



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**EL USO DE ARMS (AUTONOMOUS REEF MONITORING STRUCTURES) COMO
HERRAMIENTA PARA EL ESTUDIO DEL RECLUTAMIENTO EN
INVERTEBRADOS CRÍPTICOS EN LA PERLA DEL GOLFO, VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

AARÓN GARCÍA BERNAL

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes
Facultad de Ciencias, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Ávila Torres
ICMyL estación El Carmen, UNAM**

Ciudad Universitaria, CD. MX., Abril, 2021



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**EL USO DE ARMS (AUTONOMOUS REEF MONITORING STRUCTURES) COMO
HERRAMIENTA PARA EL ESTUDIO DEL RECLUTAMIENTO EN
INVERTEBRADOS CRÍPTICOS EN LA PERLA DEL GOLFO, VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

AARÓN GARCÍA BERNAL

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes
Facultad de Ciencias, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Ávila Torres
ICMyL estación El Carmen, UNAM**

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO CPCB/293/2021
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **1° de marzo de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del estudiante **GARCÍA BERNAL AARÓN** con número de cuenta **310142614** con la tesis titulada **“El uso de ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures) como herramienta para el estudio del reclutamiento en invertebrados crípticos en La Perla del Golfo, Veracruz”**, realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ADOLFO GRACÍA GASCA
Vocal: DR. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN
Vocal: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
Vocal: DRA. KARLA KRUESI CORTÉS
Secretario: DR. ENRIQUE ÁVILA TORRES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 12 de abril de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Biología, UNAM por permitirme realizar los estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca que me permitió realizar los estudios de maestría.

Al apoyo PAEP otorgado por el Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM que me permitió asistir al curso Ecología de Comunidades en Mérida y Celestún, Yucatán.

A mi director de tesis, el Dr. Fernando Álvarez Noguera por confiar en mí, apoyarme y motivarme durante los últimos años; por los momentos amenos y las pláticas en la Colección y salidas a campo.

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Enrique Ávila y Dr. Nuno Simoes, por todos sus comentarios y críticas que sin duda enriquecieron y mejoraron este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México por todos los conocimientos y habilidades que he adquirido en ella y las actividades deportivas y culturales que en sus instalaciones he llevado a cabo.

Al Instituto de Biología y a la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, por brindar las herramientas e instalaciones que permitieron la realización de este proyecto.

Al Dr. José Luis Villalobos por todas sus enseñanzas y paciencia en la identificación de crustáceos y su apoyo en las salidas a campo.

A los miembros del jurado sinodal el Dr. Adolfo Gracia Gasca, Dr. Francisco Solís Marín, Dr. Sergio Cházaro Olvera y Dra. Karla Kruesi Cortés, por sus comentarios y sugerencias que mejoraron este escrito de manera sustancial.

Al Dr. Pablo Hernández y la Especialista en Estadística Aplicada Celeste Martínez por sus comentarios y enseñanzas en los análisis estadísticos para este trabajo.

A la Biol. Araceli Mercado por la guía y enseñanzas para la identificación de poliquetos.

Al Laboratorio de Microscopia y fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM y a la Biól. Susana Guzmán por la asesoría y apoyo en la toma de fotografías que enriquecieron este trabajo.

A Sergio, Rubén, Areli, Rodrigo, Fernanda, Luz y al Taller de invertebrados de la zona costera y arrecifal del Golfo de México por su preciada ayuda en las salidas a campo.

A mis compañeros de la Colección Nacional de Crustáceos por sus consejos y por acompañarme durante estos años en tantos viajes y momentos inolvidables.

Agradecimiento muy especial a mi familia, a mi padre y hermana cuyo apoyo durante estos últimos años ha sido un pilar en mi desarrollo; a mi madre, que día a día me impulsó a superarme y a quien siempre llevaré en el alma.

A mis tías, tíos, primos y primas que forman esta bonita familia, soy afortunado por tenerlos.

A todos mis amigos que afortunadamente son tantos que ocuparían otra tesis de solo mencionarlos, muchas gracias.

A Ara, por estar siempre, por ser una amiga y compañera. Por apoyarme e impulsarme. Estos años han sido maravillosos gracias a ti, llenas mis días de alegría y mi vida de recuerdos y aventuras.

Índice

Resumen.....	I
Introducción	1
Arrecifes de Coral	1
Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (CASGM)	1
Criptofauna	2
Sucesión ecológica.....	3
Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS, por sus siglas en inglés)	4
Antecedentes	6
Hipótesis	10
Objetivos.....	11
Materiales y métodos	12
Área de estudio	12
ARMS	14
Análisis de datos	16
Diversidad y estructura de la comunidad	16
Diferencias entre comunidades	17
Parámetros ambientales.....	17
Relación de la fauna arrecifal con el ambiente.....	18
Comparación con trabajos de la región	19
Comparación con otros colectores ARMS	20
Resultados	21
Diversidad y estructura	21
Diferencia entre comunidades.....	27
Variabilidad ambiental	30
Relación con el ambiente	33
Sitios de la región.....	34
Método de muestreo en La Perla del Golfo	34
Sistema Arrecifal Los Tuxtlas.....	35
Conexión con arrecifes del Golfo de México	37
Comparación con otros ARMS	41
Discusión	45
Fauna móvil	45

Fauna sésil	47
Diferencia entre comunidades y relación con el ambiente	48
Variabilidad ambiental.....	48
Comunidad móvil	49
Comunidad sésil.....	51
Sitios de la región.....	53
Método de muestreo.....	53
Sistema Arrecifal Los Tuxtlas.....	53
Arrecifes del Golfo de México.....	55
Arrecifes donde se han utilizado colectores ARMS	57
Conclusiones	58
Referencias bibliográficas	60
APÉNDICE I	74
APÉNDICE II	77

Resumen

La Perla del Golfo es un arrecife de coral situado al suroeste del Golfo de México, dentro del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas. Se sabe poco sobre este arrecife y los invertebrados que lo habitan, por lo tanto, de la dinámica de la comunidad y su conectividad con otros arrecifes. Este estudio se enfocó en el estudio del reclutamiento de invertebrados crípticos en La Perla del Golfo usando ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures) como herramienta de colecta. Los colectores se posicionaron al inicio de las temporadas fría y cálida en La Perla del Golfo. Se contrastaron las comunidades de invertebrados crípticos registradas en cada temporada mediante curvas de rango-abundancia, tanto de la fauna móvil como la sésil y se determinó qué variables ambientales influyen en el reclutamiento. En total se identificaron 106 entidades biológicas, de las cuales 68 fueron identificadas a nivel específico, 23 a nivel de género, 11 a nivel de familia y cuatro a nivel de grupo morfo funcional. Las curvas de fauna móvil muestran un patrón escalonado con dominancia de pocas especies, no se identificó ninguna variable ambiental con influencia sobre su colonización. Las especies móviles en las primeras fases de la sucesión suelen ser generalistas y arriban a los sitios desplazándose desde comunidades aledañas. En la fauna sésil, las curvas de la temporada fría tienen pendiente pronunciada con una especie dominante y en la temporada cálida hay mayor equitatividad. Se identificó que la variable concentración de sedimento suspendido tiene influencia sobre el reclutamiento en la fauna sésil, el grupo morfo funcional denominado “briozoo café” parece ser un fuerte competidor en condiciones de alta concentración de sedimentos suspendidos, afectando el establecimiento de otros organismos. Se comparó la diversidad obtenida en las ARMS con la registrada en trabajos previos en la región y el arrecife, además de determinar si existe conexión entre los parches coralinos dentro del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas. Los valores de diversidad fueron similares entre la comunidad de invertebrados de las ARMS y los parches arrecifales de la región donde los disturbios son constantes y la sucesión puede encontrarse en fases tempranas. Se identificaron especies comunes en los sitios, indicador de que la distancia entre sitios permite la conectividad dentro del SAT. Se compararon las especies de invertebrados identificadas en las ARMS con listados de invertebrados del Sistema Arrecifal Veracruzano y arrecifes del Banco de Campeche con el fin de identificar una posible conectividad entre los sistemas. Sin embargo, no se encontró ninguna similitud con alguno de los dos sistemas. Finalmente, se comparó la composición de las comunidades a nivel de phylum en La Perla del Golfo con las registradas en trabajos previos con ARMS situadas en otros arrecifes y con distintos tiempos de permanencia en el medio a fin de identificar patrones de sucesión a lo largo del tiempo. Se registraron cinco phyla con ARMS en 18 meses o menos en el medio, la proporción de riqueza y abundancia fue mayor para el phylum Arthropoda. En colectores con 24 meses en el sitio se registraron 12 phyla y la mayor proporción correspondió a secuencia no asignadas a algún grupo taxonómico.

Abstract

La Perla del Golfo coral reef is located in the southwestern of Gulf of México, within Los Tuxtlas Reef System. Little is known about this reef and the invertebrates that inhabit it as well as about the dynamics of the community and its connectivity with other reef systems. This study focused on recruitment of cryptic invertebrates in La Perla del Golfo using ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures) as a collection tool. ARMS were deployed at the beginning of the cold and warm seasons in La Perla del Golfo. Cryptic invertebrate communities found in each season, both mobile and sessile fauna, were contrasted using rank-abundance plots and environmental variables that influence recruitment were determined. I identified 106 biological entities, 68 at the species level, 23 at the genus level, 11 at family level, and four at a morpho-functional level. The rank-abundance plots of mobile fauna showed a staggered pattern with few dominant species, no environmental variable was found to influence colonization. Motile species in the first phases of the succession are usually generalists and arrive at the sites moving from neighboring communities. For the sessile fauna, the rank-abundance pattern showed a steep slope with a dominant in the cold season and more even community in the warm season. The amount of suspended sediment influenced the sessile fauna recruitment, the morpho-functional group “brown bryozoan” seems to be a strong competitor in an environment with a high concentration of suspended sediment, affecting the settlement of other sessile organisms. The diversity found with ARMS was compared with previous studies in the region and connection among the coral patches within Los Tuxtlas Reef System was explored. The diversity registered with ARMS is like that registered in reef patches where disturbances are recurrent and succession could be in an early stage. The common species found, suggest that the distance among sites allows connectivity inside the SAT. The invertebrate species found with ARMS were compared with those recorder from the Veracruz Reef System and Campeche Bank reefs to identify a possible connectivity among them, but no similarities were found. Finally, the community composition in La Perla del Golfo was compared, at the phylum level, with previous studies of other reefs where ARMS were used for different periods of time to identify succession patterns over time. Five phyla were recorded with ARMS in 18 months or less in the reef. The proportion of richness and abundance was highest for the phylum Arthropoda. In collectors with 24 months in the site, 12 phyla were recorded, and the highest proportion of richness and abundance corresponded to sequences not assigned to any taxonomic group.

Introducción

Arrecifes de Coral

Los arrecifes de coral son estructuras en aguas marinas poco profundas dominadas por corales escleractinios (Bellwood *et al.*, 2004). Las formaciones resultantes presentan heterogeneidad geomorfológica y física que provee gran variedad de hábitats para otros organismos (Groombridge, 1992) lo que ha dado como resultado ecosistemas altamente productivos y diversos (Hatcher, 1997; Pandolfi, 2011).

Existen diferentes tipos de arrecifes de coral; parches arrecifales, bancos arrecifales, arrecifes de barrera, atolones y arrecifes bordeantes (Groombridge, 1992), estos últimos ocupan un área de más del 50% del área arrecifal a nivel mundial. Debido a la cercanía con la costa se desarrollan a profundidades no mayores de 10 m y es la planicie arrecifal en donde hay mayores densidades de coral (Smithers y Hopley, 2018).

Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (CASGM)

El CASGM se ha propuesto como un corredor biológico dentro del Golfo de México a lo largo de un gradiente topográfico en el cual se ubican tres sistemas arrecifales (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). El Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT) se ubica al norte y está compuesto por 10 arrecifes de plataforma, donde se han registrado alrededor de 1,100 especies animales. En la zona centro se encuentra el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) que es la región arrecifal con mayor desarrollo, compuesto por 27 arrecifes de los cuales cuatro son bordeantes y 23 de plataforma, incluyendo 19 arrecifes emergidos y cuatro sumergidos. Es la zona arrecifal más estudiada pero también en la que existe un mayor impacto antropogénico (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013).

El Sistema Arrecifal Los Tuxtlas (SAT) se ubica en la zona sur del CASGM, en la costa de la región de Los Tuxtlas. El sistema cuenta con 32 formaciones arrecifales, de ellas 31 son parches arrecifales y un arrecife principal de tipo bordeante, La Perla del Golfo, con una extensión de 13 km (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Recientemente se han registrado tres arrecifes sumergidos dentro del polígono del SAT, aunque se conoce poco detalle sobre ellos (Ortiz-Lozano *et al.*, 2019).



A diferencia de los dos sistemas al norte, se conoce poco sobre los sitios arrecifales del SAT, incluyendo el arrecife La Perla del Golfo. Se ha descrito que la comunidad de corales en La Perla del Golfo es única dentro del CASGM (Jordán-Garza *et al.*, 2017) pero las comparaciones con otros grupos de invertebrados han quedado pendientes. En cuanto a la dinámica de las comunidades, se han registrado un intenso recambio de especies de invertebrados en otros sitios de la región (Hernández *et al.*, 2010) que parecen estar relacionados con los frecuentes eventos de perturbación y la marcada estacionalidad de la región, pero se desconoce si esto también ocurre en el arrecife y si alguna variable ambiental está mediando este proceso a lo largo del ciclo anual.

Criptofauna

Los estudios de organismos que habitan arrecifes coralinos se han enfocado principalmente en peces y corales que lo componen (Graham y Nash, 2013), dejando de lado otros grupos diversos como los invertebrados asociados a corales (Reaka-Kudla, 2005). Los invertebrados pueden dividirse en criptofauna y epifauna. La primera está compuesta por organismos que se mimetizan o esconden en las grietas del sustrato y la segunda por aquellos que viven sobre la superficie, adheridos o moviéndose libremente (Rafaelli y Hawkins, 1999; Sarmiento *et al.*, 2000; Vassallo *et al.*, 2014). Se piensa que la diversidad de la criptofauna ha sido subestimada a nivel mundial, pues las metodologías para su estudio demandan tiempo y recursos considerables (Plaisance *et al.*, 2011) y se ha calculado que la superficie de las cavidades coralinas es hasta ocho veces mayor que la superficie del coral (Scheffer *et al.*, 2010) lo que incrementa la disponibilidad de hábitats que pueden ser utilizados por las comunidades de invertebrados (Glynn y Enochs, 2011).

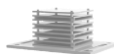
La estructura de comunidades de invertebrados críticos está principalmente compuesta por organismos del phylum Porifera en la fauna sésil y por artrópodos y poliquetos en la fauna móvil (Pearman *et al.*, 2018), encontrándose mayores densidades y biomasa en corales vivos que en muertos (Enochs, 2012). Ecológicamente, los invertebrados participan en diversas funciones en el ecosistema, como en el reciclamiento de materia orgánica en la cadena trófica, la incorporación de energía al sistema por los consumidores primarios, filtrando agua, dispersando materia y aportando en la oxigenación del agua (Enochs, 2012; Glynn, 2013).



Una gran parte de los invertebrados marinos tienen un ciclo de vida bifásico que incluye un periodo larvario que facilita la dispersión y una fase adulta demersal, sésil o sedentaria (Shanks, 2001). El suministro larvario se refiere al número de larvas planctónicas disponibles cerca de los sitios de asentamiento y afecta la manera en que se forma una comunidad (Marshall *et al.*, 2009; Pineda *et al.*, 2010). El éxito del asentamiento determina la estructura de la comunidad de invertebrados (Roberts *et al.*, 1991) y depende de variables particulares de cada especie como una fertilización exitosa, reserva vitelina, caracteres morfológicos, cambios fisiológicos y cambios de comportamiento (Roberts *et al.*, 1991; Botello y Krug, 2006; Elkin y Marshall, 2007; Marshall *et al.*, 2009; Pineda *et al.*, 2010) y variables ambientales, tales como los cambios de mareas, alteraciones en dirección del viento así como de su temperatura y velocidad, la presencia de surgencias, la topografía de la costa, la composición y rugosidad del sustrato, la presencia de organismos conespecíficos y la depredación (Roberts *et al.*, 1991; Moksnes, 2002; Koehl, 2007; Rilov *et al.*, 2008; Marshall *et al.*, 2009; Hoffman *et al.*, 2012; De Azevedo Mazzuco *et al.*, 2018)

Sucesión ecológica

Algunos de los aspectos importantes que determinan la diversidad de especies en un área determinada son los cambios sucesionales, se han descrito varios modelos posibles en el avance de una comunidad a través del tiempo. Algunas comunidades, por ejemplo, son mediadas por la colonización inicial de un sustrato (Anderson, 1999). Esta colonización inicial tiene un cambio progresivo y direccional, el cual depende de las interacciones entre las especies pioneras y sucesoras en un hábitat particular, un set inicial de condiciones puede dar lugar a pocos ensamblajes finales (Underwood y Chapman, 2006). También es posible que se parta desde distintos ensamblajes iniciales y transitar por distintos estados intermedios, pero eventualmente llegar a una comunidad con especies dominantes que son predecibles (Underwood y Chapman, 2006). Por otra parte, en ambientes someros las interacciones por competencia y depredación son frecuentes. La competencia ocurre principalmente por espacio y alimento, lo que determina patrones de supervivencia y ocupación de espacio. La depredación remueve o elimina organismos, provocando una disminución del tamaño de poblaciones y tallas, además, puede causar efectos indirectos que resultan en la interrupción de otras interacciones y procesos de sucesión (Underwood y Fairweather, 1989)



La ocurrencia de disturbios ambientales también es importante en la estructura y dinámica de la comunidad. Los disturbios remueven especies frágiles y vulnerables, lo que lleva al ecosistema a estados más tempranos en la sucesión (Underwood y Fairweather, 1989). A los disturbios se les atribuyen parte importante de la gran diversidad de especies en un área pequeña, ya que promueven la constante aparición de sustratos disponibles para colonizar y al mismo tiempo, el banco de larvas sufre un recambio relacionado con pulsos reproductivos de distintas especies (Sutherland, 1974). Para que las poblaciones locales se mantengan después de un disturbio es necesario una rápida recolonización por parte de las larvas que se encuentran en la columna de agua (Underwood y Fairweather, 1989), las especies con estadios larvales prolongados tendrán una distribución homogénea y las especies con estadios larvales cortos tendrán una distribución restringida a zonas localizadas (Bingham, 1992).

Dentro de las grietas del sustrato coralino, los organismos pioneros son solitarios, incluyendo bivalvos horadadores, serpulidos, briozoos y algas calcáreas. Posteriormente ocurre una colonización masiva de organismos incrustantes, principalmente esponjas y briozoos (Choi, 1984). Al final de esta etapa, la mayor parte de los espacios quedan ocupados y los organismos solitarios son desplazados por los coloniales (Jackson, 1977). La siguiente etapa, el clímax, se divide en dos fases; en la primera ocurre el arribo de briozoos solitarios, bivalvos no horadadores y cnidarios de la clase Scyphozoa y en la última hay un crecimiento importante de tunicados, sabélidos y bivalvos (Choi, 1984).

La colonización por la fauna móvil es rápida y ocurre en pocas semanas, en las primeras semanas ocurre una llegada masiva de organismos de tallas pequeñas, seguido del arribo de especies de tallas más grandes que se desplazan desde sitios aledaños en busca de recursos o refugio. Finalmente, se da el arribo de larvas desde la columna de agua cuando existen señales adecuadas en el posible lugar de asentamiento (Peyrot-Clausade, 1980; Kingsford *et al.*, 2002; Takada *et al.*, 2007).

Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS, por sus siglas en inglés)

Ante las dificultades para estudiar la criptofauna arrecifal, los colectores artificiales han resultado de gran utilidad (Plaisance *et al.*, 2011; Monroy-Velázquez, 2017). Los



sustratos artificiales usados para el estudio de la criptofauna deben ser capaces de imitar la heterogeneidad ambiental, mientras esto se cumpla, los patrones de colonización y desarrollo de la comunidad sobre esas estructuras también serán similares a los procesos en el medio natural (Svane y Kjerulf, 2002).

Las ARMS, son colectores pasivos de largo plazo que asemejan la complejidad estructural de los arrecifes y proveen refugio a los invertebrados. Estos fueron utilizados por primera vez en 2004 como parte del "Censo de Vida Marina" (Ransome *et al.*, 2017) y actualmente han sido colocados más de 1,800 colectores de todos los océanos, (Global ARMS Program, 2019). Las ARMS tienen la ventaja de ser un método estandarizado, por lo que es posible comparar los resultados entre distintos arrecifes, son replicables, permiten detectar cambios ambientales y representan un método no destructivo y de bajo costo. De esta manera, se pueden obtener datos certeros que permitan determinar el estado de la comunidad de invertebrados críticos en zonas arrecifales.

Estudios previos en los que se utilizaron ARMS, indican que estos colectores tienen mayor eficiencia que los métodos tradicionales (Plaisance *et al.*, 2011). Las ARMS también han sido utilizadas en estudios que no sólo se enfocan en el conocimiento de la biodiversidad de especies arrecifales. Por ejemplo, existen proyectos en los que se utilizan para determinar centros de radiación de diversidad marina, estimar el efecto de los contaminantes, el efecto de la acidificación, tener conocimiento de la fauna de mar profundo y para evaluar las respuestas de las comunidades marinas al cambio ambiental (Global ARMS Program, 2019). Tomando en cuenta estas ventajas, se utilizaron ARMS para describir la fauna crítica y su dinámica en uno de los arrecifes del sur del Golfo de México, La Perla del Golfo, la principal formación arrecifal del SAT,



Antecedentes

Estudios que describen la Fauna críptica en México

En el Caribe mexicano se han realizado algunos estudios sobre el efecto de la actividad humana sobre la criptofauna, tal es el caso del estudio realizado por Campos-Vázquez *et al.* (1999) en Punta Nizuc, donde identificaron 64 especies de poliquetos, 46 de moluscos y 36 de crustáceos. El sitio presentaba presión antropogénica por el turismo en la zona de plataforma, zona que reflejó la menor diversidad. Por otro lado, Ochoa-Rivera *et al.* (2000), analizaron la comunidad de poliquetos crípticos en la isla de Cozumel en profundidades de 2 a 22 m, encontraron una riqueza de 42 especies, siendo las zonas profundas las más diversas y las zonas someras las menos diversas y las más afectadas por el turismo.

Por otra parte, Monroy-Velázquez *et al.* (2017) analizaron la comunidad de peracáridos crípticos en zonas con distinto nivel de degradación y a distintas profundidades en arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Esto dio como resultado 200 taxa distintos, de los cuales, 50 especies se registraron por primera vez para el Caribe mexicano. También se encontró una relación de la abundancia y la profundidad, además de que en la zona degradada se registró mayor abundancia de especies consideradas como indicadoras de eutrofización.

En el arrecife de Enmedio, Veracruz, estudiaron la estructura de la criptofauna dentro de esponjas marinas, se identificaron poliquetos, crustáceos, moluscos, sipuncúlidos, peces, otras esponjas, anemonas, ascidias y platelmintos. Los crustáceos, los poliquetos y los moluscos fueron los más importantes en cuanto a riqueza y abundancia. Se observó una relación entre el tamaño de la esponja y la cantidad de organismos que la habitan y una disminución de organismos asociados respecto al aumento de profundidad (Carrera-Parra y Vargas-Hernández, 1996).

Estructuras artificiales en arrecifes

El uso de sustratos artificiales para imitar la arquitectura arrecifal comienza con el objetivo de incrementar la producción pesquera (Bohnsack, 1989). También se han usado ampliamente en la restauración de arrecifes, ya que proveen refugio a peces e invertebrados, modifican las corrientes, consolidan escombros e incluso estimulan el turismo (Spieler *et al.*, 2001).



Distintos materiales han sido utilizados para construir arrecifes artificiales, concreto, estructuras metálicas como autos o barcos, madera, llantas, láminas de fibra de vidrio, cerámica y PVC, en los materiales con mayor rugosidad se ha observado la mayor diversidad (Conell y Glasby, 1999; Azevedo *et al.*, 2006; Lozano-Cortes y Zapata, 2014; Mallela *et al.*, 2017). Se han registrado diferencias en la identidad y abundancia de especies dependiendo de la temporada en la que se colocaron los sustratos debido a diferencias en los factores ambientales (Burt *et al.*, 2009; Siddik *et al.*, 2018)

Enochs *et al.* (2011), realizaron un estudio acerca de la influencia de algunos parámetros ambientales sobre la criptofauna móvil. La porosidad del coral y el flujo de agua son importantes en la estructura de la comunidad, mientras menos poroso y menor flujo de agua exista en el medio la abundancia y biomasa será mayor. Esto se debe a que los organismos son menos susceptibles a la depredación. Además, mencionan la importancia del uso de estructuras artificiales para mantener la comunidad de invertebrados crípticos, ya que simulan la complejidad estructural en arrecifes degradados.

En México se han utilizado sustratos artificiales con el fin de estudiar el reclutamiento de invertebrados arrecifales. Es el caso del estudio de Winfield *et al.* (2009), donde estudiaron el reclutamiento de macro-crustáceos incrustantes en placas de PVC en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Fueron identificados 8,121 organismos de 26 especies. Se diferenciaron dos grupos de macro-crustáceos en el sistema arrecifal, el de mayor diversidad se ubicó en la zona norte del arrecife y el segundo grupo se restringió a la zona sur. Rodríguez-Troncoso *et al.* (2019) analizaron el reclutamiento en estructuras artificiales construidas con esqueletos coralinos, en dichas estructuras los grupos más abundantes fueron los crustáceos, moluscos y poliquetos y las tasas de reclutamiento aumentaron en la temporada cálida, asociada con un aumento en la disponibilidad de alimento y de la tasa metabólica de las larvas.

ARMS

Zimmerman y Martin (2004), construyeron estructuras tridimensionales llamadas Arms (Artificial reef matrix structure) con el fin de estudiar la diversidad de invertebrados crípticos en arrecifes sin causar efectos negativos en el medio ambiente, en arrecifes de la Isla de Guana y las Islas Vírgenes Británicas. Las Arms mostraron efectividad, ya que fue capturada una amplia gama de organismos de distintos phyla, incluidos Porifera, Annelida,



Sipunculida, Mollusca, Crustacea y Echinodermata. Los poliquetos, crustáceos y moluscos fueron los grupos más abundantes en los colectores.

El método de Zimmerman y Martin (2004) empleaba varias capas de concreto y cavidades de distintos tamaños, lo que dificultaba su manejo debido al peso, por lo que la siguiente generación de ARMS buscó tener un diseño simple, estandarizado y a precio costeable. En 2008, en Oahu, Hawaii, se desarrolló el protocolo completo, el cual, ha sido implementado por diversas organizaciones a nivel mundial (Knowlton *et al.*, 2010). Las estructuras tomaron el nombre de ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures)

Leray y Knowlton (2014) colocaron ARMS en arrecifes de ostiones durante un periodo de seis meses, en Florida y Virginia, EUA. Un total de 2,179 OTU's, fueron identificadas, la mayor diversidad correspondió a la fracción más pequeña (500 – 106 μm) y en la fracción más grande la diversidad fue menor. Los colectores de Florida fueron más diversos que los de Virginia, las especies raras acumularon entre 31 y 47% del total de OTU's. En la fauna >2 mm la diferencia en la comunidad de invertebrados fue mayor entre arrecifes que la encontrada en la fauna <2 mm. Los datos que obtuvieron no mostraron una estructura comunitaria a escala fina, pero sí se observó una división de la comunidad sésil a una escala de 100 m.

Pearman *et al.* (2018), utilizaron ARMS para estudiar la fauna críptica en arrecifes del Mar Rojo, colocaron las estructuras a lo largo de un gradiente ambiental con el fin de estudiar cambios en la comunidad críptica a lo largo del mismo. La fauna sésil estuvo dominada por esponjas y la móvil por artrópodos y anélidos. También se detectaron cambios en la identidad de las especies a lo largo del gradiente, pero la estructura de la comunidad fue similar. Finalmente, mencionaron la importancia del uso de ARMS para el estudio de la fauna críptica, cuya información puede resultar muy valiosa para la planificación de áreas naturales protegidas.

Carvalho *et al.* (2019) colocaron ARMS en distintos sitios del Mar Rojo, en arrecifes de Arabia Saudita, que se mantuvieron en los sitios durante dos años. En este caso, un total de 10,416 OTU's de la fauna móvil y sésil fueron identificadas, con un promedio de 1,471 OTU's por triplicado de ARMS, el phylum Arthropoda fue el grupo dominante en la fauna móvil y sésil. Los distintos grupos de colectores mostraron una correlación negativa con la



distancia y poca similitud entre grupos. Un total de 78% de los OTU's se clasificaron como especies raras. Los autores identificaron una alta correlación entre la fauna sésil y móvil. Por otra parte, se identificó una correlación de la variable temperatura superficial con la diversidad de la fauna sésil y de el sedimento suspendido con la fauna móvil, aunque ambas variables aumentaron en la región sur, donde la diversidad encontrada en las ARMS disminuyó.

El análisis de estos estudios muestra, en general, el interés que existe por estudiar la fauna críptica en los arrecifes de coral. Los esfuerzos que se han hecho por sistematizar su muestreo y monitoreo han derivado en el uso de estructuras artificiales. Las ARMS son una herramienta útil ya que los materiales para su construcción son de fácil acceso, tienen medidas y protocolos de manejo estandarizados que permiten la replicación de experimentos, sumando a que es un método que minimiza el deterioro del arrecife.



Hipótesis

En La Perla del Golfo se observa una temporalidad marcada, durante la temporada fría (octubre a marzo) la concentración de clorofila y sedimento suspendido son mayores y la temperatura superficial es menor que en la temporada cálida (abril a septiembre). A lo largo de las costas del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas existen parches coralinos a distancias suficientes para que exista conectividad entre ellos y con el arrecife. Sin embargo, las desembocaduras de ríos ubicadas entre los sitios pudieran estar actuando como barreras naturales, afectando la conectividad dentro del sistema. Por otro lado, dentro del Golfo de México el flujo de corrientes internas se modifica a lo largo del ciclo anual, de modo que se pueden crear vínculos transitorios entre los sistemas arrecifales. Por lo tanto, existen condiciones en La Perla del Golfo para que la comunidad de invertebrados varíe a lo largo del ciclo anual, por lo cual se plantean las siguientes hipótesis:

- La diversidad de invertebrados que reclutan en los colectores ARMS es mayor durante la temporada fría.
- Si el reclutamiento de invertebrados crípticos responde a cambios ambientales en la región, se identificarán comunidades de organismos móviles y sésiles distintas en las temporadas evaluadas.
- Si existe conectividad entre La Perla del Golfo y los parches arrecifales del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas, se identificarán especies comunes en las ARMS y los trabajos previos realizados en la región.
- La identidad de los invertebrados crípticos en La Perla del Golfo varía, tiene mayor similitud con la fauna del SAV durante la temporada fría y con los arrecifes del Banco de Campeche durante la temporada cálida.



Objetivos

Objetivo general

- Evaluar la dinámica temporal del reclutamiento de invertebrados críticos en el arrecife La Perla del Golfo mediante el uso de colectores ARMS.

Objetivos particulares

- Caracterizar la estructura de la comunidad de invertebrados críticos en La Perla del Golfo.
- Identificar qué diferencias existen en el reclutamiento de la fauna crítica de invertebrados entre la temporada fría y cálida del año, así como las variables ambientales que son importantes en dichos cambios.
- Comparar la diversidad de invertebrados capturada en los colectores ARMS con la registrada en trabajos previos en la región.
- Comparar la comunidad de invertebrados críticos en La Perla del Golfo con las comunidades de invertebrados de otros arrecifes a nivel global donde se utilizaron colectores ARMS.



Materiales y métodos

Área de estudio

Los colectores ARMS se posicionaron en el arrecife La Perla del Golfo (18°32'38" N y 94°49'35" O), ubicado en la región de Los Tuxtlas, al suroeste del Golfo de México en el estado de Veracruz (Figura 1). La región de Los Tuxtlas forma parte del Eje Volcánico Transversal y tiene un sustrato de origen volcánico que proviene, principalmente, de los derrames de los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta. El área tiene un clima cálido húmedo Am, con lluvias en verano y una precipitación pluvial que va de los 3,000 a los 4,900 mm anuales con una temperatura entre 24 y 26 °C (Soriano *et al.*, 1997).

La Perla del Golfo (LPG) forma parte del denominado Sistema Arrecifal Los Tuxtlas (SAT), el cual se compone de 32 formaciones arrecifales (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Sumado a LPG existen tres arrecifes más en el SAT, "La Poza", "Tripié" y "Palo Seco", pero estos son arrecifes sumergidos de composición rocosa-coralina (Ortiz-Lozano *et al.*, 2019).

La Perla del Golfo es un arrecife de tipo bordeante de una extensión aproximada de 13 km, que lo convierte en la formación coralina más grande de la región, tiene una profundidad media en la plataforma arrecifal de 1.5 y hasta 7 m en la pendiente. El sustrato



Figura 1. Ubicación del arrecife La Perla del Golfo y la playa El Jicacal en el estado de Veracruz.



del arrecife es principalmente calcáreo y está constituido, en su mayoría, por la especie de coral *Porites asteroides*, aunque es común encontrar *Siderastrea radians*, *Pseudiploria clivosa* y *Millepora* sp. Además, se han registrado organismos que pueden aportar a la formación del arrecife, como poliquetos tubícolas, moluscos bivalvos (Hernández, 2015) y esponjas. El arrecife tiene una complejidad estructural media, con un valor del índice de rugosidad (IR) de 1.64 (García-Bernal, 2018). LPG se encuentra en una zona expuesta, por lo que el oleaje es intenso. En la plataforma se forman canales en los cuales se deposita arena, especialmente en temporadas en las que la fuerza del oleaje es menos intensa y permite la precipitación.

Para efectos de este trabajo, el ciclo anual se dividió en dos temporadas, la temporada fría y la temporada cálida. La primera abarca los meses de agosto a marzo y se relaciona con la temporada de nortes, donde ocurre un intenso y frecuente paso de frentes de aire frío que fluye de América del Norte hacia el sur y que provoca la disminución de la temperatura (Chollet *et al.*, 2012), la temperatura superficial del agua más baja ocurre entre febrero y marzo, también se modifica la dirección y velocidad de las corrientes marinas, se incrementa la concentración de sedimentos suspendidos y la concentración de *Chl a* en la columna de agua. El grupo de colectores se instalaron en agosto del 2018 y fueron retirados en marzo del 2019. Por otra parte, la temporada cálida, de abril a agosto, incluyen la temporada de secas y lluvias, las temperaturas superficiales más altas del agua se alcanzan entre julio a agosto (Muller-Karger y Walsh, 2015) y la concentración de sedimentos suspendidos y de *Chl a* disminuyen respecto a la temporada anterior. El grupo de colectores correspondiente a esta temporada se instalaron en los últimos días de marzo del 2019 y se retiraron en agosto del mismo año.

En la zona rocosa de la playa El Jicacal también se colocó un grupo de ARMS al inicio de la temporada cálida, este sitio forma parte de los acantilados de roca volcánica que interrumpen cordones de dunas. La zona de litoral rocoso se extiende desde el norte del volcán San Martín, hasta punta cerro Pelón-Pajapan (Soriano *et al.*, 1997). En la zona rocosa de la playa El Jicacal también se observa un oleaje intenso, la profundidad de la zona infralitoral es 0.5 m y al igual que el arrecife, las cantidades de sedimento son altas debido a su cercanía con la costa. La principal diferencia entre estos dos sitios es el tipo de sustrato.



En la zona rocosa de la playa El Jicacal el sustrato es de origen volcánico, proveniente del volcán San Andrés, cuyo derrame se extiende hacia el mar, además se observan parches de concreciones arrecifales formados por poliquetos tubícolas y sustrato cubierto por tapetes algales.

ARMS

Para capturar la fauna críptica se utilizaron ARMS, que fueron colocados de acuerdo con el protocolo descrito para el proyecto “Global ARMS Program” (Global ARMS Program, 2017), con la diferencia de que fueron colocados un total de cinco colectores por temporada, esto con el fin de hacer frente a la frecuente pérdida de colectores reportada en la literatura y por comentarios de experiencias previas. Los colectores se posicionaron a una distancia de 2 a 5 m entre ellos y de manera horizontal con el objetivo de una eficaz colonización (Figura 2). Con el fin de estudiar el reclutamiento en la zona, los colectores se mantuvieron en el sitio por alrededor de seis meses, su instalación coincidió con el inicio de la época fría y cálida del año (agosto y abril, respectivamente; Figura 3).

La fauna móvil fue contabilizada e identificada al mayor nivel taxonómico posible, utilizando claves especializadas para cada grupo, para poliquetos: Salazar-Vallejo *et al.* (1989) y de León-González *et al.* (2009); para moluscos: Reguero y García-Cubas (2004) y Abbott (1974); para crustáceos: Rathbun (1930), Hedgpeth (1948), Chace (1972), Abele y Kim (1986), Kensley y Schotte (1989), Child (1992), LeCroy (2000, 2002, 2007), Hernández-Aguilera *et al.* (2005), Hiller *et al.* (2006), Heard *et al.* (2007), Ortiz-Touzet *et al.* (2014), Scheinvar (2014) y Ortiz-Touzet y Cházaro (2017); y para equinodermos: Laguarda-Figueras *et al.* (2009).

En el caso de la fauna sésil, se utilizó el programa CoralNet para analizar la diversidad taxonómica adherida en las placas de los colectores. Para este proceso fue necesario fotografiar cada lado de las placas que conforman los colectores. El análisis consiste en seleccionar aleatoriamente 100 puntos que son categorizados y cuantificados de acuerdo con un grupo morfo funcional. El resultado es una tabla de porcentajes de cobertura por placa del colector (Tabla 1). La cobertura obtenida se transforma mediante $\ln(n+1)$, el valor particular de cada grupo funcional por placa se suma para obtener un valor total por colector.



Tabla 1. Ejemplo de etiqueta de identificación brindada por el software CoralNet.

Nombre de etiqueta CoralNet	Etiqueta	Grupo funcional	Descripción
ARMS-Cred-coral	_CO	Coral duro	Coral pétreo o duro del orden Scleractinia

Los únicos organismos de la fauna sésil que fueron identificados a nivel específico fueron los del phylum Porifera y los moluscos de la clase Bivalvia. Estos son uno de los principales componentes de la fauna sésil y ha sido observado frecuentemente en el arrecife. Para la identificación de poríferos se tomaron en cuenta caracteres como forma, tamaño, color en vivo y preservados, y tamaño y distribución de ósculos. Los organismos se fijaron inicialmente en alcohol al 96% y se preservaron en alcohol al 70%. Posteriormente se hicieron preparaciones para observar el tipo de esqueleto, tipo y posición de las espículas y diámetro de fibras y se identificaron con literatura especializada como la publicada por Hooper y Van Soest (2002) y Gómez (2002). Para la identificación de bivalvos se utilizaron las claves Reguero y García-Cubas (2017) y Abbott (1974).

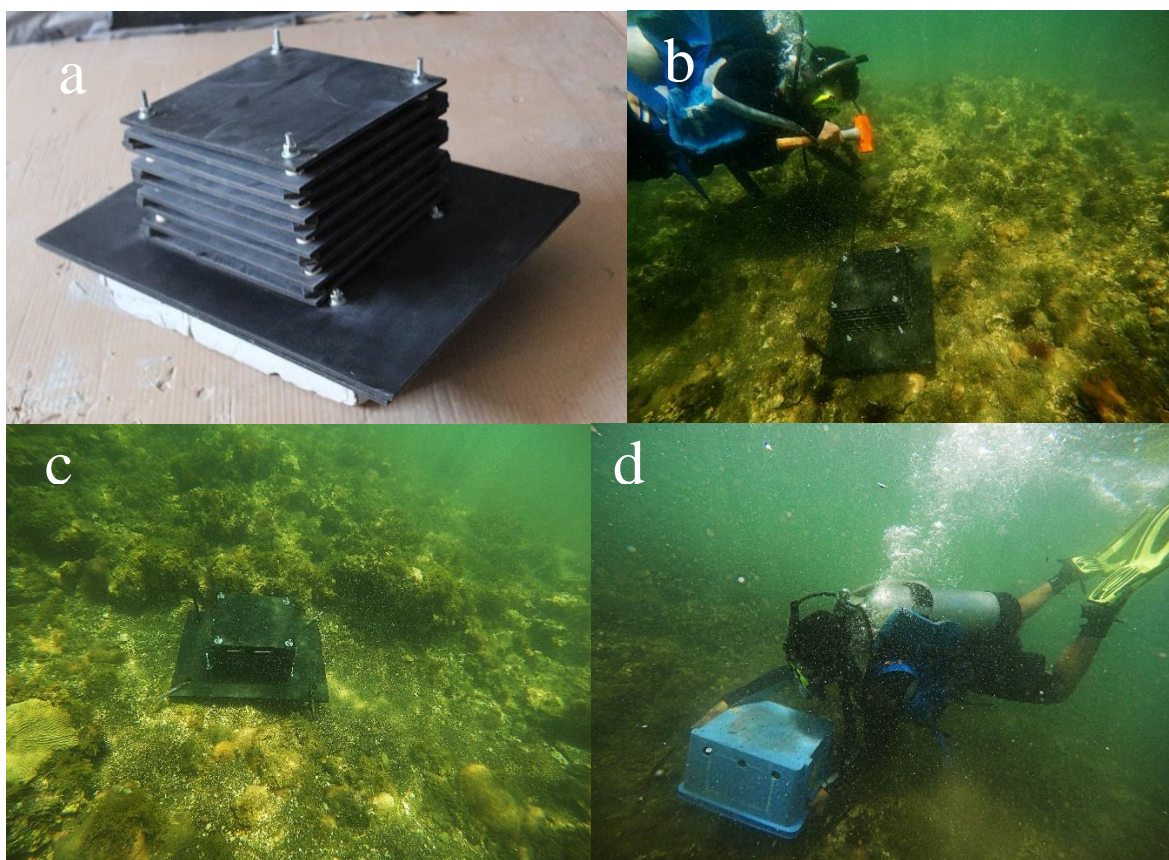


Figura 2. a) Colector ARMS. b) Posicionamiento del colector en el arrecife. c) Colector en posición horizontal fijado al sustrato. d) recuperación del colector.



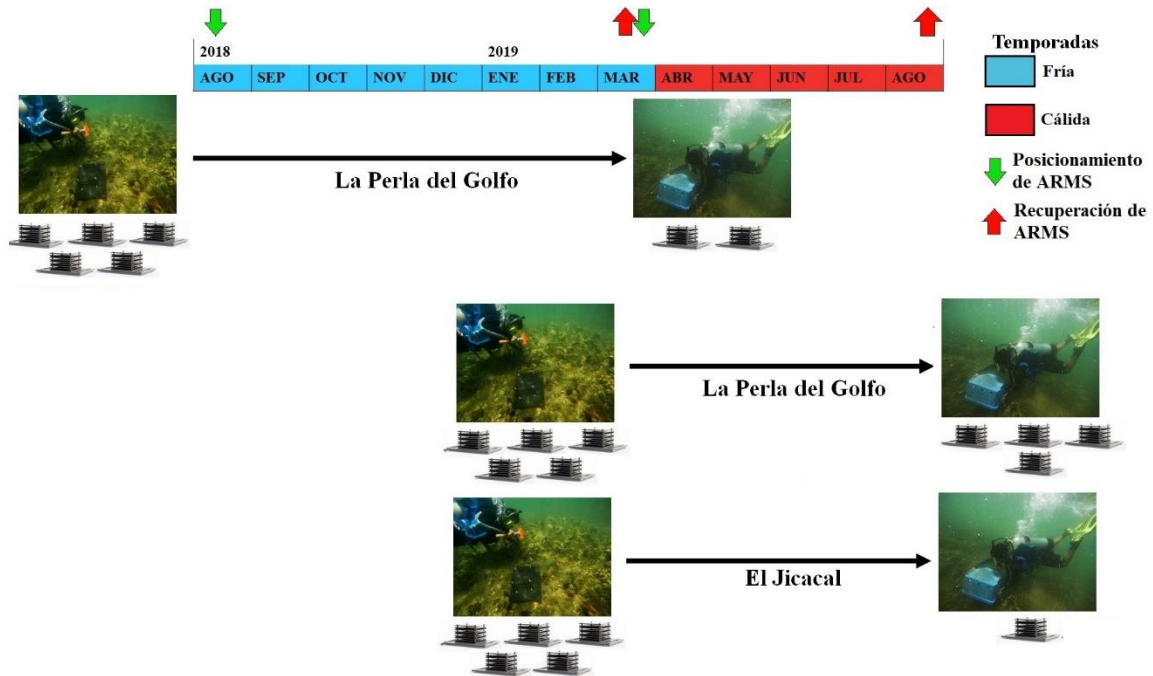


Figura 3. Posicionamiento y recuperación de ARMS en La Perla del Golfo y El Jicacal durante las temporadas fría y cálida.

Análisis de datos

Las comunidades de invertebrados críticos de las ARMS fueron comparadas a distintos niveles. Primero, a un nivel temporal con el fin de identificar diferencias en la estructura de la comunidad entre la temporada fría y cálida y determinar si existe alguna variable ambiental con influencia sobre el reclutamiento de invertebrados críticos. Posteriormente, a un nivel regional con el propósito de identificar una posible conectividad entre LPG y sitios del SAT y entre LPG y otros sistemas arrecifales del sur del Golfo de México. Finalmente, a nivel global para identificar si existen diferencias en los phyla que componen la comunidad en otros arrecifes y en distintos periodos de tiempo e identificar patrones de sucesión.

Diversidad y estructura de la comunidad

Para caracterizar la diversidad y estructura de la comunidad de invertebrados se utilizaron gráficos de rango-abundancia, en este método se grafican las especies ordenándolas en abundancia decreciente en el eje X y las abundancias o porcentaje de cobertura en el eje Y. Con este método se pueden visualizar patrones de riqueza, equitatividad



y dominancia, se realizó un gráfico por colector. Debido a las diferencias en abundancia, la escala vertical se transformó en \log_{10} (Magurran, 2004). Los gráficos se realizaron mediante el software R 4.0.2 con la paquetería Vegan (Oksanen *et al.*, 2017) y BiodiversityR (Kindt, 2005).

Diferencias entre comunidades

Con el objetivo de obtener una primera visualización acerca de las diferencias en la composición de la criptofauna en los distintos grupos de colectores, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS, por sus siglas en inglés) basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis. Para este análisis se incluyeron ambas muestras de LPG, los colectores de la temporada fría y cálida. Para un primer análisis general, se transformaron los datos en presencia/ausencia con el fin de analizar la fauna sésil y móvil en conjunto. Posteriormente se hizo un análisis para cada tipo de fauna, transformando los datos de la fauna móvil y los moluscos bivalvos con raíz cuadrada y la fauna sésil con $\ln(n+1)$, en donde se utilizó el porcentaje de cobertura.

Así pues, para detectar si existen diferencias en las comunidades estudiadas, se realizó un Análisis Multivariante de Permutación de la Varianza (PERMANOVA), usando como factor la temporada durante la cual los ARMS se mantuvieron en el arrecife. Al igual que en el nMDS, se realizaron cuatro análisis, uno agrupando fauna sésil y móvil y uno independiente para cada tipo de fauna, diferenciando grupos morfo funcionales y bivalvos en la fauna sésil, con el fin de determinar si el reclutamiento de la fauna móvil y sésil es distinto en las temporadas evaluadas. Es de interés conocer el porcentaje de contribución de las especies en el ensamble de la comunidad de cada temporada, para lo cual se realizó un análisis SIMPER para la fauna móvil y sésil. Ambos análisis se llevaron a cabo en el software PRIMER V6 (Clarke *et al.*, 2006).

Parámetros ambientales

Para determinar si existen parámetros que influyeron en la estructura de la composición de invertebrados que colonizan los colectores, se evaluaron los siguientes parámetros: temperatura superficial del agua ($^{\circ}\text{C}$), concentración de *Chl a* (mg/cm^3), concentración de sedimentos suspendidos (mg/cm^3), velocidad del viento (m/s) y



precipitación (mm). Los datos de estas variables, con excepción de la velocidad del viento y precipitación pluvial, se obtuvieron a partir de imágenes satelitales obtenidas del programa OceanColor (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Este proyecto genera imágenes a partir de espectrorradiómetros satelitales (MODIS-aqua), desde las cuales se generan mapas con algoritmos específicos para cada variable con una resolución de 1 km (OceanColor Web, 2020). Las imágenes satelitales que se generan contienen los datos para cada variable y se consultan mediante el software SeaDass® V7.5.3. Los datos obtenidos con a partir de estas imágenes satelitales han mostrados ser fiables y útiles para estudios científicos (Chakraborty *et al.*, 2016; Cao *et al.*, 2018; Duan *et al.*, 2019).

Los datos sobre la velocidad del viento se obtuvieron de la estación meteorológica de Los Tuxtlas, Veracruz, los cuales se encuentran disponibles en la página <https://www.ruoa.unam.mx/>. Los datos de precipitación pluvial se obtuvieron de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). Para cada parámetro se promediaron los valores obtenidos mensualmente durante el tiempo en que los colectores se mantuvieron en el arrecife.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) con el fin de identificar la variabilidad y la estructura ambiental de La Perla del Golfo durante el período de muestreo, los datos fueron previamente normalizados. En este análisis se realizó con el software R 4.0.2 mediante la paquetería FactoMineR (Hudson *et al.*, 2020) e incluyó todas las variables mencionadas.

Relación de la fauna arrecifal con el ambiente

Para identificar si algún parámetro ambiental antes mencionado tiene influencia sobre el reclutamiento de invertebrados crípticos, se utilizó un análisis de PERMANOVA. Se realizaron tres análisis, uno para la fauna móvil, y dos para la fauna sésil, diferenciando entre bivalvos y la fauna registrada en las placas. En este análisis únicamente se utilizaron datos obtenidos de La Perla del Golfo y se realizó a través de la paquetería Vegan del software R 4.0.2. Con el fin de comprobar los resultados obtenidos en el PERMANOVA, se utilizó la técnica BIO-ENV. El análisis se realizó para la fauna móvil y sésil, mediante el software PRIMER V6.



Comparación con trabajos de la región

Para determinar si existe similitud entre las especies recolectadas con ARMS y otros métodos utilizados en trabajos anteriores en La Perla del Golfo, se utilizó información de muestreos realizados entre mayo del 2013 y agosto del 2015. En dichos muestreos se revisó un volumen de 20 L de roca y pedacería de coral para identificar la fauna asociada. Los datos fueron estandarizados a un volumen de 0.005 m³ (volumen de una ARMS). A partir de estos datos y los obtenidos con las ARMS, se obtuvo una matriz de similitud utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y posteriormente un nMDS. Mediante un ANOSIM, teniendo como factor el método de colecta, se definió si existe alguna diferencia entre ambos métodos. Finalmente se realizó un SIMPER con el fin de identificar el o los grupos faunísticos en los que difiere cada método. Debido a la disponibilidad de datos sobre colectas anteriores, esta comparación tomó en cuenta únicamente a los crustáceos decápodos.

Los estudios en LPG incluyen listados faunísticos de distintos taxa, como los phyla Mollusca (Hernández, 2015) y Echinodermata (González-Gándara *et al.*, 2015; López, 2017) y los órdenes Decapoda (García-Bernal, 2018; Monterrosas-Márquez, 2018; Martínez-Cárdenas, 2019) e Isopoda (González-Bedolla, 2019). Además de los estudios en el arrecife, en algunas playas rocosas de Los Tuxtlas se han desarrollado trabajos enfocados en invertebrados, siendo la playa de Montepío la más estudiada. Para compararlas con LPG, se utilizaron los trabajos sobre Montepío de Hernández *et al.* (2010), Luviano (2013), Vassallos *et al.* (2014), el trabajo sobre la zona rocosa de la playa de Balzapote de Suárez-Caballero (2018) y los datos aquí generados sobre El Jicacal.

Con el fin de comparar la diversidad encontrada entre sitios de la región, se utilizó el “número efectivo de especies” (D), el cual deriva de los números de Hill. Este índice permite comparar de manera lineal la diversidad obtenida en otros sitios mediante diversos índices (Jost, 2006). El índice más comúnmente utilizado es el de Shannon-Weiner, lo cual no es la excepción en los estudios de la región. Para el cálculo de número efectivo de especies, se utilizó el valor de H' con log_e. Para esta comparación se utilizaron datos sobre crustáceos y moluscos debido a la consistencia de datos.

$$D = \exp(H')$$



Con el fin de comprobar una posible conexión entre los sitios dentro del SAT, se construyó un modelo utilizando los registros de especies en los sitios con relación a la distancia entre ellos: LPG, El Jicacal, Balzapote y Montepío. El análisis se realizó usando la herramienta “Model” del programa PRIMER v6. Una vez hecho el modelo, se obtuvo un nMDS y se comparó con un nMDS de las muestras biológicas de los sitios. Dada su coincidencia se realizó una prueba de RELATE, que utiliza el coeficiente de correlación de Pearson a fin de exponer una relación entre una muestra biológica y algún factor ambiental, en este caso la distancia entre los sitios. Para este análisis se utilizaron datos de crustáceos y moluscos debido a la consistencia de datos.

Para identificar una posible conexión entre LPG y el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y con los arrecifes del Banco de Campeche, se realizó un análisis de ANOSIM basado en el índice de similitud de Bray-Curtis, comparando la fauna de ambas temporadas con la fauna registrada en trabajos previos en el SAV y arrecifes del Banco de Campeche. Este análisis se restringió a crustáceos decápodos debido a la consistencia de datos, los estudios utilizados fueron Carrera-Parra y Vargas-Hernández (1997), Delgado (2012), Hermoso-Salazar y Arvizu (2015), Santana (2018) y Cervantes (2018).

Comparación con otros colectores ARMS

Los resultados de este estudio se compararon con los obtenidos en otros arrecifes a nivel global en donde se han utilizado ARMS a fin de observar el avance de la sucesión en los ARMS en distintos lapsos de tiempo. Los estudios sobre fauna críptica utilizan métodos de identificación genética para la identificación de especies, por lo que las especies se presentan en unidades taxonómicamente funcionales (OTU's). Para una adecuada comparación, únicamente fueron tomados en cuenta la fauna mayor a 2 mm. Debido a que los datos se presentan en porcentajes a nivel de phylum, los datos se transformaron con $\ln(n+1)$. Para una primera visualización de los datos, se realizó un nMDS usando como factor el tiempo en que los ARMS permanecieron el sitio. Al observar agrupamientos, se realizó un ANOSIM con el fin de determinar la existencia de diferencias y finalmente un SIMPER para observar la contribución de los distintos grupos en distintos lapsos de tiempo.



Resultados

Diversidad y estructura

Todas las ARMS se encontraron en condiciones similares, con algas rojas incrustantes y algas verdes a las orillas, sedimento y áreas de sustrato no colonizado (Figura 4), aunque la cobertura algal fue menor en las ARMS de la temporada cálida y la cantidad de sedimentos depositados sobre las placas fue mayor.

Se recuperaron dos ARMS al finalizar la temporada fría en LPG, en ellas se identificaron nueve especies de poliquetos, 10 especies de moluscos, 26 especies de crustáceos y una especie de equinodermo. La mayor abundancia correspondió a la especie *Carpías algicola*. Además, en la fauna sésil se caracterizaron seis grupos morfo funcionales y cuatro especies de bivalvos. El grupo “briozoo café” fue el que mayor cobertura tuvo e *Isognomon bicolor* fue la especie más abundante, con un total de 362 organismos y un promedio de 181 organismos por colector (Tablas 2, 3).



Figura 4. Colectores ARMS debajo del agua a) Temporada fría, b) Temporada cálida.



En los cuatro colectores recuperados de la temporada cálida en el arrecife se identificaron ocho especies de poliquetos, 10 especies de moluscos, dos especies de quelicerados, 26 especies de crustáceos y una de equinodermos. La mayor abundancia corresponde a la especie *Lysmata* sp. que contabilizó un total de 82 individuos. Igualmente, se caracterizaron siete grupos funcionales en la fauna sésil: tres briozoos, tres esponjas y una especie de balano, y cuatro especies de bivalvos, en este caso el grupo “briozoo naranja” y “briozoo irregular” fueron los de mayor cobertura y la abundancia de *I. bicolor* se redujo a un promedio de siete organismos por estructura (Tablas 2, 3).

Únicamente se recuperó una ARMS en El Jicacal, se encontró colonizada por algas rojas incrustantes, algas verdes y una gran cantidad de tubos de poliqueto. Se identificó una especie de poliqueto, nueve de moluscos, dos quelicerados y 12 de crustáceos. En este sitio *Mitrella ocellata* (Mollusca: Gastropoda) fue la especie más abundante. Se caracterizaron cuatro grupos funcionales en la fauna sésil, tres briozoos y una esponja, de nuevo fue “briozoo café” el grupo que mayor cobertura acumuló.

Las especies que únicamente se encontraron en un muestreo representan el 63% del total, 20% se identificó en la temporada fría en LPG, 29% en la temporada cálida en LPG y 14% en El Jicacal. El 22% del total de especies se identificó en ambas temporadas en el arrecife. Por otra parte, apenas el 2% de las especies se identificaron en la temporada fría de LPG y El Jicacal y el 4% en la temporada cálida de LPG y El Jicacal. Finalmente, el 9% de las especies se identificaron en las tres muestras (Figura 5).

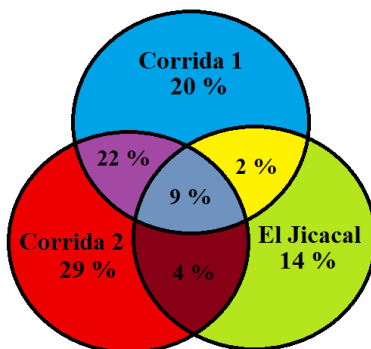


Figura 5. Diagrama de Venn con el porcentaje de especies encontradas en los tres grupos de colectores ARMS.



La riqueza de especies por familia fue similar en número entre temporadas. En la temporada fría se identificaron dos familias de poríferos, cinco de poliquetos, 10 de moluscos, 17 de crustáceos y una familia de equinodermos. En la temporada cálida en el arrecife se identificaron dos familias de poríferos, cuatro familias de poliquetos, 11 de moluscos, una de quelicerados, 18 de crustáceos y una de equinodermos. En la playa El Jicacal, se encontró una familia de poliquetos, siete de moluscos, una de quelicerados y 11 familias de crustáceos (Tabla 3).

Tabla 2. Porcentaje de cobertura de la fauna sésil encontrada en las placas de los ARMS en la temporada fría (ARMS 1 y 2), temporada cálida (ARMS 3 – 6) y El Jicacal (ARMS 1J). Datos transformados con $\ln(n+1)$.

	Briozoo naranja	E esponja blanca	<i>Balanus trigonus</i>	Briozoo irregular	Briozoo café	Chondrillidae sp.1	Aplysinidae sp.1
ARMS 1	7.32	1.10	0	2.94	34.50	0.69	18.64
ARMS 2	0	0.69	0	0	13.97	0	1.61
ARMS 3	13.68	0	0	17.43	0	1.10	4.84
ARMS 4	2.30	0	0	5.44	0	0.00	4.09
ARMS 5	7.97	2.77	1.10	2.08	0	0.69	5.17
ARMS 6	9.98	3	0	10.72	6.58	4.44	2.48
ARMS 1J	3.18	0	0	1.39	16.55	3.40	0

Tabla 3. Riqueza y abundancia (número de organismos) por familias de la criptofauna registrada en las ARMS del arrecife (temporada fría y cálida) y la playa El Jicacal. * Especies de la fauna sésil.

	Temporada Fría		Temporada Cálida		El Jicacal	
	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia
Bryozoa*	3	----	3	----	3	----
Porifera						
Aplysinidae*	1	----	1	----		
Chondrillidae*	1	----	1	----		
Polychaeta						
Sabellidae	1	6	3	7	1	34
Syllidae	4	8	4	12		
Eunicidae	2	2	1	3		
Spionidae	1	1	2	2		
Lumbrineridae	1	1				
Amphinomidae			1	3		
Paraonidae			1	1		
Cirratulidae			2	2		
Nereideidae			3	7		
	9	18	17	37	1	34
Mollusca						



Columbellidae	3	29	2	98	2	46
Cerithioidea	2	9	2	5	1	1
Fissurellidae	1	1	1	1	1	1
Muricidae	2	15	1	5		
Tegulidae	1	2	1	4		
Raohitomidae	1	2				
Zebinidae			1	7		
Bullidae			1	3	1	1
Isognomonidae*	1	362	1	21	1	28
Noetiidae*	1	1	1	4		
Donacidae*			1	1		
Arcidae*	1	1				
Ungulinidae*	1	2				
Anomiidae*			1	1		
Mytilidae					2	9
Planaxinae					1	16
	14	424	13	146	9	102
Chelicerata						
Ammotheidae			2	2	1	5
Phoxichilidiidae					1	1
			2	2	2	6
Crustacea						
Lysmatidae	1	52	1	82	1	2
Palaemonidae	3	9	3	9		
Thoridae	1	24	1	54		
Alpheidae	2	9	1	3		
Sicyoniidae			1	1		
Mithracidae	2	9	2	20	1	1
Pseudorhombilidae	1	1				
Portunidae			1	1		
Grapsidae			1	2	1	18
Panopeidae					1	6
Eriphiidae					1	1
Porcellanidae	2	4	2	2	2	5
Diogenidae	2	17	2	15		
Janiridae	1	71	1	8		
Santiidae			1	1		
Joeropsididae					1	2
Melitidae	1	58	1	57	1	3
Maeridae	1	43	1	23	1	5
Phoxocephalidae	1	18	1	4		
Leptocheiliidae	1	12	1	18		
Amphilochidae	1	11				
Aoridae	1	17				
Photidae	1	20			1	1



Megaluropidae					1	8
Nannastacidae	4	7	4	11		
Balanidae*			1	22		
	26	382	26	333	12	52
Echinodermata						
Ophiactidae	1	4	1	4	--	--
Total	52	828	59	520	28	188

Los gráficos de rango-abundancia de la fauna móvil en ambas temporadas y también en el colector de la playa El Jicacal mostraron una pendiente pronunciada, principalmente al inicio de la curva (Figura 6), indicando alta dominancia de especies. En el caso de la temporada fría, las especies dominantes son: *Carpas algicola* y *Melita nitida*. Estas especies sí estuvieron presentes en los colectores de la temporada cálida en el arrecife, pero su abundancia disminuyó. En la temporada cálida las especies dominantes fueron *Lysmata* sp., *Nitidella nitida* y *Melita nitida*. Finalmente, en El Jicacal las especies dominantes fueron *Mitrella ocelata*, *Phragmatopoma caudata*.

De acuerdo con las gráficas de rango-abundancia, en la fauna móvil se encontró una diversidad baja. La mayor diversidad se observó en la ARMS 1 (Temporada fría), la pendiente de la curva es menor y se localizan por encima de las demás, las cuales son más escalonadas. Las curvas de las comunidades de ambas temporadas y El Jicacal, coincidieron con los modelos Zipf-Mandelbrot en todas las curvas.

Las especies raras, constituyeron un importante elemento de la comunidad, un total de 58 especies, de las cuales el 44% se encontraron en los colectores de la temporada cálida, 31% en los colectores de la temporada fría y el 13% en los colectores de El Jicacal. El grupo con mayor cantidad de especies raras fue el de los crustáceos al agrupar el 36%, poliquetos y moluscos 29% cada uno, quelicerados el 5% y equinodermos el 1% del total.

Las gráficas de rango-abundancia para la fauna sésil tienen, en general, una pendiente menos pronunciada que las de la fauna móvil. En estos gráficos se aprecia, por un lado, comunidades menos equitativas y con especies dominantes en la temporada fría y por otro lado una comunidad con más equitatividad en la temporada cálida, indicando un aumento en la diversidad durante este último lapso, lo que es más evidente en las curvas correspondientes a las comunidades de los ARMS 5 y 6 (Figura 7).



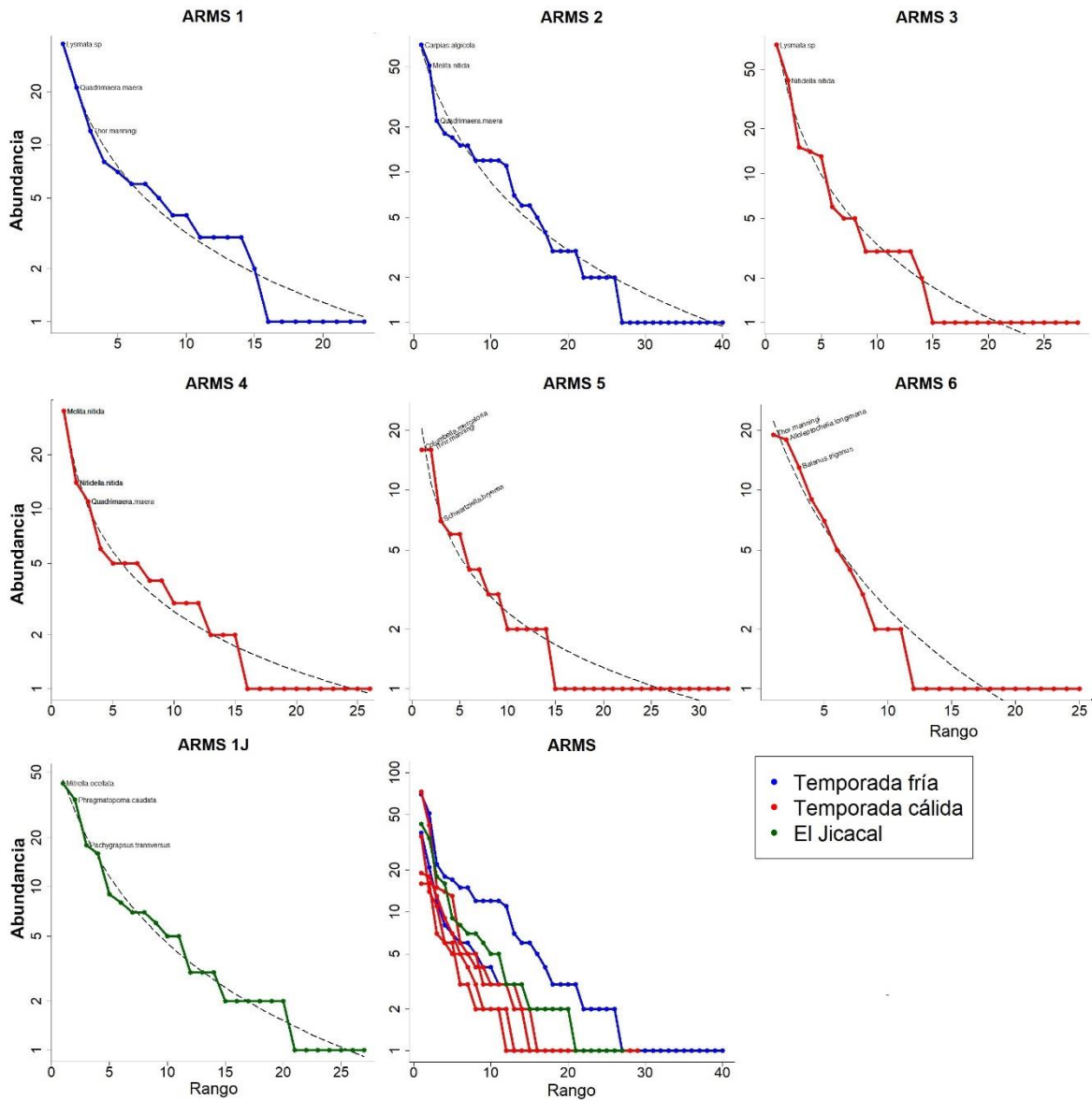
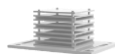


Figura 6. Curvas de rango-abundancia para la comunidad móvil por cada colector, el eje Y se encuentra la abundancia en escala logarítmica. ---- Curva del modelo al que mejor se ajusta la comunidad de cada colector.

Las especies dominantes en las comunidades de la temporada fría y en el Jicacal son “briozoo café” e *I. bicolor*, y en la temporada cálida son “briozoo naranja” y “briozoo irregular”. Se encontró coincidencia con los modelos Zipf-Mantelbrot, en los ARMS 2 y ARMS 1J (Temporada fría y El Jicacal) y con el modelo log normal en el ARMS 1 y en todas las ARMS de la temporada cálida.



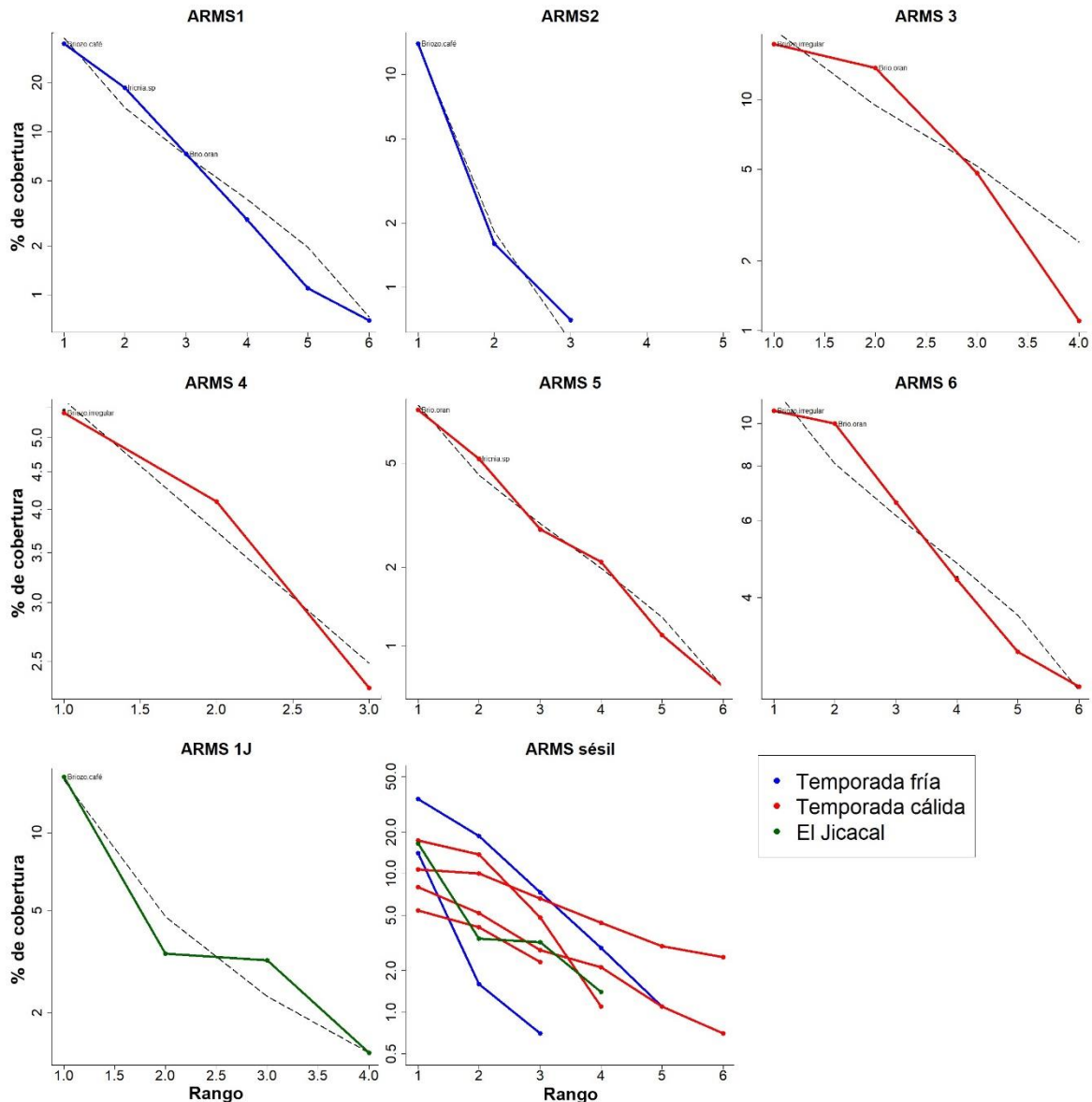


Figura 7. Curvas de rango-abundancia para la comunidad sésil de cada colector. El eje Y se encuentra la cobertura en escala logarítmica. ---- Curva del modelo al que mejor se ajusta la comunidad de cada colector.

Diferencia entre comunidades

El análisis de nMDS conjuntando ambos tipos de fauna, no se observaron agrupaciones entre comunidades de las ARMS (Figura 8a), el índice de Bray-Curtis resultó con un nivel de similitud bajo, 40% en la temporada fría y 60% en la temporada cálida. El análisis de PERMANOVA no detectó diferencia entre las comunidades de ambas temporadas (Pseudo-F = 1.67, $p > 0.05$; Tabla 4).



En la fauna móvil, en el nMDS no se observaron agrupaciones entre comunidades del arrecife (Figura 8b). De igual manera, el análisis de PERMANOVA no detectó diferencia entre las comunidades de ambas temporadas (Pseudo-F = 1.36, $p > 0.05$; Tabla 4).

De acuerdo con los resultados del análisis SIMPER, las especies que caracterizaron la comunidad móvil en la temporada fría fueron *Q. miranda* (26%), *Lysmata* sp. (19%), *Thor manningi* (15%) y *Melita nitida* (9%). En la temporada cálida las especies fueron *T. manningi* (24%), *C. mercatoria* (14%), *M. nitida* (11%), *M. forceps* (9%), *Q. miranda* (6%) y *N. nitida* (6%).

En cuanto a la fauna sésil, a diferencia del análisis general y de la fauna móvil, se observó que los grupos que se forman coinciden con las temporadas en el arrecife en el gráfico nMDS (Figura 8c, d). El análisis de PERMANOVA entre las temporadas en el arrecife indica una diferencia entre las comunidades, tanto en grupos morfo funcionales como en bivalvos (Tabla 4).

Tabla 4. Resultado de PERMANOVA para determinar diferencias entre comunidades de ambas temporadas en el arrecife. Grados de libertad (df), suma de cuadrados (SS), media de cuadrados (MS), Pseudo-F, significancia obtenida por permutación (perm) y significancia obtenida por prueba de Monte-Carlo (M-C).

<i>Total</i>	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	P (M-C)
Co	1	1959.5	1959.5	1.6727	0.075	0.2
Res	4	4685.9	1171.5			
Total	5	6645.4				
<i>Móvil</i>	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	P (M-C)
Co	1	2159.4	2159.4	1.356	0.197	0.286
Res	4	6325.1	1581.3			
Total	5	8484.5				
<i>Sésil</i>	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	P (M-C)
Co	1	859.21	859.21	4.9375	0.06	0.035*
Res	4	696.07	174.02			
Total	5	1555.3				
<i>Bivalvos</i>	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	P (M-C)
Co	1	6283	6283	5.99	0.055	0.02*
Res	4	4195.2	1048.8			
Total	5	10478				



De acuerdo con el análisis SIMPER, las especies características de la comunidad sésil en la temporada fría fue el denominado “briozoo café” con el 86% de contribución y las esponjas *Aplysinidae sp.* con el 10%. En la temporada cálida “briozoo naranja” fue el grupo que mayor aportación tuvo a la comunidad con el 36%, “briozoo irregular” contribuyó con el 32% y *Aplysinidae sp.* con el 27%. La disimilitud entre ambas corridas en el arrecife fue del 75%. En el caso de los bivalvos, *Isognomon bicolor* representa casi el 100% de la abundancia y es la única especie presente en todas las ARMS. La disimilitud en este grupo es del 95% principalmente por el cambio en la abundancia de *I. bicolor* entre la temporada fría y cálida.

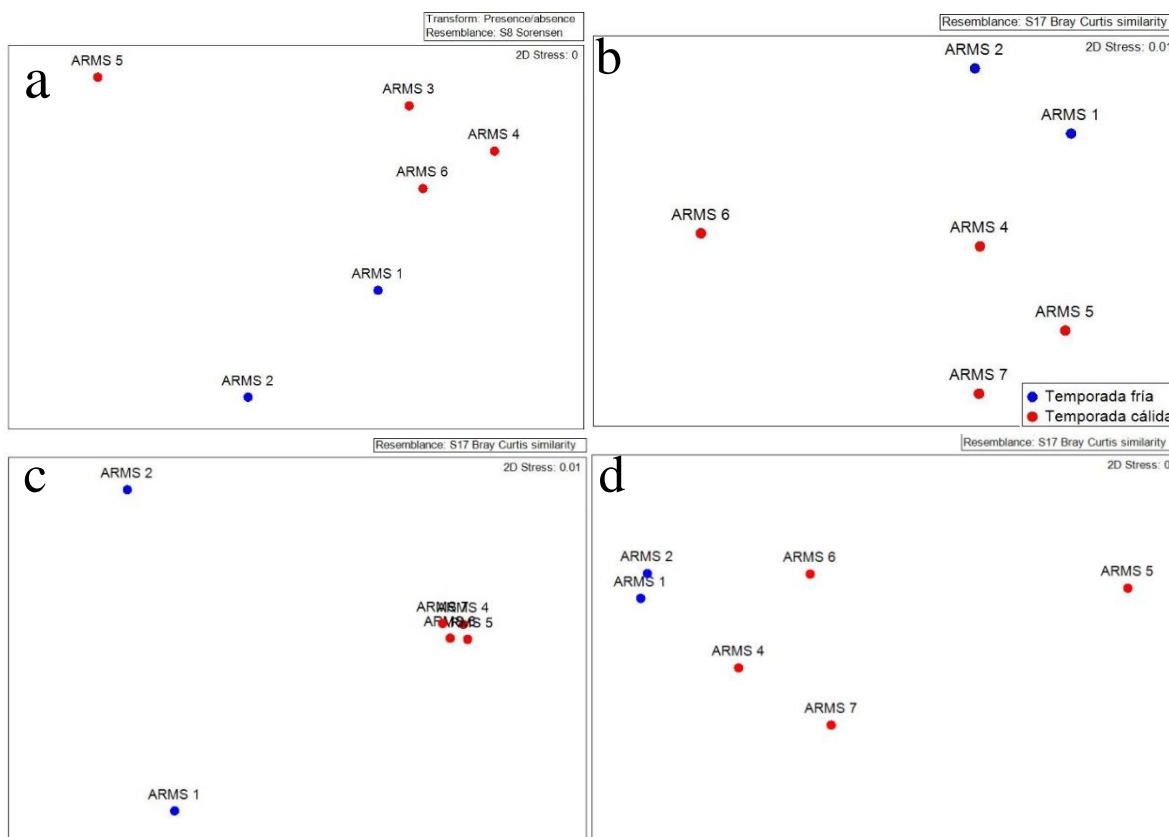


Figura 8. nMDS de las comunidades en los colectores ARMS en el arrecife La Perla del Golfo: a) fauna móvil y sésil, b) fauna móvil, c) fauna sésil y d) bivalvos.



Variabilidad ambiental

En general, las variables sedimento suspendido, clorofila a (*Chl a*), velocidad del viento y precipitación, se comportaron de manera similar, aumentando durante la temporada de nortes y disminuyendo de marzo a agosto, contrario a la temperatura superficial, cuyos valores más altos se registraron en julio y agosto y los más bajos en enero (Tabla 5).

Durante la temporada fría (agosto – marzo) la *Chl a* aumentó paulatinamente su concentración, hasta noviembre cuando alcanzó su pico (4.2 mg/m³). A partir de diciembre, la concentración disminuyó paulatinamente y en junio del 2019 llegó al nivel más bajo (0.189 mg/m³). La concentración de sedimentos suspendidos siguió el mismo patrón que la *Chl a* durante los primeros meses, alcanzando un primer pico de concentración en noviembre (412.85 mg/m³) y con un descenso en los meses siguientes. Sin embargo, la concentración de sedimentos suspendidos tuvo un repunte a partir de febrero del 2019, alcanzando un segundo pico en abril del 2019 con concentraciones incluso mayores (445.39 mg/m³) a las registradas en noviembre.

En general, la velocidad del viento fue mayor durante la temporada fría pero no mostró un patrón constante. Los picos de mayor velocidad se observaron en octubre, diciembre y marzo (2.73, 2.79 y 3.17 m/s, respectivamente). Por otra parte, a partir de abril, se registró un descenso paulatino en la velocidad del viento, llegando a su punto más bajo en julio (1.2 m/s).

La temperatura superficial del agua siguió un patrón inverso al de las variables anteriores. En agosto del 2018 la temperatura promedio fue de 28.2 °C y disminuyó llegando a las temperaturas más bajas en enero (23.1 °C). Posteriormente, inicio un ascenso paulatino, hasta alcanzar la temperatura máxima en agosto de 2019 (30 °C).

La precipitación inició con un ascenso rápido, alcanzando su pico en octubre, a partir de noviembre descendió paulatinamente hasta febrero, en este momento se establece en niveles muy bajos durante cuatro meses, siendo abril el mes menos lluvioso. A partir de junio las lluvias incrementaron.



El primer componente del PCA (PC1) acumuló 3 unidades de varianza, lo que equivale al 60% de la varianza total. El componente PC2 acumuló el 1.05 unidades de la varianza, es decir el 21% de la varianza total. En el PC3, PC4 y PC5 la varianza fue menor de 0.51 (Tabla 6) por lo tanto, el análisis se efectuó únicamente en relación con el PC1 y PC2 (Cliff, 1988; Jolliffe y Cadima, 2016).

La correlación (*Loadings*) del PC1 fue alta con todas las variables, excepto la precipitación, siendo la concentración con el sedimento suspendido la más fuerte, misma correlación que junto a la concentración de *Chl a* y la velocidad del viento fueron positivas. La correlación con la sst también fue fuerte y en este caso negativa. La variable sedimento suspendido es la mejor representada y la que más contribuye al PC1, aunque en este último punto hay que señalar que cuatro variables contribuyen con alrededor del 25%. Caso contrario, la correlación del PC2 fue alta únicamente respecto a la variable precipitación y también fue la mejor representada, de hecho, este componente está compuesto prácticamente por esta única variable (Tabla 7).

En la figura 9, podemos observar que el ángulo entre el conjunto de los vectores de las variables velocidad del viento, sedimento suspendido y *Chl a* respecto a sst es cercana a los 180°, indicando una correlación negativa entre ellas, lo que fue comprobado mediante el coeficiente de correlación de Spearman ($\rho = -0.71$, $\rho = -0.71$ y $\rho = -0.79$, $p < 0.05$, respectivamente). El vector de precipitación tiene un ángulo cercano a los 90° del sedimento suspendido y *Chl a*, indicando independencia entre estas variables ($\rho = -0.19$, $p > 0.05$). Las variables sedimento suspendido, *Chl a* y velocidad del viento tienen ángulos cercanos, indicando correlación entre ellas, principalmente entre la concentración de sedimento suspendido y *Chl a* ($\rho = 0.9$, $p < 0.001$).

Además, se observaron tres agrupaciones de meses en el ciclo anual, el primero formado por los meses categorizados como de la temporada cálida (excepto abril) más agosto y septiembre del 2018, que se ubicaron a la izquierda del eje PC1, asociándose con la variable sst. Por otro lado, a la derecha del gráfico se agruparon los meses categorizados como temporada fría, asociándose con las variables concentración de sedimento suspendido, *Chl a* y velocidad del viento. A su vez, este último grupo se dividió en dos; los meses fríos lluviosos (octubre, noviembre y diciembre) y los no lluviosos (enero, febrero, marzo y abril).



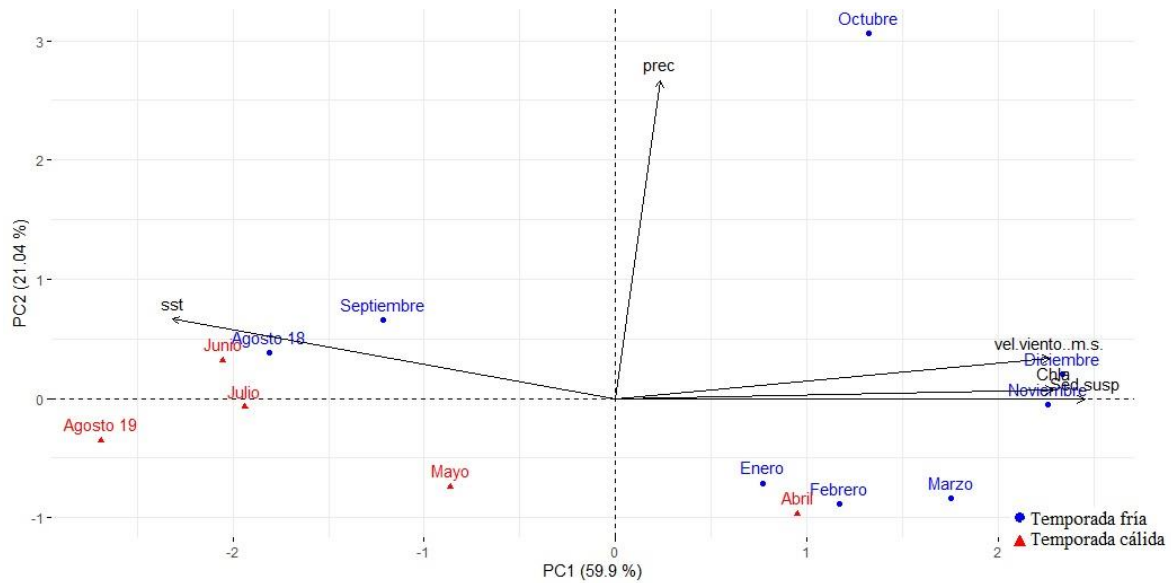


Figura 9. PCA sobre las variables ambientales: concentración de *Chl a*, Sedimento suspendidos, temperatura superficial, velocidad del viento y precipitación, en el arrecife La Perla del Golfo, Veracruz, durante el periodo agosto 2018 a agosto 2019.

Tabla 5. Promedios mensuales para cada variable analizada. Concentración de Clorofila a (*Chl a*), concentración de sedimentos suspendidos (Sed/susp), temperatura superficial (sst), velocidad del viento (vel/viento) y precipitación.

	<i>Chl a</i> (mg/cm ³)	Sed/susp (mg/cm ³)	Sst (°C)	vel/viento (m/s)	Precipitación (mm)
Agosto 2018	0.471	115.99	28.2	1.277	365.2
Septiembre 2018	0.273	115.59	27.8	2	424.11
Octubre 2018	1.553	338.39	26.1	2.733	1192.41
Noviembre 2018	4.201	412.85	25.4	2.159	259.41
Diciembre 2018	3.567	350.64	25.1	2.798	316.71
Enero 2019	1.413	241.52	23.1	1.821	181.53
Febrero 2019	1.2308	260.19	24.3	2.766	25.3
Marzo 2019	1.615	272.69	24	3.157	25.72
Abril 2019	1.249	445.39	25.4	1.872	11.91
Mayo 2019	0.624	191.59	27.2	1.766	22.51
Junio 2019	0.189	60.39	28.4	1.47	327.6
Julio 2019	0.241	73.09	27.5	1.244	253
Agosto 2019	0.182	56.79	30	1.254	67.42



Tabla 6. Varianza acumulada, porcentaje de varianza explicada y porcentaje de varianza acumulada para cada uno de los componentes generados en el PCA.

	Varianza	Varianza explicada (%)	Porcentaje de varianza acumulada (%)
PC1	3.00	59.93	59.93
PC2	1.05	21.04	80.96
PC3	0.51	10.24	91.2
PC4	0.27	5.31	96.5
PC5	0.17	3.5	100

Tabla 7. Se muestra la correlación de cada variable (*Loadings*), la calidad de representación de cada variable en el PCA y la contribución de cada componente a la generación del PC1 y PC2.

PC1			
	Loadings	Calidad de representación	Contribución al componente
Sed. Susp.	0.9	0.82	27.6
<i>Chl a</i>	0.84	0.71	23.95
Sst	-0.86	0.73	24.58
Vel. del vient.	0.84	0.71	23.65
Precipitación	0.09	0.008	0.25
PC2			
	Loadings	Calidad de representación	Contribución al componente
Sed. Susp.	-0.003	0	0.001
<i>Chl a</i>	0.03	0.001	0.07
Sst	0.25	0.06	5.77
Vel. del vient.	0.12	0.15	1.47
Precipitación	0.98	0.97	92.68

Relación con el ambiente

El análisis de PERMANOVA para determinar si las diferencias encontradas entre las comunidades sésiles están relacionadas con alguna de las variables ambientales tomadas en cuenta en este estudio mostró correlación con el sedimento suspendido (F-model = 5.041, $p < 0.05$ y F-model = 5.99, $p < 0.05$; Tabla 8). En este análisis se excluyó a la variable de concentración de *Chl a*, debido a su alta correlación con la concentración de sedimentos suspendidos y a que esta última es la mejor representada, de acuerdo con el PCA.

Al utilizar la transformación presencia/ausencia en el análisis general de BIOENV, no se observó relación entre la comunidad de invertebrados críticos en La Perla del Golfo con las variables ambientales analizadas en este estudio (Rho = 0.155, $p > 0.05$). Al realizar el mismo análisis de manera independiente, es decir, la fauna móvil y sésil por separado, se obtuvo un resultado similar para la fauna móvil (Rho = 0.152, $p > 0.05$) y para la fauna sésil, sí se observó una asociación con la variable sedimento suspendido (Rho = 0.73, $p < 0.05$).



Tabla 8. Resultados del análisis PERMANOVA de la comunidad sésil y las variables ambientales.

Móvil	SS	Pseudo-F	P
Sed. Susp	2150.6	1.358	0.19
Sst	1931.7	1.316	0.29
Vel. Viento	2335	2.26	0.08
Precipitación	817.5	0.65	0.68
Sésil	SS	Pseudo-F	P
Sed. Susp	866.65	5.041	0.02*
Sst	49.099	0.230	0.9
Vel. Viento	202.34	0.927	0.5
Precipitación	364.31	5.06	0.12
Bivalvos	SS	Pseudo-F	P
Sed. Susp	6290.3	6.008	0.03*
Sst	314.7	0.243	0.9
Vel. Viento	1217.1	0.916	0.5
Precipitación	1214	0.841	0.62

Sitios de la región

Método de muestreo en La Perla del Golfo

En el nMDS se observó una clara separación de la fauna colectada mediante los colectores ARMS y las metodologías realizadas anteriormente (Figura 10), esta diferencia se confirmó mediante la prueba ANOSIM ($R = 0.95, p < 0.05$). El análisis SIMPER indica que, mediante el método tradicional, las especies características de la comunidad de decápodos fueron *Mithraculus forceps* y las especies de la familia Alpheidae, además de cangrejos ermitaños y la especie de braquiuro *Pilumnus dasypodus*, este conjunto de especies contribuye con casi el 80% de la abundancia. Por otra parte, las especies características en las ARMS son *Thor manningi*, *Lysmata* sp., *Brachycarpus* sp. y *Mithraculus forceps*, este conjunto de especies agrupa el 82% de la abundancia.

La disimilitud entre ambos métodos fue del 94%, siendo justo las especies anteriormente señaladas las que más aportaron a esta diferencia, *Lysmata* sp., *T. manningi*, *Clibanarius vittatus* y *M. forceps*, acumulando el 58 % de estas diferencias. Cabe señalar que las especies del infraorden Brachyura fueron un elemento importante en esta diferencia, pues de un total de 16 especies, únicamente seis especies (37%) fueron registradas en los



colectores ARMS. Por otra parte, con excepción de las especies de la familia Alpheidae, ninguna especie de carídeo fue registrada mediante el método tradicional y en los colectores ARMS se registraron siete de ellas.

Sistema Arrecifal Los Tuxtlas

En los cuatro sitios de la región de Los Tuxtlas se contabilizaron un total de 320 especies de moluscos y crustáceos, únicamente seis especies fueron identificadas en todos los sitios (*I. bicolor*, *M. nitida*, *P. transversus*, *Eriphia gonagra*, *Neotiarra nodulosa* y *S. rustica*). 21 especies se encontraron en tres sitios y 45 de ellas se encontraron en dos sitios.

El nMDS de la distancia entre los sitios de estudio dentro del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas y el modelo realizado muestra congruencia en el acomodo de los sitios, sugiriendo una relación entre los mismos (Figura 11). Lo que fue confirmado por el resultado de la prueba RELATE ($\rho = 0.71$, $p < 0.05$).

La diversidad registrada con el índice de número efectivo de especies tuvo los valores más altos para el grupo de los moluscos y crustáceos en el arrecife durante los muestreos realizados en los años 2013 y 2014 (promedio $D = 12.8$ y 11.6 , respectivamente). Por otra parte, los valores más bajos en el grupo de los moluscos se registraron en los colectores ARMS, con un promedio de $D = 3.72$, y en el caso de los crustáceos en Montepío, con valor promedio de $D = 5.08$ (Tabla 9).

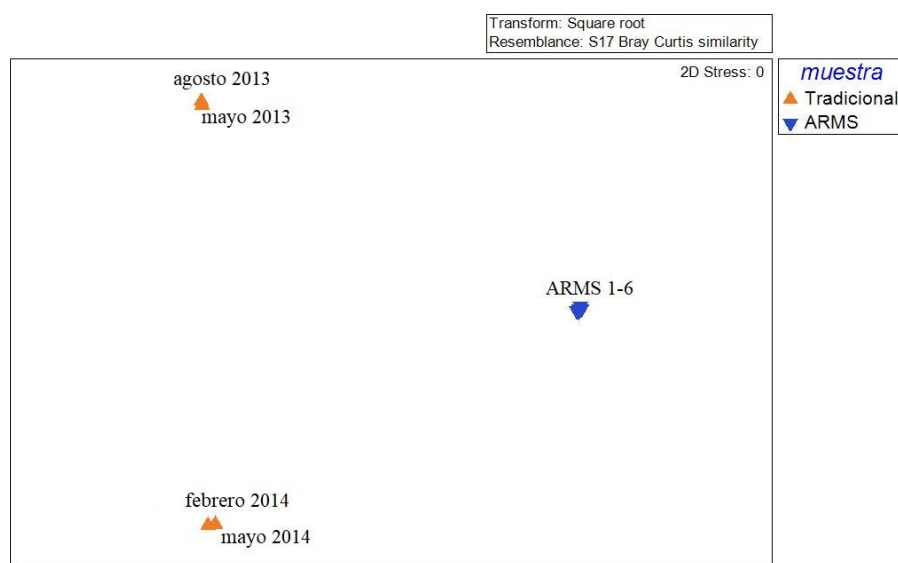


Figura 10. nMDS sobre técnicas de muestreo analizadas, comunidad encontrada en colectores ARMS, comunidad encontrada en roca y pedacera de coral.



Basándonos en el PCA obtenido en la sección anterior como referencia para identificar la temporalidad de la región, la diversidad en términos del número efectivo de especies en el caso de moluscos es mayor durante la temporada cálida y en los crustáceos durante la temporada fría (Figura 12, 13). Sin embargo, esto debe interpretarse únicamente como una tendencia, ya que se realizaron pruebas de ANOSIM para distinguir diferencias entre los valores de D obtenidos en ambas temporadas, dando como resultado que no hubo diferencias estadísticamente significativas en el caso de los crustáceos ($R = 0.03, p > 0.05$) ni en los moluscos ($R = 0.05, p > 0.05$).

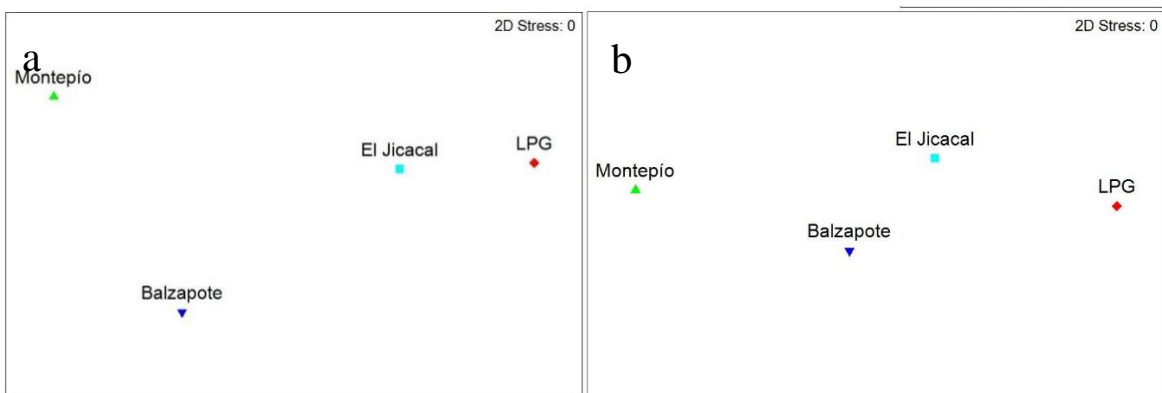


Figura 11. nMDS generado a partir de las comunidades de los distintos sitios del SAT utilizando a) el orden de los sitios en el SAT, b) las distancias reales entre los sitios.

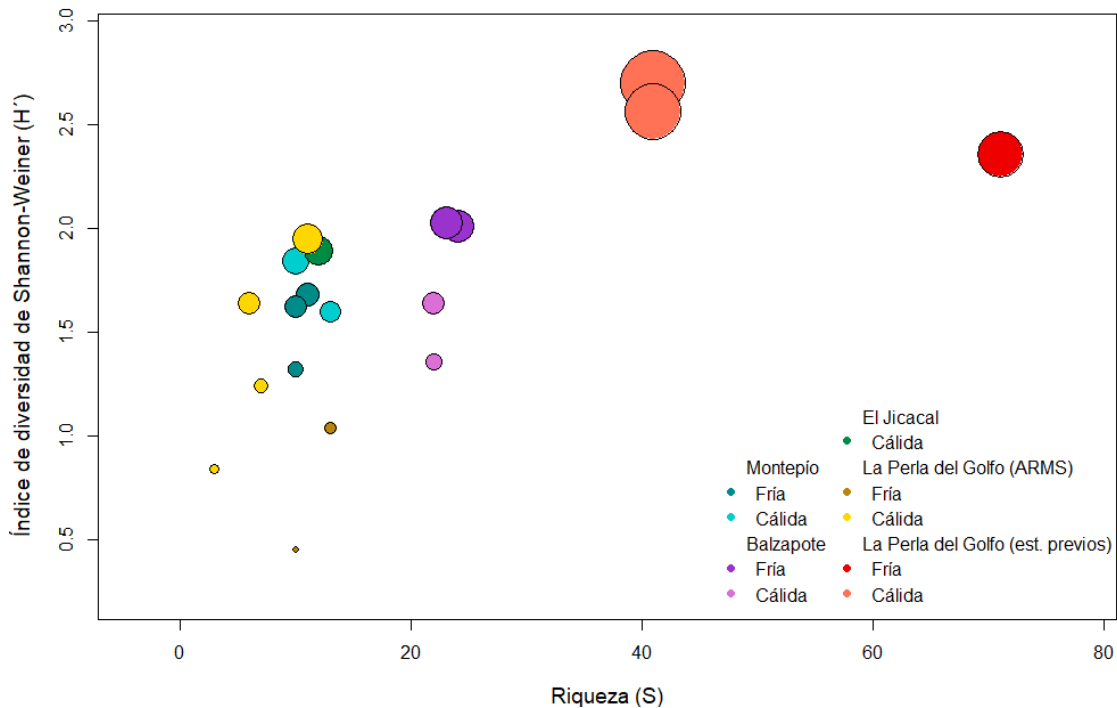
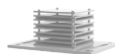


Figura 12. Riqueza de especies de moluscos, H' y número efectivo de especies (representado en el tamaño de las burbujas) en los distintos sitios de estudio de acuerdo con la temporalidad del SAT.



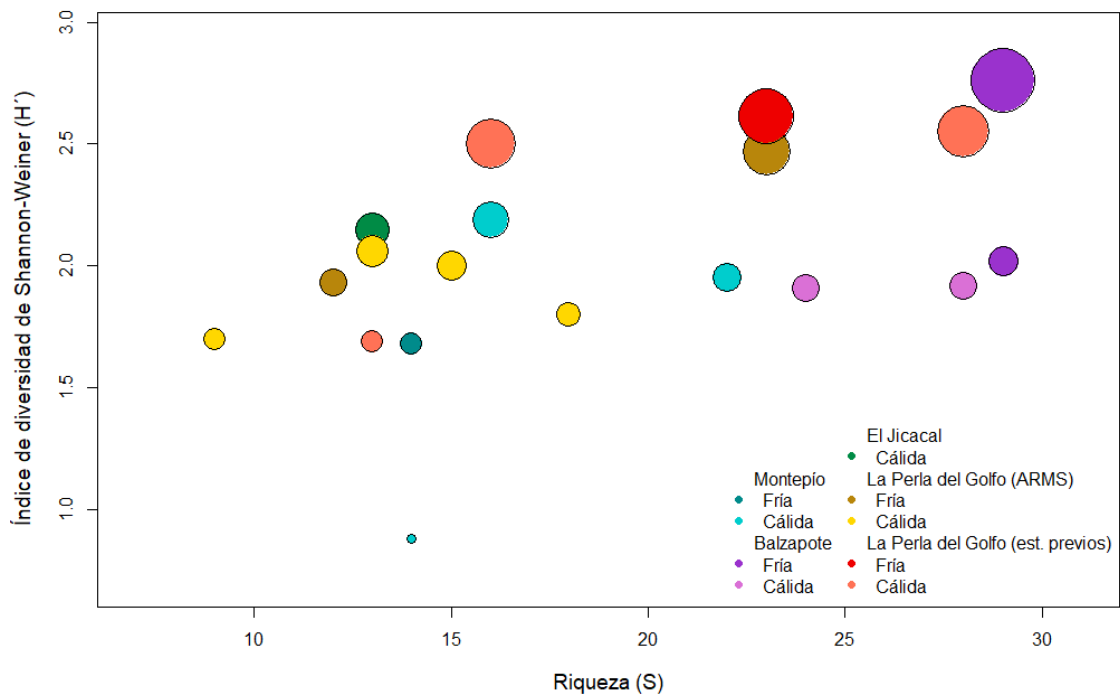


Figura 13. Riqueza de especies de crustáceos, H' y número efectivo de especies (representado en el tamaño de las burbujas) en los distintos sitios de estudio de acuerdo con la temporalidad del SAT.

Conexión con arrecifes del Golfo de México

Para la posible diferencia en la conexión de La Perla del Golfo con los sistemas arrecifales SAV y el Banco de Campeche en ambas temporadas, el nMDS sugiere una mayor similitud entre el SAV y los arrecifes del Banco de Campeche (Figura 14), principalmente el arrecife Alacranes. Se esperaba encontrar menores diferencias entre el La Perla del Golfo y los arrecifes del SAV por la distancia entre ellos, los resultados mostraron diferencias significativas con este sistema ($R = 0.95, p < 0.05$) con un promedio en el índice de similitud de Bray-Curtis de 8.8, así como con los arrecifes del Banco de Campeche ($R = 0.98, p < 0.05$) con un promedio en el índice de similitud de Bray-Curtis de 11.7.



Tabla 9. Riqueza de especies (S), diversidad de Shannon-Weiner (H') y número efectivo de especies (D) para la fauna de invertebrados encontrada en distintos sitios de la región de Los Tuxtlas. La diversidad de Crustáceos en LPG (previo) se refiere únicamente al orden Decapoda.

	Crustáceos			Moluscos		
	S	H'	D	S	H'	D
LPG (ARMS)						
ARMS 1	12	1.93	6.9	10	0.45	1.56
ARMS 2	23	2.47	11.86	13	1.04	2.83
ARMS 3	18	1.8	6.04	7	1.24	3.46
ARMS 4	15	2	7.44	3	0.84	2.3
ARMS 5	9	1.7	5.35	11	1.95	7.02
ARMS 6	13	2.06	7.82	6	1.64	5.16
El Jicacal						
ARMS 1J	13	2.15	8.54	12	1.89	6.63
LPG previo						
Mayo 2013	13	1.69	5.44	41	2.7	14.87
Agosto 2013	28	2.55	12.87	41	2.56	12.93
Febrero 2014	23	2.61	13.67	71	2.38	10.6
Mayo 2014	16	2.5	12.26			
Balzapote						
Junio 2017	28	1.92	6.82	22	1.64	5.15
Agosto 2017	24	1.91	6.73	22	1.36	3.9
Febrero 2018	29	2.02	7.53	24	2.01	7.5
Abril 2018	29	2.76	15.8	23	2.03	7.58
Montepío						
Julio 2003	22	1.95	7.03			
Septiembre 2003	16	2.19	8.93			
Abril 2004	14	1.68	5.36			
Agosto 2004	14	0.88	2.41			
Noviembre 2010				10	1.32	3.74
Marzo 2011				11	1.68	5.36
Mayo 2011				10	1.84	6.29
Agosto 2011				13	1.6	4.95
Noviembre 2011				10	1.62	5.05



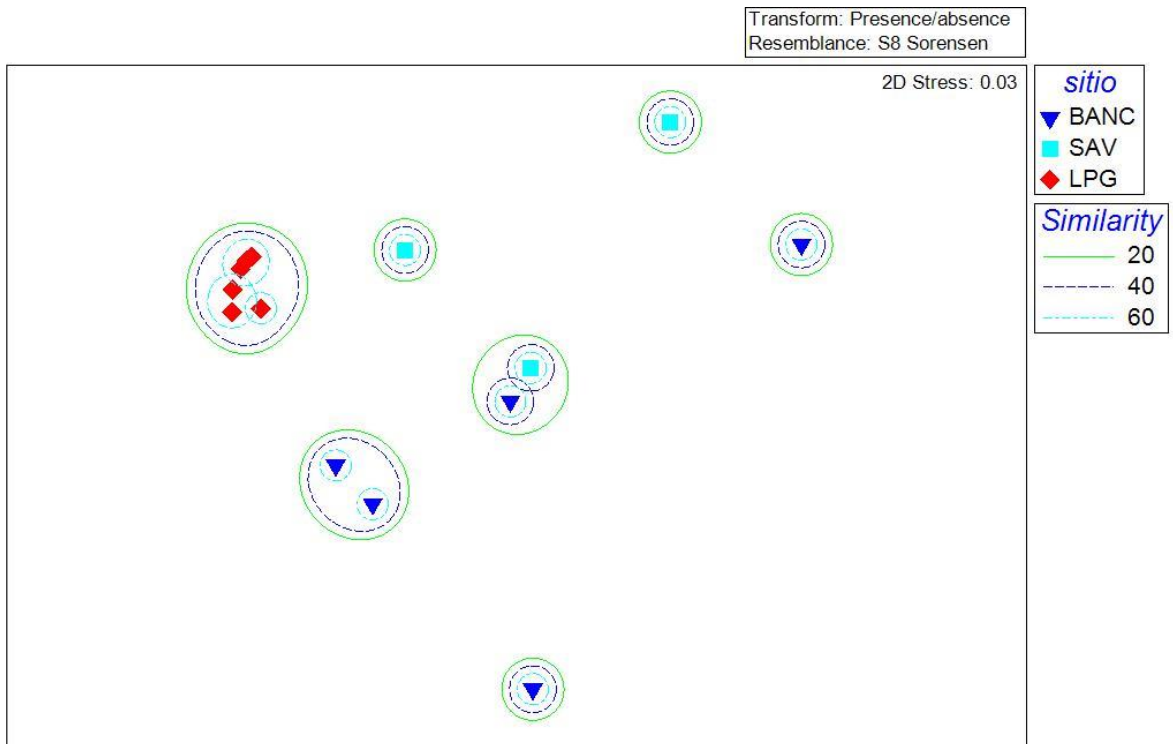


Figura 14. nMDS sobre la similitud de la comunidad de invertebrados capturados en ARMS en La Perla del Golfo (LPG), arrecifes del Banco de Campeche (BANC) y el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV).

Tabla 10. Comparación de las comunidades de invertebrados estudiadas en distintos puntos del Sistema Arrecifal Los Tuxtlas. Se compara riqueza, índice de diversidad de Shannon-Wiener, grupo de enfoque de cada estudio y tipo de publicación a la que corresponde dicho estudio. (LPG) arrecife La Perla del Golfo, (PR) parches coralinos, (R) sustrato de origen biológico, (C) sustrato de origen coralino, (Cr) criptofauna, (E) epifauna, (B) criptofauna y epifauna, (T) todos los invertebrados > 2 mm, (Cru) crustáceos, (M) moluscos, (Eq) equinodermos, (Te) tesis de licenciatura, (Ar) artículo científico. * presente estudio. ¹ Hernández (2015), López-Chávez (2017), García-Bernal (2018), Monterrosas-Márquez (2018), González-Bedolla (2019), Martínez-Cárdenas (2019).

	LPG ARMS (total)	LPG Tempo rada fría*	LPG Tempo rada cálida*	El Jicacal* (corrida 2)	Montepío (Hernández <i>et al.</i> , 2010)	Montepío (Luviano, 2013)	Montepío (Vassallo <i>s et al.</i> 2014)	Balzapote (Suárez-Caballero, 2018)	LPG Estudios previos ¹
Riqueza	84	52	59	22	60	15	57**	82	164
Abundancia	1 352	828	524	214	4 437	1 454	---	6 403	3 383
H'		2.2-3.8	3.3-4.2	2.15	3.8	2.6	---	2.76	1.69-2.61
D		6.9-11.86	10.38-19.37	14.23	2.41-8.93	3.74-6.29	---	10.61-23.45	5.44-14.87
Sustrato	ARMS	ARMS	ARMS	ARMS	PR	PR	PR	R	C
Tipo de fauna	Cr	Cr	Cr	Cr	Cr	Cr	Cr	B	B
Grupo de estudio	T	T	T	T	Cru	M	T	M, Cru	M,Cru, Eq
Tipo de estudio	*	*	*	*	Ar	Te	Ar	Te	Te



Comparación con otros ARMS

Además de los colectores ARMS de este estudio, se analizó la composición de la comunidad de 12 grupos de ARMS posicionados alrededor del mundo durante distintos lapsos de tiempo. Estos colectores provienen de estudios en el océano Atlántico, el archipiélago de Hawaii, Australia y el Mar Rojo, manteniéndose en los sitios durante un período entre seis y 24 meses a una profundidad no mayor a 13 m. En la mayoría de estas investigaciones se analizó la fauna sésil y móvil por separado utilizando técnicas de identificación genética, razón por la cual únicamente se comparó la porción mayor a los 2 mm, categoría que coincide con la fauna móvil del presente estudio (Tabla 11).

La mayor proporción de riqueza y abundancia encontrada en las ARMS que se mantuvieron por 18 meses o menos en el medio fue del phylum Arthropoda y los phyla identificados fueron similares: Annelida, Mollusca, Arthropoda, Echinodermata, Chordata y en algunos casos, organismos que no pudieron ser identificados. Los colectores que se mantuvieron durante 24 meses acumularon un total de 12 phyla y la proporción de secuencias que no fueron asignadas a algún grupo fue la mayor (Figura 15).

El análisis de nMDS realizado con la proporción de riqueza de los phyla encontrados en los ARMS, mostró la formación de dos grupos; un primer grupo que contiene a los colectores del La Perla del Golfo, con los colectores de Florida, Virginia y el Golfo de Aqaba, con seis y 18 meses en el medio, y un segundo grupo que conjunta colectores de 24 meses en distintos sitios del Mar Rojo (Figura 16a). El análisis de ANOSIM mostró diferencias significativas únicamente entre los colectores que estuvieron en el sitio durante seis y 24 meses ($R = 0.6, p < 0.05$). La disimilitud entre estos dos grupos fue de 33%, las secuencias no identificadas y los phyla Chordata, Annelida y Echinodermata fueron los que mayor aportan a la diferencia, acumulando el 83%.

En el caso de la abundancia también se formaron dos grupos, similares a los observados con la riqueza (Figura 16b), formados por las ARMS de seis y 18 meses y un segundo grupo que se agrupó las ARMS de 24 meses de edad. El ANOSIM también mostró diferencias significativas únicamente entre los colectores que se mantuvieron en el sitio seis y 24 meses. La disimilitud entre ambos grupos de colectores fue de 36% y los grupos que



aportaron a la misma también fueron las secuencias no identificadas y los phyla Chordata, Annelida, Mollusca y Echinodermata acumulando el 87%.

Por otra parte, en la Figura 17 se muestra una gráfica sobre la riqueza de crustáceos encontrada en distintos estudios utilizando ARMS, los colectores con menor tiempo de exposición en el medio están del lado izquierdo (6 meses) y los que se mantuvieron más tiempo del lado derecho (24 meses, Tabla 11). Existe un ligero incremento de la riqueza encontrada hasta los 18 meses (Golfo de Aqaba) y a partir de 24 meses el aumento en la riqueza es mayor. Al igual que en los casos anteriores, el ANOSIM sólo identificó diferencias entre las comunidades de crustáceos en los ARMS de seis y 24 meses ($R = 0.65, p < 0.05$) (Figura 16).

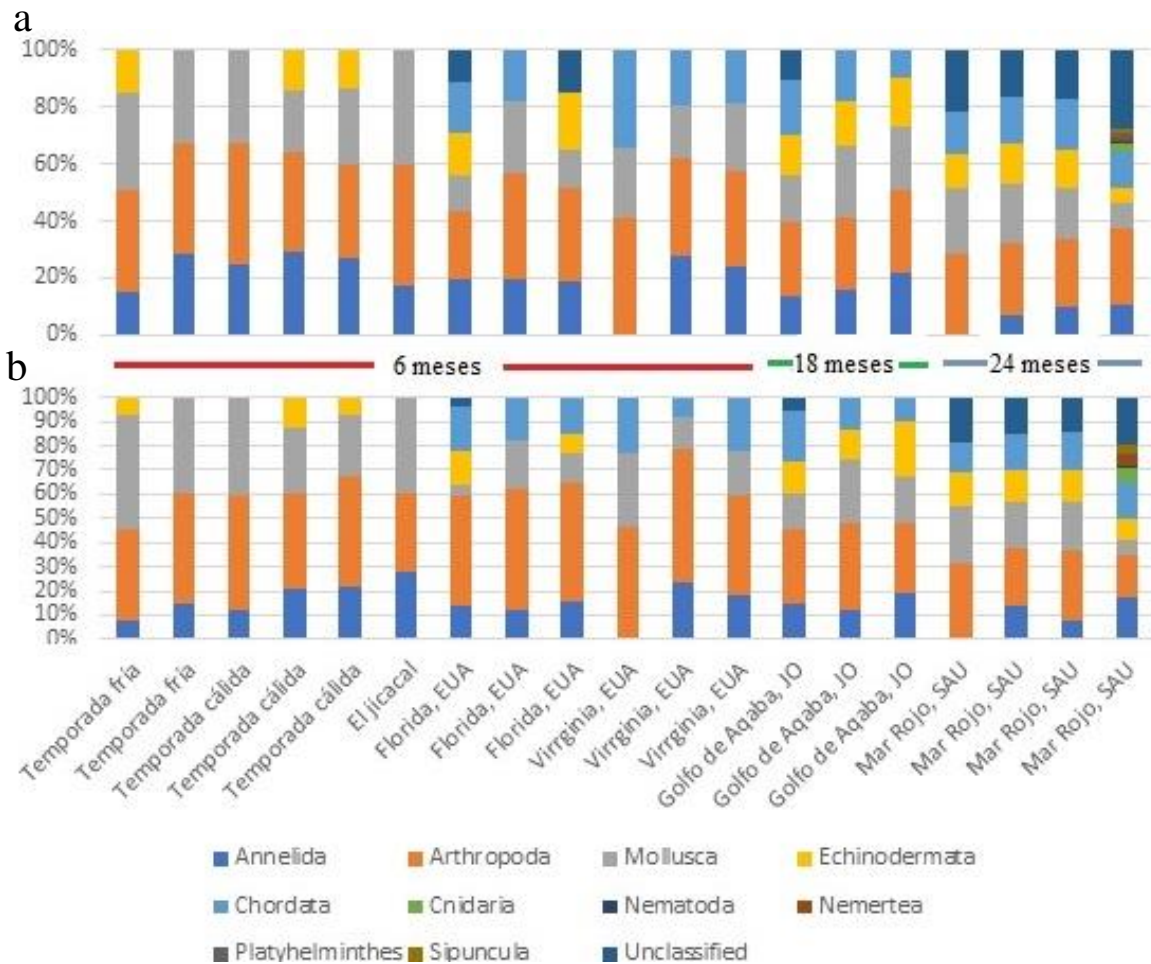


Figura 15. Proporción de a) riqueza y b) abundancia de cada phyla encontrado en ARMS de distintos arrecifes.



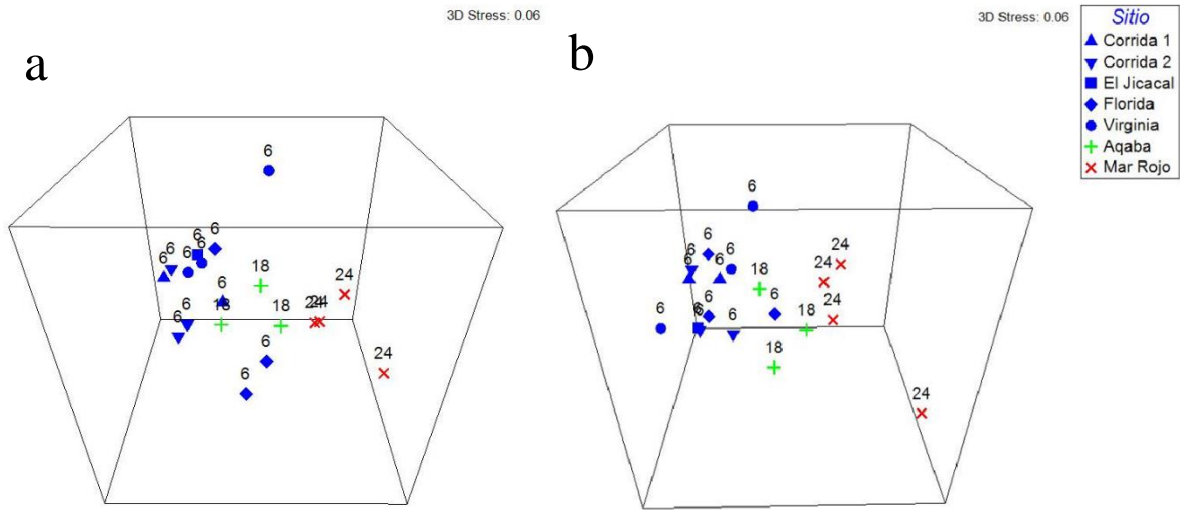


Figura 16. nMDS de a) riqueza y b) abundancia de distintos phyla encontrada en ARMS colocados en distintos arrecifes durante distinto intervalo de tiempo: azul 6 meses, verde 16 meses y rojo 24 meses.

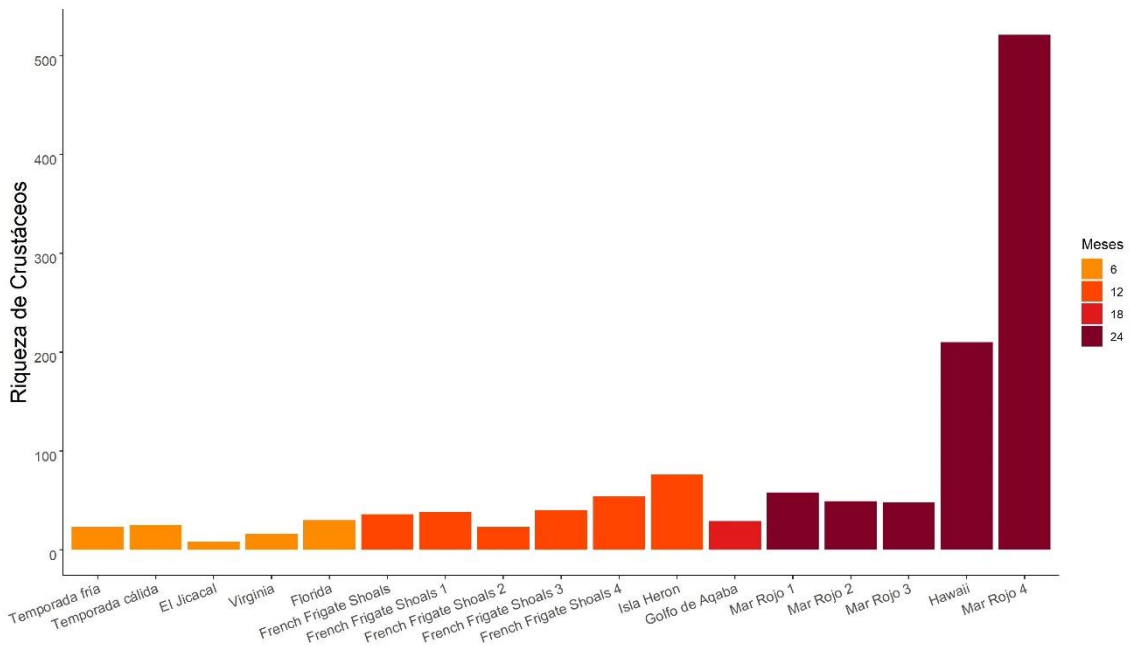


Figura 17. Riqueza de especies de crustáceos encontrados en ARMS de distintos arrecifes de acuerdo con los meses en que las estructuras se mantuvieron en sus respectivos sitios.



Tabla 11. Comparación de las comunidades de invertebrados crípticos capturados en ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures) en distintos arrecifes del mundo. Se compara riqueza, grupo de invertebrados en el que se enfocó el estudio, tiempo que transcurrió desde la instalación de los ARMS en dichos arrecifes hasta su recuperación y profundidad en que se colocaron. (T) todos los invertebrados, (Cru) crustáceos, (Ar) artículo científico. ** OTU's > 2 mm. * presente estudio. ¹Leray y Knowlton (2015). ²Plaisance *et al.* (2011a), ³Plaisance *et al.* (2011b), ⁴Mamoon *et al.* (2016), ⁵Hurley *et al.* (2016), ⁶Pearman *et al.* (2018), ⁷Carvalho *et al.* (2018).

	LPG tempor ada fría	LPG Tempo rada cálida	El Jicacal	Virginia EUA ¹	Florida EUA ¹	French Frigate Shoals EUA ²	French Frigate Shoals EUA ²	French Frigate Shoals EUA ²	French Frigate Shoals EUA ²	Isla Heron AU ²	French Frigate Shoals EUA ³	Golfo de Aqaba JO ⁴	Hawaii EUA ⁵	Mar Rojo SAU ⁶	Mar Rojo SAU ⁷
Riqueza	52	59	22	38**	64**	36**	38**	23**	40**	79**	54**	83**	42**	120**	1,471** (Cru 521)
Grupo	T	T	T	T	T	Cru	Cru	Cru	Cru	Cru	Cru	T	Cru (Brachy ura)	T	T
Tipo de publicación	*	*	*	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar
Tiempo en el arrecife (meses)	7	5	5	6	6	12	12	12	12	12	12	18	24	24	24
Profundidad de los ARMS	1.5 m	1.5 m	0.5 m	1 m	1 m	14 m	1 m	7 m	13 m			10 m	9 - 12 m	10 m	10 m



Discusión

En este estudio se identificaron 99 especies de invertebrados crípticos, con una abundancia total de 1,536 organismos y siete grupos funcionales de la fauna sésil. De acuerdo con Felder y Camp (2009), dicha riqueza representa el 1.5% de la registrada para el Golfo de México, tomando en cuenta únicamente a los grupos aquí representados. Esta proporción es distinta en cada grupo, para el Golfo de México se representó el 1% de las especies de esponjas, briozoos, gasterópodos, bivalvos y equinodermos, el 2% de los decápodos y anfípodos, 3% de los isópodos y poliquetos, 5% de los picnogónidos y el 18% de los cumáceos (Fauchald *et al.*, 2009; Child, 2009; Rützler *et al.*, 2009; Heard y Roccatagliata, 2009; Rosenberg *et al.*, 2009; Turgeon *et al.*, 2009; Felder *et al.*, 2009; LeCroy *et al.*, 2009; Pawson *et al.*, 2009; Schotte *et al.*, 2009; Winston y Maturo, 2009).

Exclusivamente para la porción mexicana del Golfo de México se representó el 1% de la riqueza registrada de las esponjas y bivalvos, el 2% de los gasterópodos, 4% de los decápodos, 5% de los poliquetos, 7% de los picnogónidos y 21% de los cumáceos (Munilla, 2002; Carballo *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2014; Castillo-Rodríguez, 2014; Sheinvar, 2014; Tovar-Hernández *et al.*, 2014). Algunas especies no fueron identificadas a nivel específico, como las pertenecientes a la familia Nannastacidae y algunos poliquetos debido a su reducido tamaño e insuficiente literatura especializada.

Fauna móvil

La estructura de la comunidad móvil de invertebrados crípticos no tuvo mayor variación entre las dos temporadas que fue estudiada en el arrecife. En ambas temporadas se observaron especies dominantes con identidad similar y un mayor porcentaje de especies raras. Las especies dominantes en las primeras etapas de la sucesión ecológica en sustratos artificiales suelen ser especies oportunistas ya que en este momento la competencia por recursos, principalmente espacio, es menor y éstas tienen periodos de reproducción continuos (Vaz-Pinto *et al.*, 2014).

Los organismos móviles pueden desplazarse cierta distancia en busca de recursos o de un refugio adecuado, siendo organismos de tallas pequeñas los primeros en colonizar, en



un segundo momento especies más grandes y finalmente el establecimiento de larvas desde la columna de agua (Peyrot-Clausade, 1980; Takada *et al.*, 2007, Enochs *et al.*, 2011). Los primeros dos momentos fueron registrados en este trabajo, pero no se tiene certeza del establecimiento larval en los colectores ARMS, aunque en el caso de los peracáridos, se encontraron hembras ovígeras, estos organismos tienen poco desplazamiento a lo largo de su ciclo de vida debido al desarrollo directo (Johnson *et al.*, 2001) por lo que es probable que sí se estén estableciendo en los colectores.

Las curvas de rango-abundancia se ajustaron al modelo Zipf-Mandelbrot (Frontier, 1985). En una comunidad con un ajuste a un modelo Zipf-Mandelbrot, existe una rígida secuencia de especies colonialistas, es decir, tiene las mismas especies presentes en momentos similares de la sucesión (Magurran, 2004), lo que puede observarse en los ARMS, ya que las especies dominantes, aunque con algunos cambios en la abundancia, fueron similares en ambas temporadas. Otro punto en este modelo es que las especies que se establecen en momentos posteriores son más específicas en cuanto a requerimientos del hábitat y por lo tanto son diferentes en comparación a las primeras especies en establecerse (Frontier, 1985), por ejemplo, en trabajos anteriores en LPG se han registrado especies con especificidad a corales (Hernandez, 2015) y que no se observaron en los colectores.

Finalmente, de acuerdo con Izsak y Pavonie (2012), los procesos de sucesión son lentos en las comunidades con ajuste a estos modelos, para comprobar este punto sería necesario seguir el proceso de colonización en los colectores en una escala de tiempo mayor. Sin embargo, ya que los puntos anteriores coinciden, podemos suponer que, en una escala mayor de tiempo se mantendrá una comunidad de invertebrados similar. Los estudios en ARMS a diferente plazo muestran que la proporción de riqueza y abundancia en los phyla encontrados se mantiene constante y no es hasta 24 meses que se observa un cambio en dicha proporción, aunque queda por saber si la identidad de las especies es constante a lo largo de dicho plazo. En otros estudios con sustratos artificiales se ha observado que es necesario un lapso de 10 años o más para el establecimiento de comunidades con diversidad similar a la del arrecife en el que se encuentran (Perkol-Finkel y Benayahu, 2005).



Fauna sésil

En el caso de la fauna sésil, sí se observan diferencias en los patrones de dominancia y equitatividad entre ambas corridas. La comunidad de la temporada fría estuvo dominada por un grupo funcional y la comunidad de la temporada cálida tuvo dominancia de dos grupos distintos y con mayor equitatividad, reflejando dos comunidades estructuralmente distintas en La Perla del Golfo y por lo tanto en una temporalidad en el arrecife.

Las curvas de rango-abundancia de la fauna sésil se ajustaron a dos tipos de modelos, Zipf-Mandelbrot y log normal. El modelo log normal implica que un área es dividida azarosamente en cada invasión por distintas especies y la probabilidad de que en una invasión posterior una especie se establezca en determinado sitio es independiente al tamaño del área (Magurran, 2004). En las ARMS se encontraron áreas importantes de sustrato no colonizado de distinto tamaño, lo que implica la probabilidad de que existan más especies que con el tiempo puedan agregarse.

La comunidad sésil de la temporada cálida fue más diversa que la comunidad de la temporada fría y El Jicacal. Las curvas de la temporada cálida tuvieron una pendiente menor, lo que indica mayor equitatividad, principalmente en ARMS 5 y 6 y ninguna de sus curvas se ajustó al modelo Zipf-Mandelbrot. En las ARMS de la temporada fría existió una dominancia del grupo funcional Briozoo café, esta especie se encontró cubriendo, en algunos casos, la totalidad de las placas de las ARMS e incluso cubriendo a otros organismos. A pesar de que el colector de El Jicacal formó parte del grupo de ARMS de la temporada cálida, la diversidad fue menor, de hecho, el modelo que mejor se ajustó a su curva fue el de Zipf-Mandelbrot. En este caso, de nuevo pudimos ver una dominancia del briozoo café.

En la fauna sésil se contrastan dos modelos de colonización, por un lado, una colonización lenta y con una especie dominante y por el otro, una colonización más rápida y con mayor equitatividad. Si las condiciones óptimas para el desarrollo de Briozoo café ocurren cíclicamente, la comunidad sésil se puede estar regulando mediante interacciones de competencia. Como se discutirá más adelante, el sedimento suspendido es un factor determinante en la colonización de la fauna sésil y en la temporada fría el grupo funcional briozoo café pudo tener un incremento en su habilidad competitiva y desplazar a otras especies. En condiciones con menor sedimento suspendido, otras especies pueden aprovechar



los hábitats disponibles con lo cual la diversidad aumenta hasta la aparición de condiciones favorables para el Briozoo café.

En el presente estudio se encontró una comunidad con pocas especies comunes y una mayor cantidad de especies raras, esto es lo más frecuente en estudios ecológicos y resalta la funcionalidad de utilizar colectores ARMS en el estudio de la comunidad críptica. Por un lado, las especies comunes son generalistas y responden a variables espaciales del ambiente (Pandit *et al.*, 2009). Por otro lado, la prevalencia de especies raras está relacionada con elementos de diferenciación de hábitat (Siqueira *et al.*, 2012). El encontrar una proporción adecuada de especies comunes y raras implica que los ARMS son capaces de dotar espacio suficiente para el desarrollo de poblaciones grandes y de crear suficientes hábitats con requerimientos particulares.

Diferencia entre comunidades y relación con el ambiente

Variabilidad ambiental

El análisis ambiental distinguió dos temporadas en el arrecife. Por un lado, la temporada cálida se caracterizó por una mayor temperatura y menor concentración de *Chl a*, sedimentos suspendidos y velocidades de viento menores. Por otra parte, en la temporada fría la temperatura fue menor y la concentración de *Chl a*, sedimentos suspendidos y velocidad del viento aumentaron. En el Golfo de México existe una marcada estacionalidad regida por la temporada de “nortes”, estos vientos fríos afectan la circulación del agua marina (Apenndini *et al.*, 2014; Salas-Monreal *et al.*, 2018) y mezclan el sedimento aumentando la turbidez, concentración de oxígeno y la producción primaria (Muller-Karger *et al.*, 2015).

El sedimento suspendido es la variable que mejor define la estacionalidad del arrecife, de hecho, en un estudio previo se observó que es la región arrecifal con mayor concentración de sedimentos suspendidos en el sureste de Golfo de México, presentándose un gradiente a lo largo del corredor arrecifal, siendo los arrecifes del norte los de menor concentración y los del sur de mayor concentración (Jordan-Garza *et al.*, 2017). De acuerdo con la literatura, la descarga pluvial y la influencia de los ríos tiene relación importante con la concentración de sedimentos suspendidos en zonas arrecifales. Sin embargo, en La Perla del Golfo las mayores



concentraciones ocurren entre tres y cinco meses después del cese de la temporada lluviosa en la zona.

Una diferencia que podemos notar entre La Perla del Golfo, y en general el Sistema Arrecifal Los Tuxtlas, con el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan y el Sistema Arrecifal Veracruzano, es la distancia respecto a la costa y el tipo de arrecife que se forma, siendo La Perla del Golfo el arrecife más cercano a la costa y el único de tipo bordeante. Jordan-Garza *et al.* (2017) mencionaron que estos elementos, junto con el aporte de sedimento por ríos y filtración derivada del aporte pluvial contribuyen con mayores concentraciones de sedimentos suspendidos, pero el aporte pluvial parece no tener un efecto importante en la concentración de sedimentos suspendidos en el arrecife. Por lo tanto, en La Perla del Golfo sí se observa una estacionalidad marcada que coincide con la temporada de nortes, siendo la concentración de sedimento suspendido la variable de mayor influencia sobre el arrecife y cuyo cambio de concentración parece estar más determinado por la interacción del viento y oleaje con la costa durante los nortes y no por la influencia de las descargas pluviales y aporte de ríos.

Comunidad móvil

Aunque no se encontró relación de la fauna móvil con algún parámetro ambiental, algunas particularidades pudieron ser observadas entre las comunidades de ambas temporadas en el arrecife. En la temporada fría se identificaron cuatro especies con abundancia mayor al 5% y en la temporada cálida seis de ellas, teniendo un total de ocho especies con abundancia mayor al 5%, particularmente, *Quadrimaera miranda* y *Thor manningi* con abundancia mayor al 5% en ambas temporadas. Es importante señalar que en cinco de estas especies, la abundancia promedio por colector no tuvo mayor variación entre ambas temporadas (*T. manningi*, *Lysmata* sp., *Mithraculus forceps*, *Nitidella nitida* y *Collumbella mercatoria*). Contrario a lo que ocurrió con las especies *Q. miranda* y *Melita nitida*, en las que la abundancia promedio por colector disminuyó en la temporada cálida.

Al igual que las especies *Q. miranda* y *M. nitida*, y con excepción de los cumáceos, la riqueza y abundancia de los peracáridos tendió a disminuir en los ARMS de la temporada cálida, probablemente asociado a que la cobertura algal fue menor que en los colectores de la temporada fría. Estos organismos están asociados a sustratos algales (Thiel, 2002), mismos



que les proveen alimento y complejidad del sustrato a escala milimétrica (Kelaheer *et al.*, 2001; Kramer *et al.*, 2017).

La riqueza y abundancia de cumáceos fue similar en los colectores de ambas temporadas en el arrecife, estos organismos se alimentan y desarrollan en los primeros centímetros de sedimento, incluso especies de la familia Nannastacidae han desarrollado una estrategia críptica asociándose con algas, esponjas, corales, briozoos y desarrollando conductas depredadoras (Snelgrove *et al.*, 1994; Heard y Roccatagliata, 2009). Seis de las siete especies de cumáceos identificados pertenecen a dicha familia, misma que fue la de mayor riqueza en todo el estudio, riqueza mayor a la encontrada en el SALT y similar al SAV (Sherinvar, 2014). En los colectores se encontraron varios de los elementos con los que se asocian, principalmente algas y briozoos, pero estos redujeron su cobertura en los ARMS de temporada cálida, el único elemento que incluso aumentó su proporción fue el sedimento depositado, por lo que probablemente sea este ambiente el que favorece su reclutamiento.

La segunda familia con mayor riqueza en el estudio fue la familia Syllidae (Polycheta), cuya principal fuente de alimento son algas, sedimento, esponjas, ascidias y pequeños crustáceos (Giangrande *et al.*, 2000). Además de ser organismos oportunistas de las cavidades crípticas, son organismos exitosos en zonas arrecifales o cercanas a ellas donde el grosor de la arena incluye restos de corales y conchas (Granados-Barba *et al.*, 2003; Martins *et al.*, 2013) y se han catalogado como abundantes en el SAV y los arrecifes del Banco de Campeche (Granados-Barba *et al.*, 2003; Domínguez-Castañedo *et al.*, 2015). El sedimento encontrado, el ambiente críptico y suficientes fuentes de alimento proporcionan un medio adecuado para su establecimiento en los colectores y de acuerdo con Acevedo-Barradas *et al.* (2019) también en el ambiente propiamente coralino en La Perla del Golfo.

Son pocos los estudios en los que se analiza el reclutamiento en estructuras artificiales en arrecifes del Golfo de México. Destaca el realizado por Winfield *et al.* (2010), en el que estudiaron el reclutamiento de macro-crustáceos en el SAV, durante un muestreo de octubre (equivalente a la temporada fría) la abundancia fue mayor que en el muestreo de agosto (equivalente a la temporada cálida), teniendo así diferencias en la fauna móvil, contrario a lo observado en el presente estudio. La riqueza registrada en el muestreo de octubre fue similar a la registrada en las ARMS pero en un área de menor tamaño, además, ninguna especie



coincidió entre ambos estudios. Cabe destacar que el estudio realizado por Winfield *et al.* (2010) no se enfocó en fauna crítica, lo que explicaría la nula coincidencia de especies.

Comunidad sésil

En este estudio se encontró una relación entre el sedimento suspendido y la comunidad sésil. Esto es consistente con estudios previos que señalan que el reclutamiento de comunidades sésiles está influenciado por condiciones locales y temporales (Kelaheer *et al.*, 2001; Burt *et al.*, 2009). Briozoo café e *Isognomon bicolor* fueron dominantes en la temporada fría y briozoo naranja y briozoo irregular lo fueron en la temporada cálida. Las especies de briozoos muestran tolerancia a una variedad de factores ambientales, como la temperatura y el oxígeno disuelto y se han identificado especies que tienen un alta tasa de crecimiento durante temporadas específicas del año en las cuales la cantidad de nutrientes es mayor (Kocak *et al.*, 2019), además de que parecen tener facilidad a para fijarse en sustratos plásticos (incluidos PVC) (Pinochet *et al.*, 2020),

El briozoo café parece ser una especie dominante en ambientes con mayor cantidad de sedimentos suspendidos y nutrientes, siendo un fuerte competidor durante la temporada fría, durante dicha temporada su crecimiento y dominio fue tal que se observó a la colonia crecer sobre otros organismos sésiles. Este resultado toma fuerza con lo observado en El Jicacal, donde briozoo café fue dominante y los niveles de sedimento suspendido fueron superiores a los encontrados en La Perla del Golfo durante la misma temporada.

Las esponjas también tuvieron un importante aporte a la comunidad sésil. Dos de ellas aumentaron su cobertura en los colectores de la temporada cálida y Aplysinidae sp.1 tuvo mayor cobertura en la temporada fría. El mayor establecimiento de Aplysinidae sp.1 puede indicar dos cosas, una mejor capacidad de las larvas a nadar en condiciones de alta concentración de sedimento y encontrar un ambiente adecuado para establecerse (Abdul *et al.*, 2019) y/o a tolerar mayores concentraciones de sedimento durante su etapa juvenil.

Las esponjas responden a cambios estacionales en el medio (Nadhagopal *et al.*, 2017) y han desarrollado diferentes mecanismos para hacer frente a diferentes concentraciones de sedimentos suspendidos, que incluyen métodos pasivos y activos (Strehlow *et al.*, 2017; Cummings *et al.*, 2020), encontrándose menor tasa de supervivencia de juveniles en áreas



con sedimento fino (Bell *et al.*, 2015), en La Perla del Golfo, al ser una zona arrecifal el sedimento está compuesto por fragmentos de coral, algas calcáreas y trazos de conchas y otros organismos, formando arenas gruesas (Perry *et al.*, 2011; JanBen *et al.*, 2017), lo que abre la posibilidad a mejores oportunidades de establecimiento y crecimiento a larvas y juveniles de esponjas.

La diversidad de esponjas encontrada en las ARMS en LPG es baja, considerando que se trata de un arrecife de coral donde este grupo suele ser diverso (Hooper *et al.*, 2002). Las altas concentraciones de sedimento suspendido afectan la diversidad de este grupo debido a que provoca la obstrucción de los canales por los cuales fluye el agua, dificultando su alimentación y en las especies donde existen endosimbiontes fotosintéticos afecta la tasa fotosintética (Carballo *et al.*, 1996).

El bivalvo *Isognomon bicolor* ha sido registrada como una especie abundante en sitios de la región (Luviano, 2013; Hernández, 2015; Suárez-Caballero, 2019) y costas de América, principalmente Brasil donde es considerada no nativa (Breves *et al.*, 2010; López *et al.*, 2014; Tricarico *et al.*, 2016), mostrando tolerancia a factores ambientales similar al de especies nativas (Domaneschi y Montovani, 2002). Además, muestra tasas de supervivencia altas en condiciones ambientales extremas (Lenz *et al.*, 2011) y alta capacidad de fijación a variedad de sustratos, incluyendo sustratos artificiales (Tsubaki *et al.*, 2010). En La Perla del Golfo, su abundancia fue superior en la temporada fría, comportamiento que coincide con lo registrado por López (2014), donde la tasa de establecimiento fue superior durante los meses de otoño – invierno, atribuyéndolo al aumento de materia orgánica en la columna de agua, pocos depredadores y a su alta capacidad competitiva por sustrato.

El establecimiento de larvas puede verse perjudicado en ambientes arenosos o sin un sustrato consolidado (Madurell *et al.* 2013; Bell *et al.*, 2015), por lo que no era de esperarse mayor diversidad durante la temporada cálida donde el área ocupada por sedimento depositado fue mayor a la temporada fría. Sin embargo, el establecimiento de briozoos y esponjas durante esta temporada ocurrió en el envés de las placas del colector, donde la deposición de sedimento fue mínima. Como alternativa, las larvas buscan establecerse en sustratos verticales donde la cantidad de sedimento es menor (Abdul *et al.*, 2019), aunque



esta estrategia no es la primera opción de las larvas (Siddik *et al.*, 2019) contribuyó a un aumento en la diversidad en los colectores.

Se han encontrado diferencias en el reclutamiento entre zonas expuestas e internas (donde la turbidez es mayor) de arrecifes costeros, siendo ésta última donde mayor reclutamiento y cobertura coralina se ha encontrado, ya que las especies que ahí se desarrollan tienen mayor tolerancia a altas concentraciones de sedimentos (Loiola *et al.*, 2019). Además, Jordan-Garza *et al.* (2017) señalan que la identidad de especies de coral encontradas en La Perla del Golfo es distinta a la encontrada en otros arrecifes de la costa veracruzana, caracterizándose por el desarrollo de especies con mayor tolerancia a la turbidez, característica que podría estarse replicando en otros organismos sésiles.

Sitios de la región

Método de muestreo

De acuerdo con los datos obtenidos existen diferencias en el método de muestreo utilizado (ARMS) y los métodos anteriores respecto a la captura de crustáceos decápodos de la región. Hay que tener en cuenta que los ARMS representan un ambiente poco consolidado, en las primeras etapas de la sucesión y por lo tanto las especies más abundantes serán, en su mayoría, especies generalistas. Contrario al ambiente que se puede encontrar en rocas del lugar, donde los procesos de sucesión son más avanzados y la variedad de organismos es distinta, con requerimientos e interacciones más específicas, como el caso de los camarones de la familia Alpheidae (Anker *et al.*, 2006). En estudios previos se han catalogado 160 especies de invertebrados en La Perla del Golfo durante alrededor de cinco años de muestreos, con los colectores ARMS se identificaron 84 especies, es decir, alrededor del 50% de la cantidad de especies previamente identificadas durante únicamente un año de colecta.

Sistema Arrecifal Los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas comprende aproximadamente 93 km de línea de costa, la cual se caracteriza por tener playas arenosas que son interrumpidas por salientes rocosas de material volcánico (Martín del Pozo, 1997). En estas interrupciones o playas rocosas se desarrollan tapetes algales y parches coralinos en donde, potencialmente, se desarrollan



comunidades de invertebrados, ya sea crípticos, epibentónicos o asociados a crecimientos algales.

El sitio más estudiado en la región de Los Tuxtlas es la playa rocosa de Montepío, sitio que ha sido señalado como importante por acoger una alta diversidad de invertebrados (Vassallos *et al.*, 2014) y para el cual existen estudios específicos de la fauna críptica, como lo es el de Hernández (2010), en donde analiza la diversidad de crustáceos, registrando 60 especies con una abundancia total de 4,437 organismos. Luviano (2013), identificó 15 especies de moluscos, contabilizando un total de 1,454 organismos, siendo la especie *Isoptomon bicolor* la más abundante. Finalmente, el estudio más completo del sitio es el de Vassallos *et al.* (2014), en el que enlista la diversidad de invertebrados, tanto crípticos como epibentónicos, en el trabajo se incluyen colectas realizadas por 10 años y registros de información ya publicada. Se registran 195 especies, de las cuales, 57 tienen hábitos crípticos y pertenecen a cuatro grupos, crustáceos (30 especies), anélidos (14 especies), moluscos (11 especies), platelmitos y sipuncúlidos (1 especie) (Tabla 10).

Otro trabajo de la región es el de Suárez-Caballero (2019), en el cual se estudia la diversidad de crustáceos y moluscos de la playa Balzapote, incluye una riqueza de 82 especies y una abundancia total de 6,403 organismos (Tabla 10). Recientemente en las playas de Balzapote se realizaron estudios sobre poliquetos (Acevedo-Barradas *et al.*, 2019) pero no se integró en el análisis ya que no se reportan datos sobre diversidad o abundancia.

En La Perla del Golfo se han realizado trabajos enfocados a grupos particulares. Hernández (2015) estudió la diversidad de moluscos en el arrecife, encontrando una total de 2,614 organismos pertenecientes a 86 morfotipos. Por otro lado, González-Gándara *et al.* (2015), reportó 14 especies de equinodermos y López (2017) reportó 13 especies. En conjunto, estos dos estudios agrupan 22 especies del phylum Echinodermata para el arrecife. García-Bernal (2018) incluyó un listado de decápodos en el arrecife, acumulando 24 especies. Dicho estudio fue complementado con el de Monterrosas-Márquez (2018), reportando 10 especies de la familia Porcellanidae, y por Martínez-Cárdenas (2019), reportando 17 especies de la familia Alpheidae. Finalmente, González-Bedolla (2019) incluyó a La Perla del Golfo en su estudio sobre isópodos de la región, reportando cinco especies. En total suman 56 especies de crustáceos para La Perla del Golfo (Tabla 10).



Los trabajos previos suman 164 especies de invertebrados de tres phyla en el arrecife. El presente estudio, complementa la información existente e incluye registro de los phyla Porifera, el subphylum Chelicerata y las clases Peracarida y Polychaeta para el arrecife.

Al comparar la diversidad encontrada en sitios con características similares en la región, encontramos valores de diversidad similar e incluso superiores. Estos pocos estudios indican que en el Sistema Arrecifal Los Tuxtlas hay varios sitios con alta diversidad, lo que enriquece el valor de la región. La mayor diversidad registrada en la zona corresponde a los trabajos previos realizados en La Perla del Golfo (Hernandez, 2015; López, 2017; García-Bernal, 2018), los arrecifes tienen mayor complejidad estructural lo que permite el desarrollo de comunidades más diversas. La diversidad encontrada en los parches coralinos de las playas se asemeja a la encontrada en las ARMS, que en ellos corresponde a las primeras etapas de la sucesión.

Existe una correlación entre la diversidad y la distancia entre los sitios de la región. En la costa de Los Tuxtlas, la distancia entre sitios donde se desarrollan parches coralinos es menor a la decena de kilómetros, lo que aumenta la posibilidad de una amplia conectividad en la región (Cowen y Sponaugle, 2009). Los puntos aquí evaluados no son los únicos, existen puntos intermedios en donde también se desarrollan parches coralinos y posiblemente estén todos integrados a una red.

Además de la mayor complejidad estructural, La Perla del Golfo es la formación más grande, con varios kilómetros de extensión, lo que significa para las poblaciones de invertebrados un sitio de refugio ante los frecuentes disturbios, principalmente durante la estación de nortes. Por el contrario, los parches coralinos de menor tamaño son más susceptibles al efecto de disturbios, por lo cual es probable que el arrecife sea un sitio que funge como fuente organismos a partir del cual los parches coralinos, que se encuentran en constante renovación de sus comunidades (Hernandez y Álvarez, 2007), son recolonizados.

Arrecifes del Golfo de México

Ortiz-Lozano *et al.* (2013, 2015, 2019) han sugerido una conectividad entre el llamado corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México (CASGM), que incluye a los tres sistemas arrecifales del estado. Esta hipótesis ha tomado fuerza con las recientes



descripciones sobre la dirección y velocidad de las corrientes internas del Golfo de México, en las que se observan dos tendencias, una de agosto a abril donde la corriente fluye de norte a sur influenciada por los nortes y el Giro de Campeche, y la segunda, de mayo a agosto, donde las corrientes que fluyen de este a oeste, cuando los nortes cesan y la corriente de Lazo domina en la región (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2018; Salas-Monreal *et al.*, 2018; Athie *et al.*, 2019). Estos modelos sugieren una conectividad temporal de La Perla del Golfo, con los arrecifes al norte (SAV) los arrecifes del Banco de Campeche.

Los resultados aquí presentados muestran poco parentesco entre la fauna de La Perla del Golfo con los arrecifes del SAV. Salas-Monreal *et al.* (2019) realizaron un estudio para analizar si la posibilidad de esta conectividad es real, concluyendo que la distancia y las corrientes presentes podrían transportar larvas entre los dos sistemas, pero la presencia de frentes térmicos puede impedir el paso de larvas, que parecen asentarse en sitios donde probablemente existan arrecifes sumergidos entre ambos sistemas. Por otro lado, también se muestra poco parentesco entre LPG y los arrecifes del Banco de Campeche, en este caso, aunque el flujo del agua sobre la plataforma fluye de este a oeste, la distancia es mucho mayor aumentando la posibilidad de que las larvas puedan ser depredadas, morir, dispersarse o establecerse en un sitio más cercano (Cowen y Sponaugle, 2009).

Debido a los pocos estudios en La Perla del Golfo, el arrecife no ha podido ser integrado a análisis sobre conectividad entre sistemas. Jordán-Garza *et al.* (2017), concluyeron que La Perla del Golfo es un arrecife con comunidades coralinas distintas a los dos sistemas al norte. Sin embargo, hay que tener en cuenta que, dado que los datos biológicos aquí presentados y los obtenidos de distintos arrecifes no corresponden al mismo espacio de tiempo, es difícil afirmar o rechazar dicha conectividad, ya que en sistemas marinos la conectividad es cambiante a lo largo del tiempo, por una constante interacción de variables bióticas y abióticas, creando vínculos transitorios entre poblaciones (Siegel *et al.*, 2008, Hock *et al.*, 2019). Los datos presentados en este trabajo son aporte para investigaciones futuras en las que se busque dilucidar la existencia de un corredor biológico a lo largo del Golfo de México. Recientemente se han descubierto arrecifes profundos en puntos intermedios, lo que aumenta la posibilidad de dicha conectividad, ya que el transporte de larvas a menor distancia es más efectivo (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2018).



Arrecifes donde se han utilizado colectores ARMS

El presente estudio, aunque no es realizado con técnicas genómicas, es comparable con la porción mayor a 2 mm de los trabajos que combinan dichas técnicas y el uso de ARMS, ya que previo al procesamiento genómico los organismos son separados manualmente (Plaisance *et al.*, 2011; Mamoon *et al.*, 2016). La proporción de riqueza y abundancia de la comunidad de invertebrados crípticos es no mostró diferencias entre La Perla del Golfo y los distintos resultados de colectores que se mantuvieron en el medio durante menos de 18 meses, en los que únicamente se identificaron cinco phyla. Los colectores ARMS que se mantuvieron por 24 meses en el medio muestran un cambio en la composición del ensamble y aumentan a 12 phyla.

El estudio más parecido al realizado en La Perla del Golfo, por el tiempo de exposición y región geográfica, es el realizado en arrecifes de la costa de Florida y Virginia (EUA) en donde se encontró una riqueza similar por triplicado de ARMS (~ 60 spp). En contexto de este parámetro, la región es la de menor diversidad a nivel global (costas del Golfo de México y Atlántico de EUA), aunque aún son pocos los sitios que se han estudiado con este método y en ambos estudios el tiempo en el medio fue menor, alrededor de seis meses. Los estudios en el océano Pacífico, particularmente en el triángulo de coral, es donde se ha encontrado mayor riqueza de especies en colectores ARMS (Mamoon *et al.*, 2016).

Ambas formas de visualizar el avance de la sucesión (composición de la comunidad y riqueza de especies) indican que después de 24 meses en el sitio se observa un incremento en los grupos y riqueza encontrada, estos resultados también han sido obtenidos utilizando otros tipos de estructuras artificiales (Spagnolo *et al.*, 2014; Walker y Schlacher, 2014; Toledo *et al.*, 2020). Los estudios con ARMS deben continuar y enfocarse en estudios a largo plazo, ya que la similitud con el medio aumenta con la edad de las estructuras (Burt *et al.*, 2011) y con ello nuestra comprensión sobre la dinámica de las comunidades.



Conclusiones

La comunidad de invertebrados crípticos en los colectores ARMS después de seis meses en el medio tuvo una alta dominancia de: *Isognomon bicolor*, *Columbella mercatoria*, *Nitidella nitida*, *Carpas algicola*, *Melita nitida*, *Quadrimeaera miranda*, *Lysmata* sp., *Thor manningi*, *Mithraculus forceps* y el grupo funcional briozoo café. En la comunidad sésil de la temporada cálida, la comunidad tuvo mayor equitatividad y fueron el briozoo naranja y el briozoo irregular fueron los grupos funcionales dominantes. Las especies raras agruparon el 58% de la riqueza.

La fauna móvil no presentó diferencias en la colonización entre ambas temporadas. Por otro lado, la identidad de los grupos funcionales de la fauna sésil en ambas temporadas en el arrecife es similar, pero la estructura de la comunidad varió. La comunidad en la temporada fría es dominada por un grupo funcional y la comunidad de la temporada cálida es más equitativa.

La temporalidad en La Perla del Golfo está marcada por la temporada de nortes. La variable que mejor define la estacionalidad es la concentración de sedimento suspendido.

No se identificó alguna variable ambiental relacionada con el reclutamiento de la fauna móvil. Por otra parte, se identificó que la variable sedimento suspendido tiene influencia sobre el reclutamiento de la fauna sésil.

Se identificaron diferencias en la comunidad capturada por otros métodos y la comunidad de los colectores ARMS, estos representan un sustrato desnudo contrario a rocas y pedacera de coral donde los procesos ecológicos están adelantados.

La diversidad en los colectores ARMS se asemeja a la diversidad de los parches coralinos de las playas de la región de Los Tuxtlas.

Se identificó una correlación entre la distancia entre sitios y la fauna de invertebrados de los parches coralinos de la región de Los Tuxtlas, sugiriendo una constante conectividad entre sitios.

No se encontró similitud entre la comunidad móvil de La Perla del Golfo con la registrada en arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano ni del Banco de Campeche, son



necesarios estudios en estos sistemas donde se utilicen ARMS como medio de colecta para hacer válidas las comparaciones con los resultados aquí obtenidos.

La composición de la comunidad de invertebrados crípticos a nivel de phylum en colectores ARMS de La Perla del Golfo no mostró diferencias significativas con la comunidad en otros arrecifes en colectores que se mantienen en el medio durante 18 meses o menos.

De acuerdo con la porción mayor a 2 mm de las comunidades identificada en colectores ARMS, La Perla del Golfo y las costas del Atlántico estadounidense representan la región con menor riqueza de especies a nivel global.



Referencias bibliográficas

- Acevedo-Barradas, T., Granados-Barba, A. y Solís-Wolfowitz, V. 2019. Familias de Anélidos Poliquetos asociadas a coral muerto en arrecifes del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. En Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal. 2019. *Estudios científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 376 pp.
- Abdul Wahab, M. A., Maldonado, M., Luter, H. M., Jones, R., y Ricardo, G. 2019. Effects of sediment resuspension on the larval stage of the model sponge *Carteriospongia foliascens*. *Science of The Total Environment*, 695, 133837.
- Abbott, R. T. 1974. *American seashells: The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America*. Segunda edición. Van Nostrand Reinhold, EUA. 663 pp.
- Álvarez, F., Villalobos, J. L., Hendrickx, M. E., Escobar-Briones, E., Rodríguez-Almaraz, G., y Campos, E. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 208-219.
- Anderson, M. J. 1999. Effects of patch size on colonization in estuaries: revisiting the species-area relationship. *Oecologia* 118, 87–98
- Anker, A., Ahyong, S. T., Noel, P. Y., y Palmer, A. R. 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution*, 60, 2507-2528.
- Appendini, C. M., Torres-Freyermuth, A., Salles, P., Lopez-Gonzalez, J., y Mendoza, E. T. 2014. Wave climate and trends for the Gulf of Mexico: A 30-Yr wave hindcast. *Journal of Climate*, 27(4), 1619-1632.
- Athié, G., Salas-Monreal, D. y Marín-Hernández, M. 2019. Circulación sobre la plataforma de Veracruz asociada al giro de Campeche y su efecto en los sistemas arrecifales. En Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal. 2019. *Estudios científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 376 p.
- Azevedo, F. B. B., Carloni, G. G., y Carvalheira, L. V. 2006. Colonization of benthic organisms on different artificial substratum in Ilha Grande bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 263-275.
- Bell, J. J., McGrath, E., Biggerstaff, A., Bates, T., Bennett, H., Marlow, J., y Shaffer, M. 2015. Sediment impacts on marine sponges. *Marine Pollution Bulletin*, 94(1), 5-13.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. y Nyström, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827-833.
- Breves, A., Junqueira, A., Lavrado, H., Silva, S. H. G., y Ferreira-Silva, M. 2010. Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90.
- Bingham, B.L. 1992, Life histories in an epifaunal community: coupling of adult and larval processes. *Ecology*, 73, 2244-2259.



-
- Bishop, C. D., Huggett, M. J., Heyland, A., Hodin, J., y Brandhorst, B. P. 2006. Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Integrative and Comparative Biology*, 46(6).
- Botello, G., y Krug, P. J. 2006. 'Desperate larvae' revisited: Age, energy and experience affect sensitivity to settlement cues in larvae of the gastropod *Alderia* sp. *Marine Ecology Progress Series*, 312,149-159
- Bohnsack, J. A. 1989. Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioral preference?. *Bulletin of Marine Science*, 44(2), 631-645.
- Brusca, R. C., W. Moore y S. M. Shuster. 2016. *Invertebrates*. Tercera edición. Sinauer associates, inc., publishers. USA, 1104 pp.
- Burt, J., Bartholomew, A., Bauman, A., Saif, A., y Sale, P. F. 2009. Coral recruitment and early benthic community development on several materials used in the construction of artificial reefs and breakwaters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373(1), 72-78.
- Campos-Vázquez, C., Carrera-Parra, L. F., González, N. E., y Salazar-Vallejo, S. I. 1999. Criptofauna en rocas de Punta Nizuc, Caribe mexicano y su utilidad como biomonitor potencial. *Revista De Biología Tropical*, 47, 799-808.
- Cao, Z., Duan, H., Shen, M., Ma, R., Xue, K., Liu, D., y Xiao, Q. 2018. Using VIIRS/NPP and MODIS/Aqua data to provide a continuous record of suspended particulate matter in a highly turbid inland lake. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 64, 256-265.
- Carballo, J. L. Naranjo, S. A. y García-Gómez, J. C. 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (Southern of Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series*, 135, 109-122.
- Carballo, J. L., Gómez, P., y Cruz-Barraza, J. A. 2014. Biodiversidad de Porifera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, S143-S153.
- Carvalho, S., Aylagas, E., Villalobos, R., Kattan, Y., Berumen, M., y Pearman, J. K. 2019. Beyond the visual: using metabarcoding to characterize the hidden reef cryptobiome. *Proceedings of the Royal Society*, 286(1896), 20182697.
- Carrera-Parra, L. F., y Vargas-Hernández, J. M. 1996. Comunidad crítica de esponjas del arrecife de Isla de Enmedio, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 311-321.
- Castillo-Rodríguez, Z. G. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, S419-S430
- Cervantes, G. 2018. Inventario de cangrejos anomuros (Crustacea: Anomura) de aguas someras del noroeste de la península de Yucatán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Yucatán. 183 pp.



-
- Chakraborty, A., Seshasai, M. V. R., Reddy, C. S., y Dadhwal, V. K. 2018. Persistent negative changes in seasonal greenness over different forest types of India using MODIS time series NDVI data (2001–2014). *Ecological Indicators*, 85, 887-903.
- Clarke, K., y Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 205-219.
- Cliff, N. 1988. The eigenvalues-greater-than-one rule and the reliability of components. *Psychological Bulletin*, 103(2), 276–279.
- Chace, F.A., 1972. *The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia)*. Smithsonian Contributions to Zoology. EUA. 179 pp.
- Chase, A. L., Dijkstra, J. A., y Harris, L. G. 2016. The influence of substrate material on ascidian larval settlement. *Marine Pollution Bulletin*, 106(1), 35-42.
- Child, C.A., 1992. *Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. Memoirs of the Hourglass Cruise*. EUA. 86 pp.
- Child, A. 2009. Pycnogonida and Xiphosura (Cheliceriformes) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volum. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Connell, S. D., y Glasby, T. M. 1999. Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Marine Environmental Research*, 47(4), 373-387.
- Cowen, R. K., y Sponaugle, S. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1(1), 443-466.
- Cummings, V. J., Beaumont, J., Mobilia, V., Bell, J. J., Tracey, D., Clark, M. R., y Barr, N. 2020. Responses of a common New Zealand coastal sponge to elevated suspended sediments: Indications of resilience. *Marine Environmental Research*, 155, 104886.
- De Azevedo Mazzuco, A. C., Christofolletti, R. A., Coutinho, R., y Ciotti, Á. M. 2018. The influence of atmospheric cold fronts on larval supply and settlement of intertidal invertebrates: Case studies in the Cabo Frio coastal upwelling system (SE Brazil). *Journal of Sea Research*, 137, 47-56.
- De León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M. E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S. I. Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss. 2009. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, México. 737 pp.
- Delgado, C. G. 2012. Riqueza de Crustáceos decápodos (Brachyura) de la costa noroeste del estado de Yucatán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Yucatán. 204 pp.
- Domaneschi, O., y Martins, C. M. 2002. *Isognomon bicolor* (C.B. Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescricao da espécie e considerações



-
- sobre a ocorrência e distribuição de Isognomon na costa brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 611-627.
- Dominguez-Castanedo, N., Granados-Barba, A., y Solis-Weiss, V. 2015. The soft-bottom macrofauna of Sacrificios reef lagoon, SW Gulf of Mexico. *Hidrobiologica*, 25(1), 107-119.
- Duan, S.-B., Li, Z.-L., Li, H., Götsche, F.-M., Wu, H., Zhao, W., Leng, P., Zhang, X. y Coll, C. 2019. Validation of Collection 6 MODIS land surface temperature product using in situ measurements. *Remote Sensing of Environment*, 225, 16-29.
- Elkin, C., y J. Marshall, D. 2007. Desperate larvae: Influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection (Vol. 335).
- Enochs, I. C., Toth, L. T., Brandtneris, V. W., Afflerbach, J. C., y Manzello, D. P. 2011. Environmental determinants of motile cryptofauna on an eastern Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 105-127.
- Enochs, I. C. 2012. Motile cryptofauna associated with live and dead coral substrates: Implications for coral mortality and framework erosion. *Marine Biology*, 159(4), 709–722.
- Fauchald, K., Granados-Barba, A., Solis-Weiss, V. 2009. Polychaeta (Annelida) of the gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volum. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Felder, D., Alvarez, F., Goy, J. y Lemaitre, R. 2009. Decapoda (Crustacea) of the Gulf of México, with Comments on the Amphionidacea (1056-1058 P.). En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Frontier, S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology*, 23, 253-312.
- García-Bernal, A. 2018. Comparación de la diversidad y complejidad estructural de dos arrecifes de coral: La Perla del Golfo, Veracruz y Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 84 pp
- Giangrande, A., Licciano, M., y Pagliara, P. 2000. The diversity of diets in Syllidae (Annelida: Polychaeta). *Cahiers De Biologie Marine*, 41(1), 55-65.
- Global ARMS Program. 2017. Autonomous Reef Monitoring Structures, Standardizing marine biodiversity assessment and monitoring. <https://www.oceanarms.org/protocols-overview>
- Glyn, W. P. y Enoch, I. C. 2011. Invertebrates and their roles. En Dubinsky, Z. y Stambler, N. *Coral Reef: An Ecosystem in Transition*. Springer Inc. EUA. 541 pp.



-
- Glynn, P. W. 2013. Scale Interspecific Interactions on Coral Reefs: Functional Roles of Small and Cryptic Metazoans. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 39, 229–248.
- González-Gándara, C., Solís-Marín, F. A., de la Cruz-Francisco, V., Granados-Barba, A., Salas-Pérez, J. d. J., Argüelles-Jiménez, J., y Escárcega-Quiroga, P. A. 2015. Riqueza y distribución de equinodermos en los arrecifes del norte y sur de Veracruz, México. *Revista De Biología Tropical*, 63, 183-193.
- González-Bedolla, J. 2019. Revisión taxonómica de isópodos (Crustacea: Peracarida) en las playas de Montepío y Balzapote, así como del Arrecife la Perla del Golfo, región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, CDMX. 148 pp.
- Granados-Barba, A., Solis-Weiss, V., Tovar-Hernandez, M. A., y Ochoa-Rivera, V. 2003. Distribution and diversity of the Syllidae (Annelida : Polychaeta) from the Mexican Gulf of Mexico and Caribbean. *Hydrobiologia*, 496(1-3), 337-345.
- Groombridge, B. 1992. Coral Reefs. en B. Groombridge (Ed.), *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources* (pp. 307-323). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Graham N. A. J. y K. L. Nash. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32: 315-326.
- Granados-Barba, A., Solis-Weiss, V., Tovar-Hernandez, M. A., y Ochoa-Rivera, V. 2003. Distribution and diversity of the Syllidae (Annelida: Polychaeta) from the Mexican Gulf of Mexico and Caribbean. *Hydrobiologia*, 496(1-3), 337-345.
- Hedgpeth, J. 1948. The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. *Proceeding of the United States National Museum*. EUA, 190 pp.
- Hatcher, B. G. 1997. Coral reef ecosystem: how much greater is the whole than the sum of the parts?. *Coral reefs*, 16: 77-91.
- Heard, R. y Roccatagliata, D. 2009. Cumacea (Crustácea) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Hermoso-Salazar, M. y Arvizu. 2015. Crustáceos del Sistema Arrecifal Veracruzano. En A. Granados-Barba, A., Ortiz-Lozano, L. D., Salas-Monreal, D., González-Gándara, C. *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste*. Universidad Autónoma de Campeche, México, 366 pp.
- Hernández, C., y Alvarez, F. 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: is there a pattern? *Hidrobiologica*, 17, 25-34.
- Hernández, C., Álvarez, F., y Villalobos, J. L. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 141-151.



-
- Hernández, J.R. 2015. Estudio faunístico de los moluscos del arrecife “La Perla del Golfo” Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 89 pp.
- Heard, R., D. Roccatagliata, y Iorgu Petrescu. 2007. *An Illustrated Guide to Cumacea (Crustacea: Malacostraca: Pericardia) from Florida Coastal and Shelf Waters to Depths of 100 m*. Florida Department of Environmental Protection. Florida. EUA, 175 pp.
- Hoffmann, V., Pfaff, M. C., y Branch, G. M. 2012. Spatio-temporal patterns of larval supply and settlement of intertidal invertebrates reflect a combination of passive transport and larval behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 418-419, 83-90.
- Hock, K., Doropoulos, C., Gorton, R., Condie, S. A., y Mumby, P. J. 2019. Split spawning increases robustness of coral larval supply and inter-reef connectivity. *Nature Communications*, 10(1).
- Hooper, J. N., Kennedy, J. A. y Quin, R. J. 2002. Biodiversity “hotspot”, patterns of richness and endemism, and taxonomic affinities of Tropical Australian sponges (Porifera). *Biodiversity & Conservation*, 11, 851-885.
- Hurley, K. K. C., Timmers, M. A., Godwin, L. S., Copus, J. M., Skillings, D. J., y Toonen, R. J. 2016. An assessment of shallow and mesophotic reef brachyuran crab assemblages on the south shore of O‘ahu, Hawai‘i. *Coral Reefs*, 35(1), 103-112.
- Kensley, B. y M. Schotte. 1989. *Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press. USA. 308 pp.
- Kingsfor, M. J., Leis, J., Shanks, A., Lindeman, K., Morgan, S.G. y Pineda, J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 309-340.
- Izsak, J., y Pavoine, S. 2012. Links between the species abundance distribution and the shape of the corresponding rank abundance curve. *Ecological Indicators*, 14(1), 1-6.
- JanBen, A., Wizemann, A., Klicpera, A., Satari, D. Y., Westphal, H., y Mann, T. 2017. Sediment Composition and Facies of Coral Reef Islands in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Frontiers in Marine Science*, 4(144).
- Jackson, B. C. J. 1977. *Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies*. The American Naturalist, Vol. 111. The Chicago University Press Journals, EUA.
- Johnson, W. S., Stevens, M., y Watling, L. 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 39, pp. 105-260): Academic Press.
- Jolliffe, I. T., y Cadima, J. 2016. Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 374(2065).
- Jost, L. 2006, Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375.



-
- Jordán-Garza, A. G., González-Gándara, C., Salas-Pérez, J. J., y Morales-Barragan, A. M. 2017. Coral assemblages are structured along a turbidity gradient on the Southwestern Gulf of Mexico, Veracruz. *Continental Shelf Research*, 138, 32-40.
- Kelaker, B. P., Chapman, M. G., y Underwood, A. J. 2001. Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6), 917-930.
- Knowlton, N., Brainard, R. E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L., y Caley, M. J. 2010. *Coral Reef Biodiversity*. In *Life in the World's Oceans* (pp. 65-78). UK, Blackwell Publishing.
- Kocak, F., Kucuksezgin, F., y Bakal, I. 2019. Impact of environmental variables on fouling bryozoan species in the Eastern Aegean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 141, 46-51.
- Koehl, M. R. A. 2007. Mini review: Hydrodynamics of larval settlement into fouling communities. *Biofouling*, 23(5), 357-368.
- Kramer, M. J., Bellwood, D. R., Taylor, R. B., y Bellwood, O. 2017. Benthic Crustacea from tropical and temperate reef locations: differences in assemblages and their relationship with habitat structure. *Coral Reefs*, 36(3), 971-980.
- Laguarda-Figueras, A., L. A. Hernández-Herrejón, F. A. Solís-Marín y A. Durán. 2009. Ofiuroideos del Caribe Mexicano y Golfo de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 252 pp.
- LeCroy, S.E. 2000. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Gammaridean Amphipoda of Florida. Volume 1. Families Gammaridae, Hadziidae, Isaeidae, Melitidae and Oedicerotidae*. Department of Environmental Protection, EUA. 1-196 pp.
- LeCroy, S.E. 2002. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Gammaridean Amphipoda of Florida. Volume 2. Families Ampeliscidae, Amphilochidae, Ampithoidae, Aoridae, Argissidae and Haustoriidae*. Department of Environmental Protection, EUA. 197-410 pp.
- LeCroy, S.E. 2007. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Gammaridean Amphipoda of Florida. Volume 4. Families Anamixidae, Eusiridae, Hyaellidae, Hyalidae, Iphimediidae, Ischyroceridae, Lysianassidae, Megaluropidae and Melphidippidae*. Department of Environmental Protection, EUA. 502-614 pp.
- LeCroy, S., Gasca, R., Winfield, I., Ortiz, M. y Escobar-Briones, E. 2009. Amphipoda(Crustacea) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volum. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Lenz, M., da Gama, B. A. P., Gerner, N. V., Gobin, J., Gröner, F., Harry, A., Jenkins, S., Kraufvelin, P., Mummelthei, C., Sereyka, J., Xavier, E. y Wahl, M. 2011. Non-native
-



-
- marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: Results from a globally replicated study. *Environmental Research*, 111(7), 943-952.
- Leray, M., y Knowlton, N. 2015. DNA barcoding and metabarcoding of standardized samples reveal patterns of marine benthic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201424997.
- Loiola, M., Cruz, I. C. S., Lisboa, D. S., Mariano-Neto, E., Leão, Z. M. A. N., Oliveira, M. D. M., y Kikuchi, R. K. P. 2019. Structure of marginal coral reef assemblages under different turbidity regime. *Marine Environmental Research*, 147, 138-148.
- López, C. C. 2017. Diversidad del Phylum Echinodermata en el arrecife de coral "Perla del Golfo", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74 pp.
- López, M. S. I., Lavrado, H. P., y Coutinho, R. 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. *Aquatic Invasions*, 9, 457-465.
- Lozano-Cortes, D. F., y Zapata, F. A. 2014. Invertebrate colonization on artificial substrates in a coral reef at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. *Revista De Biología Tropical*, 62, 161-168.
- Luviano, N. 2013. Ecología de la comunidad de moluscos de la criptofauna (Bivalvia, Gastropoda) de la zona intermareal rocosa de Montepío, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 73 pp.
- Madurell, T., Zabala, M., Dominguez-Carrió, C., y Gili, J. M. 2013. Bryozoan faunal composition and community structure from the continental shelf off Cap de Creus (Northwestern Mediterranean). *Journal of Sea Research*, 83, 123-136.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*, 2nd ed. Blackwell Science Ltd, Oxford, U.K.
- Mallela, J., Milne, B. C., y Martinez-Escobar, D. 2017. A comparison of epibenthic reef communities settling on commonly used experimental substrates: PVC versus ceramic tiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486, 290-295.
- Mamoon, A., Snider, A., Rosebraugh, S., Devine, A. M., Devine, T. D., Plaisance, L., Knowlton, N., y Leray, M. 2016. Deep COI sequencing of standardized benthic samples unveils overlooked diversity of Jordanian coral reefs in the northern Red Sea. *Genome*, 59(9), 724-737.
- Marshall, J. D., Styan, C., y D. McQuaid, C. 2009. Larval Supply and Dispersal. (pp. 165-176).
- Martínez-Cardenas, J. S. 2019. Estudio faunístico de los camarones pistola (Decapoda:Alpheidae) del arrecife "La Perla del Golfo", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, CDMX. 70 pp.
-



-
- Martins, R., Magalhaes, L., Peter, A., Martin, G. S., Rodrigues, A. M., y Quintino, V. 2013. Diversity, distribution and ecology of the family Syllidae (Annelida) in the Portuguese coast (Western Iberian Peninsula). *Helgoland Marine Research*, 67(4), 775-788.
- Moksnes, P.-O. 2002. The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271(1), 41-73.
- Monterrosas-Márquez, A. 2018. Fecundidad de los cangrejos porcelánidos (Decapoda: Anomura), en el arrecife La Perla del Golfo, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, CDMX. 69 pp.
- Monroy-Velázquez, L. V. 2017. La criptofauna de crustáceos como indicadora del estado de conservación de un arrecife. Tesis de Doctorado. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 124 pp.
- Muller-Karger, F. E., Smith, J. P., Werner, S., Chen, R., Roffer, M., Liu, Y., Muhling, B., Lindo-Atichati, D., Cerdeira-Estrada, S. y Enfield, D. B. 2015. Natural variability of surface oceanographic conditions in the offshore Gulf of Mexico. *Progress in Oceanography*, 134, 54-76.
- Munilla, T. 2002. Mexican pycnogonida. In J. L. y J. Morrone (Ed.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de los Artrópodos de México*. (Vol. III, pp. 215-222). Mexico: UNAM.
- Nandhagopal, G., Prince Prakash Jebakumar, J., Rajan Babu, B., Ragumaran, S., Ramakritinan, C. M., Sivaleela, G., y Rajkumar Rajan, R. 2020. Artificial coastal defence structure as a survival tool for the shallow water sponges. *Continental Shelf Research*, 193, 104032.
- Nicoletti, L., Marzialetti, S., Paganelli, D., y Ardizzone, G. D. J. H. 2007. Long-term changes in a benthic assemblage associated with artificial reefs. *Hydrobiologia*, 580(1), 233.
- Knowlton, N., Brainard, R.E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L. y Caley, M.J. 2010. Coral Reef Biodiversity. en *Life in the World's Oceans*, A.D. McIntyre.
- OceanColor Web. 2020. EARTHDATA. <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>
- Ochoa-Rivera, V., Granados-Barba, A., y Solís-Weiss, V. 2000. The polychaete cryptofauna from Cozumel Island, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 67(1), 137-146.
- Ortiz-Lozano, L., Pérez-España, H., Granados-Barba, A., González-Gándara, C., Gutiérrez-Velázquez, A., y Martos, J. 2013. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management*, 86, 22-32.
- Ortiz-Lozano, L., Valadez-Rocha, V., y Hayasaka-Ramírez, S. 2015. Influencia histórica de la ciudad y puerto de Veracruz sobre el Sistema Arrecifal Veracruzano. En Granados-Barba, A., L. D. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara. *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 366 pp.
-



-
- Ortiz-Lozano, L., Colmenares-Campos, C. y Gutiérrez-Velázquez, A. 2019. Arrecifes sumergidos y su relevancia para el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. En Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal. *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 376 p.
- Ortiz Touzet, M. A. y S. Cházaro Olvera. 2017. *Isópodos marinos (Crustacea: Peracarida) de las aguas someras mexicanas del Golfo de México (excluyendo Epicaridea)*. Manual de identificación. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 91 pp,
- Osman, R. W. 2015. Regional variation in the colonization of experimental substrates by sessile marine invertebrates: Local vs. regional control of diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 473, 227-286.
- Pandolfi, J. M. 2011. The Paleocology of Coral Reefs. En Z. Dubinsky, Z. y N. Stambler (ed.). *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer inc, EUA, 541 pp.
- Pandit, S. N., Kolasa, J., y Cottenie, K. 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90(8), 2253-2262.
- Pawson, D., Vance, D., Messing, C., Solis-Marin, F. y Mah, C. 2009. Echinodermata of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volum. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Pearman, J. K., Leray, M., Villalobos, R., Machida, R. J., Berumen, M. L., Knowlton, N., y Carvalho, S. 2018. Cross-shelf investigation of coral reef cryptic benthic organisms reveals diversity patterns of the hidden majority. *Scientific Reports*, 8(1), 8090.
- Perkol-Finkel, S. y Benayahu, Y. 2005. Recruitment of benthic organisms onto a planned artificial reef: shifts in community structure one decade post-deployment. *Marine Environmental Research*, 59(2), 79-99.
- Perry, C. T., Kench, P. S., Smithers, S. G., Riegl, B., Yamano, H., y O'Leary, M. J. 2011. Implications of reef ecosystem change for the stability and maintenance of coral reef islands. *Global Change Biology*, 17(12), 3679-3696.
- Peyrot-Clausade, M. J. M. B. 1980. Motile cryptofauna of Tuléar reef flats. *Marine Biology*, 59(1), 43-47.
- Pineda, J., Porri, F., Starczak, V., y Blythe, J. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392(1), 9-21.
- Pinochet, J., Urbina, M. A., y Lagos, M. E. 2020. Marine invertebrate larvae love plastics: Habitat selection and settlement on artificial substrates. *Environmental Pollution*, 257, 113571.
- Plaisance, L., M. J. Caley, R. E. Brainard y N. Knowlton. 2011. The diversity of coral reefs: What are we missing? *PLoS ONE*, 6(10).



-
- Plaisance, L., Brainard, R., Caley, M.J., Knowlton, N. 2011b. Using DNA Barcoding and Standardized Sampling to Compare Geographic and Habitat Differentiation of Crustaceans: A Hawaiian Islands Example. *Diversity*, 3, 581-591.
- Raffaelli, D. y S. Hawkins. 1999. *Intertidal ecology*. Segunda edición, Kluwer Academic Publishers, New York, 356 pp.
- Ransome, E., J. B. Geller, M. Timmers, M. Leray, A. Mahardini, A. Sembiring, A. G. Collins y C. P. Meyer. 2017. The importance of Standardization for biodiversity comparisons: A case study Using Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) and metabarcoding to measure cryptic Diversity on Mo'orea coral reefs, French Polynesia. *PLoS ONE*, 12: 1-19.
- Rathbun, M.J. 1930. *The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Ateleyclidae, Cancridae, and Xanthidae*. United States National Museum Bulletin. EUA 152: 1-609,
- Reaka-Kudla, M. L. 2005. Biodiversity of Caribbean coral reefs. En Miloslavich, P., y Klein, E. *Caribbean Marine Biodiversity*, Des Tech Publishers, Lancaster, PA.
- Rilov, G., Dudas, S. E., Menge, B. A., Grantham, B. A., Lubchenco, J., y Schiel, D. R. 2008. The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 361(2), 59-74.
- Roberts, D., Rittschof, D., Holm, E., y Schmidt, A. R. 1991. Factors influencing initial larval settlement: temporal, spatial and surface molecular components. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 150(2), 203-221.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Mayfield, A. B., y Cupul-Magaña, A. L. 2019. Temporal variation in invertebrate recruitment on an Eastern Pacific coral reef. *Journal of Sea Research*, 145, 8-15.
- Rosenberg, G., Moretzsohn., E. y García, E. 2009. Gastropoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Rützler, K., Van Soest, W. y Piantoni, C. 2009. Sponges (Porifera) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Salas-Monreal, D., Marin-Hernandez, M., Salas-Perez, J. d. J., Salas-de-Leon, D. A., Monreal-Gomez, M. A., y Perez-España, H. 2018. Coral reef connectivity within the Western Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems*, 179, 88-99.
- Salas-Monreal, D., Athié, G. y Marín-Hernández, M. 2019. Frantes térmicos, partículas suspendidas, Clorofila-a y Corrientes del Suroeste del Golfo de México. En Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal. *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 376 pp.
- Salazar-Vallejo, S. I., J. A. de León-González y H. Salaices-Polanco. 1989. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, claves ilustradas para familias y*
-



-
- géneros, y bibliografía lista de especies*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 211 p.
- Sanvicente-Añorve, L., Zavala-Hidalgo, J., Allende-Arandía, E., y Hermoso-Salazar, M. 2018. Larval dispersal in three coral reef decapod species: Influence of larval duration on the metapopulation structure. *Plos One*, 13(3):e0193457.
- Santana, L. D. 2018. Realización del inventario y riqueza específica de camarones carídeos de aguas someras (0-50 m) de la costa noroeste de Yucatán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, C.D. M.X. 150 pp
- Sarmiento, F. O., F. Vera, J. E. Juncosa y J. Juncosa. 2000. *Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica*. Ed. Abya Yala, Quito. 226 pp.
- Schotte, M., Markham, J. y Wilson, G. 2009. Isopoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Scheinvar, E. 2014, Composición taxonomica y distribución de los cumáceos (Crustacea:Peracarda) en los sistemas arrecifales Tuxpan-Lobos, Veracruzano y Sisal, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 97 pp.
- Shanks, A. 2001. *An identification guide to the larval marine invertebrates of the pacific northwest*. Oregon State University Press, USA. 314 pp.
- Siddik, A. A., Al-Sofyani, A. A., Ba-Akdah, M. A., y Satheesh, S. 2019. Invertebrate recruitment on artificial substrates in the Red Sea: role of substrate type and orientation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(4), 741-750.
- Siegel, D. A., Mitarai, S., Costello, C. J., Gaines, S. D., Kendall, B. E., Warner, R. R., y Winters, K. B. (2008). The stochastic nature of larval connectivity among nearshore marine populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(26), 8974.
- Siqueira, T., Bini, L. M., Roque, F. O., Marques Couceiro, S. R., Trivinho-Strixino, S., y Cottenie, K. 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35(2), 183-192.
- Smithers, S., Hopley, D. 2018. Coral Reefs. In C. W. Finkl y C. Makowski (Eds.), *Encyclopedia of Coastal Science* (pp. 1-11). Cham: Springer International Publishing.
- Snelgrove, P. V. R., Grassle, J. F., y Petrecca, R. F. 1994. Macrofaunal response to artificial enrichments and depressions in a deep-sea habitat. *Journal of Marine Research*, 52(2), 345-369.
- Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. 1997. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Primera edición. México. Instituto de Biología. 647 pp.
- Spagnolo, A., Cuicchi, C., Punzo, E., Santelli, A., Scarcella, G., y Fabi, G. 2014. Patterns of colonization and succession of benthic assemblages in two artificial substrates. *Journal of Sea Research*, 88, 78-86.



-
- Spieler, R. E., Gilliam, D. S., y Sherman, R. L. 2001. Artificial substrate and coral reef restoration: What do we need to know to know what we need. *Bulletin of Marine Science*, 69(2), 1013-1030.
- Strehlow BW, Pineda M, Duckworth A, Kendrick GA, Renton M, Abdul Wahab MA, Webster NS, y Clode PL. 2017. Sediment tolerance mechanisms identified in sponges using advanced imaging techniques. *PeerJ*, 5:e3904
- Suárez-Caballero, J. 2018. Análisis de diversidad de moluscos y crustáceos en la playa rocosa de Balzapote, Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, CDMX. 98 pp.
- Sutherland, J. 1974. Multiple Stable Points in Natural Communities. *The American Naturalist*, 108 (964).
- Svane, I., y Petersen, Jens K. 2001. On the problems of epibioses, fouling and artificial reefs, a review. *Marine Ecology*, 22(3), 169-188.
- Takada, Y., Abe, O., y Shibuno, T. (2007). Colonization patterns of mobile cryptic animals into interstices of coral rubble. *Marine Ecology Progress Series*, 343, 35-44.
- Thiel, M. 2002. The zoogeography of algae-associated peracarids along the Pacific coast of Chile. *Journal of Biogeography*, 29(8), 999-1008.
- Toledo, M.-I., Torres, P., Díaz, C., Zamora, V., López, J., Olivares, G. 2020. Ecological succession of benthic organisms on niche-type artificial reefs. *Ecological Processes*, 9(1), 38.
- Tovar-Hernández, M. A., Salazar-Silva, P., de León-González, J. Á., Carrera-Parra, L. F., & Salazar-Vallejo, S. I. 2014. Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, S190-S196.
- Tricarico, E., Junqueira, A. O. R., y Dudgeon, D. 2016. Alien species in aquatic environments: a selective comparison of coastal and inland waters in tropical and temperate latitudes. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystem*, 26(5), 872-891.
- Tsubaki, R., Kameda, Y., y Kato, M. 2011. Pattern and process of diversification in an ecologically diverse epifaunal bivalve group Pterioidea (Pteriomorpha, Bivalvia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58, 97-104.
- Turgeon, D., Lyons, W., Mikkelsen, P., Rosemberg, G. y Moretzsohn, F. 2009. Bivalvia (Mollusca) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volum. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Ulrik, H. 2015. Filter-feeding Mechanisms in Crustaceans. En Thiel, M. y Watling, L. *Lifestyles and feeding biology: Vol. 2*, Oxford University Press. EUA. 566 pp.
- Underwood, A. J., y Fairweather, P. G. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(1), 16-20.
-



-
- Underwood, A. J., y Chapman, M. G. 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 221-233.
- Vassallo, A., Davila, Y., Luviano, N., Amozurrutia, S. D., Vital, X. G., Conejeros, C. A., Vázquez L. y Alvarez, F. 2014. Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 349-362.
- Vaz-Pinto, F., Torrontegi, O., Prestes, A. C. L., Álvaro, N. V., Neto, A. I., y Martins, G. M. 2014. Invasion success and development of benthic assemblages: Effect of timing, duration of submersion and substrate type. *Marine Environmental Research*, 94, 72-79.
- Walker, S. J., y Schlacher, T. A. 2014. Limited habitat and conservation value of a young artificial reef. *Biodiversity and Conservation*, 23(2), 433-447.
- Winfield, I., Cházaro-Olvera, S., Horta-Puga, G., Lozano-Aburto, M. Á., y Arenas-Fuentes, V. 2010. Macrocrustáceos incrustantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: biodiversidad, abundancia y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 165-175.
- Winston, J. y Maturo F. 2009. Bryozoans (Ectoprocta) of the Gulf of Mexico. En Felder, D. y Camp, D. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. I, Biodiversity*. Texas A&M University Press. EUA. 1393 pp.
- Zimmerman, T., y Martin, J. 2004. Artificial Reef Matrix Structures (Arms): An Inexpensive and Effective Method for Collecting Coral Reef-Associated Invertebrates. *Gulf and Caribbean Research*, 16.



APÉNDICE 1

Listado de especies y abundancia total por corrida encontradas en los colectores colocados en La Perla del Golfo y El Jicacal.

	Corrida 1	Corrida 2	El Jicacal
Porifera			
<i>Aplysinidae</i> sp.1	*	*	
<i>Chondrillidae</i> sp.1	*	*	
Polychaeta			
<i>Trypanosyllis</i> sp. 1	3	3	0
<i>Trypanosyllis</i> sp. 2	3	4	0
<i>Syllidae</i> sp. 1	1	0	0
<i>Syllidae</i> sp. 2	0	1	0
<i>Exogoninae</i> sp. 1	1	0	0
<i>Paraxogone</i> sp.	0	4	0
<i>Nereididae</i> sp. 1	0	2	0
<i>Nereididae</i> sp. 2	0	1	0
<i>Nicidion longula</i>	1	3	0
<i>Palola</i> sp	1	0	0
<i>Lumbrineridae</i> sp. 1	1	0	0
<i>Linopherus canariensis</i>	0	3	0
<i>Spionidae</i> sp. 1	1	0	0
<i>Aonidella</i>	0	1	0
<i>Prionospio</i> sp.	0	1	0
<i>Prionospio</i> sp. 2	0	1	0
<i>Phragmatopoma caudata</i>	6	5	34
<i>Sabellinae</i> sp. 1	0	1	0
<i>Chone</i> sp.	0	1	0
<i>Chone</i> sp. 2	0	2	0
<i>Cirratulidae</i>	0	1	0
<i>Cirratulus</i> sp.	0	1	0
<i>Paraonidae</i> sp. 1	0	1	0
Mollusca			
<i>Isognomon bicolor</i>	362	17	28
<i>Arcopsis adamsi</i>	1	4	0
<i>Arca imbricata</i>	1	0	0
<i>Anomia</i> sp.	0	1	0
<i>Diplodonta</i> sp.	2	0	0
<i>Donax texasianus</i>	0	1	0
<i>Nitidella nitida</i>	12	58	0
<i>Columbella mercatoria</i>	15	40	0
<i>Costoanachis sparsa</i>	2	0	0
<i>Costoanachis floridana</i>	0	0	5
<i>Mitrella ocellata</i>	0	0	43



<i>Mitrella dichroa</i>	0	0	3
<i>Stramonita rustica</i>	8	0	9
<i>Claremontiella nodulosa</i>	7	5	0
<i>Daphnella lynneiformis</i>	2	0	0
<i>Neotiara nodulosa</i>	0	0	7
<i>Schwartziella bryerea</i>	0	7	0
<i>Cerithium atratum</i>	7	3	1
<i>Cerithium lutosum</i>	0	2	0
<i>Hinea lineata</i>	0	0	16
<i>Modulus modulus</i>	2	3	0
<i>Tegula fasciata</i>	2	4	0
<i>Fissurella sp</i>	0	1	0
<i>Fissurella rosae</i>	0	0	1
<i>Diodora dysoni</i>	1	0	0
<i>Lithophaga sp. 1</i>	0	0	2
<i>Lithophaga sp. 2</i>	0	0	7
<i>Bulla striata</i>	0	3	1
Chelicerata			
<i>Achelia echinata</i>	0	1	2
<i>Anoplodactylus sp.</i>	0	0	1
<i>Paranymphon sp.</i>	0	1	0
Crustacea			
<i>Sicyonia parri</i>	0	1	0
<i>Brachycarpus biunguiculatus</i>	6	1	0
<i>Brachycarpus sp.</i>	2	7	0
<i>Cuapetes americanus</i>	1	0	0
<i>Periclimenaeus ascidiarum</i>	0	1	0
<i>Lysmata sp.</i>	52	82	2
<i>Thor manningi</i>	24	54	0
<i>Alpheus formosus</i>	8	0	0
<i>Alpheus angulosus</i>	0	3	0
<i>Synalpheus sp.</i>	1	0	0
<i>Cronius ruber</i>	0	1	0
<i>Mithraculus forceps</i>	5	18	0
<i>Mithraculus sculptus</i>	4	2	0
<i>Omalacantha sp.</i>	0	0	1
<i>Scopoliuss nuttingi</i>	1	0	0
<i>Eurypanopeus abbreviatus</i>	0	0	6
<i>Eriphia gonagra</i>	0	0	1
<i>Pachygrapsus transversus</i>	0	2	18
<i>Petrolisthes politus</i>	1	1	3
<i>Petrolisthes boliviariensis</i>	3	0	0
<i>Petrolisthes quadratus</i>	0	0	2
<i>Megalobrachium soriatum</i>	0	1	0
<i>Clibanarius vittatus</i>	12	9	0

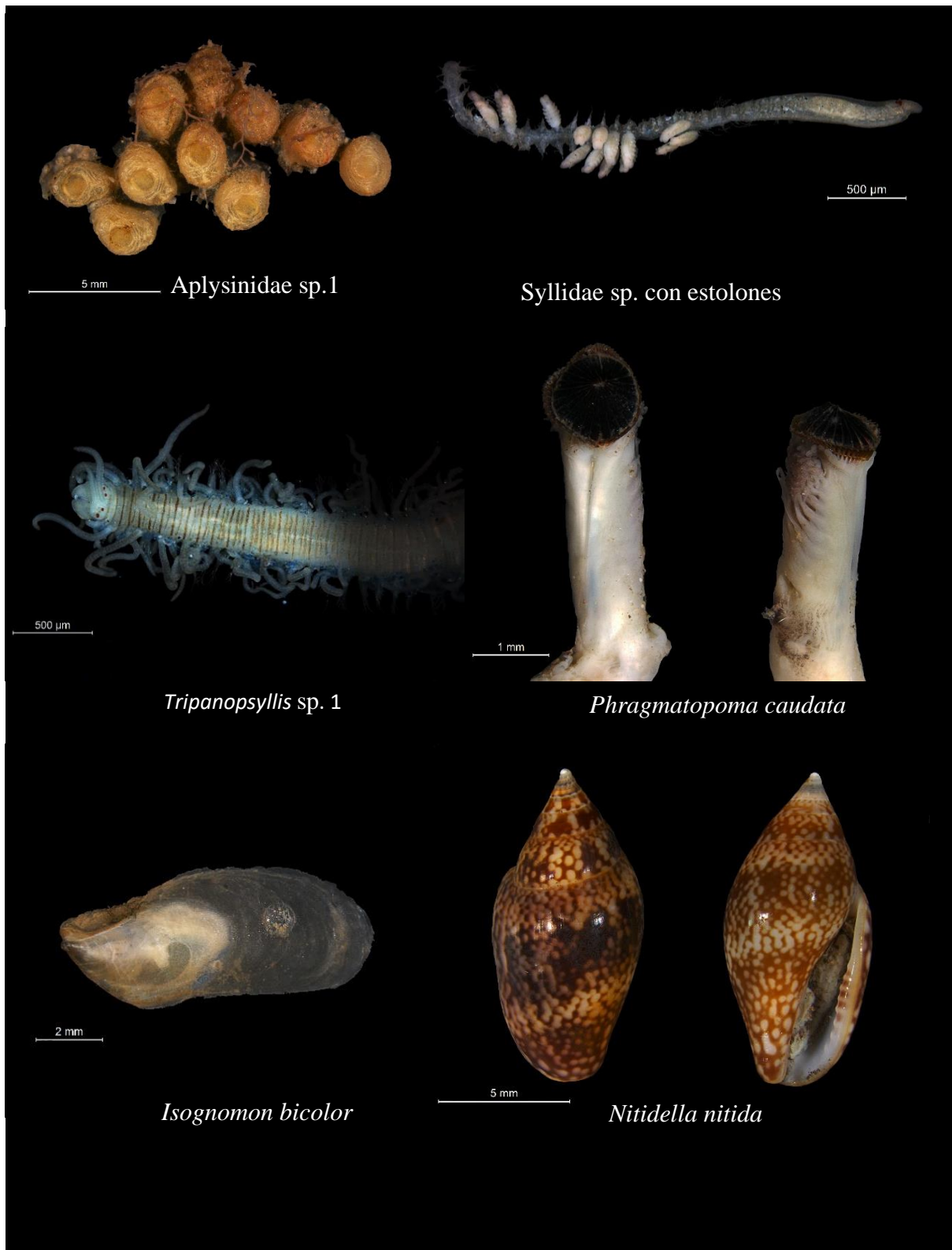


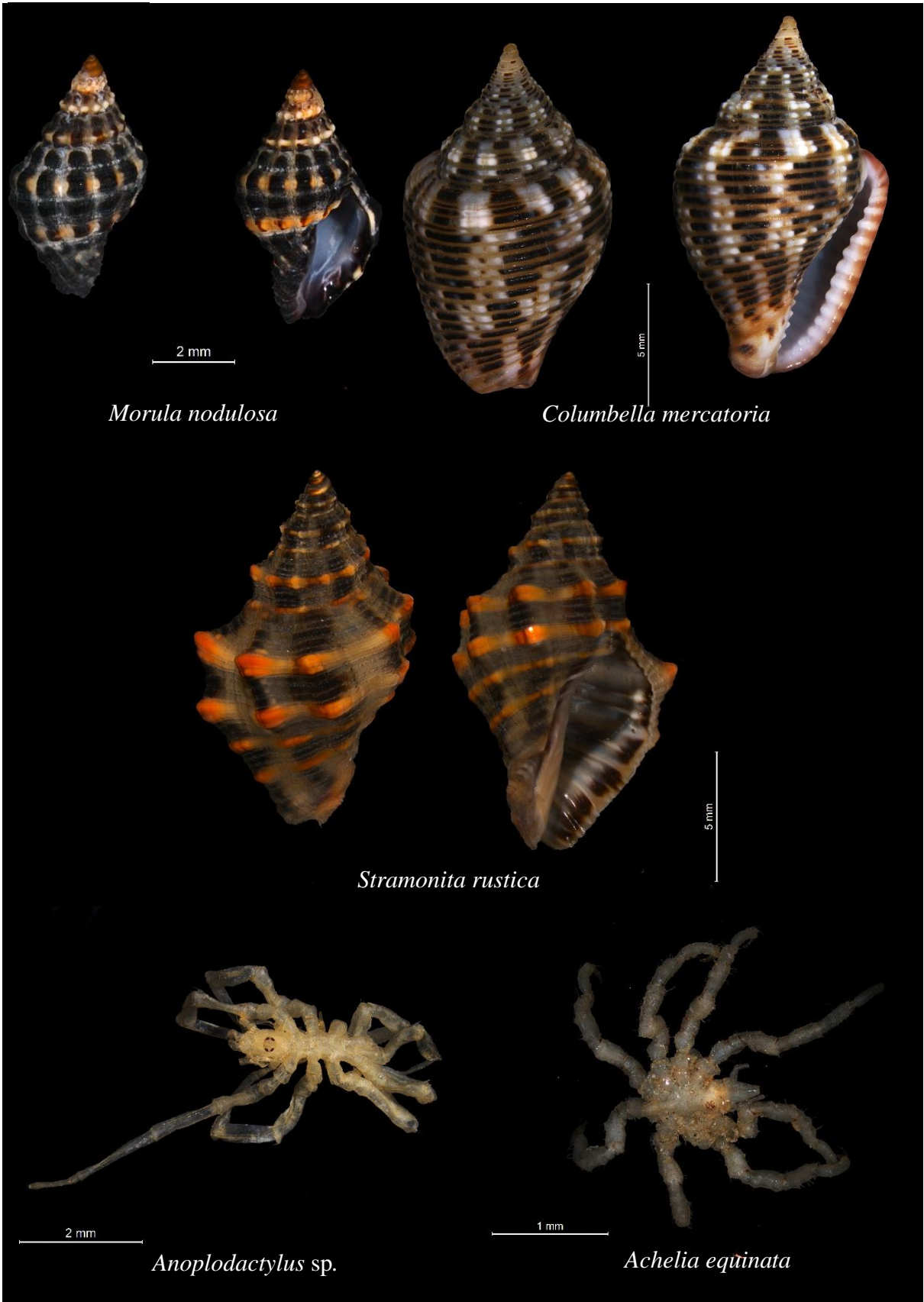
<i>Calcinus tibicen</i>	5	6	0
<i>Carpias algicola</i>	71	8	0
<i>Joeropsis rathbunae</i>	0	0	2
<i>Santia</i> sp.	0	1	0
<i>Gammaropsis togoensis</i>	20	0	1
<i>Bemlos foresti</i>	17	0	0
<i>Quadrimaera miranda</i>	43	23	5
<i>Melita nitida</i>	58	57	3
<i>Gibberosus myersi</i>	0	0	8
<i>Hourstonius petulans</i>	11	0	0
<i>Eobrologus spinosus</i>	18	4	0
<i>Alloleptochelia longimana</i>	12	18	2
<i>Vaunthompsonia</i> sp.	1	0	0
<i>Cumella gomoii</i>	2	0	0
<i>Cumella clavicauda</i>	0	5	0
<i>Cumella</i> sp. 1	3	4	0
<i>Cumella</i> sp. 2	0	1	0
<i>Cumella</i> sp. 3	1	0	0
<i>Schizotrema</i> sp.	0	1	0
<i>Balanus trigonus</i>	0	22	0
Echinodermata			
<i>Ophiactis savignyi</i>	3	4	0



APÉNDICE II

Imágenes de algunos organismos representativos en el presente estudio.







500 μ m

Alloleptochelia longimana



1 mm

Belmos foresti



1 mm

Quadrimeaera miranda



1 mm

Carpias algicola



500 μ m

Vaunthompsonia sp.



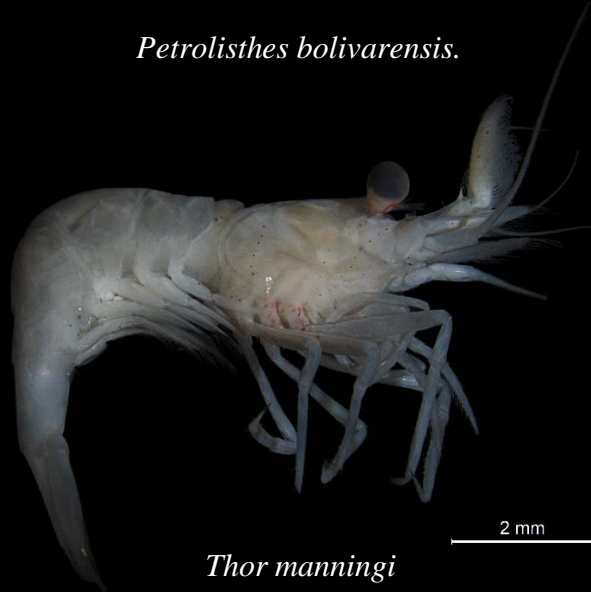
500 μ m

Cumella sp. 1

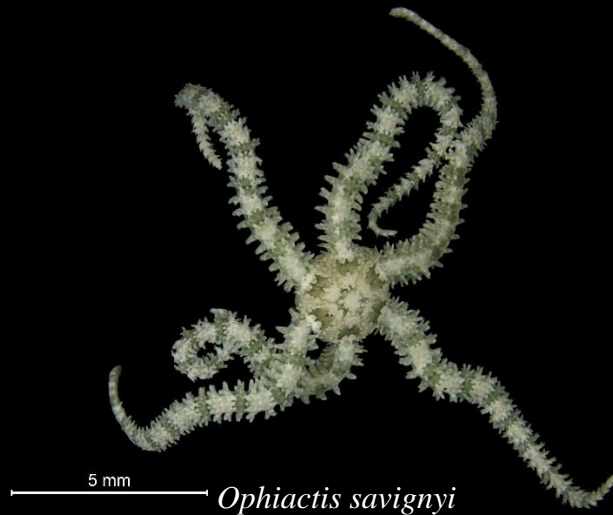




Petrolisthes bolivarensis.



Thor manningi



Ophiactis savignyi



