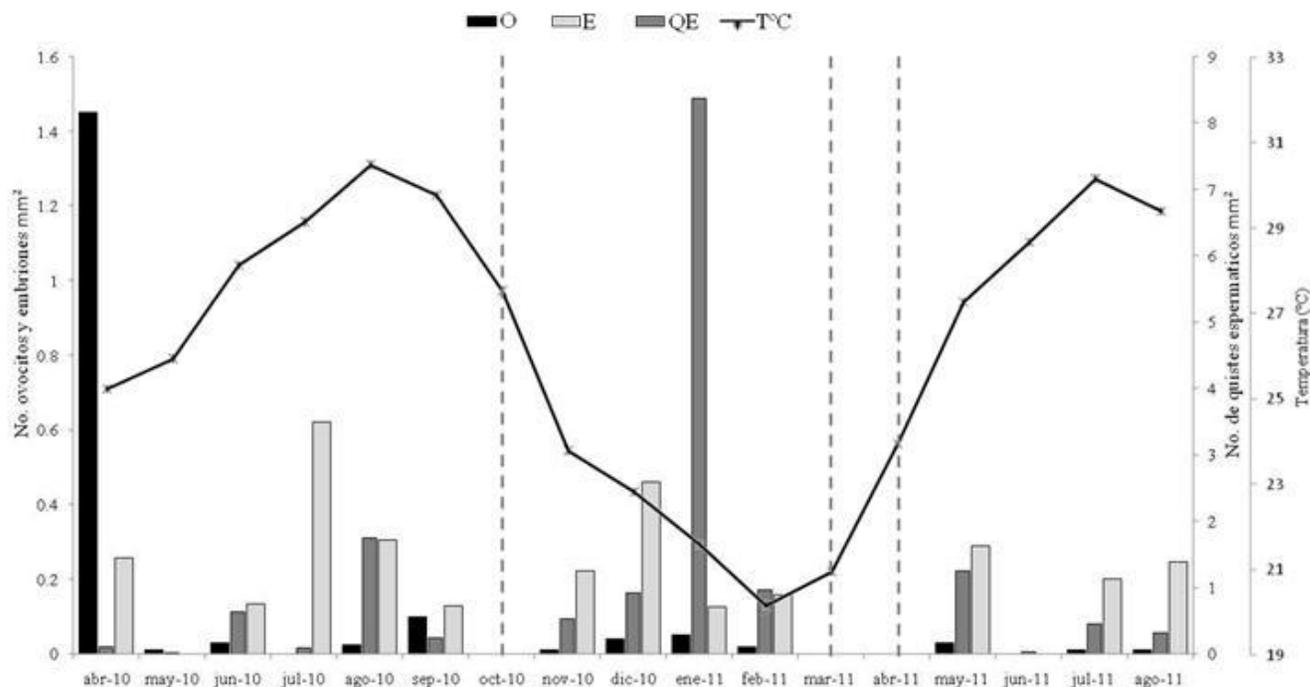


Figura 11 Densidad de elementos reproductivos en *T. calpulli* a lo largo del periodo de estudio en relación a la temperatura del mar. Ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), embriones (E). no se dispone de datos en octubre de 2010 y marzo y abril de 2011

Tabla 2. *Thoosa calpulli*. Resultados de las correlaciones de Kendall entre el diámetro de los elementos reproductores y la temperatura del mar. Para cada correlación se dan tres valores; de arriba abajo son: el coeficiente de correlación τ (tau), el número de muestras y la significancia de la correlación (p). (en rojo se muestran las que son significativas).

	Embriones	Quistes espermáticos	Ovocitos	Gémulas	Temperatura
Embriones		0.15	0.01	0.3114	0.08
		14	14	14	14
		0.44	0.95	0.18	0.66
Quistes espermáticos	0.15		0.32	0.59	-0.16
	14		14	14	14
	0.44		0.12	0.01	0.41
Ovocitos	0.01	0.3203		0.01	-0.18
	14	14		14	14
	0.95	0.12		0.95	0.38
Gémulas	0.31	0.59	0.01		0
	14	14	14		14
	0.18	0.01	0.95		1
Temperatura	0.08	-0.16	-0.18	0	
	14	14	14	14	
	0.66	0.41	0.38	1	

Los quistes espermáticos se encontraron distribuidos al azar en el mesohilo y presentaron un desarrollo asincrónico. Inicialmente, los quistes espermáticos se mostraron con células grandes (espermátocitos) las cuáles al llegar a la maduración son más numerosas. Los quistes en su última fase de desarrollo presentaron numerosos espermátidas y espermatozoides ligeramente alargados con un flagelo largo y visible. La espermatogénesis ocurrió durante todo el periodo de estudio. Durante 2010, los quistes espermáticos de mayor tamaño (66.7 μm de diámetro) se encontraron en abril y la densidad más alta en agosto (1.7 QE/ mm^{-2}). En 2011, el mayor tamaño promedio se presentó en mayo de 2011 ($27.032 \pm 0.527 \mu\text{m}$) y la mayor densidad en enero (8.9 QE/ mm^{-2}). La menor densidad (xx QE/ mm^{-2}) y diámetro (3.9 μm) de los quistes coinciden en el tiempo (junio de 2011). Los cambios en el tamaño de los quistes espermáticos no muestran una relación significativa con la temperatura del agua de mar ($r = 0.156$, $p < 0.05$) (Figuras 11, 12).

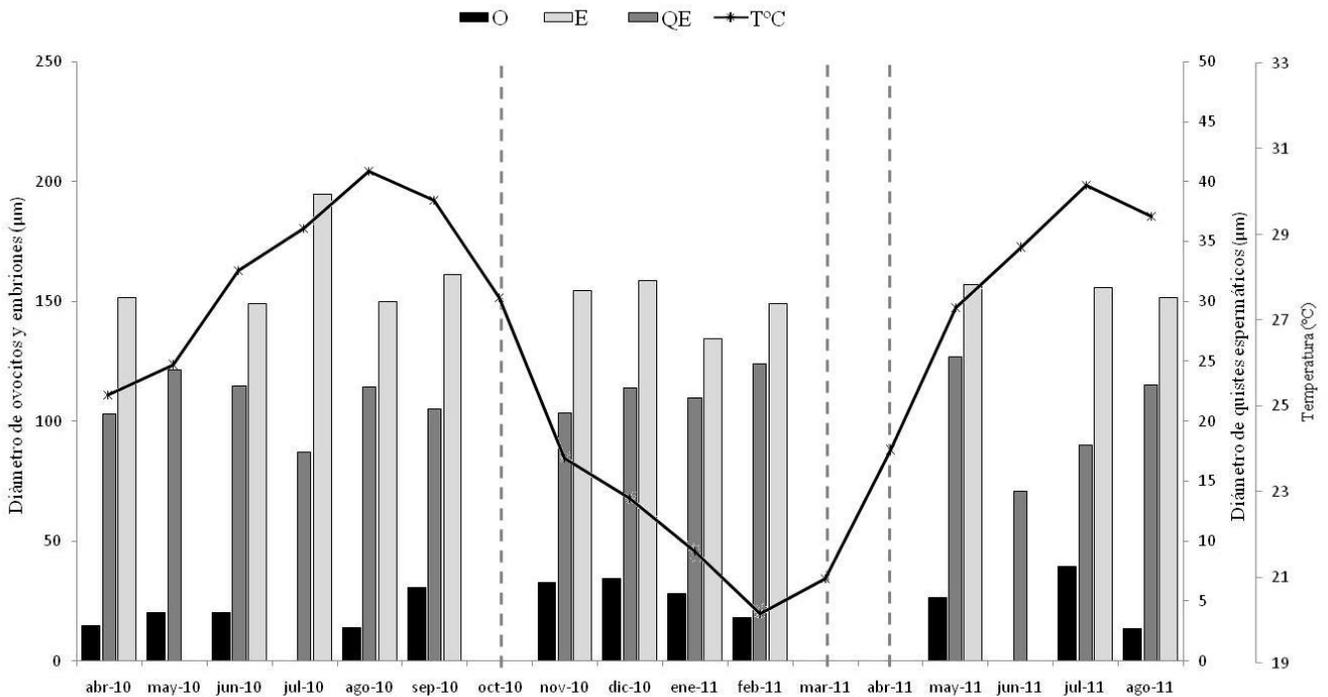


Figura 12 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos en *T. calpulli* a lo largo del periodo de estudio en relación con la temperatura del mar. Ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), Embriones (E). No se dispone de datos en octubre de 2010 y marzo y abril de 2011.

Embriogénesis

La embriogénesis se mantuvo prácticamente durante todo el periodo de estudio, solo estuvo ausente en el mes de mayo de 2010 y junio de 2011. Se observó un patrón similar cada año; durante 2010 la densidad aumentó hasta un máximo en julio (0.62 embriones/mm²) y posteriormente decreció hasta llegar a un mínimo de 0.13 embriones/mm² en septiembre y posteriormente se observó un aumento gradual hasta diciembre (0.46 embriones/mm²). En 2011, aumentó desde enero hasta alcanzar el máximo en mayo con 0.29 embriones/mm².

El desarrollo embrionario se observó de forma asincrónica, tanto dentro como entre individuos, y con frecuencia se encontraron coexistiendo embriones pequeños de forma redonda, con embriones de tamaño medio, y embriones con diferenciación celular y con proyecciones radiales semi-desarrolladas sin espículas, al igual que con embriones en estadios de desarrollo avanzados, totalmente diferenciados con largas proyecciones radiales con espículas y un esqueleto espicular que rodea completamente el cuerpo del

embrión. Durante 2010, se registró el diámetro mayor de embriones en julio ($194.8 \pm 10.4 \mu\text{m}$), mientras que el menor se observó en enero de 2011 ($136.0 \pm 5.7 \mu\text{m}$) (Figura 12,13).

No hubo una relación significativa entre la temperatura del agua y el tamaño de los embriones (ver Tablas 1, 2).

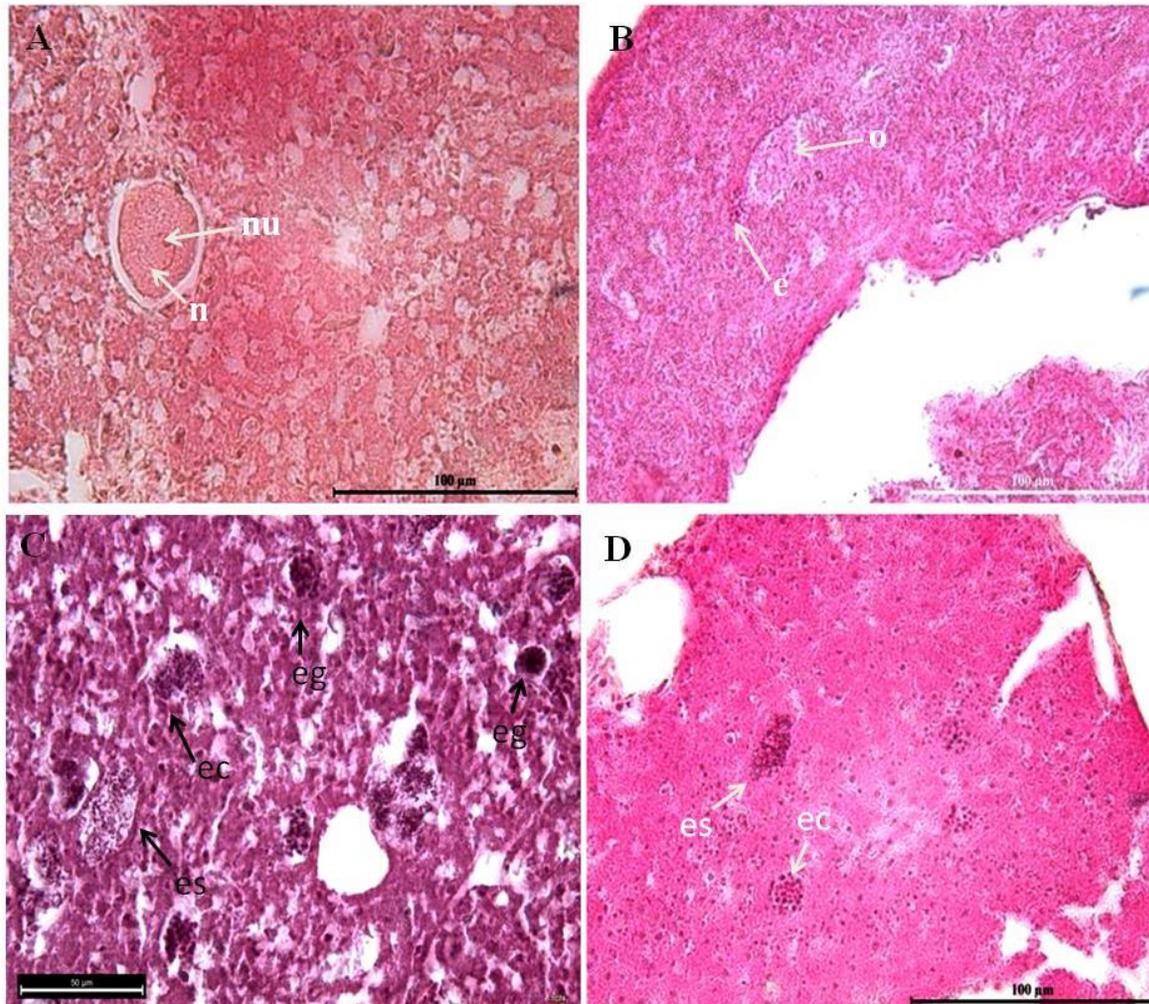


Figura 13-Histología de la gametogénesis de *T. calpulli*. A) Ovocitos maduro con núcleo (n) y nucléolo (nu) evidente. B) Ovocito (o) en estadio avanzado coexistiendo con un quiste espermático (e). C) Distribución de los quistes espermáticos en el mesohilo de la esponja, con desarrollo asincrónico de gametos, de espermatogonias (eg) espermatocitos (ec) y espermatozoides maduros (es). D) Diferentes estados de maduración de quistes espermáticos.

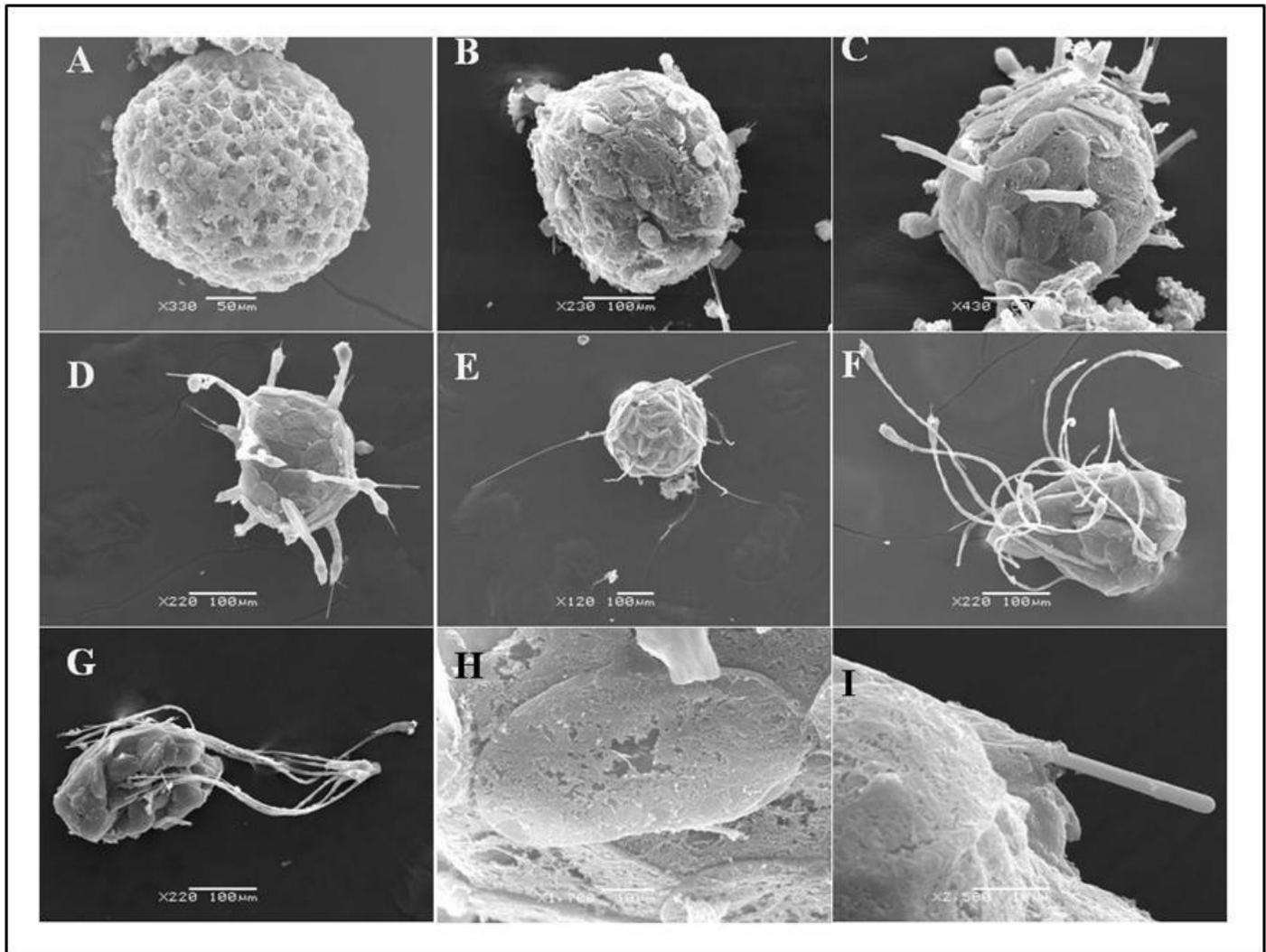
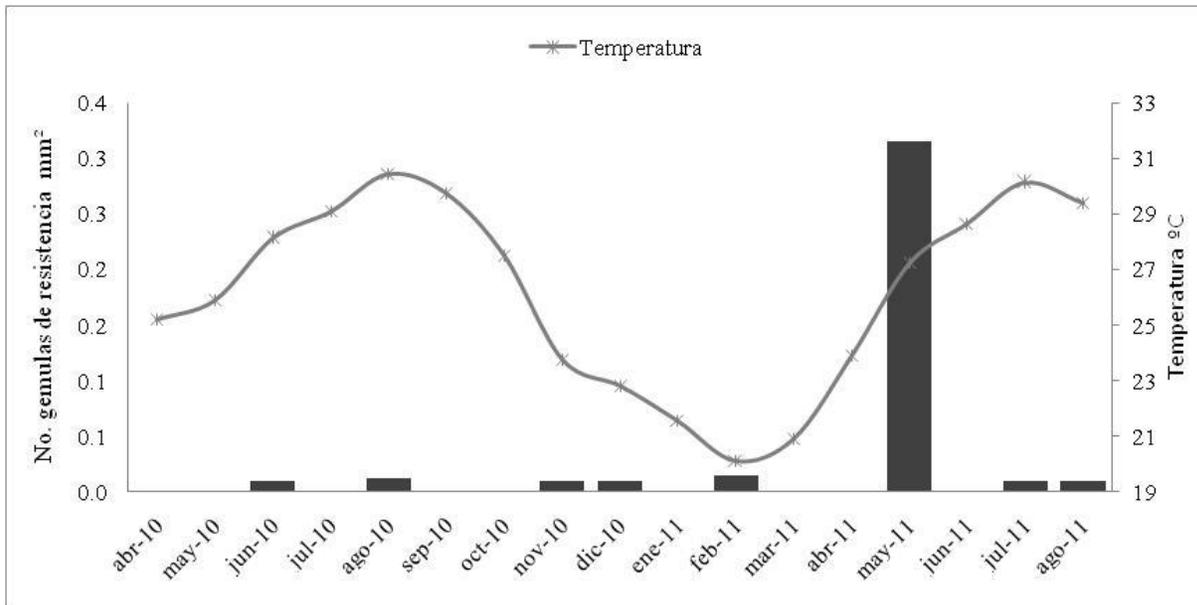


Figura 14 Embriogénesis de *T. calpulli* vista al SEM. A) embrión en estadio temprano. B) embrión con inicio de desarrollo de proyecciones. C) proyecciones más desarrolladas y aparición evidente de discos monoaxónicos. D) embrión en estado avanzado. E) larva dentro de la esponja. F) larva con espículas bien desarrollada, G) larva reorganizando las proyecciones para salir del cuerpo de la esponja. H) detalle de las discos monoaxónicos. I) detalles de la espícula de la larva hoplitomela.

Reproducción asexual (gemulación)

Las gémulas de *T. calpulli* aparecieron a muy bajas densidades durante la mayor parte del año, y solo se detectaron grandes densidades (0.315 gémulas/mm²) en mayo de 2011 (Figura 15). Los análisis estadísticos no mostraron correlación entre la producción de gémulas y la temperatura del agua de mar ($r = -0.164$, $p > 0.05$). El diámetro promedio de las gémulas también varió a lo largo del estudio, el menor fue de 80.2 μm en julio de 2011 y el mayor en noviembre de 2010 (238.6 μm) (Figura 16). Los análisis estadísticos no mostraron relación entre la temperatura y el diámetro de las gémulas ($r = 0.0238$, $p > 0.05$).



.Figura 15- Variación estacional de la densidad de gémulas en el mesohilo de *T. calpulli* en relación con la temperatura del agua de mar.

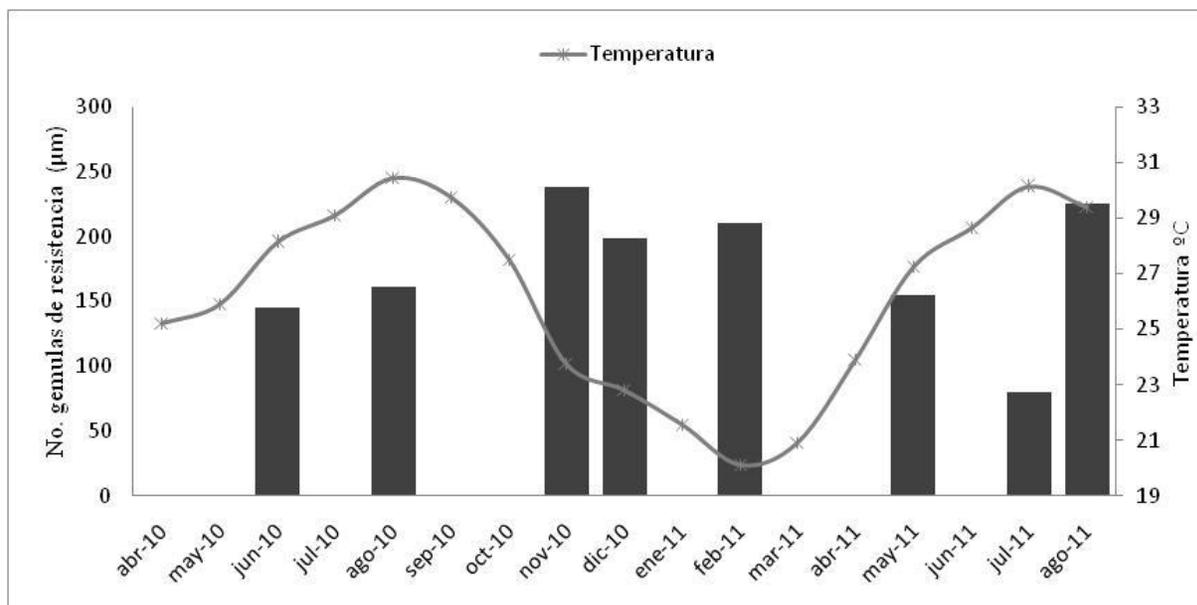


Figura 16 Variación estacional del diámetro de gémulas en el mesohilo de *T. calpulli* en relación con la temperatura del agua de mar

Las gémulas presentan una forma subsférica a lenticular. Las observaciones realizadas al microscopio óptico (Figura 17) sugieren que presentan una cubierta protectora compuesta por una matriz densa posiblemente de colágeno, que puede o no, embeber una capa delgada de espículas silíceas pequeñas y entrelazadas, llamadas anfiásteres. En la región más interna, las gémulas presentan pequeños grupos de células rodeadas por zonas cavernosas amplias. Estas zonas, estaban compuestas de un material homogéneo (posiblemente colágeno) con espacios irregulares amplios. En el centro de la gémula no se observó presencia alguna de espículas.

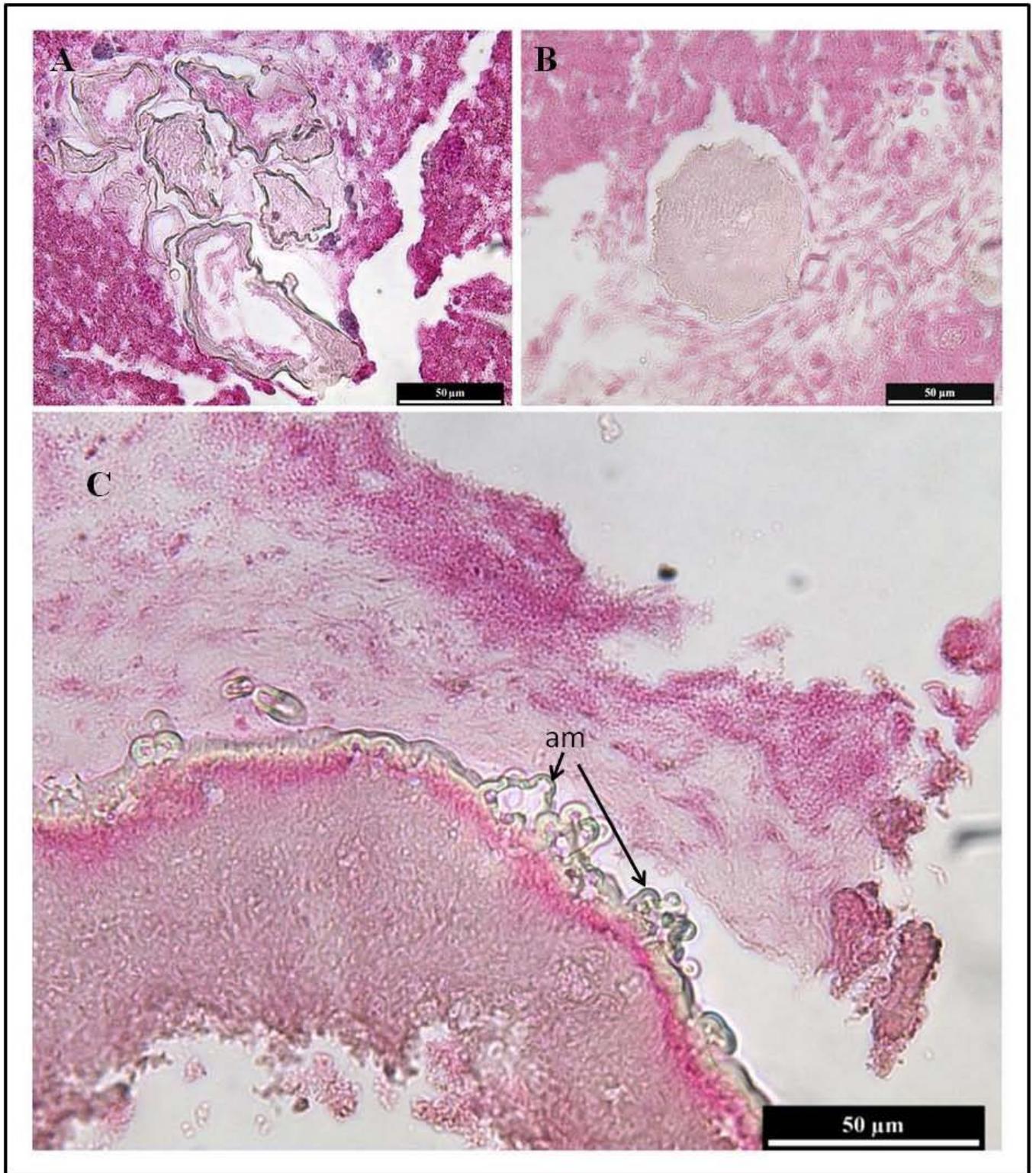


Figura 17 Morfología interna y externa de las gémulas de *T. calpulli*. A) Grupo de gémulas en el mesohilo de la esponja. B) Cubierta externa. C) detalle del borde de una gémula, se aprecia un borde de colágeno (color más intenso), con la huella de algunos amfiásteres (am).

8.2.2.-Ciclo reproductivo de *Thosa mismalolli*

La especie *T. mismalolli* es hermafrodita y vivípara, con ovocitos y quistes espermáticos que coexisten asincrónicamente durante varios meses del año. En general, esta especie se reproduce todo el año, y los gametos y embriones se distribuyen homogéneamente a lo largo del mesohilo. En septiembre de 2010 se encuentra el mayor porcentaje de organismos en reproducción, y el menor se presentó en mayo de 2010 y enero de 2011.

Reproducción sexual

Las esponjas presentaron gametos casi todo el periodo de estudio y no se encontraron organismos en reproducción en abril y noviembre de 2010 y en abril de 2011 (Figura 18). El mayor porcentaje de individuos con producción de gametos masculinos se presentó en mayo de 2011 (36%) y el menor en junio de 2010 (8%) y enero de 2011 (9%). No se encontraron gametos en mayo y diciembre de 2010 y marzo de 2011. El mayor número de individuos con ovocitos se registró en junio de 2011 (43%) y el menor en mayo de 2010 (7%) y no se encontraron individuos con ovocitos en junio y octubre de 2010 y enero de 2011.

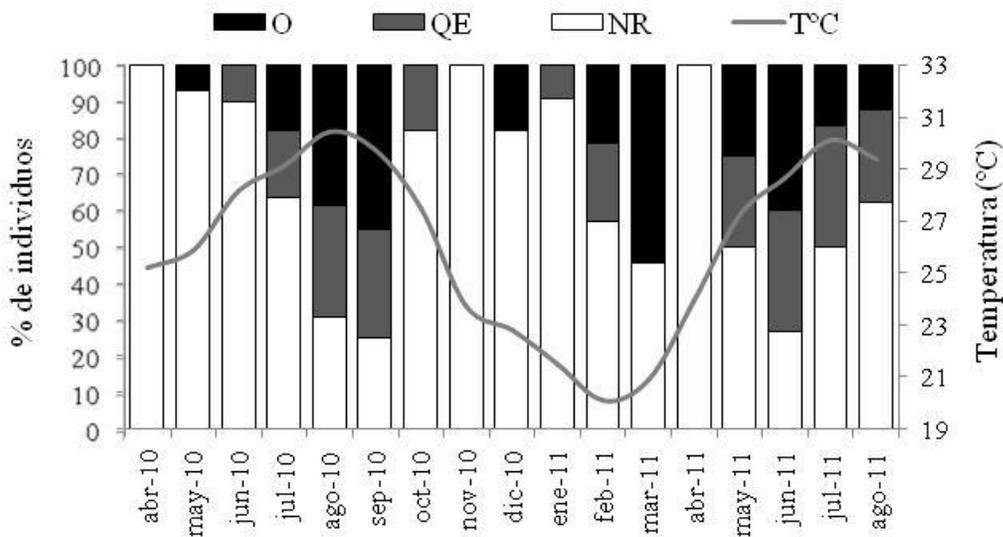


Figura 18.-Reproducción sexual en la esponja *T. mismalolli* a lo largo del período de estudio en relación a la temperatura superficial del agua de mar. La actividad reproductiva fue evaluada con base en el número de individuos recolectados que presentaron ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), y los individuos no reproductivamente activos (NR).

Oogénesis

La ovogénesis estuvo presente en 11 de los 17 meses de estudio, detectándose la densidad más alta de ovocitos en julio y septiembre del 2010 (0.05 ovocitos/ mm²) y la más baja en febrero y julio de 2011 (0.015 y 0.01 ovocitos/ mm², respectivamente) (Figura 19)

Los ovocitos más pequeños (detectados al microscopio óptico), son de forma ligeramente ovoide y midieron entre 13.4 y 13.6 µm de diámetro. Los ovocitos más grandes son de forma ameboidea y su diámetro osciló entre 51.97 µm y 55.75 µm (Figura 20). La temperatura del agua presentó una relación significativa con el tamaño de los ovocitos ($r=0.601$ $p=0.0359$) pero no con la densidad ($r=0.114$ $p=0.714$).

Tabla 3 . *Thoosa mismaloli*. Resultados de las correlaciones de Kendall entre la densidad de los elementos reproductores y la temperatura del mar. Para cada correlación se dan tres valores; de arriba abajo son: el coeficiente de correlación τ (tau), el número de muestras y la significancia de la correlación (p) (en rojo se muestran las que son significativas).

	Embriones	Quistes espermáticos	Ovocitos	Gémulas	Temperatura
Embriones		0.44	0.43	0.19	0.40
		17	17	17	17
		0.01	0.05	0.32	0.02
Quistes espermáticos	0.44		0.13	0.23	0.50
	17		17	17	17
	0.01		0.56	0.24	0.01
Ovocitos	0.43	0.13		0.27	0.42
	17	17		17	17
	0.05	0.56		0.24	0.05
Gémulas	0.19	0.23	0.27		0.30
	17	17	17		17
	0.32	0.24	0.24		0.11
Temperatura	0.40	0.50	0.42	0.30	
	17	17	17	17	
	0.02	0.01	0.05	0.11	

Tabla 4. *Thoosa mismalolli*. Resultados de las correlaciones de Kendall entre el diámetro de los elementos reproductores y la Temperatura del mar. Para cada correlación se dan tres valores; de arriba abajo son. el coeficiente de correlación τ (tau), el número de muestras y la significancia de la correlación (p). (en rojo se muestran las que son significativas).

	Embriones	Quistes espermáticos	Ovocitos	Gémulas	Temperatura
Embriones		0.26	-0.04	0.23	0.23
		17	17	17	17
		0.17	0.80	0.23	0.20
Quistes espermáticos	0.26		0.40	0.22	0.56
	17		17	17	17
	0.17		0.04	0.24	0.01
Ovocitos	-0.04	0.40		0.11	0.35
	17	17		17	17
	0.80	0.04		0.59	0.06
Gémulas	0.23	0.22	0.11		0.23
	17	17	17		17
	0.23	0.26	0.59		0.23
Temperatura	0.23	0.56	0.35	0.23	
	17	17	17	17	
	0.2016	0.0026	0.0638	0.2322	

Espermatogénesis

La espermatogénesis se detectó durante 11 de los 17 meses de estudio. La densidad más alta de quistes espermáticos se presentó en mayo de 2011 (21.84 QE/mm²) y agosto de 2010 (29.97QE/mm²) y la más baja en febrero de 2011 (0.053 QE/mm²) (Figura 19). La variación temporal de la densidad guardó relación con la temperatura del agua ($r=0.482$ $p=0.124$). En cuanto al tamaño de los quistes, se observó que los más grandes aparecieron en agosto en ambos años. En cambio los quistes de menor diámetro se observaron en octubre de 2010 (Figura 20). La variación temporal en el tamaño de los quistes espermáticos mostró una relación significativa con la temperatura del agua (Tablas 3 y 4).

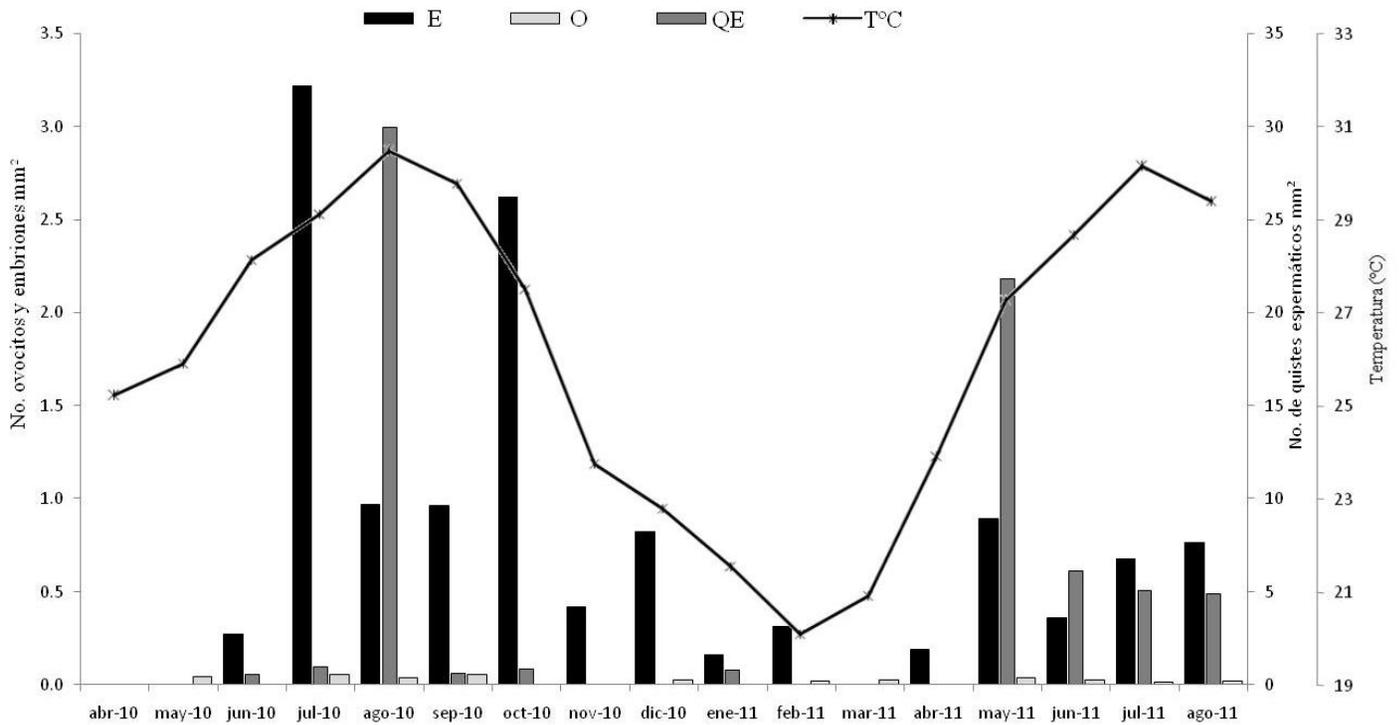


Figura 19 Densidad de elementos reproductivos en *T. mismalolli* a lo largo del estudio en relación a la temperatura del mar. Ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), Embriones (E).

Embriogénesis

El desarrollo embrionario fue de forma asincrónica, tanto en cada individuo como entre individuos. Con frecuencia se encontraron embriones pequeños de forma redonda coexistiendo con embriones de tamaño medio y embriones con diferenciación celular y con proyecciones radiales semi-desarrolladas, sin espículas, al igual que con embriones en estadios de desarrollo avanzados totalmente diferenciados con largas proyecciones radiales con espículas y un esqueleto espicular que rodea completamente el cuerpo del embrión (Figura 21, 22). Durante 2010, la densidad más alta de embriones se registró en julio y octubre (3.22 y 6.62 embriones/mm⁻², respectivamente), mientras que, en 2011, la mayor densidad se presentó en mayo y agosto (0.89 y 6.62 embriones/mm⁻²; respectivamente). La densidad de embriones tuvo una relación positiva con la temperatura del agua (Tablas 3 y 4).

Los embriones de mayor diámetro fueron registrados en julio y agosto de 2010 y los más pequeños en febrero de 2011. No se obtuvo una relación significativa entre la temperatura del agua y el tamaño de los embriones.

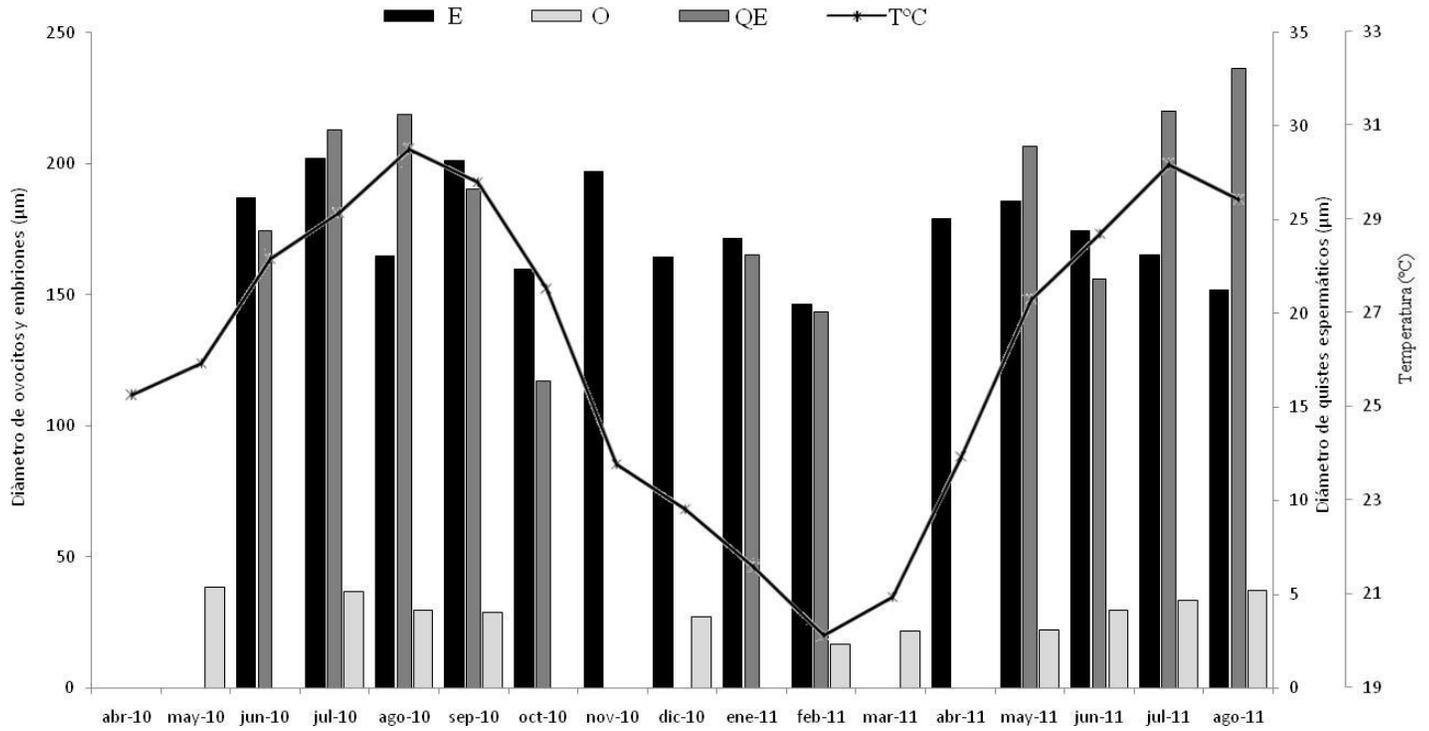


Figura 20 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos en *T. mismalolli* a lo largo del periodo de estudio en relación a la temperatura del mar. Ovocitos (O), quistes espermáticos (QE), Embriones (E).

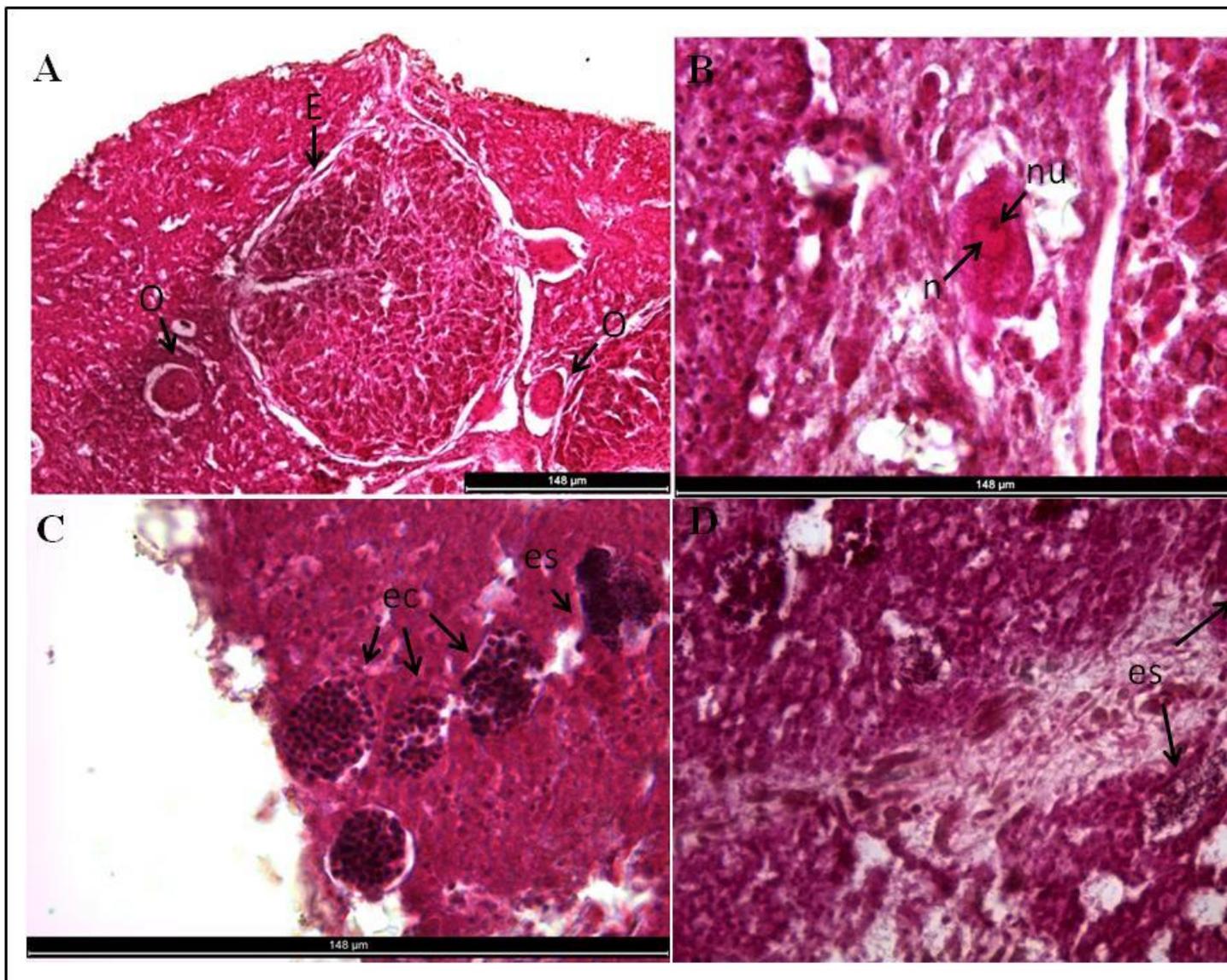


Figura 21 Gametogénesis de *T. mismalolli*. A) Ovocitos (o), y embriones coexistiendo en el mesohilo de la esponja. B) Ovocito maduro con núcleo (n) y nucleolo (nu) evidente. C) Quistes espermáticos con desarrollo asincrónico de gametos, espermatocitos (ec) y espermatozoides (es). D) espermatozoides maduros (es)

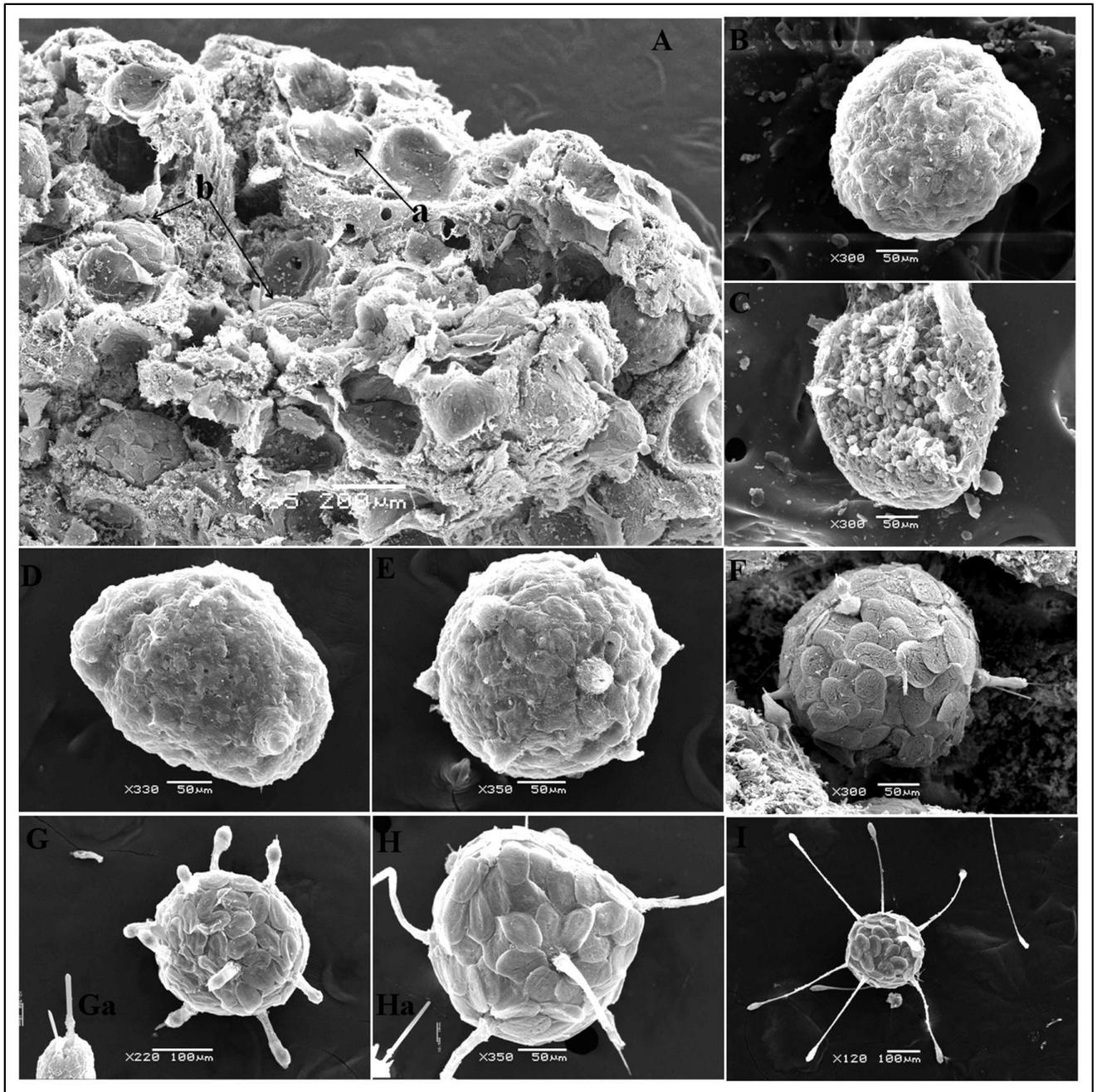


Figura 22 Embriogenesis de *T. mismalolli* vista al microscopio electrónico. A) Esponja con elementos reproductivos, donde se aprecian los embriones (b) dispersos y los espacios vacíos dejados por los mismos (a). B) Embrión en estadio temprano. C) Vista del interior de un embrión. D) Embrión maduro donde se empieza a observar la aparición de proyecciones. E) Embrión maduro donde se aprecian las proyecciones y reorganización de los discos. F) Embrión con proyecciones donde se empiezan a observar los tilotes. G) Larva hoplitomela con todas las proyecciones, G) Detalle de la proyección. H) Larva hoplitomela. I) Larva hoplitomela madura.

8.2.2.2 Reproducción asexual

La producción de gémulas en *T. mismalolli* se presentó en 10 de los 17 meses que duró el estudio (Figura 23, 24 y 25). No se detectaron gémulas los meses de abril, mayo y octubre en 2010, ni en febrero, abril, mayo y junio en 2011. La densidad más alta se presentó en agosto y la menor en diciembre de 2010. Se presentó cierta relación con la temperatura del agua (aunque no significativa), es decir, hubo una mayor producción de gémulas cuando la temperatura del agua era más cálida.

El diámetro de las gémulas también varió a lo largo del estudio y las de mayor diámetro se detectaron en noviembre de 2010, al igual que en el caso de *T. calpulli* y fue de 293.5 μm , mientras que el diámetro menor fue de 170.7 μm y se presentó en julio de 2010 (Figura 24). No se encontró relación entre la temperatura del agua y el diámetro de las gémulas.

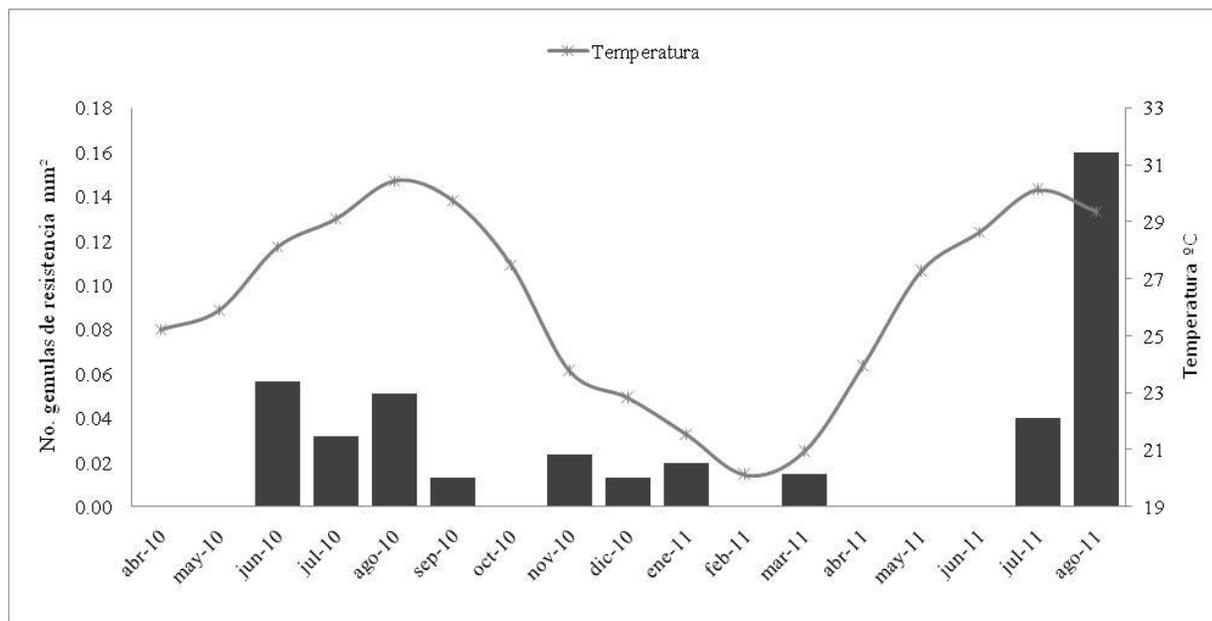


Figura 23 Densidad de elementos reproductivos asexuales (gémulas) en *T. mismalolli* a lo largo del período de estudio en relación a la temperatura del mar.

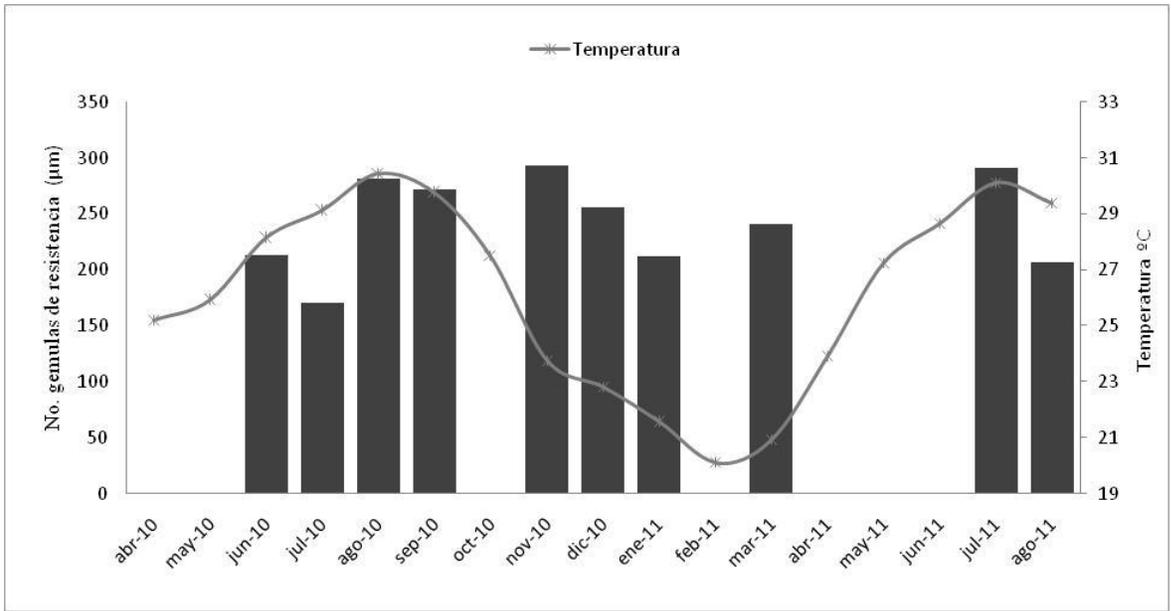


Figura 24 Variación del diámetro medio de los elementos reproductivos asexuales (gémulas) de *T. mismalolli* a lo largo del período de estudio en relación a la temperatura del mar.

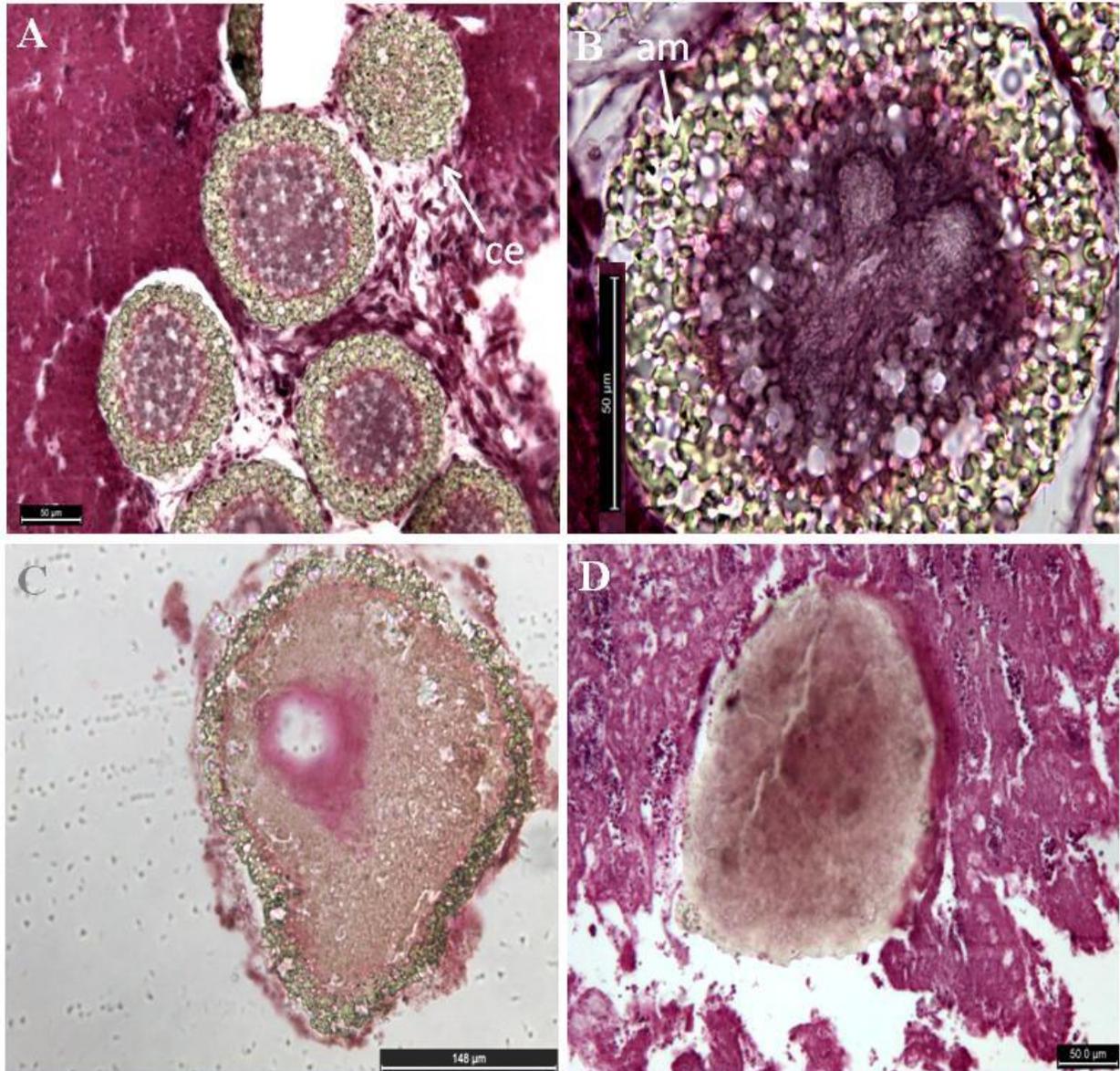


Figura 25 Morfología interna y externa de las gemulas de resistencia de *T. mismalolli*. A) Grupo de gémulas en el mesohilo de la esponja, donde se aprecia la capa externa de las gemulas cubierta de amfiasteres (ce). B) Detalle de una gémula con una capa densa de anfiásteres (am). C) Gémula con capa externa de anfiásteres. D) Estructura externa de una gémula.

9.- DISCUSION

Los arrecifes de coral forman comunidades biodiversas y productivas, que proveen de servicios muy importantes a través del turismo, la pesca y la protección de la costa (Alvarez-Filip *et al.* 2009, Moberg & Folke 1999). En el Pacífico oriental tropical presentan muy poco desarrollo, son de bajo relieve y han sido muy perturbados por procesos recurrentes de blanqueamiento debido al estrés térmico (Cortés 1997). Esto, ha producido un incremento de la cobertura de coral muerto, muy adecuado para el asentamiento de las esponjas excavadoras (Carballo *et al.* 2013), las cuales en las últimas décadas han incrementando su abundancia (Rose & Risk 1985, Holmes 2000, Rutzler 2002; Schonberg & Ortiz 2008, Carballo *et al.* 2013). En las comunidades coralinas del pacífico mexicano, la diversidad y abundancia de esponjas perforadoras se correlacionan negativamente con la cobertura de coral vivo (Nava 2008). Las esponjas perforadoras son comunes y abundantes en estos ecosistemas (Carballo *et al.* 2004, 2007).

En los arrecifes del Pacífico de México se conocen tres especies de esponjas del género *Thoosa*, dos de las cuales, *T. mismalolli* y *T. calpulli*, son muy abundantes y frecuentes (Carballo *et al.* 2008). Hasta este estudio solo se conocía la biología reproductiva y el desarrollo embrionario de *T. mismalolli* (Bautista-Guerrero *et al.* 2010), y se desconocía por completo cualquier aspecto de la biología de *T. calpulli*.

Centrándonos en nuestra hipótesis, es interesante destacar, que tal como esperaríamos, ambas especies viven generalmente en hábitats diferentes; *T. mismalolli* se encontró en mayor abundancia en el coral vivo a lo largo de todo el año y en cambio, *T. calpulli* prácticamente está ausente del coral vivo. Esta última especie se encuentra preferentemente invadiendo sustratos inestables como los fragmentos de coral que son muy abundantes en el arrecife. El hecho de que *T. mismalolli* se encuentre principalmente invadiendo colonias de coral vivo indica por una parte cierta sensibilidad a factores ambientales, como pudiera ser la sedimentación, el enterramiento, la luz, etc., factores que tienen una mayor incidencia en los fragmentos de coral muerto. Por otra parte, las colonias de coral vivas ancladas ofrecen un sustrato más estable que los fragmentos de coral muerto que están sometidos al movimiento producido por el oleaje y otros factores como la sedimentación.

El hecho de que *T. mismalolli* sea más abundante que *T. calpulli* pudiera apoyar esta hipótesis, ya que las colonias vivas ancladas ofrecen un sustrato más estable y por consiguiente la situación ambiental es también más favorable. *T. calpulli* suele vivir en sustratos que se mueven por la fuerza del agua, los cuales además pueden sufrir procesos de enterramiento y desenterramiento y aún erosión, ya que se encuentran depositados directamente sobre el suelo del arrecife. (o se desplazan sobre la arena sujetos a abrasión).

También pudiera darse la circunstancia de que *T. mismalolli* pudiera vivir en contacto con el tejido vivo, y en cambio *T. calpulli* no pudiera competir con el coral. En un experimento llevado a cabo con una especie del género *Cliona*, se comprobó que el 26 % de los ejemplares monitoreados pudieron invadir los corales mediante crecimiento lateral. Aun 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·al año (López-Victoria et al. 2006). En la isla Isabel también se llevó a cabo un experimento en el cual se comprobó que ejemplares trasplantados de *C. vermifera* pudieron invadir el coral vivo (66 % de los fragmentos trasplantados). No obstante, *T. mismalolli* fueron incapaz 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 (Nava & Carballo 2016). Esto probablemente sugiere, que lo que busca la esponja es la estabilidad y la protección de la parte basal e la colonia sin entrar en contacto con la zona de tejido vivo.

El hecho de que ambas especies se encuentren segregadas espacialmente, indica cierta capacidad de competencia interespecífica entre estas dos especies. En ecología de comunidades el principio de exclusión competitiva, a veces también llamado ley de exclusión competitiva de Gause o simplemente ley o regla de Gause, es una proposición que declara que dos especies en competencia biológica por los mismos recursos no pueden coexistir en forma estable si los demás factores ecológicos permanecen constantes (Hardin 1960). Uno de los competidores siempre dominará al otro, llevándolo a la extinción o a una modificación evolutiva o de comportamiento hacia otro nicho ecológico. Los pocos antecedentes que se conocen al respecto y en relación con las esponjas excavadoras, indican que cuando viven en simpatria, como es el caso de las dos

especies del género *Thoosa*, estas seleccionan diferente hábitat (y/o profundidad). En un estudio realizado en el Mediterráneo, se demostró que 9 especies de esponjas perforadoras del género *Cliona* tenían diferentes patrones de distribución a lo largo de un gradiente vertical (Hartman 1957). Es interesante destacar también, que incluso hay evidencias de competencia espacial intra especie. Hay un caso documentado con la especie *Cliona celata* que indica que cuando individuos provenientes de diferentes larvas llegan al mismo sustrato, y empieza el proceso de invasión del sustrato, este se interrumpe en la zona de confluencia, es decir las esponjas nunca llegan a tocarse y se mantienen de forma separada dentro del mismo hábitat (Bromley & Tendal 1972).

Es también importante puntualizar, que, ambas especies no parecen competir por el espacio con el coral como hacen otras especies de esponjas perforadoras más agresivas como son *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona tenuis* en arrecifes del Caribe (López-Victoria et al. 2006), o *Cliona orientalis* en arrecifes de la Gran Barrera de Coral (Schonberg y Wilkinson 2001). Estas especies son muy buenas competidoras por el espacio, proceso que es mediado por la producción de sustancias químicas que son capaces de inhibir el crecimiento del tejido del coral alrededor de las papilas (Sullivan et al. 1983). Sin embargo, a pesar de la preferencia de *T. mismalolli* para asentarse en colonias de coral vivo, esta siempre lo hace por la parte de la colonia que no está recubierta por el tejido del coral, indicando que no es capaz de colonizar la superficie viva del coral.

Por otra parte, en lo que respecta al ciclo biológico, ambas especies estuvieron en reproducción la mayor parte del periodo de estudio, y presentaron un patrón de variación temporal muy similar con picos en primavera o verano. En 2010, la población presentó su máximo en el verano, aunque los picos de abundancia fueron en agosto en *T. calpulli* y en septiembre en *T. mismalolli*. En 2011, la población de *T. calpulli* presentó su máximo en mayo y *T. mismalolli* en junio de 2011.

Durante 2010, el valor máximo de individuos en reproducción se presentó en agosto (100%) cuando la temperatura del agua es más cálida. Posteriormente, en 2011 la máxima actividad reproductiva se encontró en mayo (77 %).

9.1- Reproducción

De las especies conocidas del género *Thoosa* solo se ha estudiado el ciclo reproductivo de *T. mismalolli* (Bautista-Guerrero *et al.* 2010). El presente estudio confirma que ambas especies son hermafroditas y vivíparas y que la gametogénesis y embriogénesis puede ocurrir simultáneamente. Ambas especies liberan los espermatozoides, pero conservan los ovocitos en el mesohilo para una fertilización interna.

La especie *T. calpulli* se encuentra en reproducción prácticamente durante todo el año, mientras que *T. mismalolli* tiene periodos de producción de gametos de seis a cuatro meses (Bautista 2011), que coinciden con los meses más fríos (Diciembre–Abril). Esto sugiere que hay cierta segregación en cuanto a los periodos de maduración de ambas especies.

En *T. mismalolli* la espermatogénesis se presentó en tres periodos, con intervalos de inactividad de dos meses, coincidiendo los periodos más largos con los meses más cálidos, en cambio, *T. calpulli* presentó la espermatogénesis de forma continua durante todo el periodo de estudio, la cual se dio a la par que la ovogénesis. Riesgo *et al.* (2007) sugieren que los periodos largos de espermatogénesis pueden incrementar la fertilización cuando los ovocitos maduros están disponibles durante varios meses a lo largo del año, con lo que se ven favorecidos largos periodos de desove o liberación de larvas, como en el caso de las especies de *Thoosa*. La ovogénesis en *T. mismalolli* se detectó en periodos cortos de uno a cuatro meses, con intervalos de inactividad de uno a dos meses, y los periodos más largos de producción de ovocitos coincidieron con los meses más cálidos, sin embargo, Bautista-Guerrero (2011), había reportado previamente que esta especie producía ovocitos durante todo el año. En *T. calpulli* se presentó ovogénesis durante tres ciclos, con periodos de inactividad de un mes, coincidiendo en ambos casos con el mes previo a la máxima temperatura (Julio 2010 y junio 2011).

En algunas Demospongias, particularmente en la ovíparas, los ovocitos son producidos en un corto periodo de tiempo en cada ciclo anual, y maduran de forma sincrónica, o pueden producir ovocitos durante varios meses al año, y madurar de forma asincrónica, como ocurre frecuentemente en las esponjas vivíparas.

Respecto a la embriogénesis, en *T. mismalolli* se presentó en dos ciclos largos (nueve y seis meses, respectivamente). No se detectaron embriones en abril de 2010 y marzo de 2011. De igual forma en *T. calpulli* se dio de forma continua durante todo el año, salvo en mayo de 2010 y junio de 2011.

En ambas especies, en las primeras divisiones los blastómeros se separan por una capa delgada, probablemente de colágeno, que va adelgazándose conforme avanza el desarrollo. Este proceso se ha descrito en esponjas del género *Alectona* (*A. wallichii* y *A. mesatlantica*) (Vacelet 1999). La secreción abundante de colágeno por los blastómeros durante las primeras fases de desarrollo, parece ser una característica de las especies de los géneros *Thoosa* y *Alectona*, pero es muy inusual en los embriones de otras esponjas (Vacelet 1999).

Terminado el desarrollo del embrión se forma una larva hoplitemela que es similar a la larva descrita en el género *Alectona* ((ver Borchellini et al. 2004; Maldonado 2006)). Esta larva carece de cilios, y presenta un complejo espicular que no se encuentran en el estado adulto. En el esqueleto de las larvas de las esponjas *A. wallichii*, *A. mesatlantica* y *T. armata*, coexisten simultáneamente tres tipos de espículas (estilos delgados, amfiásteres y discotrienas (Topsent 1904, Vacelet 1999). En *T. mismalolli* y *T. calpulli* también hay tres tipos de espículas, pero difieren de las especies anteriores, por la presencia de estrongilos largos y delgados con puntas redondeadas que se proyectan radialmente del cuerpo de la larva. Esta espícula junto con los anfiásteres y discos monoaxónicos no se presentan en los adultos de *T. mismalolli* ni en los de *T. calpulli*. Otra singularidad sobresaliente del desarrollo embrionario de *T. mismalolli* y *T. calpulli* es la reorganización de las espículas radiales hacia un polo posterior, con lo que se facilita el movimiento de las larvas a través del mesohilo hacia los canales excurrentes y así ayudar a su expulsión al medio.

En las esponjas marinas los patrones reproductivos están regulados por una suma de factores endógenos (Simpson 1984) y exógenos (Adbo et al. 2008). La temperatura, el fotoperiodo, la sedimentación, la disponibilidad de alimento, el ciclo lunar, son los factores exógenos más evaluados y por ende que más se relacionan con el inicio y regulación de los procesos reproductivos (Ilan y Loyan 1990, Sarà 1992, Fromont 1999). De estos factores, la temperatura del agua se ha reportado como el principal activador y regulador de la gametogénesis, desove o liberación de larvas en muchas esponjas tanto vivíparas

(Whalan *et al.* 2007, Abdo *et al.* 2008), como ovíparas (Mariani *et al.* 2001, Riesgo y Maldonado 2008).

En regiones con grandes cambios estacionales, el incremento de la temperatura está asociado generalmente con el inicio de la actividad reproductiva (Fromont 1994). Sin embargo, también se ha reportado lo contrario (ver Simpson 1984, Ereskovsky y Gonobobleva 2000) e incluso, en algunos casos no existe relación alguna con este parámetro (Riesgo *et al.* 2007), como en el caso de las *Thoosas* que de acuerdo a los estadísticos realizados mostraron nula o escasa relación con este parámetro.

En aquellos hábitats donde la temperatura del agua durante el año varía de forma muy sutil, el inicio de la gametogénesis depende de estímulos más intensos durante el ciclo anual, como el cambio del fotoperiodo, la altura de las olas, la variación de la salinidad, los picos en los flujos de alimento, etc. (Elvin 1976, Witte 1996, Corriero *et al.* 1998).

Estudios realizados por Riesgo y Maldonado (2008), manifiestan que diferentes especies de esponjas, que comparten el mismo hábitat y están sometidas a un régimen termal similar, pueden diferir substancialmente en la sincronización de la producción de gametos, sugiriendo que esta disparidad reproductiva puede estar asociada a otros procesos fisiológicos intrínsecos más que con las condiciones ambientales. En el caso de las *Thoosas* no se comparte esta opinión ya que no se observa alternancia alguna entre la producción de gametos. Sin embargo, Bautista (2011) encontró una variación considerable en la reproducción entre individuos de la misma especie pero que viven en microambientes diferentes (CVA, FCM).

Algunas esponjas se reproducen durante todo el año, tanto en ambientes templados como tropicales, lo que sugiere que la reproducción no es controlada únicamente por señales ambientales como la temperatura. En el caso de la esponja *Luffariella variabilis*, la oogénesis comienza con temperaturas bajas, mientras que la espermatogénesis se da cuando la temperatura empieza a elevarse y liberan sus larvas cuando la temperatura es máxima (Ettinger-Epstein *et al.* 2007). En el caso de *Geodia cydonium* la oogénesis empieza a finales de la primavera y se detiene a finales del verano y los quistes espermáticos se presentan por un periodo corto, que coincide con la máxima intensidad de la oogénesis (Mercurio *et al.* 2007).

9.1.2. Reproducción asexual

Las gémulas son cuerpos de resistencia compuestos por una densa masa de arqueocitos totipotentes y células de almacenamiento (tesocitos, trofocitos, etc.) rodeados por una espesa envoltura protectora. La estructura y el grosor de la envoltura, que puede incluso incorporar materiales esqueléticos y cavidades neumáticas, varía en gran medida entre las especies. La resistencia relativa de gémulas tanto a la desecación y el proceso digestivo en el tracto de animales de gran tamaño hace que sean adecuadas para la dispersión a larga distancia a través de los vientos, aves, etc. (Fell 1993).

Las gémulas se producen típicamente en esponjas de agua dulce y estuarinas, aunque también es un mecanismo que utilizan algunas esponjas marinas (Fell, 1974, 1993, Simpson, 1984), sobre todo por las esponjas perforadoras (Shirley & Donald 1985).

Dentro de la familia Clionidae, se han descrito procesos de gemulación en especies de los géneros *Pione* (*P. lampa*, *P. truitti*, *P. vastifica*), *Cliona* (*C. anulitera*, *C. tanitrix*), *Thoosa* (*T. mollis*, *T. investigadores*, *T. mismalolli*) y *Siphonoduction* (*S. labyrinthica*) (Shônberg 2002, Rossell y Uriz 2002).

En el caso de las *Thoosas*, esta envoltura está conformada por espículas (amfiásteres) y colágeno. Generalmente, se considera que estas estructuras se producen solo ante condiciones ambientales adversas, pero en nuestro caso se detectó la formación de gémulas la mayor parte del año, hecho reportado previamente por Bautista (2011) en *T. mismalolli*, la cual produjo gémulas durante todo el año. En otras especies del mismo género solo se han reportado en un periodo corto, como en el caso de *T. mollis* (julio a octubre) (Volz 1939). Las especies *T. mismalolli* y *T. calpulli* combinan la reproducción asexual y sexual, tal vez para asegurar su persistencia localmente (asexual), a la vez que favorecen la dispersión a otras zonas alejadas.

10.-CONCLUSIONES

- 1) *Thoosa mismalolli*, es la especie más abundante y está presente todo el año, principalmente invadiendo colonias vivas de coral del género *Pocillopora*. *T. calpulli* es menos abundante que *T. calpulli*, y está prácticamente ausente de las colonias vivas. Aparece preferentemente en los fragmentos de coral, que es un sustrato más inestable que las colonias ancladas a la matriz.
- 2) En lo que respecta al ciclo biológico, ambas especies estuvieron en reproducción la mayor parte del periodo de estudio y presentaron un patrón de variación temporal muy similar con picos en primavera o verano. En 2010, la población presentó el mayor número de ejemplares en reproducción en verano, aunque los picos de abundancia fueron en agosto en *T. calpulli* y en septiembre en *T. mismalolli*. En 2011, la población de *Thoosa calpulli* presentó su máximo en mayo y *T. mismalolli* en junio de 2011.
- 3) *T. mismalolli* y *T. calpulli* son especies hermafroditas y vivíparas que se reproducen de forma continua durante todo el año y el desarrollo de los óvulos, embriones y quistes espermáticos se producen de forma asincrónica en el mesohilo de la esponja.
- 4) *T. mismalolli* y *T. calpulli* tiene fecundación interna, he incuban embriones que se desarrollan hasta liberar a una larva denominada hoplitomela con hábitos planctónicos y una alta capacidad de dispersión.
- 5) *T. mismalolli* y *T. calpulli* además de reproducirse sexualmente, se propagan asexualmente mediante la formación de gémulas, principalmente durante el invierno. La existencia de estas dos estrategias reproductivas (sexual y asexual) puede ser una de las causas de su alta persistencia en los sistemas arrecifales, además de facilitar su dispersión local y entre arrecifes geográficamente distantes.

11.- BIBLIOGRAFIA

- Acosta A, Fowler S, Teyssie JL, Jaubert J (1996) Uptake and release of heavy metals and radionuclides in corals. Abstracts, 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá.
- Allison WR (1996) Snorkeler damage to reef corals in the Maldiv Islands. *Coral Reefs* 15:215-218.
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Cote IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276:3019–3025.
- Bautista E, Carballo JL, Maldonado M (2010) Reproductive cycle of the coral-excavating sponge *Thoosa mismalolli* (Clionidae) from Mexican Pacific coral reefs. *Invertebrate Biology* 129(4):285-296.
- Bautista-Guerrero E, Carballo JL, Maldonado M (2014) Abundance and reproductive patterns of the excavating sponge *Cliona vermifera*: a threat to Pacific coral reefs?. *Coral reefs* 33:259-266.
- Bautista-Guerrero E, Carballo JL, Cruz-Barraza JA, Nava 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.
- Badii MH, Guillen A, Lugo-Serrato OP, Aguilar-Garnica JJ (2014) Correlación No-Paramétrica y su Aplicación en la Investigaciones Científica, Non-Parametric Correlation and Its Application in Scientific Research. *International Journal of Good Conscience* 9(2):31-40
- Bromley RG, Tendal OS (1973). Example of substrate competition and phototropism between two clionid sponges. *J. Zool. Lond* 169:151-155
- Buznego M, Alcolado PM (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.
- Calderón-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Carriquiry JP (2009) El papel de los arrecifes coralinos en el flujo del carbonato de calcio en el océano: Estudio en el Pacífico Mexicano.
- Carballo JL, Bautista-Guerrero E, Nava H, Cruz-Barraza JA, Chávez JA (2013) Boring sponges, an increasing threat for coral reefs affected by bleaching events. *Ecology and Evolution* 3(4):872–886.
- Carballo JL, Bautista-Guerrero E, Leyte-Morales E (2008) Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 356:113–122
- Carballo JL, Cruz JA, Gómez P (2004) Taxonomy and description of *Cliona* sponges

(Hadromerida Clionidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141:353-387.

Carballo JL, Cruz JA, Nava H, Bautista-Guerrero E (2008) Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos. Importancia en los ecosistemas arrecifales del Pacífico este. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, 183p.

Carballo JL, Cruz-Barraza JA (2005) *Cliona microstrongylata*, a new species of boring sponge from the Sea of Cortés (Pacific Ocean, Mexico). *Cahiers de Biologie Marine* 46:379-387.

Carballo JL, Cruz-Barraza JA, Gómez P (2004) Taxonomy and description of clionid sponges (Hadromerida, Clionidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Zoological Journal of the Linnean Society* 141:353–387

Carballo JL, Hepburn L, Nava HH, Cruz-Barraza JA, Bautista-Guerrero E (2007) Coral reefs 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.

Carballo JL, Cruz Barraza JA, Vega C, Nava Bravo H, Chávez-Fuentes MC. 2019. Sponge diversity in Eastern Tropical Pacific coral reefs: an interoceanic comparison. *Scientific Reports* 9:9409.

Carriquiry JD, 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.

Corriero G; Scalera-Liaci L; Nonnis-Marzano C; Gaino E (1998) Reproductive strategies of *Mycale contarenii* (Porifera: Demospongiae). *Marine Biology* 131:319-327.

Cortés J (1997) Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs* 16:39–46.

Cortés J (1997) Biology and geology of Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16:39-46.

Díaz CM, Rützler K (2001) Sponges: an essential component of Caribbean coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 69(2):535-546.

Duckworth AR, Peterson BJ (2013) Effects of seawater temperature and pH on the boring rates of the sponge *Cliona celata* in scallop shells. *Marine Biology*, 160: 27–35.

Elvin DW (1976) Seasonal growth and reproduction of an intertidal sponge, *Haliclona permollis* (Bowerbank). *The Biological Bulletin*. 151:108.

Ereskovsky AV (2000) Reproduction cycles and strategies of the cold-water sponge *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisacida), from the White Sea. *The Biological Bulletin*. 198: 77-87.

Ettinger-Epstein P, Whalam SW, Battershill CN, deNys R 2007. Temperature cues

- gametogenesis and larval release in a tropical sponge. *Marine Biology* 153:171-178.
- García E (1973) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México 264 pp.
- Gillis M, Gosselin P, Dubois P, Willenz P (2011) Seasonal modifications and morphogenesis of the Hypercalcified sponge *Petrobia massiliana* (Calcarea, Calcaronea). *Invertebrate Biology* 130(3):193-210
- Goreau TF, Hartman WD (1963) Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs. 25-54 *In: Mechanisms of hard tissue destruction. Sognnaesm, R.F.(Ed.)* Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science Publication 75,764 p.
- Grant RE (1826) Notice of a new zoophyte (*Cliona celata* Grant) from the Firth of Forth. *Edinburg new Philosophical Journal* 1:78-81.
- Grigg RW (1995) Coral reefs in an urban embayment in Hawaii: a complex case history controlled by natural and anthropogenic stress. *Coral Reefs* 14:253-266.
- Guida VG (1976) Sponge predation in the oyster reef community as demonstrated with *Cliona celata* Grant. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25(2):109-122.
- 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* 3(2):321-348.
- Hardin G (1960) The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131:1292-1297.
- Hardy JT, Hoge FE, Yungel JK, Dodge RE (1992) Remote detection of coral 'bleaching' using pulsed-laser fluorescence spectroscopy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 88:247-255.
- Hartman WD (1957) Ecological Niche Differentiation in the Boring Sponges (Clionidae) *Evolution* 11(3): 294-297
- Holmes KE (2000) Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae). *Invertebrate Biology* 119:125–138.
- Hubbard DK, Parsons KM (1996) Dredging, reef destruction and beach erosion: a case study. Abstracts, 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá.
- Jennings S, Grandcourt EM, Polunin NVC (1995) The effects of fishing on the diversity, biomass and trophic structure of Seychelles' reef fish communities. *Coral Reefs* 14:225-235.
- Jiménez C, Cortés J (2001) Effects of the 1991-1992 El Niño on scleractiniam corals of the Costa Rican central Pacific coast. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2):239-250.

- Jiménez C (2001) Arrecifes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2):215-231.
- Jiménez C (2001) Beaching and mortality of ref. organism during a warming event in 1995 on the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2):233-238.
- Kobluk DR (1981) Lower Cambrian cavity-dwelling endolithic (boring) sponges: *Canadian journal of Earth Sciences* 18:972-980.
- Laroche J, Ramananarivo N (1995) A preliminary survey of the artisanal fishery on coral reefs of the Tulear Region (southwest Madagascar). *Coral Reefs* 14:193-200.
- Lévi C (1956) Étude de Halisacara de Roscoff. Embriologie et systematique des Dèmosponges. *Archives de Zoologie Experimentale et Générale* 93:1-181.
- 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, Weil E. (2006). Competition for space between encrusting excavating Caribbean sponges and other coral reef organisms. *Marine Ecology Progress Series* 312:113-121.
- Macdonald IA, Perry CT (2003). Biological degradation of coral framework in a turbid lagoon environment, Discovery Bay, north Jamaica. *Coral Reefs* 22:523-535.
- Maldonado M, Bergquist PR (2002) Phylum Porifera. P. 21-50. In *Atlas of Marine Invertebrates Larvae*. Young CM, Sewell, MA, Rice ME, (Eds). San Diego, Ca.: Academic Press, San Diego, 626 p.
- Manning T, Edge WD, Wolff JO (1995) valuating Population-Size Estimators: An Empirical Approach. *Journal of Mammalogy*, Volume 76 (4):1149–1158.
- Manzello DP (2010) Ocean acidification hotspots: spatiotemporal dynamics of the seawater CO₂ system of eastern Pacific coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 55:239–248.
- Mariani S., Piscitelli MP, Uriz MJ (2001) Temporal and spatial cocurrence in spawning and larval release of *Cliona viridis* (Porifera: Hadromerida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81(4):565-567.
- Mariani S, Uriz MJ, Turon X (2000) Larval bloom of the oviparous sponge *Cliona viridis*: coupling of larval abundance and adult distribution. *Marine Biology* 137(5-6):783-790.
- Medina-Rosas P, Cupul-Magaña AL (2004) Coral Reefs of Isabel Island, Mexico. *Gulf of California Conf* 13-17 junio 2004. Tucson, Arizona, EUA.
- Mercurio M, Corriero G & Gaino E (2006) A 3-years investigation of sexual reproduction in *Geodia cydonium* (Jameson 1811) (Porifera, Demospongiae) from a semi-enclosed Mediterranean bay. *Marine Biology*.
- Mercurio M, Corriero G & Gaino E (2007) A 3-year investigation of sexual reproduction in

- Geodia cydonium* (Jameson 1811) (Porifera: Demospongiae) from a semienclosed Mediterranean bay. *Marine Biology*. 151: 1491-1500.
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* 29:215–233.
- Nava H, Carballo JL (2008) Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of experimental Biology* 211:2827-2831.
- Nava H, Carballo JL (2013) Environmental factors shape boring sponge assemblages at coral reefs from the Mexican Pacific coast *Marine Ecology an Evolutionary Perspective* 34:269–279.
- Nava H, Carballo JL (2016) Assessment of the effectiveness of natural coral fragmentation as a dispersal mechanism for coral reef boring sponges *Marine Ecology an Evolutionary perspective* 37:1008–1018.
- Pari N, Peyrot-Clausade M & Hutchings PA (2002) Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) during 5 years of.
- Ettinger-Epstein P, Whalan SW, Battershill CN, de Nys R (2007) Temperature cues gametogenesis and larval release in a tropical sponge. *Marine biology* 153:171–178
- Pomponi SA (1980) Cytological mechanisms of calcium carbonate excavation by boring sponges. *International Review of Cytology* 65:301-319.
- Reiswig HM (1971) *In situ* Pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology* 9(1):38-50.
- Reyes-Bonilla H (2003) Coral reef of the Pacific, coast of Mexico en Corto es J (ed), *Latin America Coral Reef*, Elsevier Amsterdam 331-350
- Reynolds ES (1963) The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 17:208-212.
- Rose CS, Risk MJ (1985) Increase in *Cliona delitrix* infestation of *Montastrea cavernosa* heads on an organically polluted portion of the grand Cayman Fringing Reef. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I, Marine Ecology*, 6:345–363.
- Rosell D, Uriz MJ (2002) *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. Systematics, biology and ecology of the Mediterranean excavating sponges. PhD thesis, Universidad de Barcelona, Barcelona, Spain, 363 p.
- Rützler K (2002) Impact of crustose clinoid sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geol_ogica Hispanica*, 37:61-72.
- Sarà A, Cerrano C, Sarà M (2002) Viviparous development in the Antarctic sponge

- Stylocordyla beorealis* Loven, 1868. *Polar Biology*. 25:425-431.
- Schönberg CHL, Ortiz JC (2008) Is sponge bioerosion increasing? Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium Miami, Florida 1:527–530.
- Schönberg CHL, Suwa R (2007) Why bioeroding sponges may be better hosts for symbiotic dinoflagellates than many corals. In: Custodio M.R., Lobo-Hajdu G., Hajdu E., Muricy G. (Eds), *Porifera Research. Biodiversity, innovation and sustainability*. National Museum, Rio de Janeiro, Brazil 569–580.
- Schönberg CHL, Wilkinson C (2001) Induced colonization of corals by a clionid bioeroding sponge. *Coral Reefs*, 20:69–76.
- Secretaría de Marina (1988) Compendio de estudios oceanográficos. Cap. 2:13-26 240. In: Monreal, GMA y Salas de LDA. *Dinámica y estructura termohalina*. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.
- Shirley AP, Donald WM (1985) Distribution and life history of the boring sponge *Cliona truitti* in the Upper Chesapeake Bay. P 384-390. In: *Third International Sponge Conference*.
- Sidri M, Milanese M, Bümmer F (2005) First observations on egg release in the oviparous sponge *Chondilla nucula* (Demospongiae, Chondrosida, Chondrillidae) in the Mediterranean Sea. *Invertebrates Biology* 124(2):91-97.
- Simpson TL (1984) Gamete, embryo, larval development. In: *The Cell Biology of Sponges*. New York, Springer-Verlag, 341-413 pp.
- Sokal RR, Rohlf JJ (1981) *Biometry*. WH Freeman and Co., San Francisco, USA.
- Spalding MD, Ravilious C, Green EP (2001) *World Atlas of Coral Reefs*. WCMC-UNEP. University of California Press. Berkeley. USA.
- Spencer T, Viles H (2002) Bioconstruction, Bioerosion, and disturbance on tropical coasts: coral reefs and rocky limestone shores. *Geomorphology* 48 (1-3):23-50.
- Spetland FH, Tore Rapp, Hoffmann F, Secher-Tendal O (2007) Sexual reproduction of *Geodia barrette* Bowerbank, 1858 (Porifera, Astrophorida) in two Scandinavian fjords; *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*, pp 613-620.
- Stubler AD, Furman BT, Peterson BJ (2014) Effects of pCO₂ on the interaction between an excavating sponge, *Cliona varians*, and a hermatypic coral. *Porites furcate*. *Marine Biology*, 161:1851–1859
- Topsent E (1900) Etudemonographique des spongiaires de France: III. Monaxonides Hadromerina. *Archives de Zoologie eExperimentale et Generale* 8:1-331.
- Toro G .Cantera JR, Londoño E, Orozco C, Neira R. Patrones de distribución y tasas del erizo *Centrostephanus coronatus* (Diadematoidea: Diadematoidea), en el arrecife de Playa Blanca, Pacífico colombiano

- Usher KM Sutton D, Toze S, Kuo J, Fromont J (2004) Sexual reproduction in *Chondrilla australiensis* (Porifera: Demospongiae). Mar Freshwater Res 55:123–134.
- Vázquez-Domínguez E (2003) Diversidad y distribución de crustáceos y equinodermos y su relación con niveles de sedimentación en arrecifes coralinos. Rev. Biol. Trop. 51:183-194.
- Veron J (2000) Corals of the world AIMS, Australia, 1:469
- Vicente VP (1990) Response of sponges with autotrophic endosymbionts during the coral-bleaching episode in Puerto Rico. Coral Reefs 8:199–202
- Whalan S, Battershill C, Nys de R (2007) Sexual reproduction of brooding sponges *Rhaphloeidesodorabile*. Coral Reef. 26: 655-663.
- Whalan S, Battershill C, Nys de R (2007) Variability in reproductive output across a water quality gradient for a tropical marine sponge. Mar. Biol. 153:163–169
- Witte U, Barthel D (1994) Reproductive cycle and oogenesis of *Halichondria panicea* (Pallas) in Kiel Bight. In: Van Soest RWM, Van Kempen TMG and Braekman JC (Eds.) Sponges in Time and Space. Balkema, Rotterdam. 297-305 pp.
- Witte U (1996) Seasonal reproduction in deep-sea sponges triggered by vertical particle flux. Mar. Biol., 124:571-581.
- Zar JH (1984) Biostatistical analysis. 2^{da} edition. Prentice Hall, New Jersey. 718 p.

ANEXOS

ANEXO 1

Tren de deshidratación para tejidos

- El tejido de la esponja se coloca dentro del histocasset
- Todas las muestras son tratadas en un procesador de tejidos automático (Histopret) en un proceso de 5 horas con las siguientes soluciones:
 - a) EtOH al 80 % (2 x 1 hora)
 - b) EtOH al 95 % (2 x 1 hora)
 - c) EtOH al 100 % (2 x 1 hora)
 - d) Xileno (2 x 1 hora)
 - e) Parafina (2 x 1 hora)
- Las muestras deshidratadas son embebidas en moldes de aluminio con parafina para formar los bloques de parafina.
- A cada uno de las muestras se realizan cortes histológicos (5 μ m) con un micrótopo_RS2535ST (Leica)
- Las diferentes secciones se depositadas en un baño de flotación para permitir su expansión y posteriormente deslizar un porta objetos por debajo de la misma.
- Los porta-objetos con la muestra se colocan en una estufa por el tiempo necesario para eliminar el exceso de parafina.

ANEXO 2

Técnica de tinción de Mayer- Hematoxilina/Floxina-eosina.

Este método de tinción involucra la aplicación de hematoxilina como tinte básico, el cual tiñe estructuras basofílicas con color azul-púrpura y la eosina alcohólica que tiñe estructuras eosinofílicas de color rosa brillante.

Secuencia de proceso de tinción, soluciones y tiempo:

1. Xilol por 5 min.
2. Xilol por 5 min.
3. EtOH al 100% -10 inmersiones
4. EtOH al 100% -10 inmersiones
5. EtOH al 95% -10 inmersiones
6. EtOH al 95% -10 inmersiones
7. EtOH al 80% -10 inmersiones
8. EtOH al 80% -10 inmersiones
9. EtOH al 50% -10 inmersiones
10. Agua destilada-10 inmersiones
11. Hematoxilina-15 min.
12. Chorro de agua –10 min.
13. Floxina/eosina -2 min.
14. EtOH al 95% 10 inmersiones
15. EtOH al 95% 10 inmersiones
16. EtOH al 100% 10 inmersiones
17. EtOH al 100% 10 inmersiones
18. Xilol 10 inmersiones
19. Xilol 10 inmersiones
20. Xilol 10 inmersiones
21. Xilol 10 inmersiones