



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Unidad Académica Mazatlán

Universidad Nacional Autónoma de México



**ECOLOGÍA DE LA ASOCIACIÓN *HALICLONA CAERULEA*  
(PORIFERA: DEMOSPONGIAE) Y *JANIA ADHERENS*  
(RHODOPHYTA: CORALLINALES) EN LA BAHÍA DE MAZATLÁN**

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Doctor en Ciencias**  
(Biología Marina)

p r e s e n t a

**ENRIQUE ÁVILA TORRES**

**Directores de Tesis:**

Dr. J. José Luis Carballo Cenizo

Dra. Susana Enríquez Domínguez

**Comité Tutorial:**

Dra. Elva Escobar Briones

Dra. María Nuria Méndez Ubach

**Jurado de Examen:**

Dra. Dení C. Rodríguez Vargas

Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dra. Emma Josefina Fájér Ávila

Mazatlán, Sin. 2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## **CONTENIDO**

**Resumen**

**Abstract**

### **CAPÍTULO 1: GENERALIDADES**

1.1. Introducción.....	10
1.2. Antecedentes.....	13
1.3. Hipótesis.....	16
1.4. Objetivos.....	18
1.5. Características generales del área de estudio.....	20
1.5.1. Descripción del área de estudio.....	20
1.5.2. Clima.....	21
1.5.3. Condiciones oceanográficas.....	21
1.6. Descripción de la asociación esponja-alga.....	23

### **CAPÍTULO 2: PARÁMETROS AMBIENTALES**

2.1. Introducción.....	30
2.2. Material y métodos.....	30
2.2.1. Temperatura del agua.....	31
2.2.2. Turbulencia del agua.....	31
2.2.3. Análisis cuantitativo y cualitativo del material sedimentario.....	32
2.2.4. Transparencia de la columna de agua.....	33
2.3. Resultados.....	34

### **CAPÍTULO 3: DINÁMICA POBLACIONAL DE LA ASOCIACIÓN**

3.1. Introducción.....	39
------------------------	----

3.2. Material y métodos.....	40
3.2.1. Cuantificación de la abundancia de la asociación.....	40
3.2.2. Determinación del periodo de emisión larvaria y cuantificación del potencial reproductivo de <i>H. caerulea</i> .....	40
3.3. Resultados.....	41
3.3.1. Variación espacio-temporal de la abundancia de la asociación.....	41
3.3.2. Periodo de reproducción sexual y potencial reproductivo de <i>H. caerulea</i> .....	42
3.4. Discusión.....	43

#### **CAPÍTULO 4: SELECCIÓN DE HABITAT POR LAS LARVAS DE LA ESPONJA *H. CAERULEA***

4.1. Introducción.....	46
4.2. Material y métodos.....	47
4.2.1. Experimentos de laboratorio.....	47
4.2.2. Experimentos de campo.....	49
4.3. Resultados.....	50
4.4. Discusión.....	54

#### **CAPÍTULO 5: PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA ASOCIACIÓN INDUCIDA MEDIANTE EXPERIMENTOS DE TRASPLANTES**

5.1. Introducción.....	60
5.2. Material y métodos.....	62
5.2.1. Experimentos de Trasplantes.....	62
5.2.2. Variabilidad morfológica en la asociación.....	64
5.2.2.1. Determinación de la concentración de los elementos esqueléticos y la proporción alga/esponja en la asociación.....	65
5.2.3. Variabilidad morfológica y fisiológica en <i>J. adherens</i> en la forma aislada y asociada con <i>H. caerulea</i> .....	66
5.2.3.1. Determinación del contenido de pigmentos.....	66

5.2.3.2. Determinación de la absorptancia.....	67
5.2.3.3. Determinación de la eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm) y efectiva ( $\Delta F/Fm'$ ) de <i>J. adherens</i> .....	68
5.2.3.4. Determinación de la presión dinámica máxima (Qmax).....	73
5.2.3.5. Determinación del patrón de variación diurno de la eficiencia fotoquímica efectiva del FSII ( $\Delta F/Fm'$ ) de <i>J. adherens</i> .....	74
5.2.3.6. Determinación de la tasa de fotosíntesis.....	76
5.3. Resultados.....	77
5.3.1. Cobertura y altura de la asociación.....	77
5.3.2. Sistema acuífero y proyecciones de crecimiento de <i>H. caerulea</i> .....	78
5.3.3. Concentración de tejido y contenido inorgánico.....	81
5.3.4. Variación morfológica de la asociación con relación a las variables ambientales.....	84
5.3.5. Variabilidad de la respuesta fotoaclimatativa de <i>J. adherens</i> a lo largo de un gradiente batimétrico viviendo en asociación con <i>H. caerulea</i> .....	86
5.3.6. Variabilidad de la absorptancia de la asociación a lo largo de un gradiente de profundidad .....	90
5.3.7. Comparación de la capacidad de absorción de luz de <i>J. adherens</i> viviendo en forma aislada y en asociación con <i>H. caerulea</i> .....	91
5.3.8. Patrón de variación diurno de la eficiencia fotoquímica efectiva de <i>J. adherens</i> .....	93
5.3.9. Presión dinámica máxima.....	97
5.3.10. Variación de la fotosíntesis en <i>J. adherens</i> a 1, 3 y 5 m de profundidad en la forma aislada y en asociación con <i>H. caerulea</i> .....	98
5.4. Discusión.....	99

## **CAPITULO 6: CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LA ASOCIACIÓN: EXPERIMENTOS DE TRASPLANTES**

6.1. Introducción.....	112
6.2. Material y métodos.....	113
6.2.1. Cuantificación del crecimiento y supervivencia de la asociación.....	113

6.3. Resultados.....	114
6.3.1. Variación espacio-temporal del crecimiento de la asociación.....	114
6.3.2. Supervivencia.....	117
6.4. Discusión.....	118
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>123</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>125</b>

## Resumen

La esponja *Haliclona caerulea* y el alga calcárea *Jania adherens* forman una asociación mutualista obligatoria en fondos someros rocosos de la bahía de Mazatlán. En este estudio se analizaron algunos aspectos ecológicos y biológicos de esta asociación, como paso previo para conocer las posibles ventajas que se derivan de la misma para cada especie. En un primer análisis, se realizaron experimentos de campo y de laboratorio para determinar si las larvas de *H. caerulea* seleccionan activamente a *J. adherens* en la etapa de asentamiento, para lo cual se utilizaron tres diferentes sustratos incluyendo a *J. adherens*. También, se trasplantaron ejemplares de la asociación desde la zona de máxima abundancia (3 m) hasta sus límites de distribución en profundidad (1 y 5 m) para analizar la plasticidad fenotípica, la supervivencia y el crecimiento de *H. caerulea* y de *J. adherens* en la asociación, y su relación con factores ambientales asociados a la profundidad en la bahía de Mazatlán. En la asociación, se estudió la variación de la cobertura, altura, concentración de tejido y proporción alga/esponja, y adicionalmente, en la esponja, la densidad y el diámetro de los ósculos, densidad y longitud de proyecciones de crecimiento, y la longitud y diámetro de las espículas (oxas). En *J. adherens* aislada y en asociación con *H. caerulea*, se determinaron también descriptores de la forma de crecimiento del alga, como su altura máxima, la concentración de tejido en el dosel ( $\text{mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ) y la variación del contenido de clorofila *a* en el tejido y en el dosel del alga, así como descriptores de diferentes propiedades funcionales como es su capacidad de absorción de luz, su capacidad fotosintética estimada a partir de la tasa de transporte de electrones (ETR), el patrón de variación diurno de la eficiencia fotoquímica efectiva del FSII ( $\Delta F/F_m'$ ), y la presión dinámica máxima del FSII ( $Q_{\text{max}}$ ) medida *in situ*. Las larvas de *H. caerulea* seleccionaron mayoritariamente a *J. adherens* como sustrato para asentarse ( $> 90\%$ ;  $p < 0.001$ ), lo que indica una clara preferencia de la esponja por *J. adherens* como el sustrato más adecuado para la fijación de sus larvas. Lo más destacado de los experimentos de trasplantes, es que la asociación desarrolló formas de crecimiento más aplanadas y con una superficie de asentamiento mayor a menor profundidad (1 m) que los ejemplares de mayor profundidad (3 y 5 m). Los individuos de 5 m eran, en general, más altos y mostraban el desarrollo de numerosas proyecciones de tejido de la esponja. La esponja también sufrió cambios aclimatativos en su sistema acuífero, teniendo una mayor densidad de ósculos y con un diámetro menor a 1 m de profundidad, lo cual está relacionado con el incremento del movimiento del agua a esta profundidad. Sin embargo, a 1 m no se encontró la variación en la longitud y el diámetro de las espículas esperable en razón del mayor hidrodinamismo, ya que la longitud promedio de éstas fue menor que los observados a mayor profundidad. También se comprobó que la organización esquelética típica de fibras primarias y secundarias en el coanosoma de *H. caerulea*, se altera cuando se asocia con *J. adherens*, pudiendo sustituir parte de su estructura esquelética (hasta un 27% de contenido inorgánico) por las ramificaciones de *J. adherens*. Por su parte, *J. adherens* adopta una forma de crecimiento con un dosel más expandido y de mayor altura cuando vive en asociación con la esponja, que cuando habita en el intermareal, donde forma

matas compactas. El análisis del contenido en pigmentos de los organismos trasplantados, y del patrón de variación diurno de su eficiencia fotoquímica efectiva bajo condiciones similares de luz en estanques experimentales, mostró que *J. adherens* tiene la capacidad de aclimatarse tanto en la forma aislada como en la forma asociada a la esponja a las condiciones lumínicas de la bahía de Mazatlán. Sin embargo, la forma de crecimiento aislada tiene una menor capacidad de absorción de luz que la forma asociada a la esponja, por lo que su producción fotosintética es un 87 % menor que a 1 m, un 69 % menor que a 3 m y un 19 % menor que a 5 m. Esta mayor habilidad para coleccionar luz de la forma asociada es probablemente lo que le permite colonizar ambientes más profundos y menos iluminados de la bahía de Mazatlán. La variación observada en  $Q_{max}$  *in situ*, confirma esta interpretación pues la forma aislada de *J. adherens* trasplantada a la bahía después de haber estado aclimatada durante 2 meses en estanques experimentales a condiciones de luz similares a 4 m de profundidad, mostró valores muy bajos de la presión en todas las profundidades, indicativo de una baja actividad fotosintética por falta de luz. La forma asociada de *J. adherens*, sin embargo, mostró este mismo comportamiento sólo en el límite de distribución en profundidad de la asociación a 5 m. A 1 y 3 m de profundidad la forma asociada del alga tenía valores de  $Q_{max}$  indicativos de una óptima actividad fotosintética. Estos resultados indican que los ejemplares de la asociación de 1 m tienen la capacidad de crecer más que los ejemplares de 3 y 5 m. Sin embargo, el hecho de que el pico de biomasa de la asociación se encuentre a 3 m, y a 1 m casi no haya presencia, puede explicarse porque el factor que limita la distribución de la asociación hacia zonas más someras es la fuerza del oleaje, la cual, limita la adhesión de los nuevos reclutas al sustrato y fragmenta a los pocos individuos capaces de asentarse a esta profundidad. Ésta fragmentación, sin embargo, podría servir de origen de muchos de los nuevos reclutas asentados a 3 m. Se concluye que *H. caerulea* y *J. adherens* forman una asociación simbiótica mutualista que supone una serie de ventajas para ambos organismos, entre ellas la posibilidad de sobrevivir en un ambiente donde la disponibilidad de luz y las condiciones hidrodinámicas limitan la supervivencia, respectivamente, de la forma aislada de *J. adherens* y de *H. caerulea*.



## Abstract

The sponge *Haliclona caerulea* and the calcareous alga *Jania adherens* forms an obligatory mutualistic association in shallow rocky bottoms of the bay of Mazatlan. In this study some ecological and biological aspects of this association have been analyzed, like a previous step to know the possible advantages that both species obtain of this association. Firstly, field and laboratory experiments were carry out to determine if the larvae of *H. caerulea* select actively to *J. adherens* in their settlement stage, for which three different substrates were used including to *J. adherens*. Specimens of the association were also transplanted from the depth of maximum abundance (3 m) until their distribution limits (1 y 5 m), to analyze the phenotypic plasticity, survival and growth of the sponge and the alga in the association, and its relationship whit environmental factors associated to the depth in the bay of Mazatlan. In the association, the coverage, height, tissue concentration and alga-sponge proportion were studied. Additionally, in the sponge the density and diameter of the oscules, density and longitude of branches of growth, and the longitude and diameter of the spicules (oxeas) were measured. In the free-living form of *J. adherens* and in association whit *H. caerulea*, some descriptors of the form of growth, has their height, tissue concentration in the canopy ( $\text{mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ) and the chlorophyll *a* content in the tissue and in the canopy of the alga were determined, as well as descriptors of different functional properties as it is their capacity of absorbtion of light, their photosynthetic capacity estimated through the electron transport rates (ETR), the diurnal variation of the effective photochemical efficiency of the FSII ( $\Delta F/F_m'$ ), and the maximum dynamic pressure of the FSII ( $Q_{\text{max}}$ ) measure *in situ*. Our results showed that the larvae of *H. caerulea* settled mostly on *J. adherens* ( $> 90\%$ ;  $p < 0.001$ ), which indicates a clear preference of the sponge for *J. adherens* like the most appropriate substrata for the larval settlement. In the experiment of transplants, the association developed more smoothed forms of growth with a higher surface of attachment to smaller depth (1 m) than the specimens of more depth (3 and 5 m). At 5 m, the specimens were higher and developed numerous branches of tissue of the sponge than the specimens from 1 and 3 m depth. The sponge also registered acclimation responses in its aquiferous system, showing a higher density of oscules with smaller diameter to 1 m depth, which was related with the increment of the water movement to this depth. However, to 1 m depth we don't found the variation in longitude and diameter of the spicules waited for the highest hydrodynamism, since the longitude average of these was smaller than those observed to more depth. We also found that the typical skeletal organization of primary and secondary fibers in the choanosome of *H. caerulea*, is replaced partly (until 27% of inorganic content) by the branches of *J. adherens*. On the other hand, *J. adherens* adopts more expanded and higher canopies when it lives in association with the sponge than when it inhabits in the intertidal zone, where it forms dense mats. The pigment content analysis, and the diurnal variation pattern of the effective photochemical efficiency of the organisms transplanted under similar conditions of light in experimental tanks, showed that *J. adherens* has the capacity to be acclimatized so much in the aposymbiotic form as in the form associated to the sponge to the light conditions of the bay of Mazatlán. However, the free-living form

of growth of *J. adherens* has a smaller light absorption capacity than the symbiotic form, for what its photosynthetic production is 87% smaller than 1 m, 69% smaller than 3 m and 19% smaller than 5 m. This bigger ability to collect light in the associate form is probably what allows him to colonize deeper and less illuminated environments of the bay of Mazatlán. The variation observed in  $Q_{max}$  *in situ*, confirms this interpretation because the free-living form of *J. adherens* transplanted to the bay after having been acclimatized during 2 months in the tanks to similar conditions of light to 4 m of depth, it showed very low values of the pressure in all the depths, which is indicative of low photosynthetic activity for lack of light. However, the associated form of *J. adherens*, showed the same behavior only in the distribution limit in depth from the association alga/sponge (5 m). To 1 and 3 m depth the associated form of the alga had values of  $Q_{max}$  that indicated an optimal photosynthetic activity. These results indicate that the specimens of the association from 1 m have the capacity to grow more than the specimens from 3 and 5 m depth. However, the fact that the maximum values of biomass of the association is 3 m, and to 1 m there is hardly presence, it can be explained because the factor that limits the distribution of the association toward more shallow areas is the wave force, which limits the adhesion from the new recruits to the substratum and it fragments the few specimens able to settle to this depth. However, this fragmentation could serve as origin of many of the new recruits settled in 3 m. We conclude that *H. caerulea* and *J. adherens* form a mutualistic association that supposes a series of advantages for both organisms, among them the possibility to survive in an environment where the availability of light and the hydrodynamic conditions limit the survival, respectively, in the free-living form of *J. adherens* and of *H. caerulea*.

## CAPÍTULO 1: GENERALIDADES

### 1.1. Introducción

Las esponjas son organismos con una gran plasticidad morfológica y entre sus habilidades está la capacidad de establecer una multitud de asociaciones con una gran variedad de especies. Algunas de estas asociaciones incluyen organismos procariontes como cianobacterias (Wilkinson, 1978a, b, c), bacterias (Reiswig, 1981), bacterias amonio-oxidantes (Díaz, 1997), arqueobacterias (Preston et al., 1997), levaduras (Maldonado et al., 2005) y eucariontes como dinoflagelados (Rosell y Uriz, 1992), zooclorelas (Gilbert y Allen, 1973; Saller, 1989), criptofitas (Duclaux, 1973), diatomeas (Cox y Larkum, 1983), escifozoos (Uriz et al., 1992; Meroz e Ilan, 1995), zoantarios (West, 1976; Hill, 1998), corales (Wulff y Buss, 1979), bivalvos (Forester, 1979; Pond, 1992), ofiuroides (Hendler, 1984; Turón et al., 2000), crustáceos (Saito y Takeda, 2003), insectos (Roback, 1968) manglares (Ellison et al., 1996), otras esponjas (Wulff, 1997) y macroalgas (Rützler, 1990).

Las asociaciones simbióticas de esponjas con organismos fotosintéticos son muy diversas; de hecho, las esponjas forman simbiosis con más especies de algas, de más divisiones, que cualquier otro phylum animal y se pueden encontrar tanto extracelular como intracelularmente en el cuerpo de la esponja. Este tipo de asociación se encuentra tanto en ambientes tropicales como subtropicales, aunque son más comunes, diversas y abundantes en los trópicos (Trautman y Hinde, 2002), donde los simbiositos pueden llegar a constituir más del 75 % del tejido celular de la asociación, (Rützler, 1981; Wilkinson, 1987; Saller, 1989; Trautman et al., 2000).

Las asociaciones entre esponjas y algas multicelulares que se han descrito incluyen asociaciones con el alga verde, *Struvea deliculata* (Weber Van Bosse, 1890), las algas rojas *Codiophyllum flabelliforme*, *Codiophyllum spongioides*, *Thamnoclonium dichotomum* (Scott et al., 1984), *Ceratodictyon spongiosum* (Price et al., 1984) y las algas calcáreas *Jania adherens* y *J. capillacea* (Rützler, 1990)

Una de las asociaciones más comunes en los arrecifes del oeste del Indo-Pacífico es la constituida por la esponja Haplosclerida *Haliclona cymiformis* Esper (descrita originalmente como *Sigmadocia symbiotica*, Berquist y Tizard), y la

macroalga roja *Ceratodictyon spongiosum* Zanardini (Vacelet, 1981, Price et al., 1984). Esta asociación es obligatoria para ambos organismos, ya que ni la esponja ni el alga viven independientemente o en asociación con otras especies (Trautman et al., 2000). Entre las ventajas que adquieren los organismos al estar asociados, se incluye la adquisición de un soporte que le da mayor rigidez a alguno de los asociados (Rützler, 1990), ahorro energético en la construcción de esqueleto, ya que utiliza a la estructura de otros organismos como un sustituto de su propio esqueleto (Uriz et al., 1992), y por la transferencia de metabolitos, ya que el nitrógeno requerido para el crecimiento del alga puede ser provisto por el catabolismo de la esponja y, alternativamente, los compuestos derivados de la fotosíntesis (fotosintetatos) pueden ser translocados a la esponja (Davy et al., 2002).

*Haliclona caerulea* Hechtel 1965 (Demospongiae), es una esponja muy común en algunas zonas rocosas de la bahía de Mazatlán, y ha sido considerada como el organismo más exitoso en términos de abundancia que habita en un ambiente donde la mayor parte de la comunidad de esponjas está compuesta por organismos incrustantes (Wilson, 2002; Ávila, 2002). La especie aparece asociada muy frecuentemente a algas rojas como *Gelidiopsis* sp., *Amphiroa* sp. y *Jania adherens*, siendo con esta última con la que aparece con mayor frecuencia (Ávila, 2002). La esponja se desarrolla principalmente en los espacios que quedan entre las numerosas ramificaciones de este tipo de alga y el conjunto adopta una consistencia masiva (Fig. 1.3). Por otra parte, observaciones preliminares también indican que *J. adherens* (especie típica de la zona intermareal) coloniza ambientes de mayor profundidad únicamente cuando aparece asociada a la esponja (Ávila, 2002).

La interdependencia que estas especies parecen tener entre sí, sugiere la presencia de interacciones específicas que confieren ventajas adaptativas a la asociación para vivir en estos ambientes rocosos litorales.

El objetivo principal en este trabajo fue estudiar algunos aspectos del ciclo biológico y de la dinámica poblacional de la asociación, como la variación espacio-temporal de la abundancia, el periodo de reproducción (esponja y alga), y el mecanismo de selección de sustrato de las larvas de la esponja, así como llevar a

cabo experimentos de trasplantes para examinar la plasticidad fenotípica y la influencia de algunas variables ambientales en el crecimiento y supervivencia de la asociación como paso previo para entender algunas de las posibles ventajas ecológicas que adquiere esta relación esponja-alga en la bahía de Mazatlán.

## 1.2. Antecedentes

Las esponjas constituyen uno de los grupos más importantes en las comunidades bentónicas litorales y son muy sensibles a los cambios ambientales (Hentschel, 1929; Hartman, 1958; Reid, 1968; Reiswig, 1971; Bergquist y Sinclair, 1973; Alcolado, 1978; Alcolado y Herrera, 1987; Vacelet, 1988, Bavastrello et al., 1993). Presentan una estrecha relación con el movimiento del agua, ya que necesitan de un flujo constante para su supervivencia (Wilkinson y Vacelet, 1979) y su distribución espacial también se relaciona con factores físicos como la luz, la sedimentación y la turbulencia física o hidrodinamismo (Wilkinson y Evans, 1988; Carballo et al., 1996). En este sentido, a pesar de que algunas especies de esponjas han mostrado cierta adaptación frente a situaciones adversas (Carballo et al., 1994; Carballo y Naranjo, 2002), en general, no se consideran resistentes a ambientes extremos (Rützler, 1995; Carballo et al., 1996).

Por otra parte, los factores bióticos también pueden ejercer gran influencia sobre la distribución y la supervivencia de las esponjas. En ese sentido, se han descrito asociaciones simbióticas de esponjas con una gran variedad de organismos heterótrofos como las bacterias, las cuales se pueden encontrar en las esponjas tanto extracelular como intracelularmente, donde pueden constituir más del 60% de la biomasa de la esponja (Vacelet, 1970; Wilkinson, 1978 a, b, c).

La esponja se beneficia de estos simbiontes al obtener una fuente alterna de nutrientes, ya sea por medio de una digestión intracelular directa de los simbiontes o por translocación de metabolitos (Wilkinson y Garrone, 1980). Algunas de estas bacterias transforman el amonio creado durante el catabolismo de la esponja en nitrato, mientras que otras tienen la capacidad de tomar gas nitrógeno del agua de mar y convertirlo en formas de nitrógeno que puede ser utilizado para ayudar a la nutrición de la esponja (Wilkinson y Fay, 1979). También proporcionan rigidez al cuerpo de la esponja (Wilkinson et al., 1981) y participan en el sistema de defensa química del hospedero contra depredadores y organismos que buscan superficies para colonizar (Bakus et al., 1986). Como contrapartida, se sugiere que las bacterias se beneficiarían de la esponja al colonizar un espacio libre de competidores (Althoff et al., 1998).

Las asociaciones de esponjas con macroorganismos como los octocorales, los briozoos y los escifozoos, constituyen un tipo de asociación que normalmente confiere ventajas al huésped por la explotación de un espacio libre de competidores y por obtener un incremento en las corrientes de agua para su alimentación (Reiswig, 1971; Meroz e Ilan, 1995; Hill, 1998). En este tipo de interacciones, se ha sugerido que la esponja se beneficia al obtener un ahorro energético en la construcción de esqueleto, ya que utiliza a la estructura de estos cnidarios como un sustituto de sus fibras primarias o de sostén, y por vivir en un sustrato elevado (Reiswig, 1971; Uriz et al., 1992). En otros casos, se ha demostrado que ciertos moluscos bivalvos se encuentran recubiertos de esponjas, las cuales les sirven para protegerse frente a depredadores potenciales como los peces y estrellas de mar (Pond, 1992), mientras que las esponjas se beneficia por obtener un incremento de la fuente de nutrientes suspendidos generados por las corrientes inhalantes del huésped (Forester, 1979).

Algunas esponjas de aguas profundas como las hexactinélidas viven en simbiosis (comensalismo) con crustáceos de los géneros *Spongiocola*, *Spongiocoloides* y *Spongiocaris*. Por lo general, una pareja (hembra y macho) de estos pequeños crustáceos entra por el atrio de la esponja como juveniles y quedan atrapados permanentemente cuando se desarrollan hasta estadio adulto. La esponja les proporciona una barrera de protección, pero permite un intercambio libre de agua y alimento (Saito y Takeda, 2003). También hay otros crustáceos como los balanos, que viven asociados con esponjas (Kolbasov, 1996; Ilan et al., 1999), como es el caso de *Neoacasta laevigata*, el cual vive obligatoriamente con la esponja *Carteriospongia foliascens*, beneficiándose de un hábitat libre de competidores, y por obtener una fuente de alimento a través de las corrientes que genera la esponja. Para la esponja no se ha registrado ningún beneficio o perjuicio de esta asociación (Ilan et al., 1999).

También se han registrado asociaciones mutualistas entre esponjas de diferentes especies, y se ha demostrado que la tasa de crecimiento y la supervivencia se incrementa cuando determinadas especies de esponjas se adhieren entre sí, debido a que éstas difieren en la susceptibilidad ante factores

como la depredación, enterramiento por sedimento, fragmentación por oleaje y patógenos (Wulff, 1996; Wilcox et al. 2002).

Las asociaciones entre esponjas y organismos fotosintéticos (cianobacterias o cianofitas, grandes grupos de algas procariontes) se conocen desde hace casi un siglo (Feldmann, 1933). Sin embargo, las relaciones que se establecen entre estos organismos y las esponjas no tomó trascendencia hasta hace poco tiempo. Las esponjas marinas que contienen cianobacterias, generalmente se benefician por obtener suplementos alimenticios, por proteger su tejido subyacente, mientras que las algas por ganar nutrientes y protección contra el herbivorismo (Wilkinson, 1978a; Wilkinson y Vacelet, 1979; Rützler, 1990). Muchas especies de esponjas perforadoras (*Anthosigmella varians* forma *varians*) albergan dinoflagelados simbióticos intracelularmente (Rützler, 1990) y se cree que el simbiote incrementa la actividad perforadora de la esponja huésped. De hecho, en términos de disolución de carbonato, se ha sugerido que las esponjas más destructivas son las que albergan dinoflagelados (Vacelet, 1981).

*H. caerulea* es una esponja común en el Caribe y en las costas del Pacífico de Panamá (Wulff, 1996), donde ha sido vista ocasionalmente creciendo en asociación con algas coralinas articuladas (Zea, 1987; Rützler, 1990). Esta especie, presenta un único periodo de reproducción al año, sus larvas son lecitotróficas y presentan una capacidad de dispersión muy limitada debido a una corta duración de su etapa planctónica (entre 8 y 70 h) (Maldonado et al., 1997; Maldonado y Young, 1996, 1999). También se ha demostrado que las larvas de *H. caerulea* presentan fototropismo negativo durante toda su etapa de nado libre, e incrementan su velocidad de nado como respuesta a la luz (Maldonado y Young, 1996). Recientemente, se encontró una importante población de esta especie viviendo en asociación con el alga calcárea *J. adherens* en la bahía de Mazatlán, localizada en la entrada del Mar de Cortés (Ávila, 2002). Esta asociación se distribuye principalmente en un intervalo de profundidad de 2 a 5 m y existen variaciones de la abundancia muy altas a lo largo del año (Ávila, 2002).



### 1.3. Hipótesis

**Hipótesis 1 (Capítulo 4):** Se sabe que la esponja *Haliclona caerulea* en la bahía de Mazatlán aparece asociada principalmente al alga calcárea *Jania adherens*, lo cual parece indicar que la esponja podría beneficiarse de esta asociación con el alga al ofrecerle ésta un sustrato adecuado para la fijación y posterior desarrollo de las larvas.

H<sub>0</sub>: No encontraremos diferencias significativas en el porcentaje de fijación y/o desarrollo de larvas asentadas sobre el alga respecto de otros sustratos en estudios experimentales.

H<sub>1</sub>: Si encontraremos diferencias significativas en el porcentaje de supervivencia y/o desarrollo de las larvas que se asientan sobre el alga con respecto a otro sustrato.

**Hipótesis 2 (Capítulo 5):** El área de distribución de *Jania adherens* en la bahía de Mazatlán es preferentemente en la zona intermareal. Sin embargo, esta especie, asociada siempre a la esponja *Haliclona caerulea*, llega a penetrar hasta los 4-5 m de profundidad formando una asociación con una fuerte presencia en la bahía. El hecho de que la forma aislada (aposimbionte) de *J. adherens* esté restringida a la zona intermareal y que la asociación *J. adherens/H. caerulea* no aparezca nunca en esta zona, indica que la asociación con la esponja le confiere ventajas ecológicas para colonizar ambientes más profundos de la bahía. Estas ventajas están probablemente asociadas a propiedades emergentes de la asociación, que facilitan a *J. adherens* una mejora significativa de su desempeño fotosintético al disminuir la intensidad de luz en un gradiente batimétrico.

H<sub>0</sub>: No encontraremos diferencias en el desempeño fotosintético del alga en asociación con la esponja, con respecto al desempeño fotosintético de la forma aislada.

H<sub>1</sub>: Sí encontraremos diferencias en el desempeño fotosintético del alga en asociación con la esponja, con respecto al desempeño fotosintético de la forma aislada.

**Hipótesis 3 (Capítulo 6):** Se sabe que la asociación se desarrolla preferentemente dentro del intervalo de profundidad de 2 a 5 m, con un máximo en un intervalo de 2.8 a 3.3 m ([Ávila, 2002](#)), lo cual parece indicar que el crecimiento y la supervivencia de ambos organismos (esponja y alga) son óptimos en ese intervalo.

$H_0$ : No encontraremos diferencias significativas en la tasa de crecimiento y en la supervivencia de ejemplares de la asociación a 3 metros respecto a ejemplares trasplantados a mayor (5 m) y menor (1 m) profundidad.

$H_1$ : Si encontraremos diferencias significativas en la tasa de crecimiento y en la supervivencia de ejemplares de la asociación a 3 metros respecto a ejemplares trasplantados a mayor (5 m) y menor (1 m) profundidad.

## 1.4. Objetivos

### Objetivo general

Estudiar algunos aspectos ecológicos y biológicos de la asociación *H. caerulea/J. adherens* como paso previo para conocer las posibles ventajas que se derivan de esta asociación en la bahía de Mazatlán.

### Objetivos específicos

1. - Describir las características físicas del ambiente donde se realizaron los experimentos de trasplantes y de ecología larvaria mediante el registro de algunos parámetros ambientales como: temperatura del agua, tasa de sedimentación/resuspensión, turbulencia del agua, transparencia, luz, % de materia orgánica en el sedimento y proporción de los tamaños de grano del material sedimentario.
2. - Estudiar la variación de la abundancia de la asociación *H. caerulea/J. adherens* a lo largo del tiempo y con respecto a la profundidad.
3. - Determinar del periodo de emisión larvaria de la esponja *H. caerulea*.
4. - Conocer la estrategia que utiliza la larva de la esponja para fijarse al sustrato en su medio natural (si es al azar o de forma selectiva).
5. - Conocer la influencia de algunos parámetros ambientales sobre la tasa de crecimiento, supervivencia y la morfología de ejemplares de la asociación trasplantados desde su zona de óptima abundancia (3 m) a los límites teóricos de su distribución en profundidad (1 y 5 m).

6. - Comprobar si la esponja utiliza el talo del alga como sustituto de sus estructuras esqueléticas, y si la proporción alga/esponja cambia en relación con el ambiente.
  
7. - Examinar el desempeño fotosintético del alga creciendo de forma aislada o asociada a la esponja en un gradiente en profundidad, a través del análisis de la señal de fluorescencia de la clorofila *a*.
  
8. - Examinar las propiedades ópticas de *J. adherens*, a través del análisis del contenido de pigmentos y de la capacidad de absorber luz de la forma aislada y de la forma asociada a la esponja.

## 1.5. Características generales del área de estudio

### 1.5.1. Descripción del área de estudio

El área de estudio integra un conjunto de islas que se encuentran al noroeste de la bahía de Mazatlán (Sinaloa, México) (Fig. 1.1), cuyos nombres son isla Pájaros e isla Venados; ésta última se une por medio de una porción angosta de rocas a otra más pequeña denominada isla Lobos. Dentro del área de estudio se seleccionó una zona de muestreo frente a la isla Venados, en las coordenadas  $23^{\circ} 13' 49''$  de latitud norte y  $106^{\circ} 27' 43''$  de longitud oeste, en un intervalo de profundidad comprendido entre 1 y 5 m. El sustrato es rocoso a rocoso con parches arenosos hasta los 5-6 m de profundidad. Por debajo de esta profundidad, el ambiente es principalmente arenoso con afloramientos rocosos pequeños y escasos.

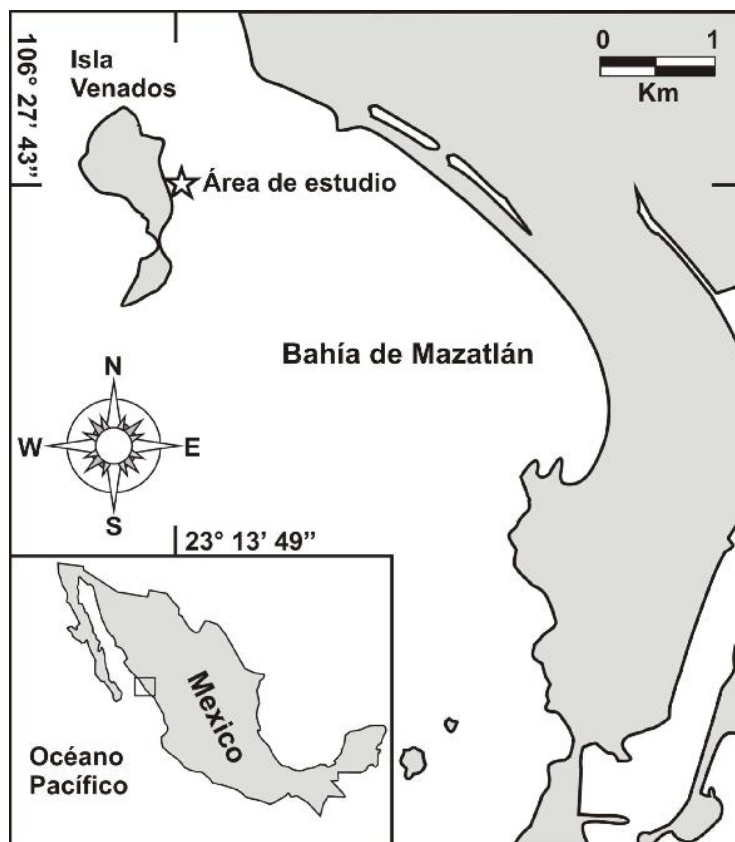


Fig. 1.1. Localización del área de estudio en la bahía de Mazatlán, Sinaloa (México).

### 1.5.2. Clima

El clima del área es tropical y subtropical de tipo cálido subhúmedo. Las mayores precipitaciones se presentan durante el mes de septiembre. El periodo de lluvias va de verano a otoño con un promedio anual de 97.4 mm, con un marcado incremento de junio a octubre ([Datos estadísticos de la Comisión Nacional del Agua](#)) (Fig. 1.2). La zona es afectada por tormentas tropicales y huracanes provenientes del Pacífico noroeste, generalmente de julio a octubre. Los vientos predominantes son del oeste, noroeste y oeste-noroeste, con una velocidad promedio anual de  $3.4 \text{ m s}^{-1}$ , prevaleciendo durante el invierno los vientos del noroeste, denominados “Colas” y vientos variables. Durante el periodo de lluvias los vientos son fuertes aunque de corta duración y predominantemente de procedencia del sur y sureste ([Secretaría de Marina, 1974](#)).

La temperatura media anual del aire es de  $24^{\circ}\text{C}$ , siendo de julio a septiembre los meses más cálidos, con un promedio de  $28^{\circ}\text{C}$ . La humedad relativa media anual es de 76%, siendo el mes de septiembre el que alcanza mayor humedad (79%). El promedio anual de la presión atmosférica es de 1004.7 mb.

### 1.5.3. Condiciones oceanográficas

Los estudios oceanográficos realizados por [Roden \(1958\)](#) en el área del sur del Golfo de California, reconocen la presencia de una corriente que entra al Golfo por la costa este (parte continental) y sale por la costa oeste (parte de la península) en un giro contrario al de las manecillas del reloj. En la parte sur del Golfo de Baja California, se registra una corriente promedio de  $0.35 \text{ m s}^{-1}$  con dirección hacia el noroeste, cerca de la superficie ([Emilsson y Alatorre, 1984](#); [García de la Parra, 1992](#)).

La temperatura media anual de la superficie del mar en la bahía de Mazatlán es de  $24.4^{\circ}\text{C}$ , y la salinidad promedio anual es de 35 ([Calendario Gráfico de Mareas, 1988](#)). Asimismo, el régimen de mareas queda comprendido en el intervalo (0.25, 1.5) que corresponde al tipo mixto semidiurno ([Pond y Pickard, 1983](#)); es decir, generalmente se dan dos pleamares y dos bajamares.

Las olas más frecuentes provienen del noroeste, norte, oeste y suroeste en orden descendente y, dentro de esas direcciones, las de mayor energía son las

del suroeste y oeste. Las olas provenientes del suroeste ocasionalmente son generadas por tormentas tropicales y son las que causan los daños mayores a las áreas costeras. El patrón anual de la afluencia de arena a lo largo del Pacífico noroeste, muestra que la deposición de arena se incrementa en los ambientes intermareales rocosos en los meses del verano (Hedgpeth, 1957; Markham, 1973; Shephard, 1973). En la región, son notables los cambios estacionales de dirección y magnitud del transporte litoral de arenas, debido a la amplia variabilidad de las condiciones de oleaje (Montaño, 1985). Esta dinámica estacional de erosión y sedimentación de arena suele afectar a los sistemas intermareales rocosos de la región (Littler y Littler, 1980).

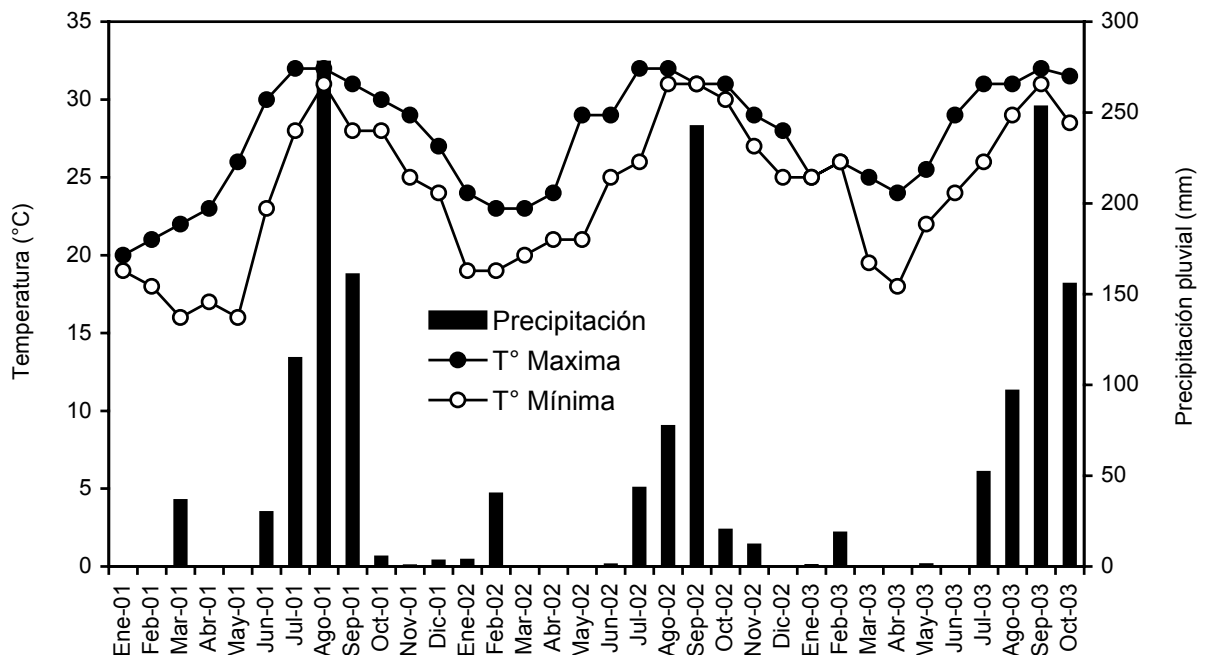


Fig. 1.2. Temperatura máxima y mínima promedio del agua en la bahía de Mazatlán (eje Y principal) (Laboratorio de Ecología del Bentos, ICMYL, UNAM). Precipitación mensual promedio desde febrero de 2001 hasta octubre de 2003 (eje Y secundario) (Datos estadísticos tomados de la estación meteorológica de Mazatlán, Sinaloa, de la Comisión Nacional del Agua).

## 1.6. Descripción de la asociación esponja-alga

### *Haliclona caerulea* Hechtel

De acuerdo con la reciente clasificación del phylum Porifera (Hooper y Van Soest, 2002), la especie *Haliclona caerulea* pertenece a la Clase Demospongiae, Orden Haplosclerida, Suborden Haplosclerina, Familia Chalinidae, Género *Haliclona* y Subgénero *Gellius*. Esta esponja es de forma incrustante-masiva, de 0.9 a 12 cm de espesor. Su consistencia es ligeramente compresible y muy quebradiza. La superficie es lisa, pero generalmente presenta proyecciones que pueden ser osculares, fistulares o en forma de cresta, las cuales miden aproximadamente entre 0.2 y 1 cm de alto y de 3 a 8 mm de diámetro, aunque en algunos ejemplares pueden alcanzar hasta 2 cm de longitud y 1 cm de diámetro. También se observan ostiolos de 0.2 a 0.8 mm de diámetro. Los ósculos generalmente son de forma circular u ovalada, están ligeramente elevados y miden entre 1.3 y 5 mm de diámetro. El ectosoma es un poco translúcido, no desprendible y en ocasiones retiene restos de conchas y arena. El coanosoma es cavernoso con canales que van desde 0.2 a 1 mm de diámetro. El color en vida es de blanco a ligeramente azulado y preservada es de color blanco. El material esquelético está constituido por oxas (megascleras) y sigmas (microscleras) de material silíceo. Las oxas son curvadas con las puntas asimétricas, aunque algunas pueden ser rectas con los extremos en forma de asta. Estas espículas miden 82.5-(177.3)-210  $\mu\text{m}$  de longitud y 2.5-(5.9)-11.3  $\mu\text{m}$  de diámetro. Las sigmas son delgadas y en forma de "C" y miden 17.5-(21.6)-30  $\mu\text{m}$  de longitud. Las oxas se disponen tangencialmente en el ectosoma, y en el coanosoma se pueden apreciar haces multiespiculares (4 a 8 espículas) ascendentes de 50 a 90  $\mu\text{m}$  de diámetro, los cuales están interconectados por espículas solitarias. Las sigmas se pueden encontrar dispersas en el mesohilo de la esponja. Esta esponja se distribuye en el Caribe: Jamaica (Hechtel, 1965), Curaçao, Puerto Rico (Van Soest, 1980), isla Virgen, Martinica, Grenada, Bonaire, Venezuela, Colombia y Belice (Weerdt, 2000). En el Golfo de México, se ha encontrado en la zona arrecifal de Tuxpan y Chopas, Veracruz (López, 1992; Carballo, com. pers.). En el



Pacífico este, ha sido citada en las costas de Panamá (Wulff, 1996), Mazatlán, Sinaloa (Green y Gómez, 1986) y recientemente en Manzanillo, Colima y Huatulco, Oaxaca, México (Carballo, com. pers.). Este organismo se encuentra en sustratos rocosos desde 2 a 6 m de profundidad. Algo muy característico de la especie, en la bahía de Mazatlán es que generalmente se encuentra asociada a especies de algas rojas de los géneros *Jania*, *Amphiroa* y *Gelidiopsis* pero, con mayor frecuencia (> 90 %), sobre *J. adherens*, donde la esponja ocupa los espacios que hay entre las ramificaciones y la engloba por completo (Fig. 1.3). *H. caerulea* en asociación con esta alga, presenta una coloración rosada debido a la presencia del alga.



Fig. 1.3. Imagen de la asociación entre la esponja *H. caerulea* y el alga calcárea *J. adherens*. Las flechas indican la abertura de los ósculos (a) y proyecciones de crecimiento de la esponja sobresaliendo por la parte superior del ejemplar (b). Escala = 1 cm.

### ***Jania adherens* Lamouroux**

La especie *Jania adherens* se encuentra clasificada dentro de la División Rhodophyta, Clase Rhodophyceae, Subclase Florideophyceae, Orden Corallinales, Familia Corallinaceae y Género *Jania* (Lamouroux, 1816). Este tipo de algas rojas normalmente contienen numerosos cloroplastos en forma de lentes pequeñas alrededor de la periferia de la célula (Kirk, 1983). Sus células, casi sin excepción, son uninucleadas y suelen existir numerosos cromatóforos (rodoplastos). La pared celular de este tipo de algas rojas está marcadamente impregnada de CaCO<sub>3</sub>. Su mecanismo de reproducción puede ser sexual (ciclo de alternancia de generaciones trifásicos) o asexual, el cual puede ser por fragmentación del talo, mediante la formación de esporas apomeióticas o de otros propágulos vegetativos (Woelkerling, 1988, 1996). *J. adherens* es un alga calcárea que se caracteriza por tener ramificaciones articuladas erectas y frágiles de color rosa a blanco, de menos de 0.5 mm de diámetro y 0.3-2 cm de longitud (Fig. 1.4 A). Las ramificaciones están calcificadas, excepto en los nódulos (geniculas). La ramificación puede ser erecta o incrustante, dicotómica, básicamente en un plano; con intergenicula axial cilíndrica; con células medulares centrales que carecen de corteza (Searles, 1980). En la bahía de Mazatlán, *J. adherens* se encuentra en sustrato rocoso desde el ambiente intermareal (forma aislada) hasta los 4-5 m de profundidad (en asociación con la esponja *H. caerulea*). Se ha observado la presencia de conceptáculos axiales (a partir de los cuales se liberan las esporas) en *J. adherens*, únicamente cuando ésta habita en la forma aislada en la zona intermareal (Fig. 1.4 B).

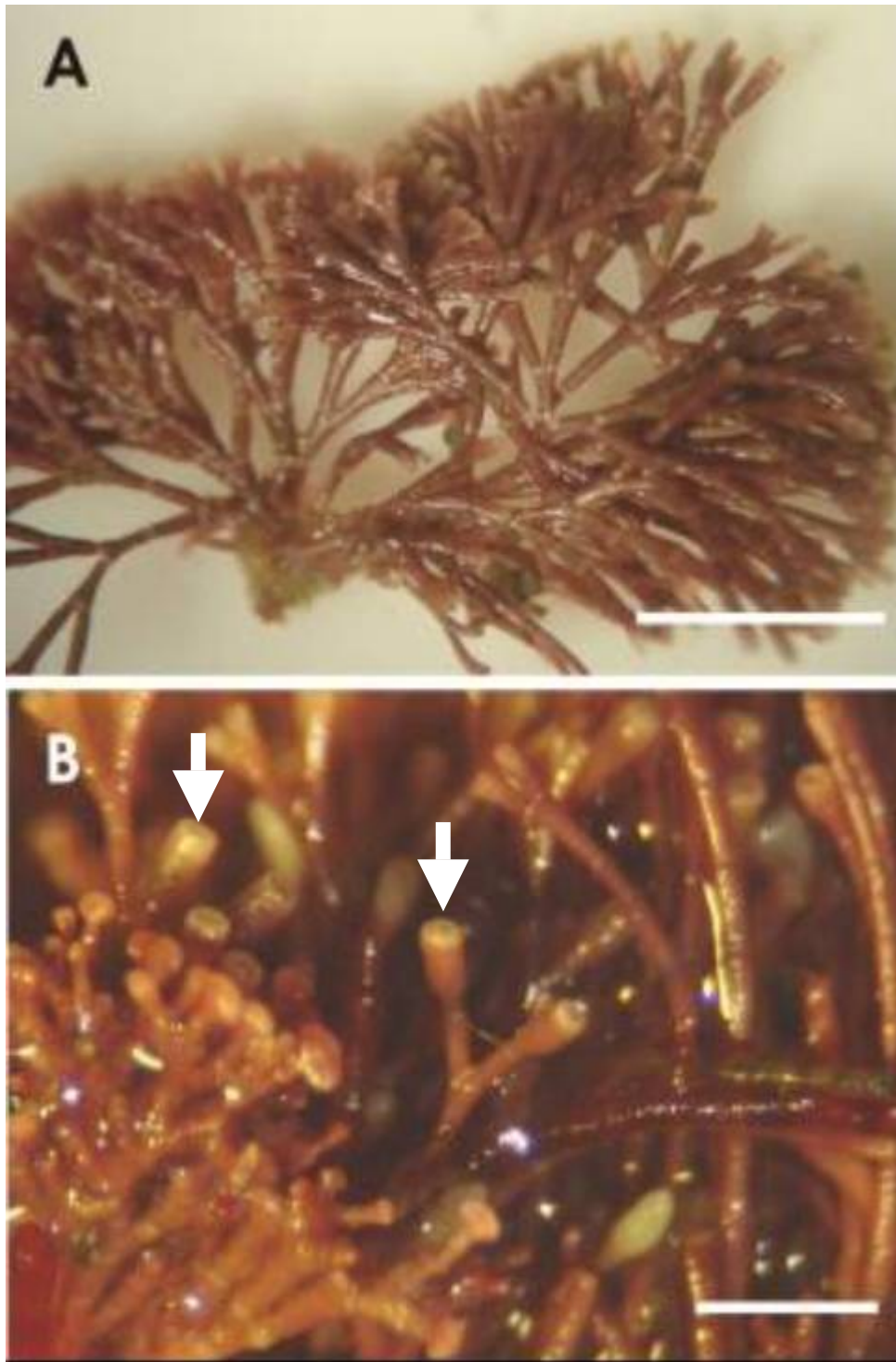


Fig. 1.4. A) Fotografías de ejemplares de *J. adherens* procedentes de la zona intermareal, escala = 3 mm. B) Detalle de los conceptáculos axiales presentes en el alga, escala = 1 mm. Fotografías tomadas en el Laboratorio de Ecología del Bentos, ICML, UNAM.

## Descripción de la asociación a nivel estructural

Mediante estudios de Microscopía Electrónica de Barrido (SEM), se pudo determinar con más detalle el grado de asociación que existe entre *J. adherens* y *H. caerulea*. Las espículas de sílice (oxas y sigmas) (a), no penetran en el talo del alga (b) (Fig. 1.5 A), sino que se adhieren a éste firmemente a través una fina membrana de espongina (Fig. 1.5 B y C). Generalmente, la estructura esquelética de la esponja se encuentra cubriendo completamente el talo del alga (Fig. 1.5 D). También, se ha podido comprobar, que la esponja puede utilizar a su simbionte como un sustituto para la construcción de esqueleto (principalmente como sustituto de fibras primarias), reduciendo la inversión en la producción de espículas. En trozos de la esponja que no contienen alga, se desarrolla una típica reticulación compuesta de líneas pauciespiculares primarias y secundarias en el coanosoma (Fig. 1.6 D, E), las cuales son parcialmente substituidas por las ramificaciones de *J. adherens* cuando ambas especies viven en asociación (Fig. 1.6 C).

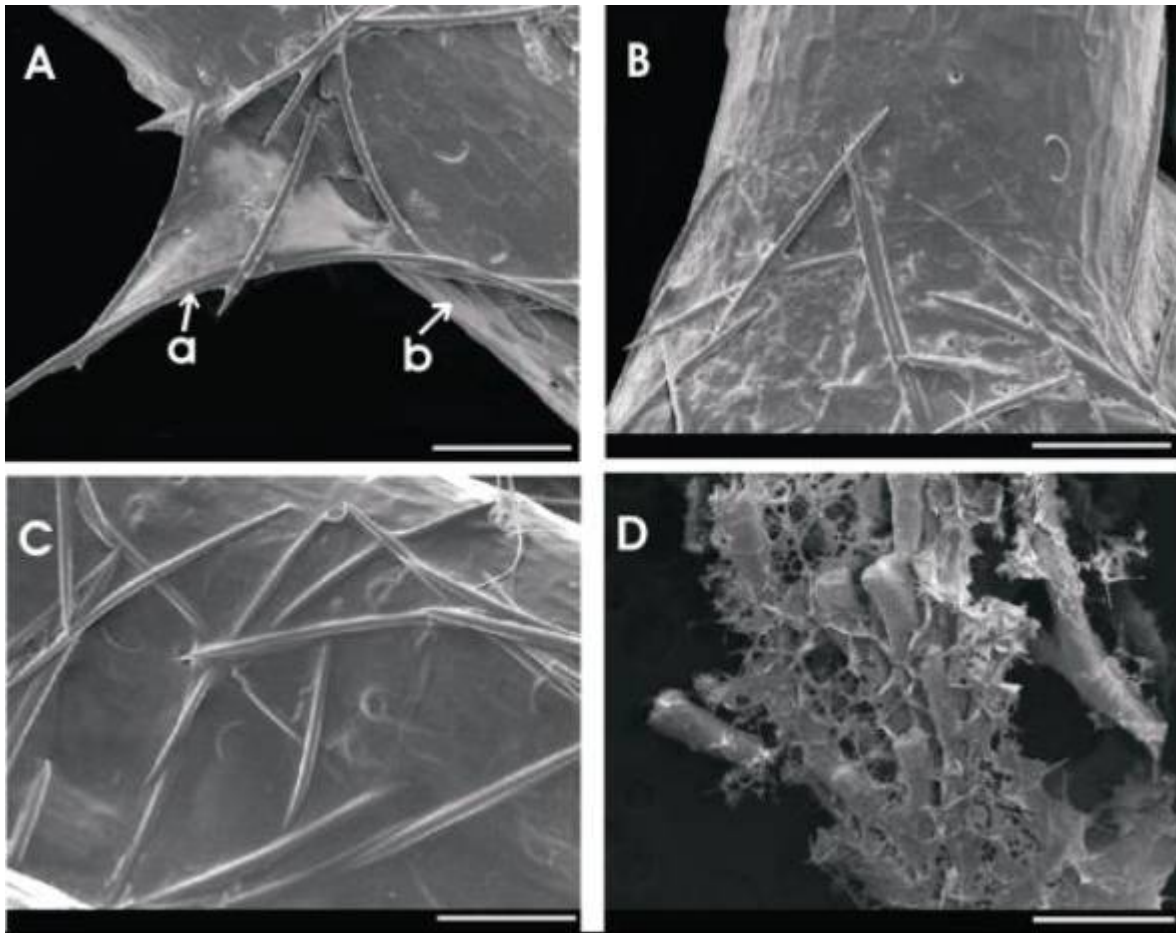


Fig. 1.5. Detalle de la unión de la estructura esquelética de *H. caerulea* al talo de *J. adherens*. En las imágenes A, B y C se observan la unión de las espículas de la esponja al talo del alga (escala 60  $\mu\text{m}$ ). En la imagen D se observa el talo del alga cubierto completamente por la estructura de la esponja (escala 600  $\mu\text{m}$ ). Imágenes tomadas en el Laboratorio de Nanoestructuras del Centro de Ciencias de la Materia Condensada, UNAM, Ensenada, B. C.

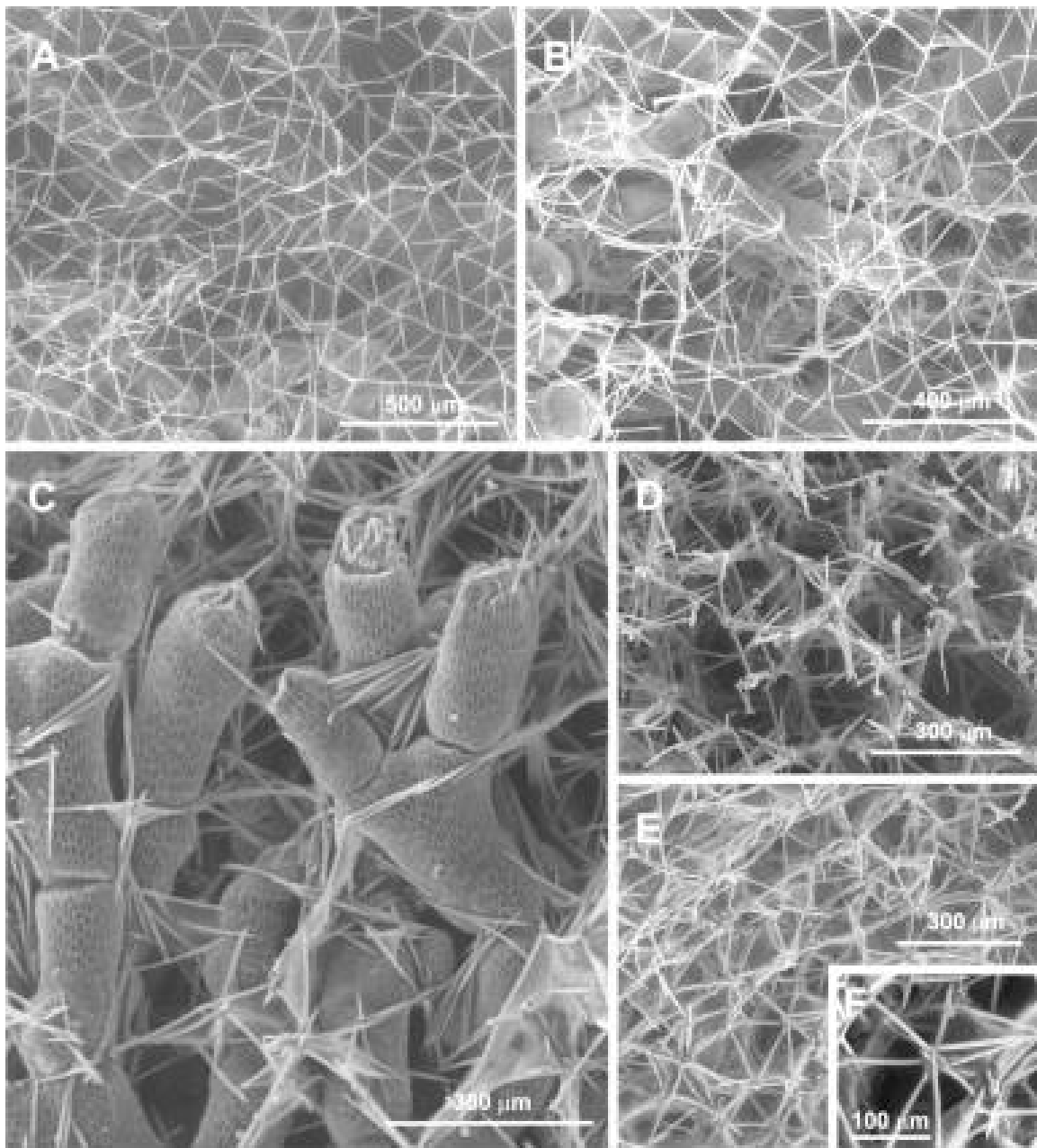


Fig. 1.6. A, B) Vista tangencial de la superficie de la asociación que muestra el ectosoma de *H. caerulea* formado por una reticulación isotrópica tangencial de oxas. C) Corte transversal del coanosoma mostrando la arquitectura esquelética de la esponja *H. caerulea* y el talo de *J. adherens*. D, E) Reticulación esquelética constituida por fibras pauciespiculares primarias y secundarias en el coanosoma de *H. caerulea* viviendo aislada (sin el alga). F) Detalle de la reticulación esquelética en el ectosoma. Imágenes tomadas en el Laboratorio de Servicio Central de Ciencia y Tecnología de la Universidad de Cádiz, España.



## **CAPÍTULO 2: PARÁMETROS AMBIENTALES**

### **2.1. Introducción**

Actualmente se ha establecido que la distribución, supervivencia y crecimiento de organismos bentónicos como esponjas y algas puede estar limitada por una serie de factores físicos y biológicos como son la turbulencia del agua (esponjas: Schönberg y Barthel, 1997; algas: Walters y Smith, 1994), sedimentación (esponjas: Carballo et al., 1996; algas: Lyngby y Mortensen, 1996), irradiancia (esponjas: Wilkinson y Evans, 1988; Maldonado y Young, 1996; algas: Airoldi et al., 1995), depredación en esponjas (Wulff, 1994) y herbivorismo en algas (Pitlick y Paul, 1997). Sin embargo, para el caso concreto de las esponjas que se asocian con simbioses fotosintéticas, se ha sugerido que su distribución espacial y/o cambios en la morfología de algunas especies se encuentra relacionada principalmente con factores como la luz, la sedimentación, la turbulencia del medio, la disponibilidad de nutrientes orgánicos y la depredación (Wilkinson y Evans, 1988; Carballo et al., 1996; Trautman y Hinde, 2002).

En el presente capítulo, se realizó una descripción ambiental de la zona de estudio mediante la determinación de una serie de parámetros ambientales durante el periodo en que se realizaron los experimentos en esta zona (capítulo 5).

### **2.2. Material y métodos**

Durante el periodo comprendido entre marzo y junio de 2003, se registró la variación espacial (batimétrica) y temporal de la temperatura del agua, turbulencia del agua, sedimentación y transparencia del agua. Para ello, se colocó una estructura de hormigón (Fig. 2.1) en cada una de las profundidades (1, 3 y 5 m), donde se realizó nuestro estudio (ver apartado 1.5), las cuales constan de una base de concreto con tres soportes verticales de PVC.

### 2.2.1. Temperatura del agua

Para conocer la temperatura (°C) del agua se utilizaron termómetros de máxima y mínima, los cuales se colocaron a 1, 3 y 5 m de profundidad (Fig. 2.1). El registro de la temperatura se hizo mensualmente.

### 2.2.2. Turbulencia del agua

La turbulencia del agua se calculó con base en la pérdida de peso (g) de esferas de yeso provocado por el movimiento del agua durante un periodo de tiempo determinado. En cada una de las tres estructuras se colocaron cuatro esferas de yeso de 5 cm de diámetro, ancladas a los soportes verticales de PVC, con un alambre de acero de 2 mm de grosor, a una altura aproximada de 30 cm del fondo (Fig. 2.1). Después de 72 horas se retiraron y se sustituyeron por otras previamente pesadas. Al final de cada mes (de marzo a junio de 2003) se calculó el desgaste promedio por profundidad. Este método ha sido empleado con anterioridad para el estudio de comunidades bentónicas como esponjas (Carballo et al., 1996) y ascidias (Naranjo et al., 1996). Se ha sugerido que la disminución de la masa de cada esfera es independiente de la dirección del flujo, la velocidad máxima o de la fluctuación de la velocidad (Denny, 1988). Sin embargo, está linealmente relacionada con la velocidad del agua (Muus, 1968; Komatsu y Kawai, 1992; Maldonado y Young, 1996) e influenciada por la temperatura del agua. Por este motivo, se llevó a cabo una calibración en el laboratorio colocando esferas en acuarios a diferentes temperaturas (21, 25 y 30 °C) en ausencia de corriente por 24 horas (datos no publicados). A partir de dicha calibración se obtuvo la siguiente ecuación:

$$M_t = 0.0178 (T^\circ) + 3.7337$$

Donde:

$M_t$  = Pérdida de masa de las esferas debido a su disolución;  $T^\circ$  = Temperatura del agua donde se realizó la calibración.

Posteriormente, se estandarizó la pérdida de peso de las esferas que se colocaron en el campo a un mismo valor de temperatura, para obtener el desgaste o disolución neta causada por el movimiento del agua. El parámetro calculado fue



expresado como la tasa de disolución promedio ( $\% \text{ día}^{-1}$ ) en cada profundidad durante el periodo de estudio.

### 2.2.3. Análisis cuantitativo y cualitativo del material sedimentario

En cada una de las estructuras se fijaron verticalmente 4 recipientes de plástico de 1 L de capacidad, con una abertura de 2.9 cm de diámetro (D), altura de 17.5 cm (H) y una relación H:D de 6, tal como se recomienda (Blomquist y Kofoed, 1981) para estudios sedimentológicos en ambientes con fuerte movimiento de agua (Fig. 2.1). Los recipientes se colocaron a una altura de 1 m desde el fondo. Posteriormente, fueron retirados y sustituidos por otros nuevos cada mes y el material fue secado en una estufa a  $105^{\circ}\text{C}$  durante 48 horas. Este estudio se llevó a cabo en el periodo de marzo a junio de 2003. A partir del peso seco del sedimento y el tiempo de permanencia en el mar se calculó la tasa de sedimentación, la cual incluye material producto de la resuspensión del fondo debida a la influencia que tiene el oleaje en zonas de poca profundidad. Por tal motivo, el parámetro calculado se expresó como tasa de sedimentación/resuspensión en  $\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ .

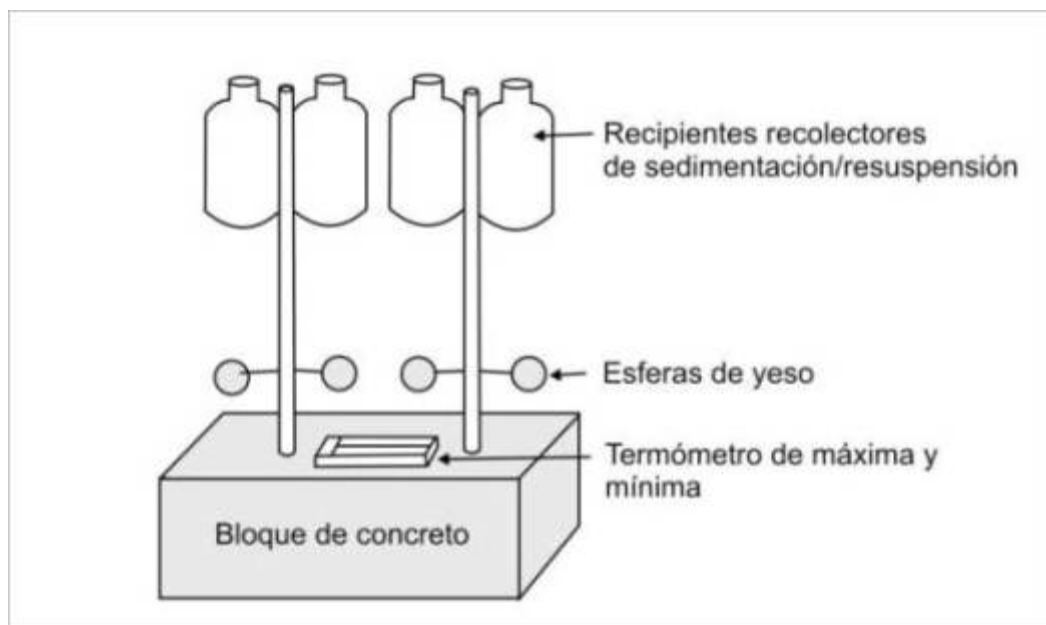


Fig. 2.1. Estructura permanente que se empleó para el registro de algunos parámetros ambientales.

La proporción de materia orgánica del material contenido en los recipientes de sedimentación se determinó lavando previamente las muestras con agua destilada para eliminar las sales. Posteriormente, se obtuvo el peso seco a 105°C durante 48 horas, y una vez seco se calcinó en una mufla durante 1 h a 550°C. Las cenizas representan la fracción inorgánica y la pérdida de peso representa la materia orgánica (Dean, 1974; Páez-Osuna et al., 1984).

Para determinar la proporción de los tamaños de grano se llevó a cabo un análisis granulométrico del sedimento (seco) (recogido en los botes de sedimentación) empleando una serie de tamices de distinta apertura de malla. La clasificación se hizo de acuerdo con los criterios establecidos por Folk (1965), donde la clasificación del tamaño de grano se realiza de acuerdo con el diámetro de las partículas: > 1.41 mm = arena muy gruesa, > 0.71 mm = arena gruesa, > 0.42 mm = arena media, < 0.2 mm = arena fina.

El parámetro calculado fue la proporción (%) promedio del tamaño de grano del sedimento por mes y profundidad. Para determinar la composición del sedimento se empleó el criterio de Inman (1952), el cual consiste en un análisis visual mediante la utilización de una lupa estereoscópica, que solo incluye la clasificación entre el porcentaje de materiales clásticos y bioclásticos.

#### **2.2.4. Transparencia de la columna de agua**

El parámetro utilizado para describir la transparencia del agua fue el coeficiente de atenuación vertical  $K_d$  ( $m^{-1}$ ), el cual se determinó registrando la variación de la irradiancia en profundidad con un sensor plano corregido por coseno conectado a un LI-COR datalogger (LI-1400), y ajustando dicha variación a una función exponencial. La irradiancia (E) disminuye de una manera exponencial con la profundidad. La primera medición se llevó a cabo al inicio del experimento de trasplantes (marzo de 2003), la cual se realizó con un mini sensor plano conectado a un fluorómetro sumergible (diving PAM, Walz, Alemania) (Kirk, 1983). La segunda medición se llevó a cabo al finalizar el experimento de trasplantes (junio de 2003), mediante la utilización de un sensor plano corregido por coseno conectado a un LI-COR datalogger (LI-1400). Las determinaciones se hicieron para toda la columna de agua. Posteriormente, para calcular el porcentaje de

irradiancia superficial (%Es) en una profundidad z se consideró la irradiancia superficial (fuera del agua) como el 100%, y se utilizó la fórmula  $E(z) = E(0) e^{-Kd z}$ , donde, E (z) y E (0) son los valores de la irradiancia a una profundidad z, y de la superficie respectivamente y, Kd es el valor promedio del coeficiente de atenuación vertical sobre el intervalo de profundidad de 0 a z m (Kirk, 1983). En nuestro caso, se calculó el %Es en las profundidades donde se llevaron a cabo los trasplantes (1, 3 y 5 m).

También se continuó registrando la transparencia del agua horizontalmente a 30 cm del fondo utilizando un disco de Secchi, como se ha venido haciendo desde junio de 2002. La determinación se realizó mediante buceo autónomo en el área de estudio a una profundidad de 5 m.

### 2.3. Resultados

La temperatura del agua tuvo un incremento promedio de 7.4 °C en el periodo de marzo a junio de 2003. El valor promedio mensual fue de 20.02 °C en marzo, 23.7 °C en abril, 25.2 °C en mayo, y 27.6 °C en junio (Fig. 2.2). En abril, se registró el más amplio rango de variación (6°C). No se registró una variación significativa en la temperatura del agua por profundidad (1 y 3 m = 24 °C, 5 m = 23.5 °C).

La tasa de disolución promedio ( $\pm$  SE) de las esferas de yeso, producto del movimiento del agua, varió significativamente (ANOVA,  $p < 0.05$ ) en las tres profundidades donde se llevaron a cabo los trasplantes. La tasa de disolución más alta se registró a 1 m de profundidad ( $21.2 \pm 2.0$  % disolución día<sup>-1</sup>), la cual tendió a disminuir gradualmente con la profundidad (3 m =  $19.1 \pm 1.5$  % disolución día<sup>-1</sup>, 5 m =  $18.6 \pm 1.4$  % disolución día<sup>-1</sup>) (Fig. 2.3 a).

La tasa de sedimentación/resuspensión no varió significativamente en profundidad (1, 3 y 5 m). El valor más alto se registró a 1 m de profundidad ( $4.2 \pm 4.1$  kg m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>), el cual decreció a 3 m ( $2.9 \pm 2.9$  kg m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) y aumentó de nuevo a 5 m ( $4.0 \pm 3.6$  kg m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>). El mayor porcentaje del material recolectado correspondió a arena fina (< 0.2 mm) en las tres profundidades, con valores más altos a 5 m (88 %) y más bajos hacia 1 m (77 %). El material más grueso varió de forma contraria al material fino, registrándose los valores más altos a menor profundidad, los cuales decrecieron a mayor profundidad. El material sedimentario

recolectado en las tres profundidades fue clasificado por su origen como bioclástico, el cual estaba compuesto por restos de organismos. El porcentaje de materia orgánica en el sedimento durante el periodo de estudio, fue mayor a menor profundidad (1 m = 11.4 %), el cual disminuyó a mayor profundidad (3 m = 10.3 % y 5 m = 9.8 %) debido, probablemente, a la presencia de organismos vivos o de restos en descomposición entre el sedimento.

Durante el tiempo en que se llevó a cabo el experimento de trasplantes se registró una importante variación en el campo lumínico en el área de estudio. A través de la determinación del coeficiente de atenuación vertical ( $k_d$ ), los resultados nos indican que la transparencia del agua en el área de estudio aumentó de marzo ( $k_d = 0.46 \pm 0.03 \text{ m}^{-1}$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $p < 0.001$ ) a junio ( $k_d = 0.26 \text{ m}^{-1}$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $p < 0.001$ ) de 2003. Asimismo, se registró una variabilidad en la disponibilidad de luz en el fondo de 1 a 5 m de profundidad. En marzo, el porcentaje de irradiancia superficial (% Es), fue de 63% en 1 m, 25% en 3 m y de 10% en 5 m de profundidad. Al finalizar el experimento de trasplantes (junio de 2003), el % Es aumentó a 78.7% en 1 m, 48.8% en 3 m y de 30.2% en 5 m. El incremento en la disponibilidad de luz registrado de marzo a junio fue de aproximadamente un 20% (Fig. 2.3 c). Estos resultados concuerdan con los valores de la transparencia del agua medida con el disco de Secchi (horizontalmente cerca del fondo), donde la transparencia promedio fue de  $1.9 \pm 0.05 \text{ m}^{-1}$  en marzo (2003), la cual tendió a incrementarse hasta junio de 2003 ( $4.3 \pm 0.01 \text{ m}^{-1}$ ) (Fig. 2.3 d).

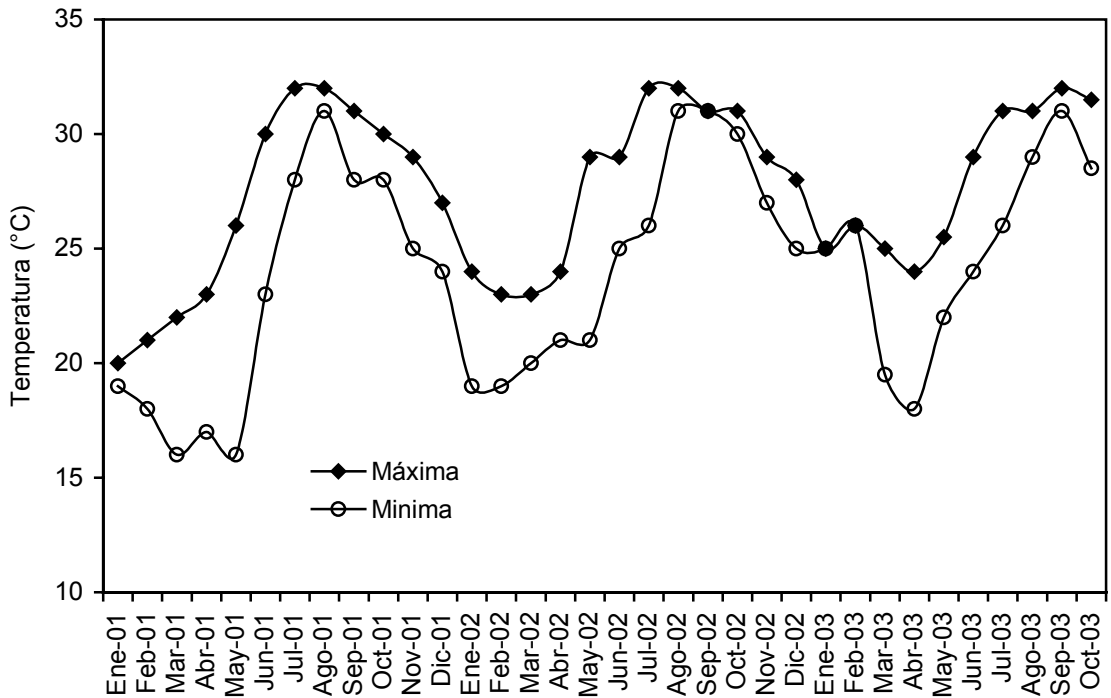
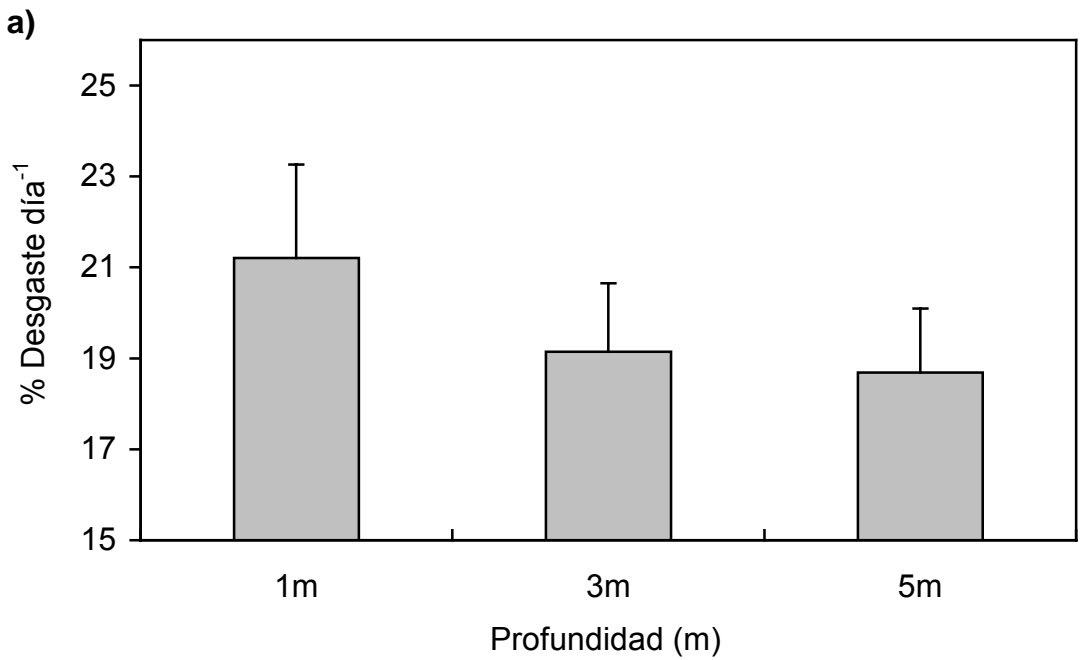
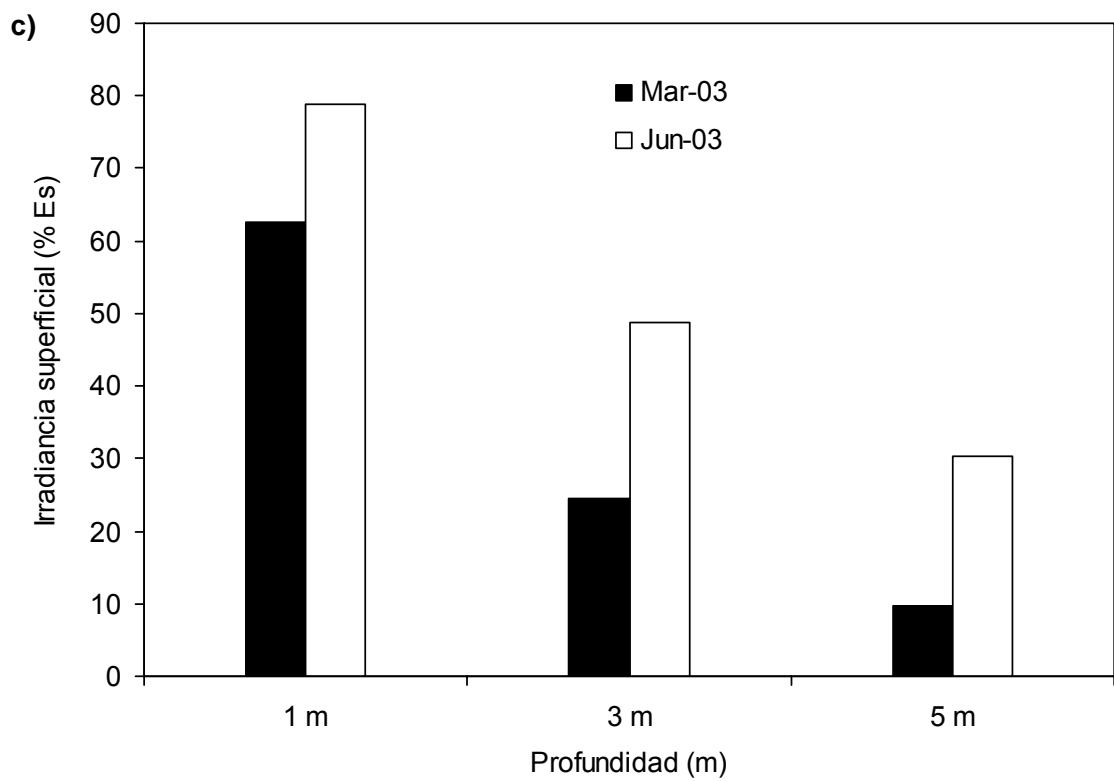
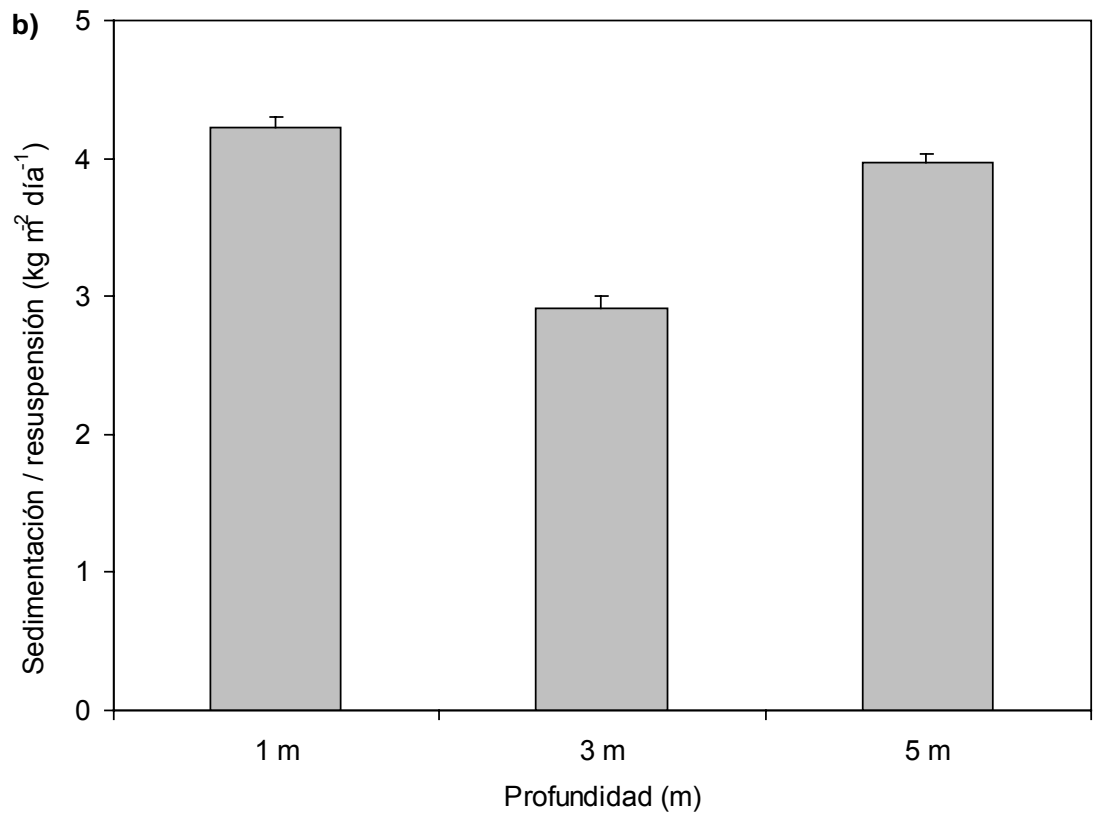


Fig. 2.2. Temperatura del agua máxima y mínima mensual, registrada a 5 m de profundidad en el área de estudio.





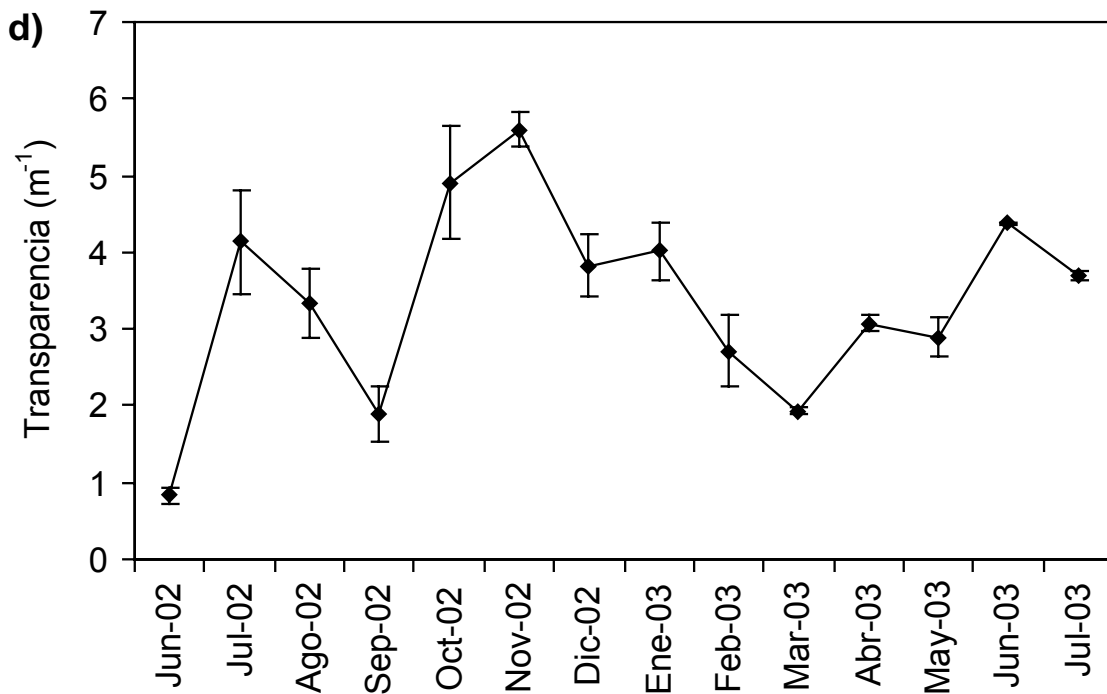


Fig. 2.3. a) Tasa de disolución promedio de las esferas de yeso por profundidad y a través del tiempo, b) Tasa de sedimentación/resuspensión promedio por profundidad durante el periodo de estudio, c) Porcentaje de irradiancia superficial (%Es) por profundidad, medidas obtenidas al inicio (marzo, barra oscura) y al final (junio, barra clara) del experimento de trasplantes, d) Variación de la transparencia del agua medida horizontalmente con el disco de Secchi a 5 m de profundidad.

## CAPÍTULO 3: DINÁMICA POBLACIONAL DE LA ASOCIACIÓN

### 3.1. Introducción

En las regiones tropicales, las macroalgas asociadas con esponjas contribuyen en gran medida a la productividad primaria neta de los ecosistemas bentónicos en el área donde se encuentran (Trautman y Hinde, 2002). Por ejemplo, se ha documentado que la asociación entre la esponja *Haliclona cymiformis* y el alga roja *Ceratodictyon spongiosum* constituye uno de los mayores productores primarios de algunas áreas de la Gran Barrera de Arrecifes (Australia), ya que contribuye con más del 50% del total de la productividad primaria (Trautman, 1997). Sin embargo, a pesar de la gran importancia de estas asociaciones, los estudios sobre la dinámica poblacional de las mismas son aún muy escasos (Trautman y Hinde, 2002).

La asociación entre la esponja *H. caerulea* y el alga roja *J. adherens* habita en ecosistemas rocosos someros de la bahía de Mazatlán (Ávila, 2002), donde se han realizado algunos estudios para conocer su distribución batimétrica, la variación de la abundancia, el tamaño, la biomasa, y el reclutamiento en profundidad y a lo largo del tiempo, así como el periodo de reproducción sexual (Ávila, 2002).

En el presente trabajo se llevaron a cabo experimentos para conocer algunos aspectos de la ecología larvaria de *H. caerulea* (ver capítulo 4), así como trasplantes de ejemplares de la asociación a lo largo de un gradiente de profundidad para estudiar la respuesta morfológica y fisiológica de ambos organismos (esponja y alga) (capítulo 5). Por tal motivo, se requirió hacer un estudio paralelo sobre la variación de la abundancia de la asociación durante el periodo en que se realizaron los experimentos de trasplantes. También se continuó con el estudio del periodo de reproducción sexual de *H. caerulea*, para poder establecer el momento de iniciar con los experimentos de ecología larvaria.



## **3.2. Material y métodos**

### **3.2.1. Cuantificación de la abundancia de la asociación**

Durante el periodo en que se realizó el experimento de trasplantes (marzo-junio de 2003) se registró, simultáneamente, la variación de la abundancia de la asociación a través del tiempo y por profundidad (ver apartado 5.2.1). Para esto, se utilizaron dos grupos de cinco parcelas de 25 m<sup>2</sup> alineadas perpendicularmente a la costa a diferentes profundidades (2, 3, 4 y 5 m). Posteriormente, mediante buceo autónomo se cuantificó, mensualmente, la abundancia dentro de cada parcela (especímenes 25 m<sup>-2</sup>). En este estudio, se considero como una unidad a cada espécimen de la asociación esponja-alga, independientemente de que éste haya sido originado por más de una larva de esponja (quimerismo) y/o contenga más de un individuo de *J. adherens*.

### **3.2.2 Determinación del periodo de emisión larvaria y cuantificación del potencial reproductivo de *H. caerulea***

En un estudio preliminar se determinó que *H. caerulea* presenta solamente un periodo de reproducción sexual al año que abarca los meses de primavera-verano (Ávila, 2002). En este estudio, se decidió continuar con esta investigación para poder establecer el periodo de recolección de larvas que se iban a usar en los experimentos de ecología larvaria (capítulo 4). Para ello, se recolectaron al azar, de 10 a 15 ejemplares de la asociación del medio natural (mensualmente). En el laboratorio, se determinó el volumen (ml) de los especímenes y se cortaron en trozos para buscar bajo el microscopio estereoscópico (SZ-ST OLYMPUS Japón, con un aumento de 10 X) la presencia de embriones y/o larvas de la esponja. Una vez determinada la presencia de estos elementos reproductivos, se estimó el número de embriones y/o larvas por unidad de volumen (ml) de la esponja (Ayling, 1980), y el porcentaje de especímenes en reproducción. Se consideró como espécimen en reproducción a aquel que contenía en su interior embriones y/o larvas.

### **3.3. Resultados**

#### **3.3.1. Variación espacio-temporal de la abundancia de la asociación**

La abundancia varió significativamente a través del tiempo con valores máximos de 10-9.6 ind 25 m<sup>-2</sup> en febrero-abril, 2001; de 11.4-12.8 ind 25 m<sup>-2</sup> en abril-mayo, 2002; y 4.8-5.3 ind 25 m<sup>-2</sup> en febrero-abril, 2003. Es importante destacar el amplio intervalo de variación de la abundancia a través del tiempo (de 0.5 a 26.5 ind 25 m<sup>-2</sup>), y las frecuentes fluctuaciones a corto plazo. También se ha detectado una alta heterogeneidad espacial a través del tiempo (Fig. 3.1). Al inicio del estudio (de febrero a abril de 2001) la asociación se distribuía de 3 a 5 m de profundidad con una máxima abundancia a 4 m de profundidad. Sin embargo, a partir de abril de 2001 hubo un cambio muy claro de la distribución batimétrica, encontrándose la asociación en aguas más someras. A partir de esta época, la asociación se distribuyó de 2 a 4 m de profundidad, con un máximo a 3 m.

Durante el periodo en el que se realizaron los experimentos de trasplantes (marzo-junio de 2003), la abundancia de la asociación ha sido relativamente baja comparándola con los valores registrados en los dos años anteriores (2001 y 2002). En este periodo (marzo-junio de 2003), la abundancia promedio osciló entre 6 y 3 ejemplares 25 m<sup>-2</sup>. Sin embargo, el patrón de distribución espacial se ha mantenido de manera similar (de 2 a 4 m de profundidad), con un máximo de abundancia entre 3 y 4 m de profundidad.

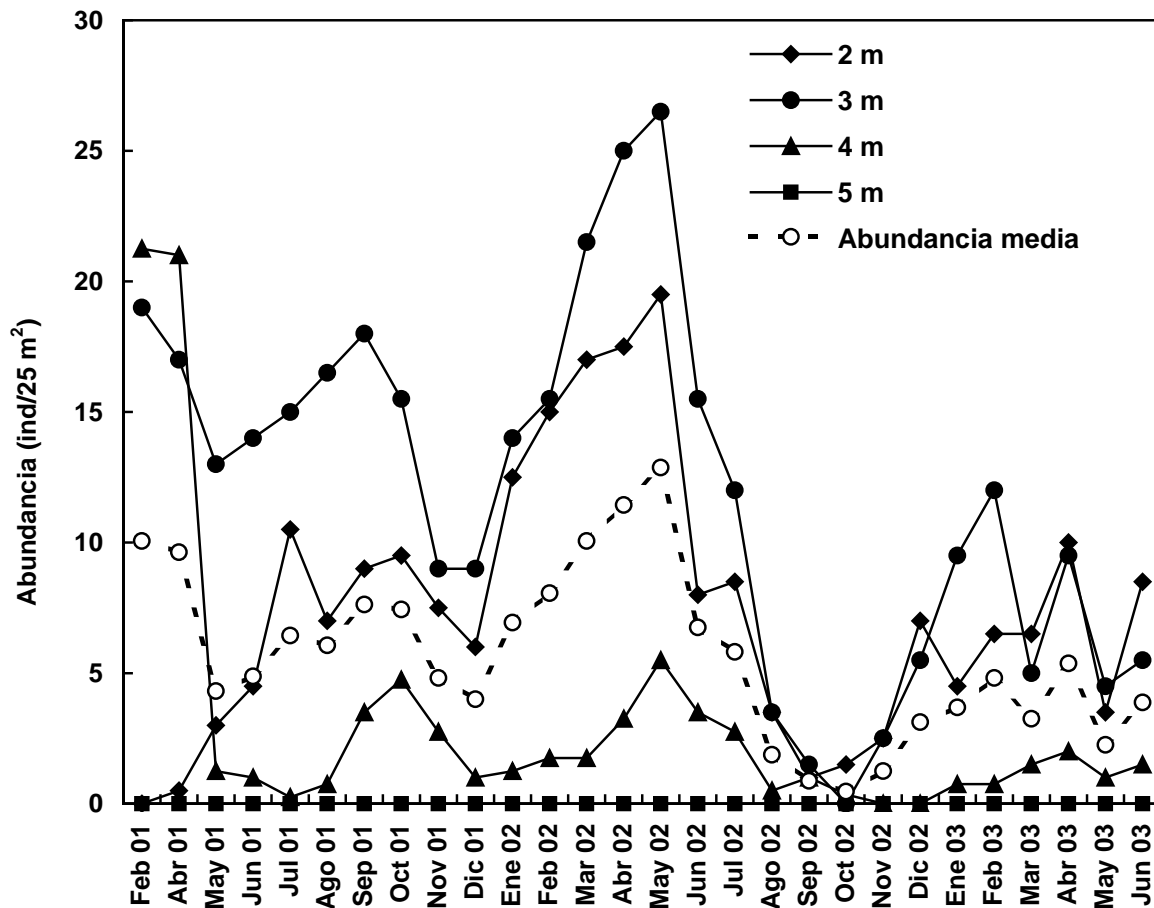


Fig. 3.1. Variación de la abundancia de la asociación por profundidad y a través del tiempo.

### 3.3.2. Periodo de reproducción sexual y potencial reproductivo de *H. caerulea*

Se ha detectado un periodo de emisión larvaria por año, el cual se extendió desde mayo a septiembre en el 2001, desde marzo hasta julio en el 2002, y desde abril hasta octubre de 2003 (Fig. 3.2). La producción máxima de embriones y/o larvas en el 2001 se registró en mayo (2.63 embriones/larvas/ml), disminuyendo paulatinamente hasta septiembre (0.28 embriones/larvas/ml). En el 2002 el valor máximo se registró en marzo con 6.01 embriones/larvas/ml; no obstante, no fue hasta junio de 2002 cuando se registró al 100% de los ejemplares recolectados en reproducción. Posteriormente, la producción larvaria fue disminuyendo hasta julio con 0.62 embriones/larvas/ml. En el 2003 la presencia de embriones y/o larvas se

detectó inicialmente desde abril (0.32 embriones/larvas/ml), con un 18% de los ejemplares en reproducción. Posteriormente, en junio de 2003 fue cuando se detectó la máxima producción (7.02 embriones/larvas/ml) con un 100% de los individuos en reproducción, el cual se mantuvo hasta julio del mismo año. Cabe destacar que el momento en el cual se ha detectado al 100% de los individuos en reproducción ha coincidido (junio) en los tres años.

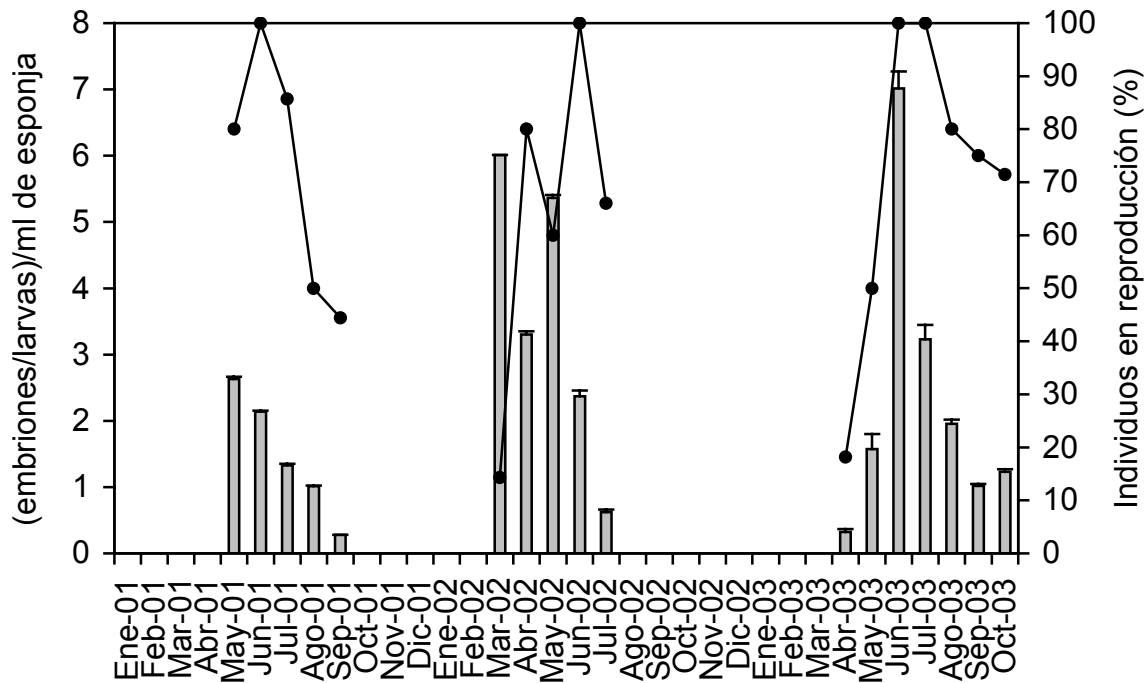


Fig. 3.2. Producción de embriones y/o larvas/ml de *H. caerulea* (barras, eje Y principal) y porcentaje de individuos en reproducción (línea continua, eje Y secundario) desde enero de 2001 hasta octubre de 2003.

### 3.4. Discusión

Existen diversos factores que pudieran explicar la distribución de la asociación en un intervalo de profundidad tan corto, así como su comportamiento a través del tiempo. En estudios previos, se ha sugerido que la variación temporal de la abundancia de la asociación se encuentra asociada negativamente con la variación estacional de la temperatura del agua (Carballo y Ávila, 2004). La temperatura del agua también se ha relacionado con el crecimiento y la reproducción sexual de las esponjas que habitan zonas someras (Rader y Winget,

1985), y la presencia de valores inusuales de temperatura provocan mortalidades masivas, especialmente en las especies que están cerca de los límites de su área geográfica o en las esponjas que habitan en la zona intermareal, las cuales están sujetas a variaciones más fuertes (Sará y Vacelet, 1973; Barthel, 1989). También, se ha documentado que la extrema deposición de sedimento ocasiona un empobrecimiento del ecosistema y afecta la abundancia y el crecimiento de muchas especies de esponjas (Bakus, 1967; Vacelet, 1969; Sará y Vacelet, 1973) y macroalgas (Scoffin, 1970; Stewart, 1983; Airoidi et al., 1995; Airoidi y Cinelli, 1997). En este sentido, se sugiere que el patrón de variación espacial y temporal de la abundancia de la asociación podría estar influenciado por la sedimentación, ya que en la zona de estudio se han registrado altas tasas de sedimentación/resuspensión, de hasta  $11 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (mayo de 2001), sobre todo durante la época en que se presenta el cambio en la dirección del viento (del noroeste en invierno al sur y sureste en verano) (Ávila, 2002).

La luz es otro factor importante a tener en cuenta, ya que aunque muchas algas que viven libres o en asociaciones simbióticas pueden desplegar algún modo de fotoaclimatación en respuesta a bajas intensidades de luz o cambios en la irradiancia (Trautman y Hinde, 2002), la profundidad pudiera ser un factor limitante para esponjas con simbiontes fotosintéticos (Cheshire y Wilkinson, 1991). La abundancia de la esponja *Halichondria panicea* (la cual contiene cianobacterias simbióticas en su superficie), se incrementa conforme aumenta la profundidad, con un máximo entre 6 y 12 m (Barthel, 1989), pero en la asociación *H. caerulea*/*J. adherens*, la disponibilidad de luz para el alga podría ser uno de los principales factores que limitan su distribución a mayor profundidad (> 5 m). A menor profundidad (< 2 m), donde tampoco se encuentran ejemplares, el fuerte movimiento del agua ocasiona que los reclutas no se puedan adherir a un sustrato y crecer.

En lo que se refiere al periodo de reproducción de la esponja, después de tres años de estudio se ha podido comprobar que *H. caerulea* presenta un solo periodo de liberación de larvas al año, el cual se extiende de marzo a octubre, como también sucede en el Caribe (Maldonado y Young, 1996). Las ligeras variaciones que se presentaron en el periodo de reproducción sexual interanualmente, se

atribuyen a la temperatura del agua, ya que éste es el principal factor que regula esta fase biológica en las esponjas (Uriz, 1982). En este estudio se pudo determinar que el porcentaje máximo de ejemplares en reproducción (100% de los ejemplares recolectados) ha coincidido siempre en el mismo mes (junio). Aunque existen especies de esponjas (género *Mycale*) que se reproducen sexualmente durante todo el año, también hay algunas que se reproducen estacionalmente (Vega-Juárez, 2002). El periodo de reproducción de muchas especies de esponjas se encuentra asociado con la temperatura del agua (Sarà y Vacelet, 1973; Barthel, 1989), y en caso de *H. caerulea*, el inicio del periodo de reproducción parece coincidir con el incremento en la temperatura del agua.

## CAPÍTULO 4: SELECCIÓN DE HABITAT POR LAS LARVAS DE LA ESPONJA *H. CAERULEA*

### 4.1. Introducción

La asociación simbiótica entre la esponja *H. caerulea* y la macroalga roja *J. adherens*, es uno de los organismos más exitosos en términos de abundancia, distribución y permanencia en ecosistemas rocosos litorales de la bahía de Mazatlán (Ávila y Carballo, 2004). Esta asociación forma poblaciones muy estables a lo largo del año y es obligatoria para la esponja, debido a que no se le encuentra en forma independiente en la bahía. No obstante, si es posible encontrar a *J. adherens* en estado aposimbiótico en la zona intermareal rocosa fuera del rango de distribución de la asociación (Carballo y Ávila, 2004).

Actualmente no hay estudios detallados que involucren a las simbiosis de esponjas con macroalgas (Palumbi, 1985; Rützler, 1990), la mayoría de estos se han enfocado principalmente en la dinámica de poblaciones, distribución o relaciones metabólicas entre ambos organismos (Trautman et al., 2000; Trautman y Hinde, 2002; Trautman et al., 2003; Ávila y Carballo, 2004). Sin embargo, no se han realizado estudios acerca de la selección del alga por la larva de la esponja. Este aspecto es muy importante para entender la dinámica de poblaciones de estas asociaciones, ya que necesitan ser reconstituidas después de la reproducción sexual.

En el ciclo de vida de casi todas las esponjas está presente un estadio larvario. Esta larva se asienta sobre el sustrato y se desarrolla convirtiéndose así en un organismo sésil (Lindquist y Hay, 1996). Este asentamiento puede ser al azar (Bergquist, 1978) o selectivo, cuando se muestra en este caso una alta especificidad por un sustrato; por ejemplo, las larvas de las esponjas perforadoras, las cuales muestran una alta preferencia por superficies calcáreas (conchas de moluscos, corales, etc.) (Hartman, 1958; Schönberg, 2003). Esta selección activa de hábitat puede ser considerada como ventajosa para la supervivencia, dispersión, reclutamiento y dinámica de poblaciones de las especies, permitiendo así que los individuos encuentren los requerimientos alimenticios adecuados,

evitar competidores o incrementar la probabilidad de asentarse en el ambiente físico correcto (Martín et al., 1992; Pawlik, 1992; Stoner, 1994; Walters et al., 1997; Carballo y Ávila, 2004).

La esponja *H. caerulea* libera larvas de tipo parenquímula de abril a octubre en la bahía de Mazatlán (Carballo y Ávila, 2004), las cuales forman parte del plancton durante un corto periodo de tiempo (Maldonado y Young, 1999).

En previos estudios, se ha demostrado que la esponja y el alga se benefician mutuamente, ya que ambos organismos viven en un ambiente donde no se encuentran en forma aislada o aposimbiótica (Ávila y Carballo, 2004; Carballo y Ávila, 2004). La fuerte interdependencia que existe entre ambos organismos por habitar en un ambiente muy hidrodinámico (ecosistemas rocosos de poca profundidad) sugiere que el alga ofrece un sustrato seguro para la supervivencia de las larvas de la esponja.

El objetivo principal de este estudio fue investigar 1) si las larvas de la esponja se asientan selectivamente en *J. adherens*, su socio en la simbiosis, y 2) comprobar si el alto movimiento del agua puede afectar a las larvas en la selección de hábitat. La hipótesis es que el comportamiento de las larvas de la esponja puede ser el responsable de la asociación gracias a un asentamiento selectivo o preferencial en el alga. Por lo tanto, se llevaron a cabo experimentos en el campo y en el laboratorio utilizando diferentes tipos de sustrato, y diferentes velocidades de corriente, las cuales se encuentran dentro del rango de la velocidad registrada en el lugar donde habita la asociación.

## **4.2. Material y métodos**

### **4.2.1. Experimentos de laboratorio**

De mayo a septiembre de 2004, se recolectaron cada 15 días 10 especímenes maduros de *H. caerulea* en bahía de Mazatlán por medio de buceo autónomo de entre 3 y 4 m de profundidad e introducidos en un recipiente con agua de mar. Una vez en la embarcación, se indujo la liberación larvaria exponiendo a los adultos al aire por unos pocos segundos (Maldonado y Young, 1996). Posteriormente, las larvas se trasladaron rápidamente al laboratorio donde fueron



recolectadas del agua con una pipeta Pasteur. Después, las larvas se colocaron en cristalizadores (125 x 65 mm) previamente preparados con 300 ml de agua de mar filtrada con salinidad de 35. En cada cristalizador se colocaron cuatro sustratos experimentales (3 cm de diámetro) a 5 cm de distancia uno de otro. Los cristalizadores fueron colocados a una iluminación correspondiente a 5 m de profundidad y a 25°C. Se hicieron recambios del 50 % de agua diariamente durante el tiempo que duró el experimento.

Para probar si las larvas de la esponja se asientan selectivamente a *J. adherens*, se les proporcionó simultáneamente cuatro diferentes sustratos: (1) el sustrato con el cual la esponja vive en asociación (frondas de *J. adherens*), (2) un sustrato similar en estructura a *J. adherens* (*Luffa cylindrica*), (3) *Luffa cilíndrica* impregnada con extracto de *J. adherens* y (4) valvas de ostión.

*Luffa cilíndrica* es una fibra natural de un vegetal conocido comúnmente con el nombre de lufa o esponja vegetal. Se consideró a ésta como un sustrato experimental porque forma microrefugios con tamaño y forma similar a *J. adherens* (espacios internos  $467 \pm 87 \mu\text{m}$  en *J. adherens* vs.  $484 \pm 35 \mu\text{m}$  en lufa). Además, ésta pudo ser impregnada fácilmente con la concentración natural del extracto de *J. adherens* para probar si las larvas seleccionan a su “socio” por medio de una señal química. Para obtener el extracto de *J. adherens*, se utilizó diclorometano:metanol en una proporción de 1:1 (volumen/volumen) (Becerro, 1994). A las frondas de *J. adherens* que se usaron para la extracción, se les midió previamente su volumen (ml) para obtener la relación entre el peso seco del extracto / volumen de alga fresca. También se obtuvo el volumen de la lufa (ml) para conocer la cantidad de extracto necesario para simular la concentración natural de los compuestos en el alga. Para disolver el extracto se utilizó acetona al 90 %, y después concentrado en un volumen pequeño para posteriormente impregnar la lufa con este.

Las valvas de ostión se seleccionaron porque ofrecen a las larvas un sustrato que no forma microrefugios, y de esta manera probar si el asentamiento de las larvas es al azar (no encontraríamos diferencias con los sustratos *Jania* o lufa) o selectivo.

Antes de utilizar a los sustratos, éstos permanecieron expuestos en agua de mar con aireación por 20 días (Kaye y Reiswig, 1991).

Para investigar el efecto del movimiento del agua en el asentamiento, se usaron diferentes velocidades de corriente en el laboratorio. El flujo en los cristalizadores fue generado con un agitador magnético en rpm. Es importante señalar, que se han realizado estudios sobre el efecto de campos magnéticos en larvas de caracoles zebra, en los cuales se ha demostrado que la presencia de un campo magnético no impacta significativamente en el comportamiento de la larva veliger y post-veliger (Smythe et al., 1997).

La equivalencia de rpm a  $\text{cm s}^{-1}$  se calculó midiendo el tiempo que tardaba una pequeña boya en recorrer una distancia conocida en los cristalizadores ( $y = 0.0348x - 0.494$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $p < 0.01$ ). Las velocidades de corriente seleccionadas fueron  $0 \text{ cm s}^{-1}$ ,  $3.2 \text{ cm s}^{-1}$  y  $6.3 \text{ cm s}^{-1}$ , las cuales están dentro del rango de velocidad de corriente registrado en la bahía de Mazatlán (entre  $1.2$  y  $7.7 \text{ cm s}^{-1}$ , dependiendo del estado de la marea) (Cabrera, 1988).

Se utilizaron 20 cristalizadores con 10 larvas en cada uno, y se calculó el número promedio ( $\pm$  SE) de asentamientos a las 24, 48 y 72 h en cada tipo de sustrato utilizando un microscopio estereoscópico (SZ-ST OLYMPUS, Japón). Se consideró como un asentamiento al estado en el cual la larva se había adherido al sustrato para iniciar con la metamorfosis. No se consideraron aquellas larvas que se asentaron en la superficie del cristalizador.

#### **4.2.2. Experimentos de campo**

Durante el periodo de emisión larvaria de *H. caerulea* (mayo a octubre de 2004), se llevó a cabo un experimento en el campo similar al de laboratorio. Se utilizaron los mismos tipos de sustrato que en el laboratorio excepto la lufa con extracto de alga, debido a que en este experimento los sustratos fueron dejados en el mar por cinco meses, y durante este tiempo el extracto se pierde completamente por dilución (Engel y Pawlik, 2000). 15 sustratos de cada tipo se ataron individualmente sobre superficies artificiales (azulejos de cerámica de  $10 \times 10 \text{ cm}$ ) con hilo de nylon, los cuales fueron distribuidos en una malla de plástico, la cual a su vez estaba firmemente sujeta a una base de concreto ( $1.0 \times 0.6 \times 0.1 \text{ m}$ ).

Se utilizaron cuatro bases de concreto con 45 sustratos cada una, y se colocaron en el área de distribución de la asociación (3 m de profundidad) con una separación de 10 metros una de otra. Otras cuatro bases se colocaron en el límite del área de distribución a 6 m de profundidad. También se intentó hacer el mismo experimento a 1 m de profundidad, donde *J. adherens* vive en forma aislada, pero no fue posible debido al fuerte movimiento del agua durante el periodo del experimento. Después, cada 10 días durante tres meses se recuperaron cinco sustratos de cada tipo, los cuales, se introducían individualmente en recipientes de plástico. Posteriormente, en el laboratorio, se llevó a cabo una revisión meticulosa de cada sustrato bajo el microscopio estereoscópico para determinar el número de asentamientos.

**Análisis de datos.** Para probar la hipótesis de que el asentamiento de las larvas depende (1) del tipo de sustrato, (2) velocidad de corriente y (3) del tiempo, los factores se analizaron utilizando un análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas. Tipo de sustrato (cuatro niveles: frondas de *J. adherens*, lufa con extracto, lufa sin extracto, valvas de ostión) fue un factor fijado y velocidad de corriente (tres niveles: 0, 3.2 y 6.2 cm s<sup>-1</sup>) y tiempo (tres niveles: 24, 48, 72 horas) fueron factores seleccionados al azar. Se examinó la normalidad de los datos utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnow, y para examinar la homogeneidad de las varianzas se utilizó la prueba Fmax (Sokal y Rohlf, 1995). Los datos se transformaron con arcoseno para eliminar la heterogeneidad. Después del análisis de varianza, se hizo un análisis *a posteriori*, utilizando una prueba de comparaciones múltiples de medias (prueba de Student-Newman-Keuls, SNK).

### 4.3. Resultados

En los experimentos de laboratorio, se observó que las larvas de *H. caerulea* se asentaron en los cuatro tipos de sustrato (Fig. 4.1). Aunque, los tres factores analizados en estos experimentos (laboratorio) confirmaron que las larvas de *H.*

*caerulea* presentaron una mayor preferencia por asentarse en *J. adherens* ( $91.6 \pm 1.1$  % del total de asentamientos).

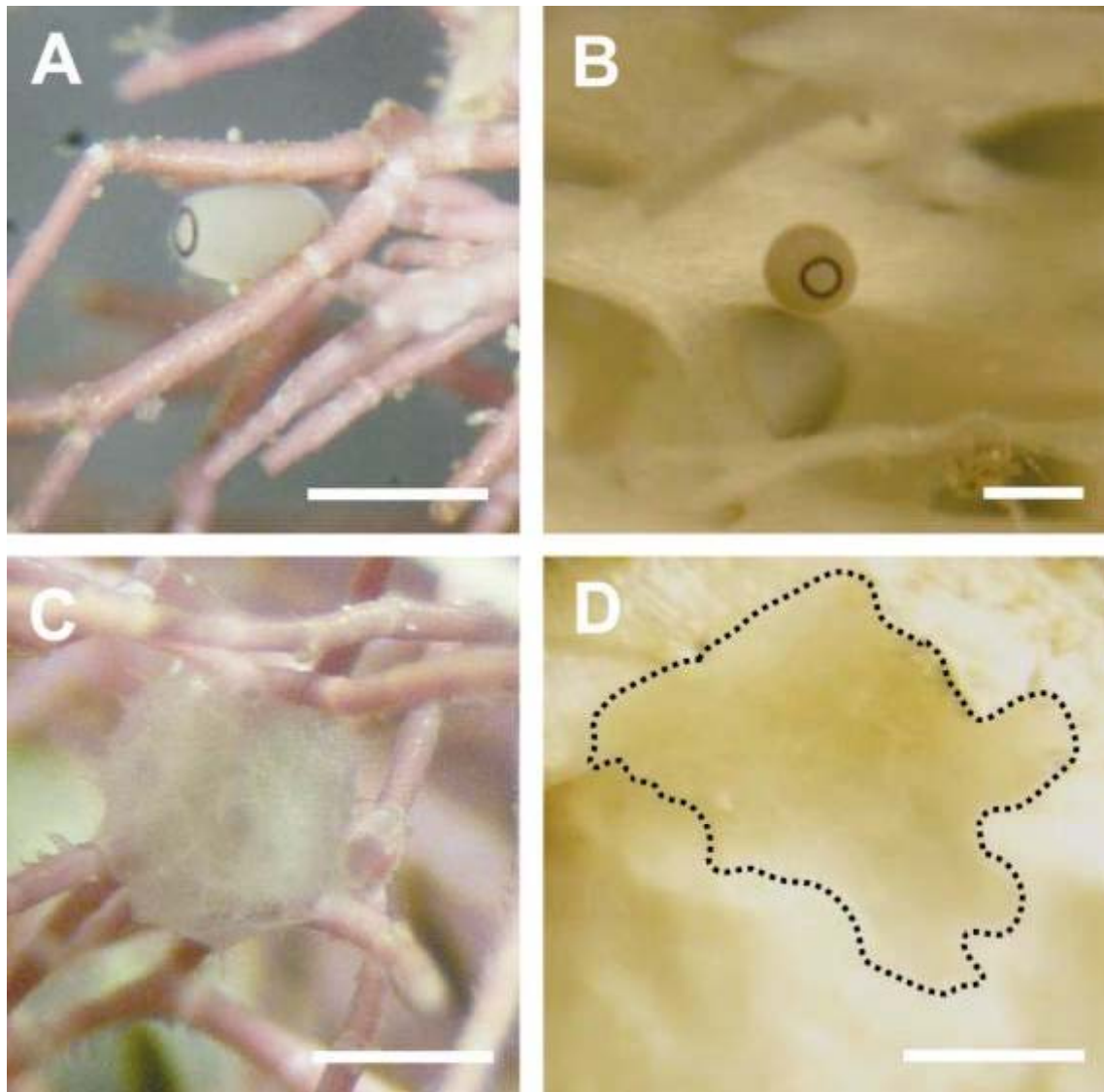


Fig. 4.1 A) Larvas de *H. caerulea* de 24 horas de edad en el proceso de asentamiento, en frondas de *J. adherens* y B) en lufa. C) Estadio postlarvario de *H. caerulea* de 72 horas de edad asentadas en frondas de *J. adherens*, D) El mismo estadio en una valva de ostión (línea punteada). Escala para A, C, D = 500  $\mu$ m; escala para B = 200  $\mu$ m. Imágenes tomadas en el Laboratorio de Ecología del Bentos, ICML, UNAM).

Factor 1 (sustrato): El porcentaje más alto de larvas se asentaron en las frondas de *J. adherens* (SNK,  $p < 0.01$ ) (Tabla 1). No se detectaron diferencias significativas en el número de asentamientos entre los otros sustratos.

Tabla 1. Resumen del análisis de varianza de tres vías con medidas repetidas para el número de asentamientos.

Fuente	df	MS	F	P
Velocidad de corriente	2	235	86.5	0.000
Sustrato	3	1347	495.6	0.000
Tiempo	2	29	52.7	0.000
Velocidad de corriente x Sustrato	6	169	62.3	0.000
Velocidad de corriente x Tiempo	4	2	3.3	0.01
Sustrato x Tiempo	6	20	35.4	0.000
Velocidad de corriente x Sustrato x Tiempo	12	1	2.1	0.013

Factor 2 (velocidad de corriente): Los resultados indicaron que los asentamientos en *J. adherens* se incrementaron cuando se incrementó la velocidad de corriente, pero ésta no tuvo un efecto significativo en el asentamiento larvario en el resto de los sustratos. Por ejemplo, el promedio total de asentamientos se incrementó de  $2.6 \pm 0.27$  larvas a  $0 \text{ cm s}^{-1}$  a  $10.3 \pm 0.45$  larvas a  $6.3 \text{ cm s}^{-1}$  (SNK,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4.2), indicando que una rápida velocidad de corriente induce a un rápido asentamiento de las larvas en *J. adherens*.

Factor 3 (tiempo): El número de asentamientos no varió significativamente a través del tiempo en los cristalizadores sin corriente (SNK,  $p > 0.05$ ). Sin embargo, cuando se aplicó corriente ( $3.2$  y  $6.3 \text{ cm s}^{-1}$ ) la mayoría de las larvas se asentaron en las primeras 24 horas después de su liberación (SNK,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4.2). Esta tendencia se observó solamente en *J. adherens*. En los otros sustratos el número de asentamientos no varió significativamente a través del tiempo.

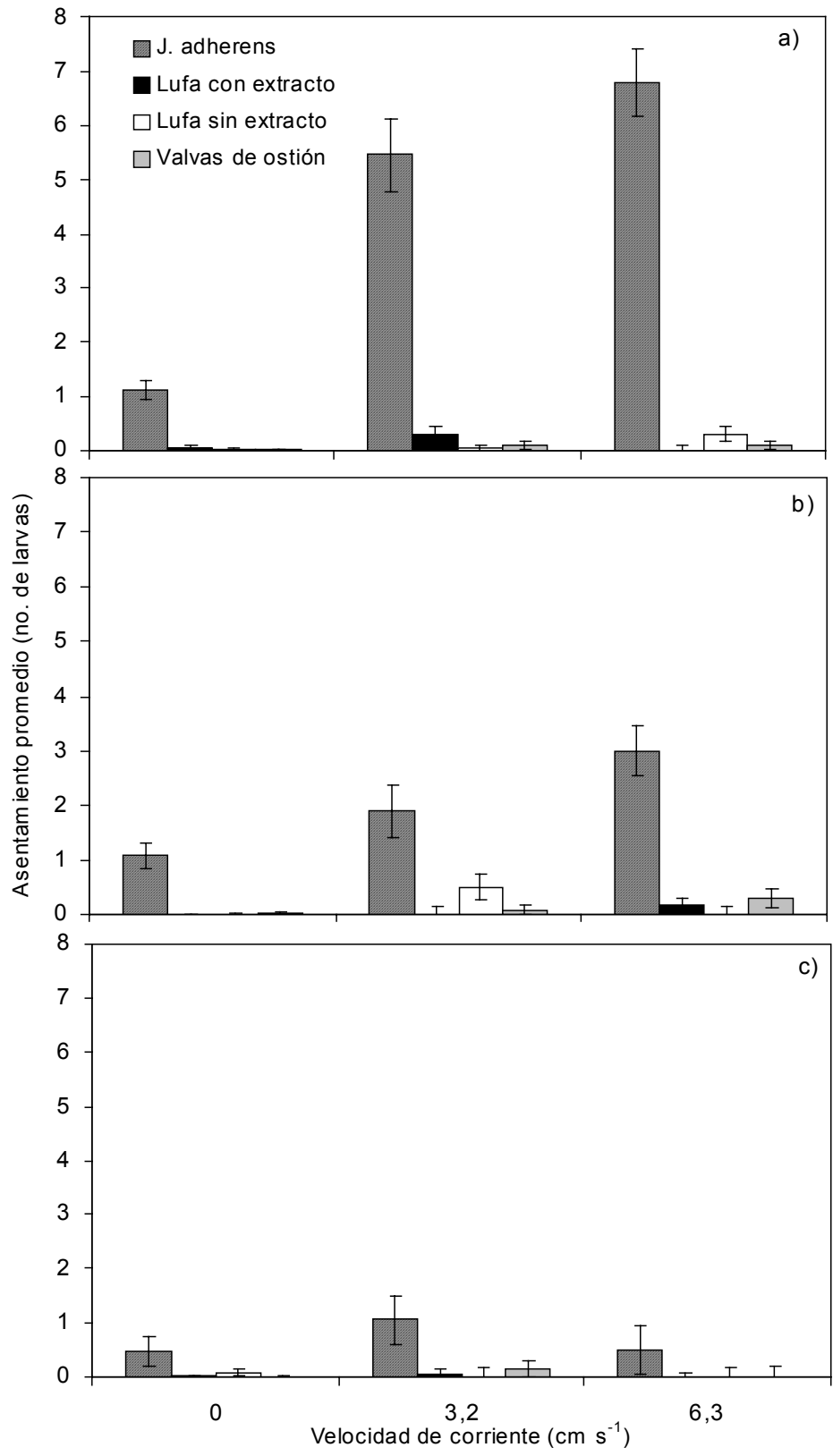


Fig. 4.2. Asentamiento promedio ( $\pm$  SE) de larvas en los diferentes sustratos utilizados a diferente velocidad de corriente y a través del tiempo; a) 24 h, b) 48 h y c) 72 h.

En los experimentos de campo, no se encontraron asentamientos de larvas de *H. caerulea* en ninguno de los sustratos durante todo el periodo de estudio. Sin embargo, después del primer mes se encontraron algunas pequeñas esponjas en los sustratos colocados a 3 m de profundidad. Las especies fueron *Callyspongia* sp. (tres asentamientos; uno en valvas de ostión y dos en la superficie del azulejo), *Mycale magnirhaphidifera* (un asentamiento en una valva de ostión) y esponjas calcáreas (tres asentamientos; uno en *J. adherens* y dos en lufa). Después de tres semanas de exposición en el campo, los sustratos colocados a 3 y 6 m de profundidad se recubrieron por una capa fina de sedimento y de algas verdes filamentosas (a 3 m de profundidad). Durante este periodo, las frondas de *J. adherens* se perdieron casi completamente, o comenzaron a desprenderse del sustrato al cual estaban adheridos (azulejo).

#### 4.4. Discusión

La localización de hospedero por las larvas de los invertebrados marinos que viven en simbiosis obligatorias, constituye un proceso crítico para su supervivencia y crecimiento (Pasternak et al., 2004).

Los resultados del presente estudio indicaron que las larvas de *H. caerulea* presentan una alta preferencia por asentarse en las frondas de *J. adherens* comparado con los otros sustratos (91.6 % del total de asentamientos), lo cual sugiere una alta especificidad de las larvas por su socio en esta relación simbiótica. Resultados similares se obtuvieron con las larvas de la esponja *Halichondria panicea* cuando vive en asociación con algas coralinas. Los experimentos de laboratorio mostraron que las larvas se asientan y metamorfosean más rápidamente en presencia de algas coralinas que en presencia de superficies de roca natural (56 % vs. 11 %) (Palumbi, 1985).

El mecanismo por el cual las larvas seleccionan un sustrato específico puede ser atribuido a una combinación de factores como el comportamiento activo de la larva y su respuesta a factores biológicos, químicos y físicos (Scheltema, 1986; Butman, 1987; Pawlik, 1992). Por ejemplo, las larvas del balano parasítico

*Heterosaccus dollfusi*, el cual es capaz de localizar activamente a su hospedero (el cangrejo *Charybdis longicollis*) mediante quimiotaxis (percepción de una señal química) y rheotaxis (nadar en contra de la corriente), y modificar su patrón de nado, dirección y velocidad (Pasternak et al., 2004). Las larvas planctónicas del poliqueto *Capitella sp.* también son capaces de seleccionar activamente un sedimento fangoso y rico en materia orgánica, mejor que un sedimento artificial (abiótico) y con bajo contenido de materia orgánica (Butman y Grassle, 1992). Las larvas de las esponjas también pueden responder a señales químicas (Sarà, 1984; Burke, 1986; Pawlik, 1992), a algunos factores físicos incluyendo a la luz (Maida et al., 1994; Maldonado y Young, 1996), y microrefugios físicos (Carleton y Samarco, 1987; Maldonado y Uriz, 1998). Sin embargo, el número de asentamientos registrados en la lufa con extracto de *J. adherens*, fue significativamente menor que en las frondas del alga, lo cual indica que las larvas de *H. caerulea* no utilizan un mecanismo de quimiorrecepción para localizar a su hospedero. Las larvas de *H. caerulea* probablemente seleccionaron a las frondas de *J. adherens* por el hecho de que esta ofrece un microrefugio sombreado, el cual puede incrementar la supervivencia de las post-larvas (Buss, 1979). Esto se apoya por el hecho de que las larvas de *H. caerulea* presentan fototaxismo negativo durante la fase larvaria (Maldonado y Young, 1996), y por lo general general, las larvas que poseen esta respuesta a la luz se asientan principalmente en lugares que ofrecen microrefugios y baja iluminación, como se ha documentado para las larvas de las esponjas *Crambe crambe* y *Scopalina lophyropoda* (Maldonado y Uriz, 1998).

Es importante notar, que a pesar de que el sustrato lufa puede ofrecer una multitud de microrefugios al igual que el alga, no fue seleccionado como superficie de asentamiento por las larvas. La posible razón que puede explicar estas diferencias, es debido a la diferente naturaleza de los dos sustratos (calcáreo vs. vegetal), y al diferente nivel de sombreado que ofrece el interior de la maraña de fibras de lufa las cuales no son tan opacas como las ramificaciones de *J. adherens*.

También es importante señalar que el asentamiento en *J. adherens* fue más rápido debido probablemente al estrés que se origina en las larvas cuando la velocidad de la corriente es mayor. De hecho, se han obtenido resultados



similares con larvas de poliquetos que viven en hábitats sujetos al fuerte oleaje como lo hacen los adultos (como se observa también en *H. caerulea*) (Butman, 1987).

El rápido asentamiento registrado con alta velocidad de corriente podría ser explicado por un asentamiento pasivo debido al movimiento circular en los cristalizadores, lo cual pudo concentrar a las larvas en la parte central y después quedar atrapadas por la estructura de *J. adherens*. Sin embargo, hay dos argumentos que están en contra de esta suposición: 1) Los sustratos estaban colocados en la periferia de los cristalizadores, por lo tanto la fuerza centrífuga no debió ser la causa del rápido asentamiento en *Jania*. 2) Si esta fuese la razón principal, las larvas debieron ser igualmente atrapadas por la maraña de lufa cuando se incrementa la turbulencia. En consecuencia, los resultados sugieren que la reducción del tiempo de nado libre en condiciones de flujo rápido puede ser una respuesta activa de las larvas de *H. caerulea* contra el incremento del movimiento agua. Este mismo comportamiento se ha documentado para las larvas del balano parásito *H. dollfusi* y del poliqueto *Capitella* sp. (Pasternak et al., 2004; Butman y Grassle, 1992).

En contraste con los experimentos de laboratorio, no se encontró ningún asentamiento de las larvas de *H. caerulea* en ninguno de los sustratos experimentales en el campo, a pesar de que otras especies de esponjas si se asentaron en estos. *J. adherens* fue incapaz de sobrevivir fuera de su típica área de distribución (resultados similares se obtuvieron en otros estudios que aun no han sido publicados), y la falta de reclutamiento en los sustratos experimentales durante el periodo de liberación larvaria sugiere, que las larvas son incapaces de sobrevivir en un sustrato diferente a *J. adherens*. De esta manera, los experimentos de campo indicaron que el reclutamiento por vía sexual en el área donde vive la asociación no es posible debido a la alta especificidad de las larvas por asentarse en un sustrato que vive fuera del intervalo de distribución de la asociación. Esto también es apoyado por el hecho de que otras algas coralinas como *Amphiroa* sp. o el alga roja *Gelidiopsis* sp. que viven en el mismo hábitat donde se encuentra la asociación, se han encontrado también en asociación con *H. caerulea* aunque muy esporádicamente (Carballo y Avila, 2004).

Estas conclusiones son muy importantes para entender la dinámica poblacional de estas asociaciones debido a que éstas necesitan ser reconstituidas después de la reproducción sexual. Una posibilidad podría ser que las larvas se asienten en *J. adherens* de la zona intermareal. Esta hipótesis podría parecer poco probable, pero se apoya por el hecho de que esporádicamente se han encontrado juveniles de la esponja libre o en asociación con el alga en pequeñas pozas de marea (datos no publicados) (Fig. 4.3). Esta alga tiene la capacidad de reproducirse por fragmentación (Woelkerling, 1996) (Fig. 4.4), y algunos de esos fragmentos podrían tener adheridos juveniles de la esponja, los cuales podrían derivar hacia el área donde vive la asociación.



Fig. 4.3. Especimen de *H. caerulea* en forma aislada o aposimbiótica, encontrado debajo de una roca en una poza de la zona intermareal frente a la zona de estudio. Escala = 1 cm.

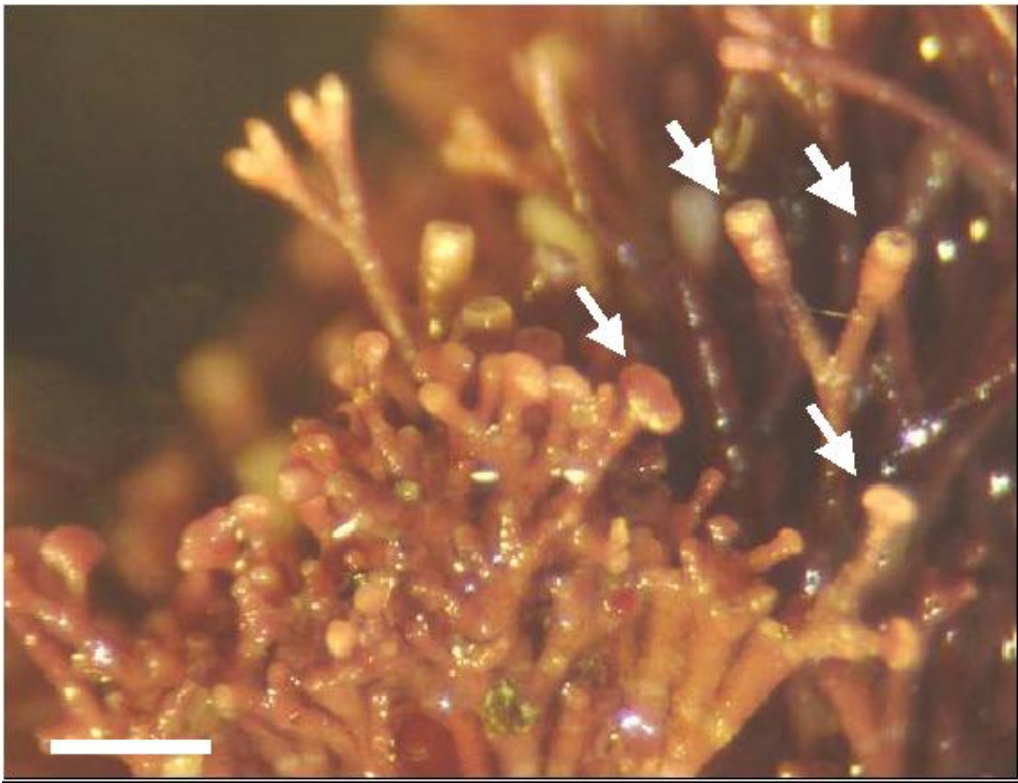


Fig. 4.4. *J. adherens* de la zona intermareal. Las flechas gruesas indican los conceptáculos axiales para la reproducción sexual, y las flechas delgadas indican los discos de fijación utilizados para la propagación asexual. Escala = 1 mm.

Por otro lado, los experimentos de campo también fueron importantes para apoyar una de nuestras hipótesis iniciales de que la población de esta asociación en la bahía de Mazatlán utiliza la fragmentación como el principal mecanismo de reclutamiento (Fig. 6.4) (Ávila y Carballo, 2004). Incluso, el reclutamiento por vía sexual también se ve favorecido por la fragmentación, ya que durante el periodo de reproducción sexual de la esponja, se han encontrado cámaras que contienen embriones y larvas en fragmentos sueltos de la asociación, como se ha documentado en fragmentos de *Scopalina lophyropoda* (Maldonado y Uriz, 1999).

En resumen, en este estudio se utilizaron larvas de *H. caerulea* con el objetivo de demostrar que la simbiosis con el alga calcárea *J. adherens* en el área de estudio es el resultado de la selección de hábitat por parte las larvas. Aunque el hecho de asentarse selectivamente en un hábitat disponible puede ser ventajoso para la supervivencia de las especies, la evidencia actual de su importancia es en muchos casos indirecta (Carballo, 2000). En nuestro caso, los experimentos de

laboratorio indicaron que las larvas tienen la capacidad de seleccionar el hábitat que es más apropiado para el asentamiento. Algunos de aspectos más severos del ambiente físico en la zona donde vive la asociación son la turbulencia del agua, la abrasión y la deposición de sedimento ([Carballo et al., 2002](#)). Estos resultados son consistentes con nuestra hipótesis preliminar, la cual sugiere que esta alga ofrece un sustrato seguro para la supervivencia de las larvas en este ambiente altamente hidrodinámico, donde la esponja no es capaz de vivir en forma aislada ([Ávila y Carballo, 2004](#); [Carballo y Ávila, 2004](#)).

# CAPÍTULO 5: PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA ASOCIACIÓN INDUCIDA MEDIANTE EXPERIMENTOS DE TRASPLANTES

## 5.1. Introducción

La habilidad de un organismo para responder apropiadamente a cambios espacio-temporales en el ambiente puede explicar los patrones en la distribución local, global y temporal de una especie (Palumbi, 1984, 1986; Woodin, 1991; Maldonado y Young, 1996). Esta habilidad de ajustar la fisiología y/o morfología en respuesta a cambios en las condiciones ambientales se denomina plasticidad fenotípica (Meroz et al., 2001), la cual se expresa a diferentes niveles de organización, desde el nivel molecular y fisiológico, hasta poblacional implicando cambios en la morfología y formas de crecimiento del organismo.

Las esponjas han mostrado ser capaces de adaptarse a un ambiente variable por medio de constantes procesos de remodelación de su esqueleto (Palumbi, 1984, 1986; Barthel, 1989; Kaandorp, 1999; Hill y Hill, 2002), y de su morfología (principalmente la forma del cuerpo y del sistema acuífero) (Bell et al., 2002; McDonald et al., 2002), siendo la topografía del fondo, la sedimentación y el régimen de hidrodinamismo fuentes determinantes de la distribución y morfología de las mismas (Vogel, 1981; Palumbi, 1984; Carballo et al., 1996; Bell y Barnes, 2000).

Para las macrófitas bentónicas, la luz ha sido considerada como el factor ambiental dominante en su patrón de distribución en profundidad capaz de inducir una gran variedad de ajustes estructurales y funcionales (Ramus et al., 1976a; Lüning, 1981; Raven, 1986). La respuesta fotoaclimatativa generalmente incluye: (1) cambios en la estructura de la membrana fotosintética (Ramus et al., 1976b; Anderson y Barrett, 1986; Falkowski y Raven, 1997), y (2) cambios en el grado de solapamiento o “empaquetamiento” de los pigmentos fotosintéticos tanto en el tejido como en el dosel según el sistema de ramificación o patrón de distribución del tejido fotosintético en el dosel (Björkman, 1981; Hay, 1986; Raven, 1986; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005).

En la bahía de Mazatlán (Pacífico, mexicano) se encuentra una asociación simbiótica muy particular, entre una esponja (*H. caerulea*) y una macroalga roja calcárea (*J. adherens*), constituyendo uno de los organismos más importantes en términos de permanencia, distribución, abundancia y biomasa de la bahía en comparación con las demás especies de esponjas. La asociación esponja-macroalga habita ecosistemas rocosos entre 2 y 5 m de profundidad, formando organismos con una entidad bien definida y estable (Ávila, 2002; Wilson, 2002; Nava, 2004). Las formas no simbióticas tanto del alga como de la esponja rara vez se encuentran viviendo en profundidad en la bahía. A través de estudios preliminares, se determinó que la forma aislada de *J. adherens* se distribuye exclusivamente en la zona intermareal, apareciendo invariablemente asociada con la esponja *H. caerulea* a mayor profundidad (Ávila, 2002). El conocimiento de los ajustes morfológicos y fisiológicos que utiliza esta asociación para adecuarse a las condiciones locales y su variación espacio-temporal, es vital para entender la naturaleza de esta relación simbiótica y sus límites, así como su posible papel en el ecosistema costero de la bahía de Mazatlán. Existen varias hipótesis que pueden explicar esta limitada distribución batimétrica, dependiendo de que sea la esponja o el alga la especie que favorezca o que limite el crecimiento de la asociación. Las hipótesis asociadas a la esponja incluyen, además del efecto del hidrodinamismo y de la sedimentación, aspectos relacionados con la capacidad de dispersión larvaria, reclutamiento, asentamiento, supervivencia de los asentamientos, selección apropiada de hábitat, disponibilidad de sustrato para el asentamiento y mortalidad de los adultos, etc. Las hipótesis asociadas al alga están dominadas por el efecto de la luz y la disponibilidad de nutrientes sobre su crecimiento, además de posibles efectos del hidrodinamismo, sedimentación y disponibilidad de sustrato.

En este capítulo se examinan los cambios morfológicos experimentados por especímenes de la asociación trasplantados desde la zona de mayor abundancia (3 m) hasta profundidades fuera de su rango normal de distribución (1 y 5 m). Realizando un experimento de trasplantes, ha sido posible examinar la plasticidad fenotípica de la asociación y el papel del alga y de la esponja en el control de esta



variación, asociada a factores ambientales, como la disponibilidad de luz, la tasa de sedimentación y el hidrodinamismo.

En esta investigación se examina, por primera vez, la variación de la morfología de una esponja y de una macroalga que viven en asociación simbiótica a lo largo de un gradiente ambiental.

## **5.2. Material y métodos**

### **5.2.1. Experimentos de trasplantes**

Se llevó a cabo un experimento de trasplantes de ejemplares de la asociación desde la profundidad de máxima abundancia (3 m) hasta sus límites de distribución batimétrica (1 y 5 m) (ver apartado 1.5.1.), con el objetivo de analizar la variación morfológica de ambos componentes de la asociación (esponja y alga) en un gradiente ambiental. Este experimento se realizó de marzo a junio de 2003, debido a que en estudios previos se había observado que este periodo constituía una etapa de crecimiento en la asociación ([Ávila, 2002](#)). En marzo de 2003, se recolectaron, al azar, 45 ejemplares adultos con un volumen de 104 a 112 cm<sup>3</sup>. Cada espécimen se fijó con bridas de plástico a un sustrato artificial (parte rugosa de azulejos de 15 x 15 cm) marcado y colocado, aleatoriamente, en grupos de cinco sobre soportes de hormigón (0.8 x 0.6 x 0.10 m), previamente fondeados a 3 m (Fig. 5.1). Posteriormente, después de esperar a que los ejemplares se hubieran adherido al sustrato (una semana), se trasladaron quince ejemplares a una profundidad ubicada por encima de su límite de distribución, a 1 m de profundidad (Tratamiento 1). Otros 15 ejemplares se dejaron como control de trasplante en la zona donde se ha registrado la mayor abundancia (3 m de profundidad) (Control), y otro grupo de 15 ejemplares se trasladaron a una profundidad que estuviera por debajo de sus límites de distribución en profundidad (5 m) (Tratamiento 2). Se utilizaron tres réplicas para cada tratamiento, las cuales tenían una separación de 10 m. Todos los ejemplares estuvieron sometidos, previamente, a las mismas condiciones experimentales provocadas por la recolección, la fijación sobre el sustrato y el transporte, y los ejemplares que se dejaron a 3 m fueron transportados debajo del agua a lo largo de la misma distancia

a la que fueron trasladados los ejemplares a 1 y 5 m de profundidad. El experimento duró un total de 103 días.

En forma paralela a este estudio, se llevó a cabo un experimento donde se colocaron ejemplares de la asociación dentro de jaulas para investigar el posible efecto de la depredación por peces (Camacho-Cruz, 2004). Este experimento consistió en colocar en cada profundidad (1, 3 y 5 m) dos grupos de cinco especímenes de la asociación dentro de jaulas (100 x 20 x 20 cm), las cuales estaban cubiertas con malla de plástico con una abertura de 1.5 cm y estaban atadas a bases de concreto (0.8 x 0.6 x 0.10 m) (Fig. 5.1).

### **Trasplante de *J. adherens***

Con el objetivo de comparar la respuesta fotoaclimatativa de la morfología y fisiología de *J. adherens* viviendo tanto en simbiosis con la esponja como en forma aislada, se llevó a cabo, simultáneamente (marzo de 2003), un trasplante de individuos de *J. adherens* a las mismas profundidades a las que se habían colocado los organismos de la asociación (1, 3 y 5 m). Como durante la fase de preparación del experimento (enero-febrero de 2003), no se encontraron ejemplares de *J. adherens* viviendo en la zona intermareal, los ejemplares de alga que se utilizaron para los trasplantes, se obtuvieron de una población mantenida en los estanques experimentales de la Unidad Académica Mazatlán durante dos meses (enero y febrero de 2003) en condiciones de iluminación similares a 4 m de profundidad de la bahía de Mazatlán en marzo de 2003 (15% de Es). Posteriormente, 30 días antes de realizar el trasplante, se ataron 15 individuos de alga a superficies artificiales (azulejos de cerámica de 15 x 15 cm), por el lado rugoso con hilo de nylon y se mantuvieron en el estanque con flujo constante. Una vez que se encontraban adheridos al sustrato, se trasladaron cuidadosamente hacia el área de estudio tres grupos de cinco individuos, los cuales se colocaron a un lado de los ejemplares de la asociación que se encontraban en el interior de las jaulas (Fig. 5.1) bajo las mismas condiciones ambientales (1, 3 y 5 m de profundidad).



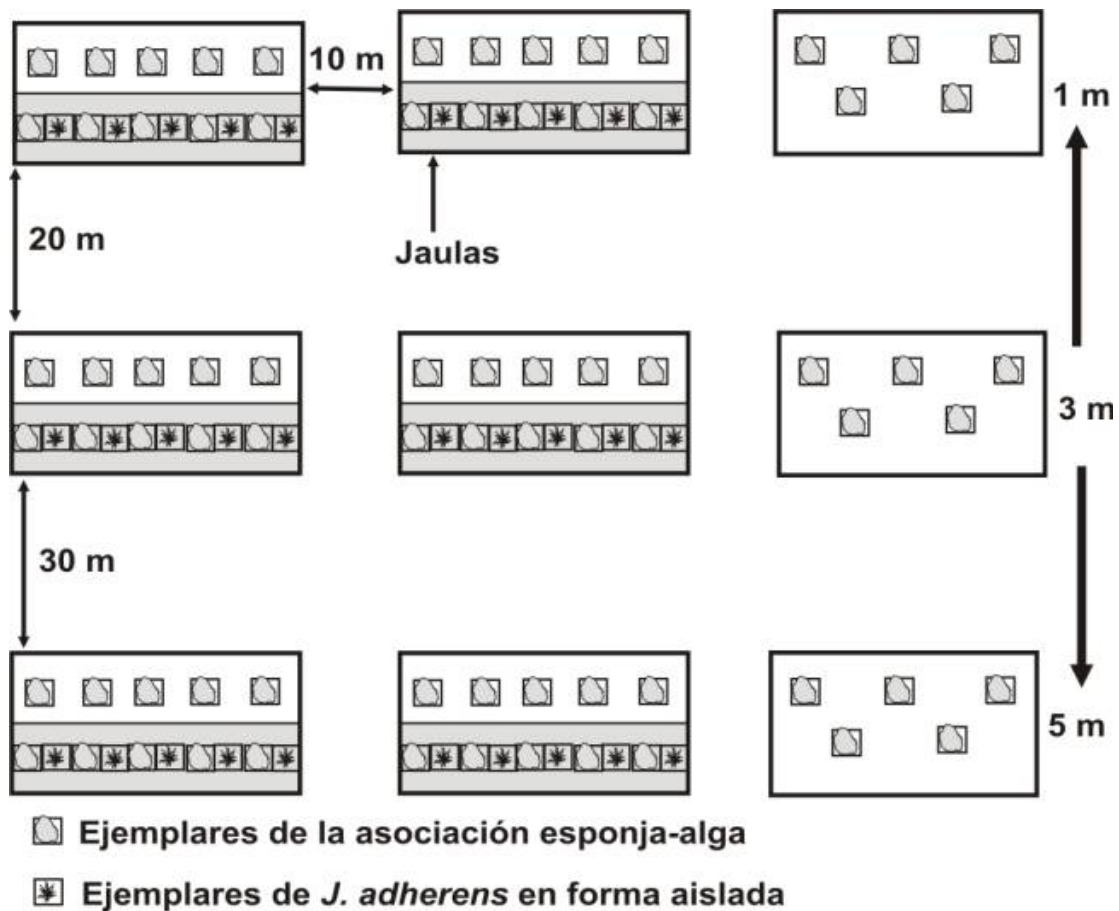


Fig. 5.1. Esquema del diseño experimental. Trasplante de ejemplares de la asociación y de *J. adherens* en forma aislada en un gradiente batimétrico.

### 5.2.2. Variabilidad morfológica en la asociación

Los parámetros morfológicos que se midieron al finalizar el experimento de trasplantes fueron área de cobertura ( $\text{cm}^2$ ) y altura promedio (cm) de los ejemplares de la asociación. En la esponja, se midió la densidad de ósculos ( $\text{ósculos dm}^{-2}$ ), diámetro de los ósculos (cm), densidad (proyecciones  $\text{dm}^{-2}$ ) y longitud (cm) de proyecciones de crecimiento y longitud y grosor de las oxas ( $\mu\text{m}$ ). Las medidas se realizaron *in situ* mediante buceo autónomo con cinta métrica y vernier en todos los ejemplares que sobrevivieron hasta el final del experimento. Las mediciones de las espículas se hicieron en el laboratorio utilizando un microscopio óptico (marca Olympus CH30). También se tomaron fotografías, *in situ* (con una cámara acuática, marca GOKO FR-350, Japón), de todos los ejemplares de la asociación a los 15 días de haber iniciado los trasplantes y de los

que sobrevivieron hasta el final del experimento (103 días), con la finalidad de poder ilustrar alguna variación morfológica registrada en los especímenes de la asociación a diferente profundidad.

En *J. adherens*, se determinó la altura promedio (cm) cuando está en la asociación y cuando crece en forma aislada en la zona intermareal.

#### **5.2.2.1. Determinación de la concentración de los elementos esqueléticos y de la proporción alga-esponja en la asociación**

En los organismos de la asociación trasplantados a distinta profundidad se examinó la variación en la concentración de los elementos esqueléticos ( $\text{CaCO}_3$  = alga y sílice = esponja) y de materia orgánica, así como la proporción de alga y esponja.

La proporción alga/esponja se estimó, indirectamente, calculando la proporción de carbonato cálcico con respecto al contenido de sílice en la asociación. La proporción de carbonato cálcico se empleó como estimador de la biomasa del alga calcárea (*J. adherens*) y, la proporción de sílice como un estimador de la biomasa de la esponja (*H. caerulea*). Para ello, se extrajeron cinco submuestras de diferentes puntos de cada ejemplar con un nucleador de acero de 6 mm de diámetro y 20 cm de largo en posición vertical para obtener una muestra representativa desde la parte superior hasta la base del ejemplar. El muestreo se llevó a cabo en todos los ejemplares antes de iniciarse el trasplante (marzo de 2003) y, posteriormente, cada mes hasta el final del experimento de trasplantes (junio de 2003).

Una vez extraídas las muestras, se midió el volumen por desplazamiento volumétrico (ml). Posteriormente, se lavaron con agua destilada para eliminar la sal y se secaron a 100°C en una estufa durante 24 h para determinar el peso seco (Trautman et al., 2000). Para calcular la proporción de materia orgánica e inorgánica, la muestra se calcinó en un horno mufla durante 24 h a 500-550°C (Barthel, 1995; Reincke y Barthel, 1997). Las cenizas representan la fracción inorgánica y se usa comúnmente para describir la cantidad de sílice en la esponja, o de carbonato del alga. En este caso, las cenizas representan la suma de los dos

componentes: sílice y carbonato cálcico, por lo que posteriormente los carbonatos fueron eliminados por ignición manteniendo durante 24 h las muestras a una temperatura entre 900 y 1000 °C. Para comprobar la completa ignición de los carbonatos, se utilizó ácido nítrico (70 %). Una vez conocidos el peso (g) de la sílice y del carbonato se pudo estimar el contenido por unidad de volumen (ml) en la asociación.

También se determinó el contenido orgánico e inorgánico de ejemplares de *J. adherens* aislada recolectada de la zona intermareal y también en trozos de *H. caerulea* que estaban libres del alga, siguiendo el mismo procedimiento.

### **5.2.3. Variabilidad morfológica y fisiológica en *J. adherens* en la forma aislada y asociada con *H. caerulea***

#### **5.2.3.1. Determinación del contenido de pigmentos**

Se obtuvieron muestras de los ejemplares de la asociación y de *J. adherens* que habían permanecido transplantados en tres ambientes diferentes (1, 3 y 5 m de profundidad). En estas muestras se determinó el contenido en pigmentos y su grado de empaquetamiento, según la variabilidad morfológica de la asociación o de la forma aislada. Primeramente, se registró el volumen ( $\text{cm}^3$ ) de cada muestra, y se depositaron en tubos de ensayo con 3 ml de acetona al 90%. Posteriormente, las muestras fueron incubadas en refrigeración y protegidas de la luz para llevar a cabo la extracción de los pigmentos. La extracción se realizó manualmente triturando las muestras en un homogenizador de tejidos seguido por una incubación de 24 h de refrigeración. Al cabo de este tiempo, las muestras se centrifugaron a 2,000 rpm durante cinco minutos, y se determinó el contenido de clorofila *a* espectrofotométricamente, según las ecuaciones de [Jeffrey y Humphrey \(1975\)](#). Posteriormente, se calculó la concentración promedio de clorofila *a* por unidad de volumen ( $\mu\text{g chl a cm}^{-3}$ ).

Para estimar la concentración de clorofila *a* en el tejido de *J. adherens* ( $\mu\text{g Cl a g CaCO}_3^{-1}$ ), se dividió el parámetro anterior ( $\mu\text{g chl a cm}^{-3}$ ) por la concentración de carbonato de calcio por unidad de volumen ( $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ). Este parámetro es

además, un descriptor de la concentración de la masa del alga en la asociación por unidad de volumen, por lo que puede ser utilizado como un descriptor del dosel de *J. adherens*. El examen de la variación de la concentración de clorofila a por unidad de volumen, pero, sobre todo, por unidad de área de cobertura del organismo (tanto para la forma aislada como para la forma asociada a la esponja) nos ofrece información sobre la variabilidad del grado de empaquetamiento de los pigmentos en el dosel de *J. adherens* en las distintas morfologías desarrolladas por la asociación esponja-alga.

### **5.2.3.2. Determinación de la absorptancia**

Para determinar si los cambios morfológicos de la estructura de los especímenes de la asociación trasplantados a distinta profundidad (1, 3 y 5 m) durante 103 días, pudieran estar asociados a algún cambio funcional en las propiedades de absorción de luz de la asociación, se estimó la absorptancia (fracción de luz incidente absorbida por la estructura de los ejemplares).

La absorptancia es la fracción de luz no transmitida y no reflejada ( $A = 1 - T - R$ ), donde; A, es la absorptancia (fracción de luz incidente absorbida por el cuerpo del ejemplar), T, es la transmitancia (fracción de la luz incidente transmitida) y R, es la reflectancia (fracción de la luz incidente que se refleja). Su estima se puede realizar en modo de transmisión a partir de las determinaciones espectrofotométricas que asumen que la reflectancia es igual en la muestra y en el blanco y, por tanto:  $A = 1 - T$ . O a partir de medidas de reflectancia y asumiendo que es una estructura opaca y, por tanto, toda la luz que penetra en la estructura acaba siendo absorbida ( $T = 0$ ) y, por tanto  $A = 1 - R$ . En este estudio se utilizaron las dos metodologías. Todos los análisis espectroscópicos se efectuaron en el laboratorio de Fotobiología de la Unidad Académica Puerto Morelos; para esto, los ejemplares se trasladaron refrigerados hasta el momento de su análisis.

(1) Los espectros de absorción de luz en el modo de transmisión (Absorbancia, D) se determinaron sobre muestras de ejemplares de la asociación alga/esponja y de *J. adherens* aislada, recolectados en la bahía de Mazatlán (de 2 y 4 m de profundidad y de la zona intermareal respectivamente) en enero del 2003, y en ejemplares de la asociación tras haber estado fotoaclimatados experimentalmente

a tres profundidades (1, 3 y 5 m) durante 71 días (mayo 2003). Se determinó la absorbancia o densidad óptica (D) de trozos de la asociación de diferente grosor, entre 750 y 400 nm a intervalos de 1 nm utilizando un espectrofotómetro AMINCO DW2 (USA) controlado por un sistema de colección de datos OLIS (USA). Se empleó la técnica del 'Opal glass' desarrollada por [Shibata \(1959\)](#) para hojas intactas de plantas terrestres. Las muestras se colocaron en cubetas de 3 ml y 1 cm de lado con agua de mar filtrada. Como referencia (blanco), se utilizaron trozos de la asociación o de *J. adherens* del mismo grosor blanqueados (sin pigmentos) con cloro al 20 %. La absorbancia está relacionada con la absorptancia según la transformación:

$$A = 1 - 10^{-D} \text{ (Kirk, 1994)}$$

(2) Los espectros de reflectancia se determinaron con un espectrómetro (Spectra Pro 300i, Acton research, USA) entre 400 y 700 nm con una resolución de 1 nm. La muestra es iluminada de forma homogénea y con un ángulo de 45° con una lámpara incandescente (flujo incidente), situada a una altura de 25-30 cm de esta. La luz reflejada por la superficie del organismo se colectó por medio de una fibra óptica de 2 mm de diámetro, conectada al espectrómetro, la cual se situó con un ángulo de 45° sobre la superficie iluminada. Como referencia, el espectro de la lámpara se midió sobre una superficie blanca de sulfato de bario, la cual se utiliza comúnmente para recubrir las esferas integradoras por tener una reflectancia de 0.99 a todas las longitudes de onda, entre 350 - 2000 nm.

#### **5.2.3.3. Determinación de la eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm) y efectiva ( $\Delta F/Fm'$ ) de *J. adherens***

Debido a que la morfología de *J. adherens*, se caracteriza por talos muy delgados y de similar grosor que varían en su superposición según el patrón de ramificación del organismo, se necesitaba realizar un estudio previo para examinar la comparabilidad entre muestras de la medida de la señal de fluorescencia de la clorofila *a*, ya que ésta es dependiente de la cantidad de pigmento presente en la sección examinada.

Mediante ensayos preliminares, antes de iniciar el experimento de trasplantes, se evaluó la variación de la señal de fluorescencia de *J. adherens* entre diferentes

morfologías (en su forma aislada procedente del intermareal y en asociación con la esponja recolectados a 2 y 4 m en la bahía de Mazatlán) y en una misma morfología en distintas posiciones de un mismo ejemplar (Fig. 5.2). Las medidas de la eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) obtenidas a través de la señal de fluorescencia, se realizaron con un fluorómetro sumergible de Pulso de Amplitud Modulada (PAM) (diving PAM, Walz, Alemania). Asimismo, se examinó la variabilidad en la señal de fluorescencia de la asociación esponja-alga. Los ejemplares que se recolectaron para las pruebas, se colocaron en un estanque de concreto en las instalaciones del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (Unidad Académica Mazatlán), cubierto con malla sombreadora para simular las condiciones de luz en el medio natural, y con flujo constante de agua.

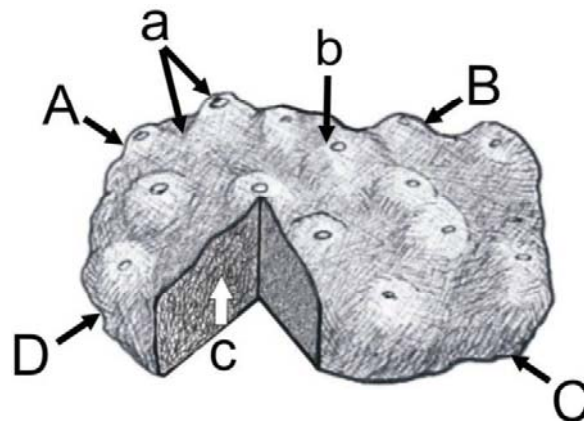
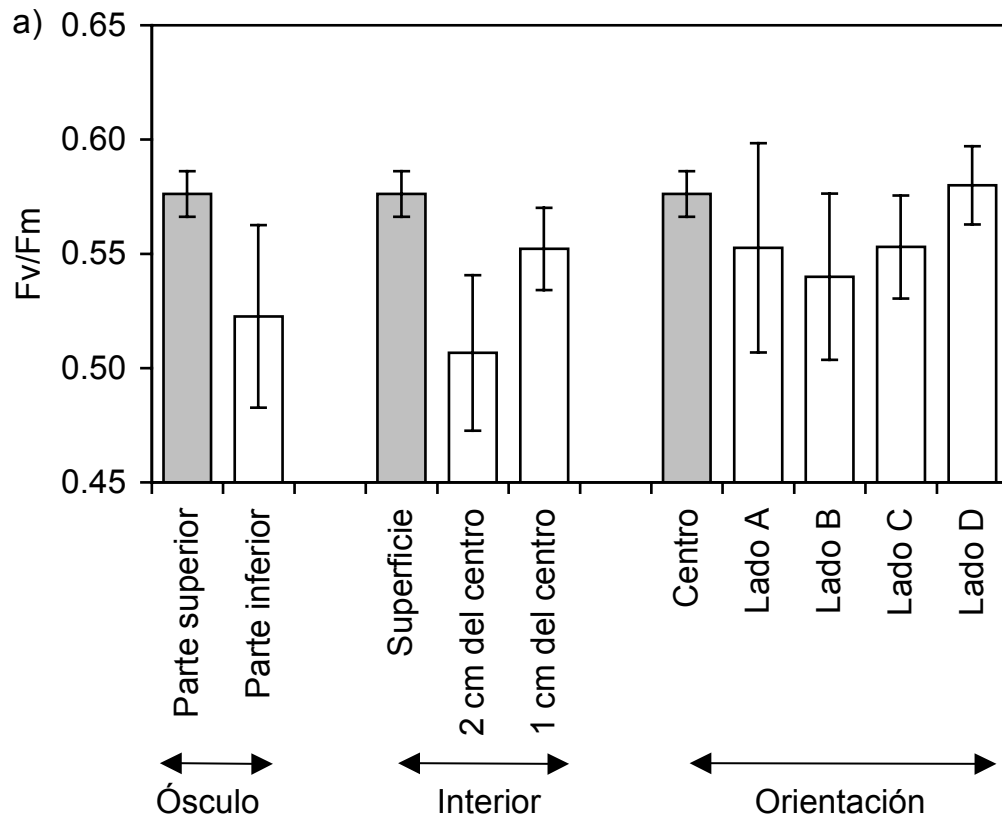


Fig. 5.2. Zonas donde se llevaron a cabo mediciones de la señal de fluorescencia en ejemplares de la asociación recolectados del medio natural. a) posición en el ósculo: parte superior o inferior de los ósculos, b) orientación: parte superior central o laterales (lado A, B, C ó D) y c) parte interna de los organismos.

Los resultados indicaron que había una fuerte variabilidad en la señal de fluorescencia dentro de un mismo ejemplar asociado a la orientación (zona superior o laterales) y a la superficie del organismo, entre las partes elevadas de los ósculos y la zona plana entre ósculos, tanto en la eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) como en la magnitud de la señal ( $F_o$ ) (Fig. 5.3 a y b). También se encontró una variación significativa de la señal desde la superficie hacia el centro del organismo (Fig. 5.3 a y b), indicando que el alga no muestra signos de mortalidad hacia las zonas más internas de la asociación. A través de este análisis

preliminar se eligió limitar las medidas fisiológicas del alga a la parte superior central y, dentro de ésta, a la parte superior de los ósculos, la cual ofrecía una suficiente señal de fluorescencia con la menor variabilidad dentro de un mismo ejemplar y máximos valores de  $F_v/F_m$  (Fig. 5.3 a).



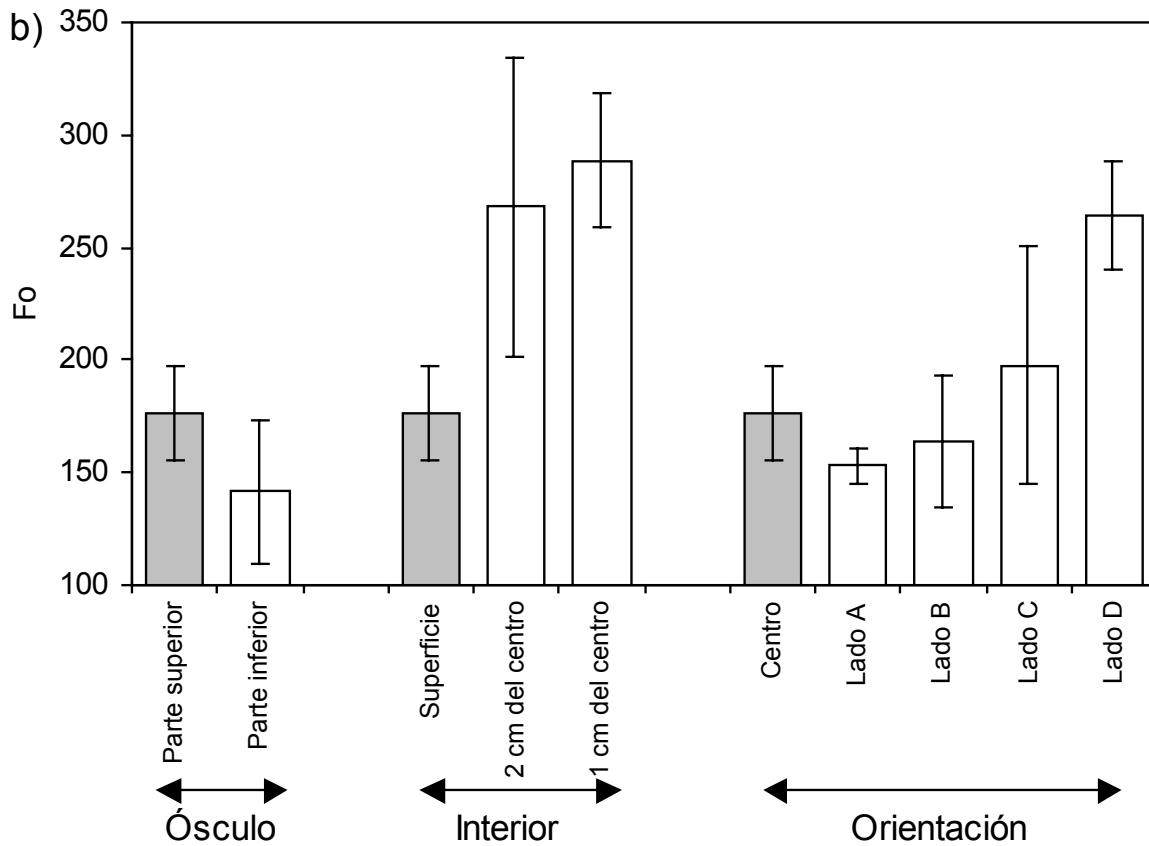


Fig. 5.3. a) Variación de la eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) y, b) Variación de la fluorescencia inicial ( $F_o$ ) en distintas zonas de la asociación esponja/alga (parte superior e inferior de los ósculos, distancia en profundidad a la superficie y orientación). Los ejemplares fueron recolectados a 2 m de profundidad.

Aunado a la variabilidad que se registra dentro de un mismo organismo en la señal de fluorescencia y en la eficiencia fotoquímica máxima, también se detectó una variabilidad significativa entre ejemplares de la asociación procedentes de distinta profundidad (Fig. 5.4). Con los mismos ejemplares (2 y 4 m de profundidad), se realizó también un examen previo de la variabilidad diurna de la eficiencia fotoquímica efectiva ( $\Delta F/F_m'$ ). Este examen detectó una variabilidad a lo largo de un ciclo diurno con valores máximos a las primeras horas de la mañana (8: 00 a.m), después se presenta un descenso de  $\Delta F/F_m'$  asociado a un aumento de la irradiancia hacia el medio día y posteriormente se registra un periodo de recuperación durante la tarde de los valores máximos del día (17: 00 p.m) (Fig. 5.5). Mediante este estudio, se estableció el momento ideal para hacer los



muestreos en el campo para obtener el valor máximo y mínimo de la eficiencia fotoquímica.

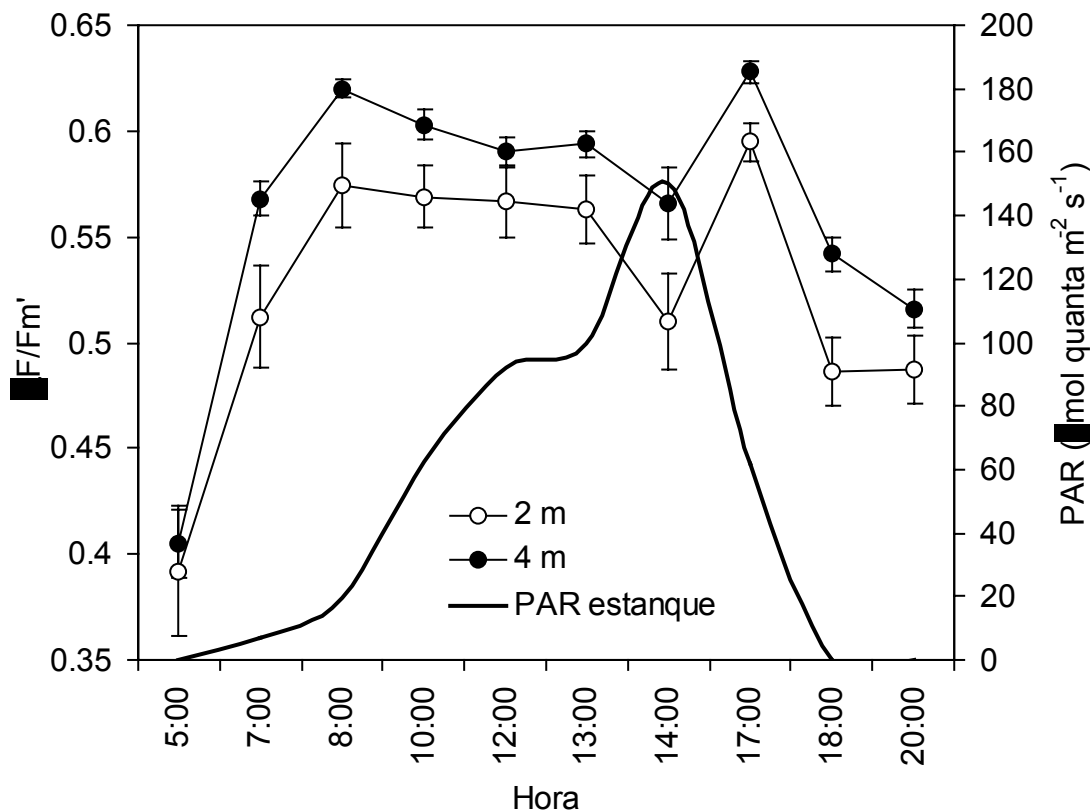


Fig. 5.4. Prueba inicial de variación diurna de  $\Delta F/Fm'$  en ejemplares de la asociación recolectados de 2 y 4 m de profundidad.

Posteriormente, se determinó la curva ERT–Irradiancia estimada como la variación de la tasa de transporte de electrones ETR ( $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con la finalidad de establecer si se detectaban diferencias en la actividad fotosintética entre los organismos aclimatados a diferentes condiciones de luz, asociadas a diferencias en la respuesta fotoaclimatativa del alga. Los resultados nos indicaron que los ejemplares de la asociación alga-esponja recolectados a 4 m de profundidad, alcanzan tasas de transporte de electrones mayores a menores irradiancias ( $E = 18 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que los ejemplares recolectados en un ambiente de mayor iluminación (2 m) (Fig. 5.5). Esta es la respuesta fotoaclimatativa esperable del alga al disminuir la disponibilidad de luz en un gradiente batimétrico.

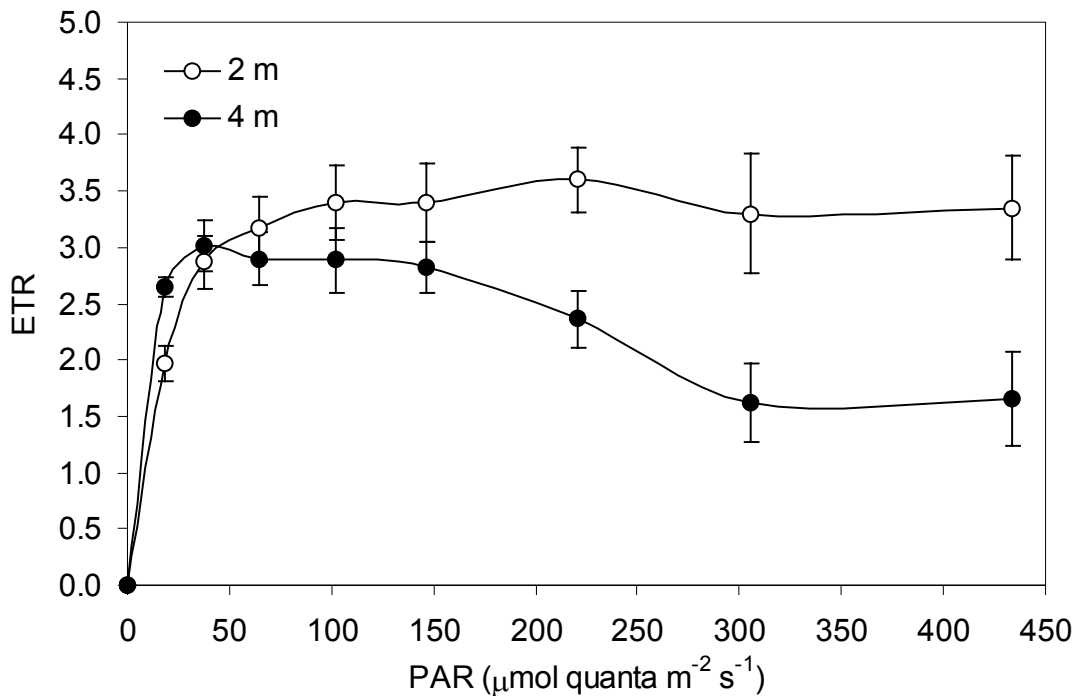


Fig. 5.5. Curva ETR vs. irradiancia determinada en ejemplares de la asociación recolectados de 2 y 4 m de profundidad en enero de 2003.

Mediante estos ensayos previos, se describió el patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  durante un ciclo diurno (ver capítulos 5.2.3.4 y 5.2.3.5), se estableció la hora de realizar el muestreo en el campo en las posteriores determinaciones *in situ* de  $Q_{max}$ . Se detectaron, además, algunos problemas de heterogeneidad en la iluminación dentro del área de los estanques de experimentación, debido a la sombra de las paredes de los estanques. Este tipo de observaciones, nos permitió mejorar las condiciones para tener un ambiente lumínico más homogéneo en los estanques para la realización de las posteriores determinaciones de la variación de  $\Delta F/F_m'$  durante un ciclo diurno con los ejemplares trasplantados.

#### 5.2.3.4. Determinación de la presión dinámica máxima ( $Q_{max}$ )

La presión dinámica, es un parámetro propuesto por [Iglesias-Prieto et al. \(2004\)](#) como un descriptor del grado de excitación o trabajo que experimentan las membranas fotosintéticas y en concreto el fotosistema II, asociado a la luz que absorben y a la capacidad del aparato fotosintético de mover electrones y fijar

carbono. Su variación es proporcional, por tanto, a la irradiancia pero también depende de la respuesta fotoaclimatativa del alga al ambiente como resultado del balance entre su capacidad de absorber luz y su capacidad de relajar la excitación absorbida en fotoquímica (fotosíntesis) o calor (procesos no fotoquímicos fotoprotectores). La presión dinámica se define como:

$$Q = 1 - [(\Delta F/F_m')/(F_v/F_m)]$$

Donde,  $\Delta F/F_m'$  es la eficiencia fotoquímica efectiva del fotosistema II medida *in situ* y con luz natural, y  $F_v/F_m$  es la eficiencia fotoquímica máxima diurna medida al inicio del día con toda la población de fotosistemas II funcionales abiertos. En el pico de irradiancia (medio día solar) Q alcanza su valor máximo ( $Q_{max}$ ). En este estudio se determinó la presión dinámica máxima ( $Q_{max}$ ) de *J. adherens*, determinando la máxima eficiencia fotoquímica del día ( $F_v/F_m$ ) y el valor mínimo de la eficiencia fotoquímica efectiva ( $\Delta F/F_m'$ ), asociada al pico diurno de irradiancia de los ejemplares de forma aislada y en asociación trasplantados. Se estimó con un fluorómetro sumergible de pulso de amplitud modulada (diving-PAM, Walz, Alemania) en un día despejado.

En marzo de 2003, se llevó a cabo un experimento donde se compararon las determinaciones de  $Q_{max}$  en *J. adherens* en asociación con la esponja y en forma aislada. El momento que se consideró adecuado para llevar a cabo las mediciones en el campo, fue a la primera luz del día (a las 7:00 a.m.) y cuando se registra la máxima irradiancia (a las 12:00 p.m.), con una ventana de 30-45 minutos de mantenimiento del mínimo valor, de acuerdo con los resultados obtenidos en ensayos preliminares. En cada ejemplar se registraron 3 mediciones *in situ* de  $\Delta F/F_m'$  con un fluorómetro sumergible de pulso de amplitud modulada. Las mediciones se llevaron a cabo mediante buceo autónomo. Cada medición se hizo en el mismo lugar y en sincronía, para lo cual, se marcaron los puntos donde se hicieron las mediciones en cada ejemplar utilizando alfileres.

#### **5.2.3.5. Determinación del patrón de variación diurno de la eficiencia fotoquímica efectiva del FSII ( $\Delta F/F_m'$ ) de *J. adherens***

Con la finalidad de describir el patrón diferencial diurno de variación de  $\Delta F/F_m'$  de *J. adherens* en forma aislada y en la asociación alga/esponja, bajo condiciones

similares de iluminación, se llevó a cabo un experimento donde se determinó la variabilidad de  $\Delta F/F_m'$  a cada hora en los estanques de la Unidad Académica Mazatlán (ICML), en los mismos ejemplares de *J. adherens* de forma aislada que habían sido ya trasplantados a diferente profundidad en la bahía de Mazatlán y en ejemplares de la población natural de la asociación recolectados a 2 y 4 m de profundidad. Se utilizaron individuos de la población natural de la asociación alga-esponja para no perturbar los otros objetivos del experimento de trasplantes. Sin embargo, se utilizaron los ejemplares de alga aislada trasplantados porque mostraban claras indicaciones de inhabilidad para sobrevivir mucho más tiempo en el experimento de trasplantes, ya que se observó una significativa pérdida de peso en el alga en todas las profundidades pero no se detectaron señales de daño en el tejido. Los ejemplares del alga aislada habían permanecido por una semana aclimatándose a diferentes niveles de profundidad en la bahía de Mazatlán (1, 3 y 5 m). Se recolectaron del medio natural otros 12 ejemplares (6 de 2 m y otros 6 de 4 m de profundidad). Se trasladaron a un estanque de concreto de 2 X 4 m con aireación y flujo continuo de agua en las instalaciones de la Unidad Académica Mazatlán (ICML). Como control, se utilizaron 10 ejemplares de la población de *J. adherens* mantenida creciendo en uno de los tanques desde enero de 2003 y utilizada para el experimento de trasplantes. El estanque se cubrió con malla neutra cuya sombra permitía simular las condiciones de luz a 3 m de profundidad en la bahía de Mazatlán, aunque la combinación de la malla con la sombra de las paredes del estanque resultó en una atenuación de luz un poco mayor. Las medidas de irradiancia se realizaron utilizando un sensor plano corregido por coseno (LI-192SA, LI-COR, USA) conectado a un LI-COR datalogger (LI-1400, LI-COR, USA).

Las determinaciones de  $\Delta F/F_m'$  se realizaron con un fluorómetro de pulso de amplitud modulada en un día despejado, cada hora, desde antes del amanecer (6:00 a.m.) hasta después de la puesta del sol (8:00 p.m.) en marzo de 2003. Las mediciones se hicieron en sincronía y siempre en el mismo lugar (zona del ejemplar), para lo cual se utilizaron alfileres para marcar el lugar de medida. Al finalizar el experimento de trasplantes (en junio de 2003), se determinó, por segunda vez, el patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  durante un ciclo diurno, con los

ejemplares de la asociación que sobrevivieron durante este periodo (103 días) y con ejemplares de *J. adherens* que se mantuvieron creciendo en el estanque, los cuales se utilizaron como control. Esta determinación se realizó también en los estanques experimentales de la Unidad Académica Mazatlán. El día en que se llevó a cabo el experimento (26 de junio de 2003), el sol salió a las 6:21 a.m y se metió a las 7:55 p.m.

#### 5.2.3.6. Determinación de la tasa de fotosíntesis

La tasa de fotosíntesis se estimó como tasa de transporte de electrones (ETR,  $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de acuerdo con la ecuación propuesta por [Genty et al. \(1989\)](#):

$$\text{ETR} = \Delta F/F_m' \times \text{PAR} \times \text{Absorptancia} \times 0.5$$

Donde:  $\Delta F/F_m'$  es la eficiencia fotoquímica efectiva, PAR es la irradiancia fotosintéticamente activa, Absorptancia es la fracción de luz incidente absorbida por la superficie del ejemplar, y 0.5 es una constante que se deriva del modelo Z de la fotosíntesis basado en un flujo no cíclico de electrones entre los fotosistemas I y II que se reparten equitativamente la luz absorbida para hacer fotoquímica. La tasa de transporte de electrones se estimó *in situ* en los ejemplares de *J. adherens* aislada y en asociación con *H. caerulea* trasplantados en un gradiente en profundidad (1, 3 y 5 m).

**Análisis de datos.** Para establecer si había diferencias en la morfología y estructura del tejido entre los organismos trasplantados a diferente profundidad se realizó un análisis de varianza de una vía, después de verificar la normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de las varianzas (prueba de Barlett). Previo a los análisis, los datos fueron transformados por rango cuando no se cumplieron las asunciones. Para determinar si las diferencias encontradas entre los tratamientos eran significativas se utilizó la prueba de Tukey ([Sokal y Rohlf, 1981](#)).

Para determinar si había diferencias entre los tratamientos en la morfología externa de la asociación se empleó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Para determinar si había diferencias significativas en la altura promedio de los organismos de *J. adherens* (forma aislada vs. asociada a la esponja) y de la asociación de 1 y 5 m de profundidad y el control (3 m de profundidad) se utilizó

una prueba t-student o una prueba U de Mann-Whitney (U) (partiendo de la normalidad de los datos (Palumbi, 1984)). Para describir el patrón de variación de los descriptores morfológicos con la profundidad o la luz, se hicieron ajustes exponenciales o análisis de regresión de mínimos cuadrados de transformación de datos log-log (de acuerdo a la función:  $\log y = a + b \cdot \log x$ , la cual describe la función alométrica  $y = a \cdot X^b$ ).

Para evaluar si había alguna relación entre los parámetros morfológicos y las variables ambientales, se utilizaron correlaciones de rango de Spearman.

### 5.3. Resultados

#### 5.3.1. Cobertura y altura de la asociación

Se registraron diferencias significativas en la morfología de la asociación, viviendo bajo diferentes condiciones ambientales. La morfología externa varió de formas aplanadas con una amplia superficie basal a 1 m de profundidad, a formas masivas a 5 m de profundidad. Antes de ser trasplantados a los diferentes ambientes, los especímenes tenían una cobertura promedio de  $125.7 \pm 11.3 \text{ cm}^2$ , altura  $40.1 \pm 4.2 \text{ cm}$  y una densidad promedio de ósculos de  $4.5 \pm 0.1 \text{ ósculos dm}^{-2}$ . Después de 103 días, se registró un área de cobertura mayor en los ejemplares de 1 m ( $144 \pm 19 \text{ cm}^2$ ) que en los de 5 m ( $110 \pm 12.7 \text{ cm}^2$ ) de profundidad (ANOVA,  $p < 0.01$ ). Aunque, no se detectaron diferencias significativas en la altura promedio de los especímenes (ANOVA,  $p > 0.05$ ), se observó que estos alcanzaron una mayor altura a 5 m ( $5.4 \pm 0.2 \text{ cm}$ ) con relación a los de 1 m ( $4.7 \pm 0.5 \text{ cm}$ ) (Fig. 5.6).

Se registraron diferencias significativas en la altura promedio entre *J. adherens* creciendo aislada y en la asociación (ANOVA,  $p < 0.01$ ). En asociación con *H. caerulea*, *J. adherens* forma individuos con una altura 4 veces mayor que cuando se encuentra en forma aislada en la zona intermareal, la cual alcanza una altura máxima promedio de 12 mm, mientras que los individuos que crecen en asociación con *H. caerulea* miden en promedio  $47 \pm 5 \text{ mm}$ ,  $39 \pm 3 \text{ mm}$ , y  $53 \pm 4 \text{ mm}$ , para 1, 3 y 5 m de profundidad respectivamente (Fig. 5.6).

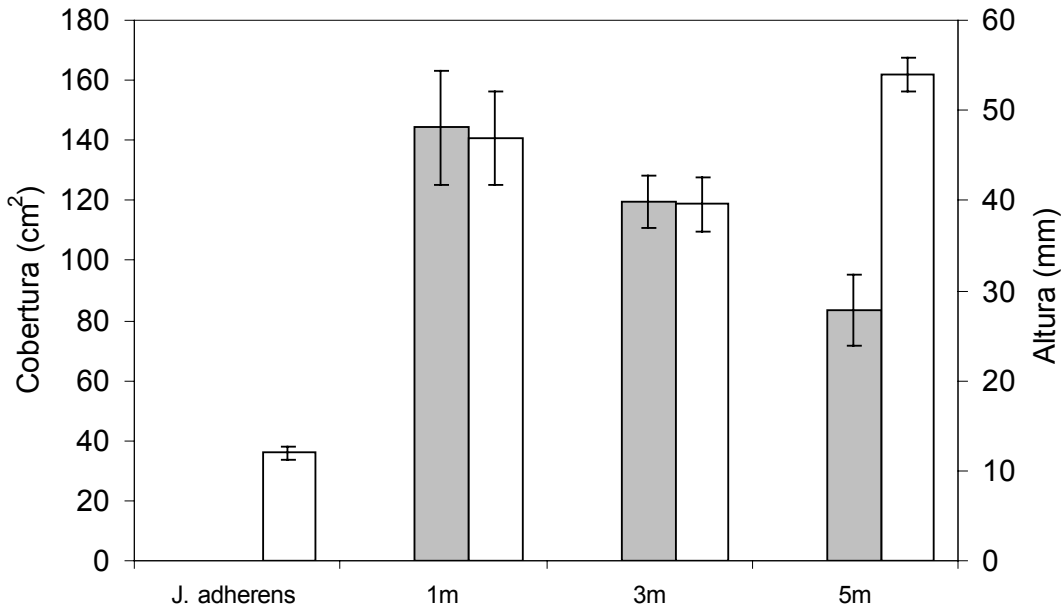


Fig. 5.6. Cobertura (barra oscura) y altura promedio (barra clara) de los ejemplares de la asociación por profundidad y de *J. adherens* viviendo en forma aislada.

### 5.3.2. Sistema acuífero y proyecciones de crecimiento de *H. caerulea*

La densidad de ósculos en promedio, fue mayor en los ejemplares de 1 m ( $70 \pm 7.2$  ósculos  $\text{dm}^{-2}$ ) que en los de 5 m ( $33 \pm 3.2$  ósculos  $\text{dm}^{-2}$ ) de profundidad (ANOVA,  $p < 0.01$ ). Sin embargo, el diámetro promedio de estos, fue menor en los ejemplares de 1 m ( $3.6 \pm 0.1$  cm) comparado con los ejemplares de 5 m ( $4.4 \pm 0.2$  cm) (ANOVA,  $p < 0.05$ , Fig. 5.7 a). Por otra parte, las proyecciones o ramificaciones de la esponja (de 5-10 mm de diámetro aproximadamente) aparecieron únicamente sobre la superficie de los ejemplares trasplantados a 3 y 5 m de profundidad (Fig. 5.8). La densidad promedio de éstas, fue mayor en los ejemplares de 5 m ( $24 \pm 2.5$  proyecciones  $\text{dm}^{-2}$ ) que en los de 3 m ( $13 \pm 17.1$  proyecciones  $\text{dm}^{-2}$ ) de profundidad (ANOVA,  $p < 0.05$ ). Asimismo, la longitud promedio de las prolongaciones fue mayor en los ejemplares de 5 m ( $2.5 \pm 0.2$  cm) que en los de 3 m ( $1.6 \pm 0.6$  cm) de profundidad (ANOVA,  $p < 0.01$ , Fig. 5.7 b). Las fotografías que se tomaron al finalizar el experimento de trasplantes (Fig. 5.8), ilustran los diferentes morfotipos registrados en los organismos de la

asociación y el cambio en la morfología externa experimentado por un mismo ejemplar fotografiado a los 15 días de haber iniciado el experimento (Fig. 5.8 A, C, E) y al final del experimento (Fig. 5.8 B, D, F).

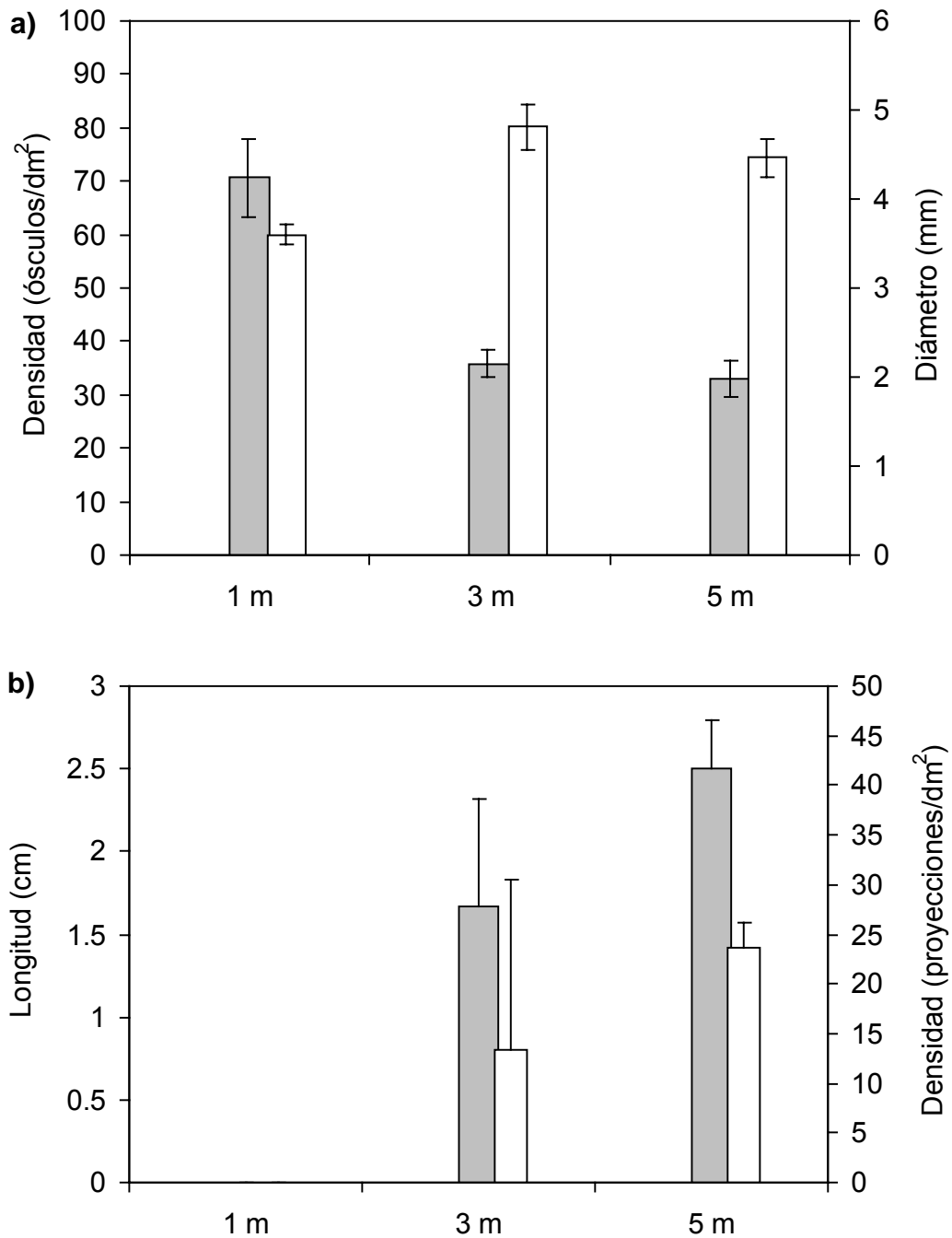


Fig. 5.7. a) Densidad (barra oscura, eje y principal) y diámetro promedio de ósculos de *H. caerulea* por profundidad (barra clara, eje y secundario), b) Longitud (barra oscura, eje y principal) y densidad promedio de proyecciones de crecimiento (barra clara, eje y secundario) de *H. caerulea* por profundidad.



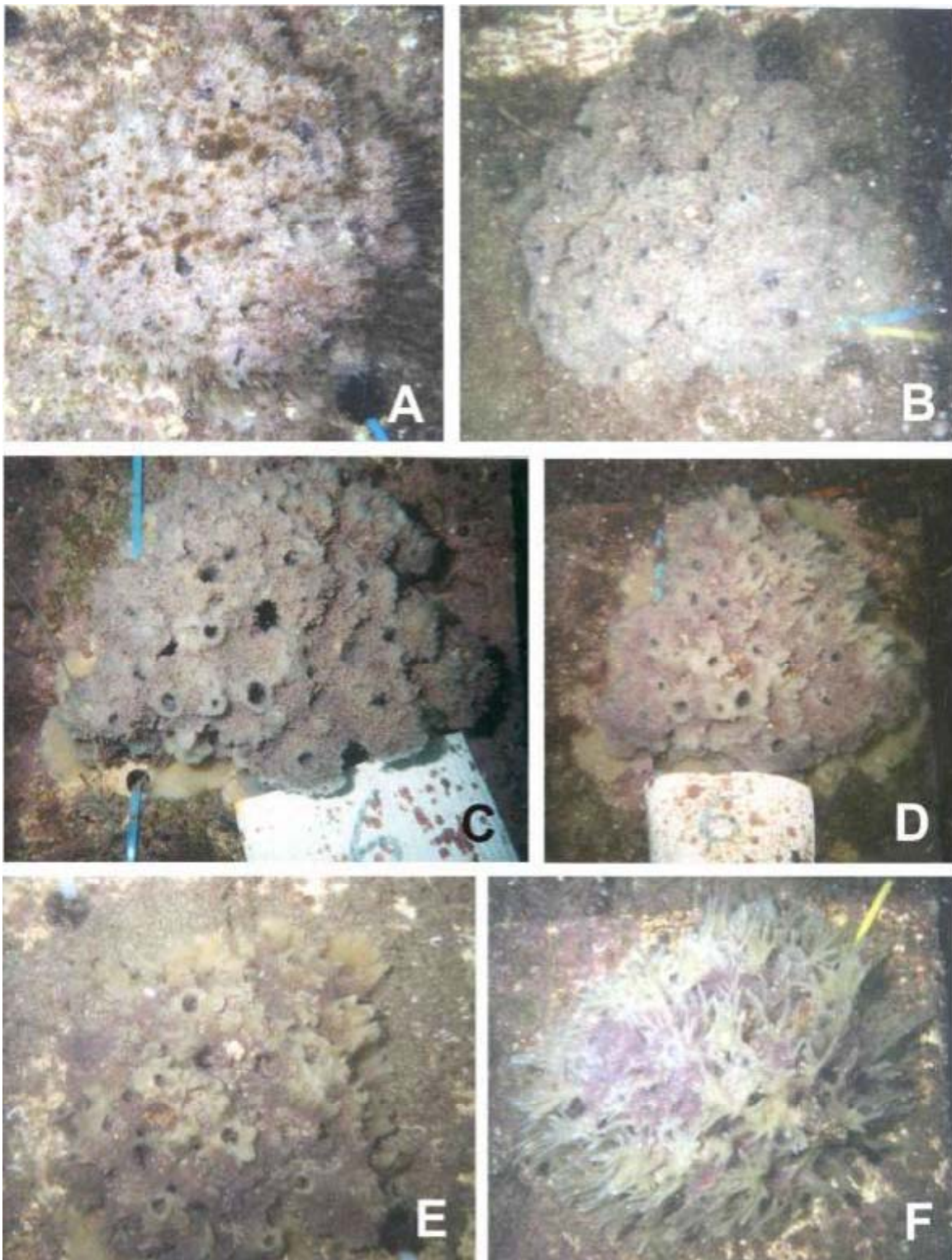


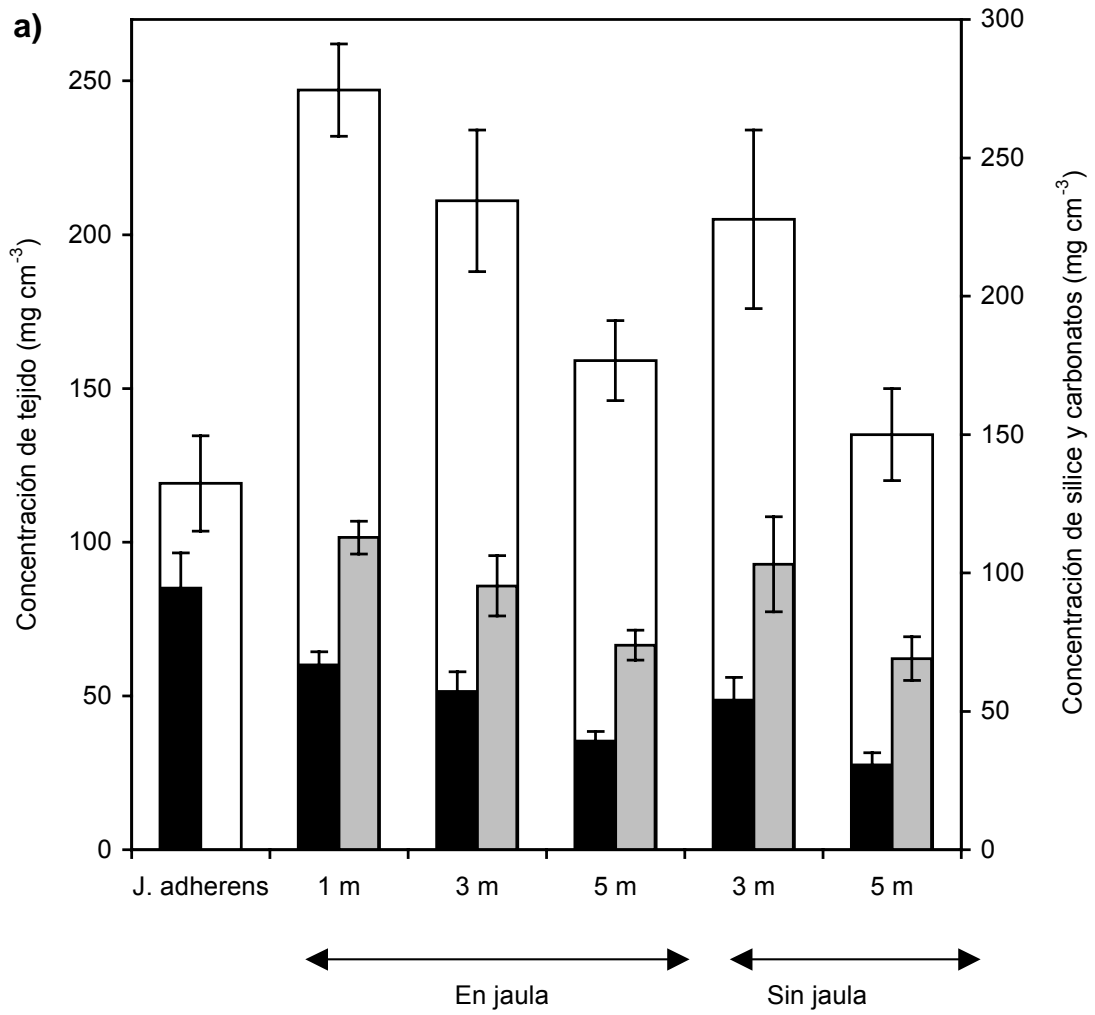
Fig. 5.8. Ejemplares de la asociación trasplantados a diferente profundidad tomadas al inicio (15 días) y al final del experimento (103 días). 1 m (A = inicial, B = final), 3 m (C = inicial, D = final) y 5 m (E = inicial, F = final).

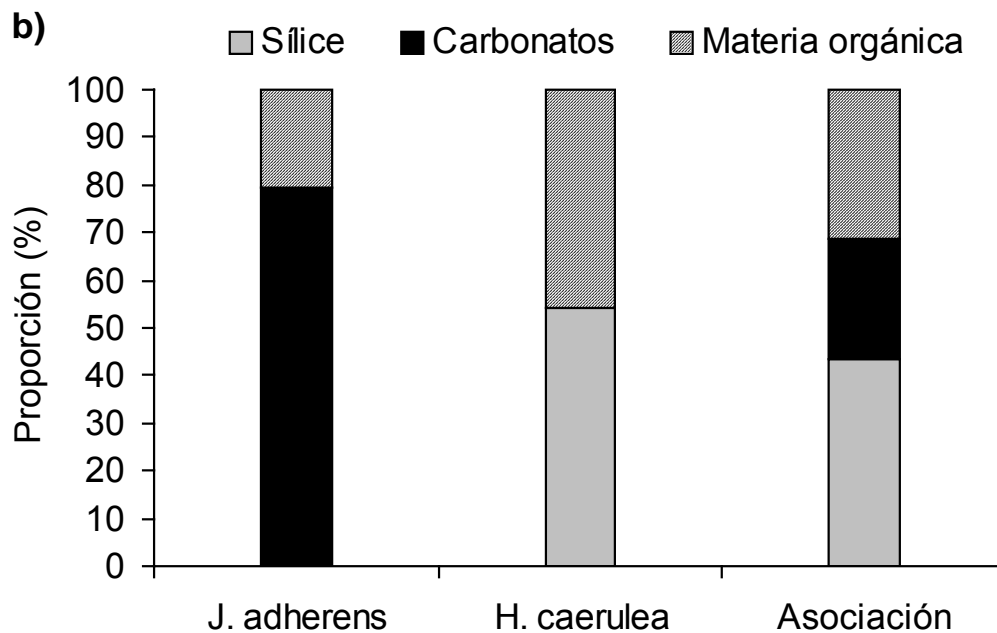
### 5.3.3. Concentración de tejido y contenido inorgánico

Los ejemplares de la asociación trasplantados mostraron diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0.05$ ) en la concentración de 'tejido' (masa por unidad de volumen), así como en el contenido inorgánico (sílice y carbonato de calcio por unidad de volumen). La concentración de tejido mostró una clara tendencia a disminuir con la profundidad, siendo los ejemplares trasplantados a 1 m los que presentaron valores de concentración más altos ( $247 \pm 15 \text{ mg cm}^{-3}$ ) con respecto a los de 3 y 5 m de profundidad ( $210 \pm 23 \text{ mg cm}^{-3}$  y  $159 \pm 13.2 \text{ mg cm}^{-3}$ , respectivamente). El contenido de materia orgánica presentó también una tendencia a disminuir con la profundidad (1 m =  $68 \pm 4.7 \text{ mg materia orgánica cm}^{-3}$ ; 3 m =  $58 \pm 5.5 \text{ mg materia orgánica cm}^{-3}$ ; 5 =  $46 \pm 4.6 \text{ mg materia orgánica cm}^{-3}$ ) (Fig. 5.9 a). El contenido de materia orgánica de la asociación es en promedio de un 31%, y de este total el 46% procede de *H. caerulea* mientras que *J. adherens* contribuye sólo con un 21% (Fig. 5.9. b).

Asimismo, la concentración de los elementos esqueléticos de *H. caerulea* (sílice) fue mayor en los ejemplares de 1 m ( $110 \pm 5 \text{ mg sílice cm}^{-3}$ ) que en los ejemplares de 3 m ( $90 \pm 9 \text{ mg sílice cm}^{-3}$ ) y de 5 m ( $70 \pm 5 \text{ mg sílice cm}^{-3}$ ) (Fig. 5.9 a). No se detectaron diferencias significativas en la concentración de sílice entre los ejemplares de 1 y 3 m, pero estos valores si fueron significativamente (ANOVA,  $p < 0.05$ ) mayores que en los ejemplares de 5 m.

Se encontró que la concentración de la estructura de *J. adherens* en la asociación descrita por la concentración de  $\text{CaCO}_3$ , también presentaba una significativa reducción con la profundidad (1 m =  $66.8 \pm 4.7 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ; 3 m =  $57.1 \pm 7.1 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$  y 5 m =  $39.2 \pm 3.5 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ) (Fig. 5.9 a) y que la forma aislada contenía el doble de  $\text{CaCO}_3$  por unidad de volumen ( $94.5 \pm 12.7 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ), que el promedio encontrado para la forma asociada a la esponja ( $47.3 \pm 3.4 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ).





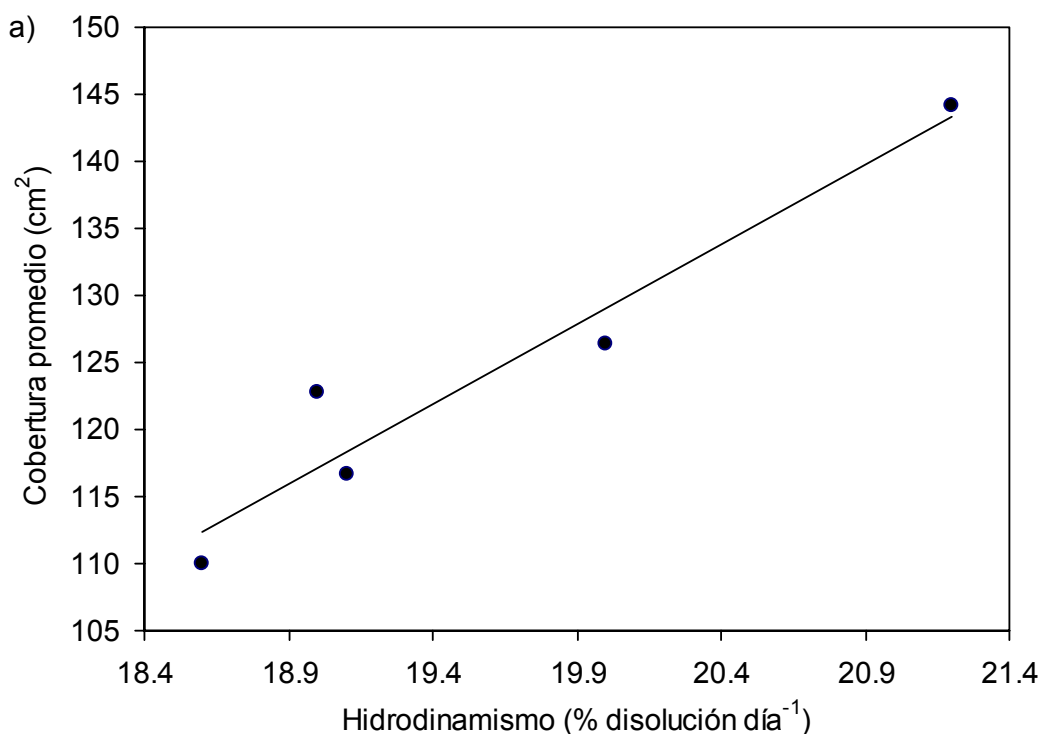
5.9. a) Concentración promedio de elementos esqueléticos (sílice y carbonato de calcio, barra blanca), concentración de sílice (barra gris) y carbonatos (barra negra) en ejemplares trasplantados a diferente profundidad (de dentro y fuera de las jaulas). b) Proporción de sílice, carbonatos y materia orgánica en ejemplares de *J. adherens* y *H. caerulea* (en forma aislada) y en la asociación. Los datos de contenido inorgánico de los ejemplares del interior de las jaulas fueron tomados de Camacho-Cruz (2004).

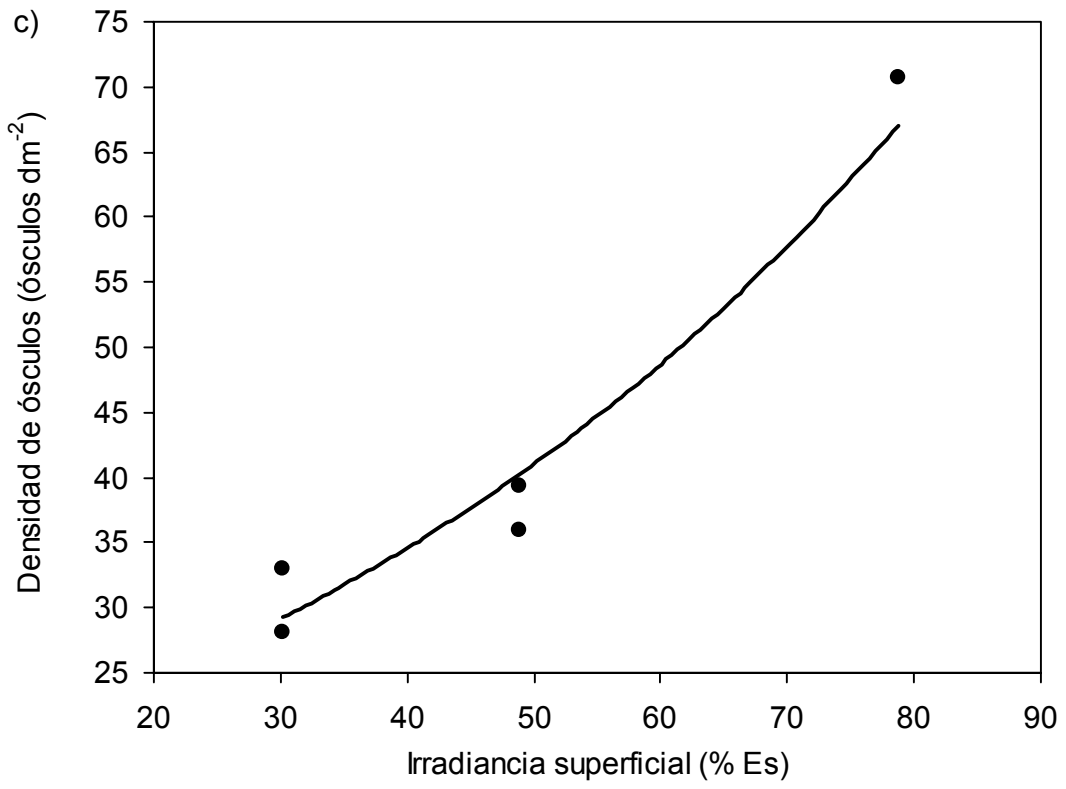
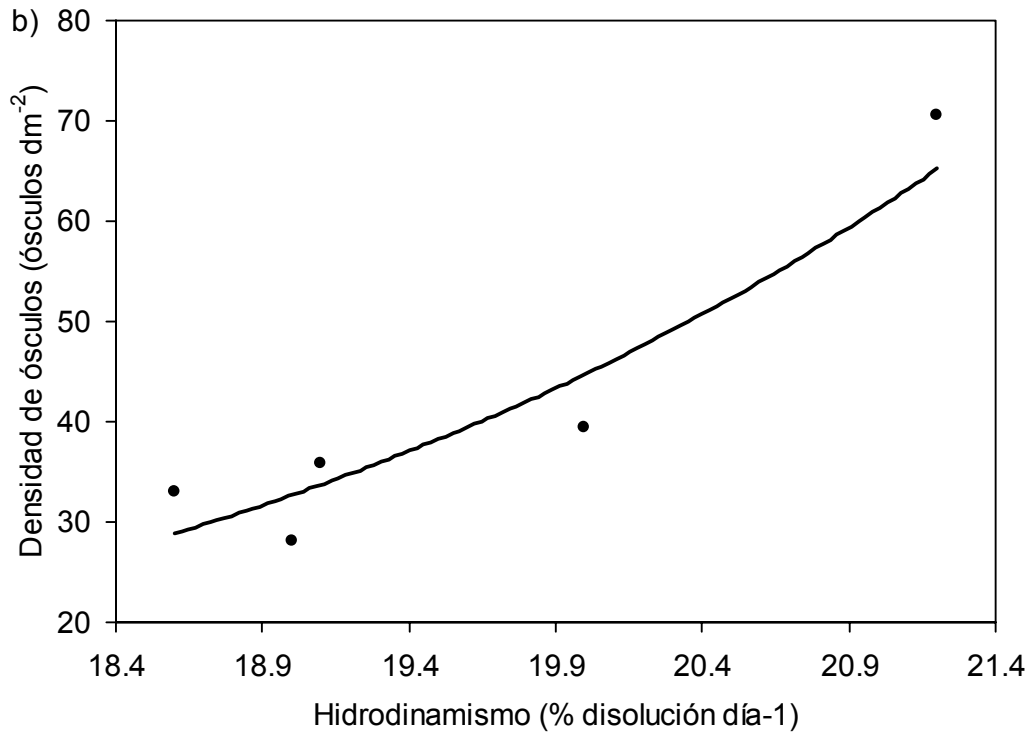
Los organismos mantenidos dentro de las jaulas mostraron valores del contenido en materia orgánica, sílice y  $\text{CaCO}_3$  por unidad de volumen no significativamente distintos a los de los ejemplares crecidos fuera de ellas (Fig. 5.9 a).

El tamaño de los elementos esqueléticos de la esponja (oxas) también varió con la profundidad: (1) las oxas de los ejemplares trasplantados a 1 m fueron significativamente más cortas ( $169.3 \pm 0.84 \mu\text{m}$ ) que en los de 3 y 5 m ( $172.7 \pm 1.01 \mu\text{m}$  y  $173 \pm 1.01 \mu\text{m}$  respectivamente) (ANOVA,  $p < 0.05$ ), en los cuales no se registraron diferencias significativas; y (2) el grosor de estas espículas fue significativamente mayor a 5 m ( $6.13 \pm 0.08 \mu\text{m}$ ) que en 1 m ( $5.92 \pm 0.05 \mu\text{m}$ ) y 3 m ( $5.78 \pm 0.06 \mu\text{m}$ ) de profundidad (ANOVA,  $p < 0.05$ ).

### 5.3.4. Variación morfológica de la asociación con relación a las variables ambientales

Se encontró una correlación positiva entre el movimiento del agua y la cobertura promedio que tenían los ejemplares de la asociación al finalizar el experimento de trasplantes (relación lineal,  $r = 0.9$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 5$ , Fig. 5.10 a) y con la densidad promedio de ósculos por unidad de área (relación exponencial,  $r = 0.9$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 5$ , Fig. 5. 10 b). También se estableció que la variación en la disponibilidad de luz (% Es) se encuentra correlacionada positivamente con la densidad promedio de ósculos (relación exponencial,  $r = 0.9$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 5$ , Fig. 5.10 c), con la concentración de tejido de la asociación (log/log,  $r = 0.95$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 5$ , Fig. 5.10 d), y con el contenido inorgánico de cada especie (log/log,  $r = 0.93$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 5$ , para el contenido de sílice; y log/log  $r = 0.90$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 5$ , y  $r = 0.97$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 6$ , para el contenido de  $\text{CaCO}_3$ , Fig. 5.10d).





d)

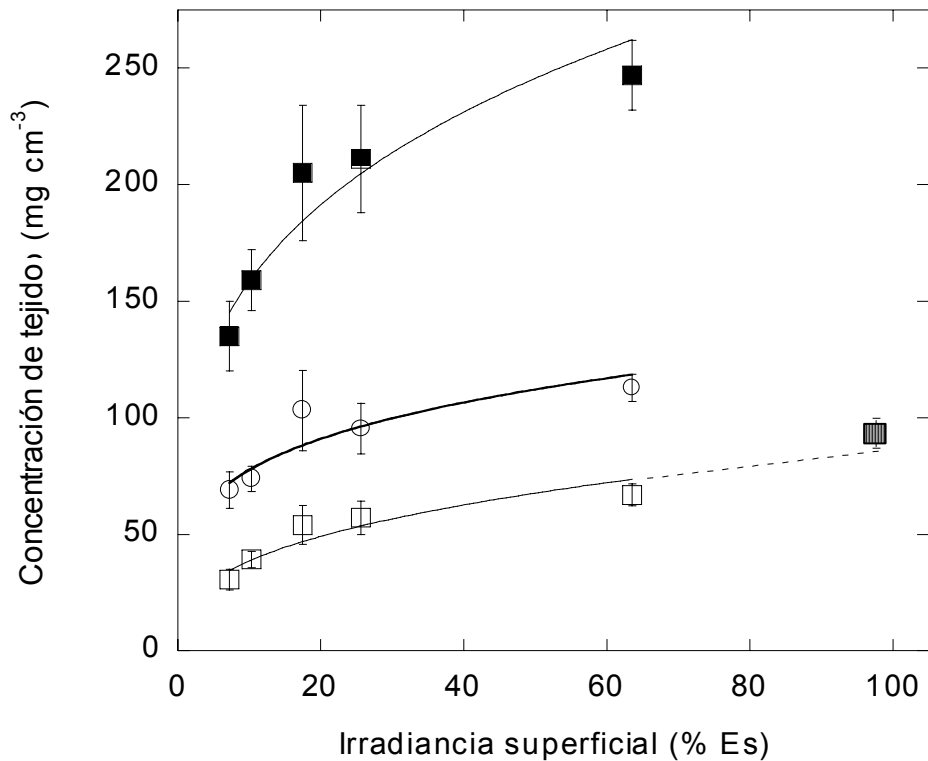
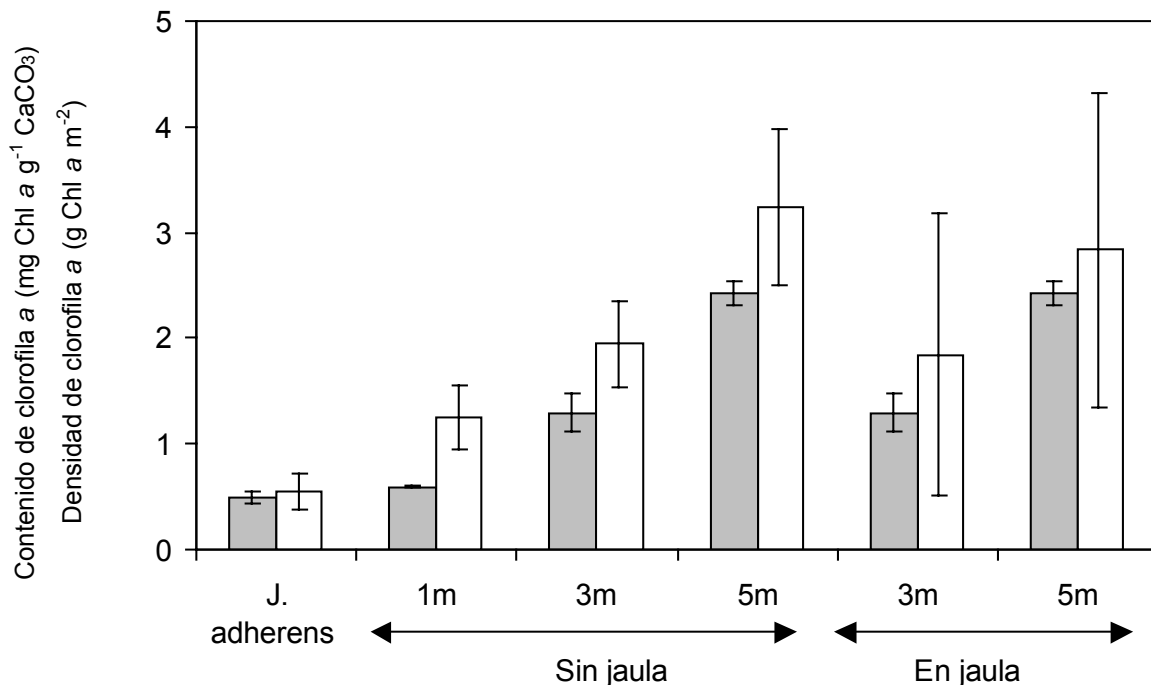


Fig. 5.10. a) Cobertura promedio de los ejemplares de la asociación trasplantados con relación al hidrodinamismo, b) Densidad de ósculos en los organismos trasplantados con relación al hidrodinamismo, c) Densidad de ósculos en los organismos trasplantados con relación a la disponibilidad de luz (% Es), d) Concentración de tejido (cuadros negros), concentración de sílice (círculos sin color), y concentración de CaCO<sub>3</sub> (cuadros sin color) en la asociación *H. caerulea/J. adherens*. En esta figura también se indica la concentración de CaCO<sub>3</sub> de *J. adherens* en forma aislada (cuadro rayado), y el ajuste log/log para las observaciones (n = 6) (línea punteada).

### 5.3.5. Variabilidad de la respuesta fotoaclimatativa de *J. adherens* a lo largo de un gradiente batimétrico viviendo en asociación con *H. caerulea*.

En el análisis de la variación del contenido de clorofila *a* como indicador de la respuesta fotoaclimatativa de *J. adherens*, se observó un incremento progresivo del contenido de clorofila *a* en el talo de *J. adherens* (mg chl *a* g CaCO<sub>3</sub><sup>-1</sup>) y de la

densidad de clorofila *a* ( $\text{g chl } a \text{ m}^{-2}$ ) de la asociación alga-esponja con la profundidad (Fig. 5.11). La densidad de clorofila *a* es un descriptor del contenido de clorofila *a* del dosel de *J. adherens* por unidad de área de cobertura. No se encontraron diferencias significativas en estos parámetros entre los ejemplares que estaban situados dentro o fuera de las jaulas (ANOVA,  $p > 0.05$ ). La concentración de clorofila *a* ( $\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ) no mostró un patrón de variación con la profundidad, aunque si se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA,  $p < 0.05$ ). La concentración de clorofila *a* por unidad de volumen más baja se observó a 1 m de profundidad en la forma asociada con la esponja ( $39.8 \pm 3.9 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ), similar a la concentración observada para el alga aislada de la zona intermareal ( $45.8 \pm 11.5 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ , ANOVA,  $p > 0.05$ ). En los otros fenotipos del alga, se registró en promedio, una concentración de clorofila *a* 1.8 veces mayor y no hubo diferencias significativas entre ellos (ANOVA,  $p > 0.05$ ; 3 m-fuera de jaula,  $73.8 \pm 10.2 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ; 3 m-dentro de jaula,  $69.9 \pm 11.7 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ; 5 m-fuera de jaula,  $95 \pm 8.9 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ; 5 m-dentro de jaula,  $74.2 \pm 11 \mu\text{g chl } a \text{ cm}^{-3}$ ).



5.11. Contenido promedio de clorofila *a* (barra oscura) y densidad de clorofila *a* ( $\pm$  SE) (*barra clara*) de *J. adherens*, en forma aislada y en asociación con *H. caerulea* en los diferentes tratamientos.



Se examinó nuevamente la asociación entre la respuesta fotoaclimatativa del alga y los cambios en la disponibilidad de luz asociados a la profundidad o al efecto de sombra de las jaulas, y se encontró un patrón de variación común para el alga que incluía la variación observada en la forma asociada y en la forma aislada, definido por un incremento significativo del contenido de clorofila *a* en el talo de *J. adherens* (por unidad de  $\text{CaCO}_3$ ) y de la densidad de clorofila *a* por unidad de área al disminuir el porcentaje de irradiancia superficial, % Es, en el que el alga estuvo creciendo (Fig. 5.12). La densidad de clorofila *a* presentó una reducción exponencial al aumentar la disponibilidad de luz ( $y = 3.27 \pm 0.37 \times e^{-0.018 \pm 0.005 * (\% \text{ Es})}$ ,  $R^2 = 0.87$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 6$ ), mientras que la variación del contenido de clorofila *a* se ajustó mejor a una función alométrica ( $y = 8.9 \pm 2.2 \times [\% \text{ Es}]^{-0.62 \pm 0.099}$ ,  $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 6$ , Fig. 5.12).

a)

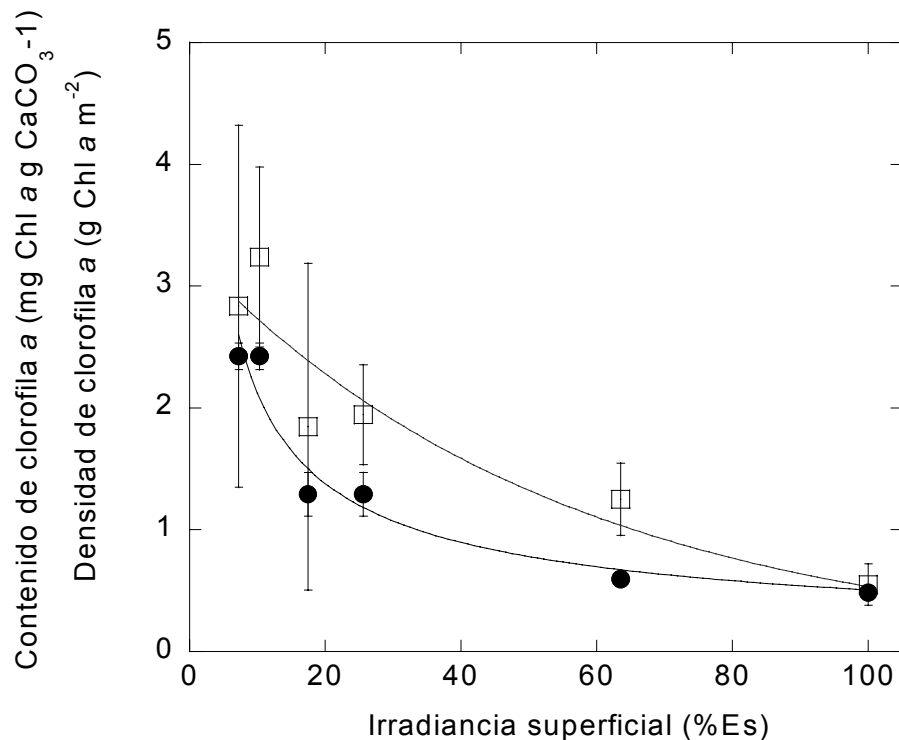


Fig. 5.12. Variación del contenido de clorofila *a* (círculos negros) y densidad de clorofila *a* (cuadros sin color) de *J. adherens* en forma aislada, y en la asociación con *H. caerulea* en función del porcentaje de la irradiancia superficial,

Para estimar el efecto de los cambios morfológicos inducidos en la asociación esponja-alga en el experimento de trasplantes, sobre el 'empaquetamiento' y el posible efecto de 'autosombra' de los pigmentos en el dosel de *J. adherens*, se calcularon las diferencias en el contenido de clorofila *a* por unidad de área proyectada ( $\text{mg chl } a \text{ cm}^{-2}$ ) entre los valores observados y un valor hipotético calculado a partir de los cambios registrados en el contenido de pigmentos en el tejido (por unidad de  $\text{CaCO}_3$ ) y asumiendo que no hubieran ocurrido cambios en la morfología del dosel (morfología del dosel = 3 m de profundidad, Fig. 5.13).

Se encontró que los cambios morfológicos que se registraron en la asociación permitieron un efecto de dilución progresiva en el 'empaquetamiento' de los pigmentos (reducción de la sección transversal de pigmentos) del dosel de *J. adherens*, al disminuir el porcentaje de irradiancia superficial con la profundidad y por el efecto sombra de la jaula (Fig. 5.13). Por otro lado, también se encontró que la forma de crecimiento que se desarrolló a 1 m de profundidad, produjo un aumento significativo en el 'empaquetamiento' de los pigmentos a pesar de tener una forma aplanada y un bajo contenido de pigmentos en el talo (Fig. 5.13).

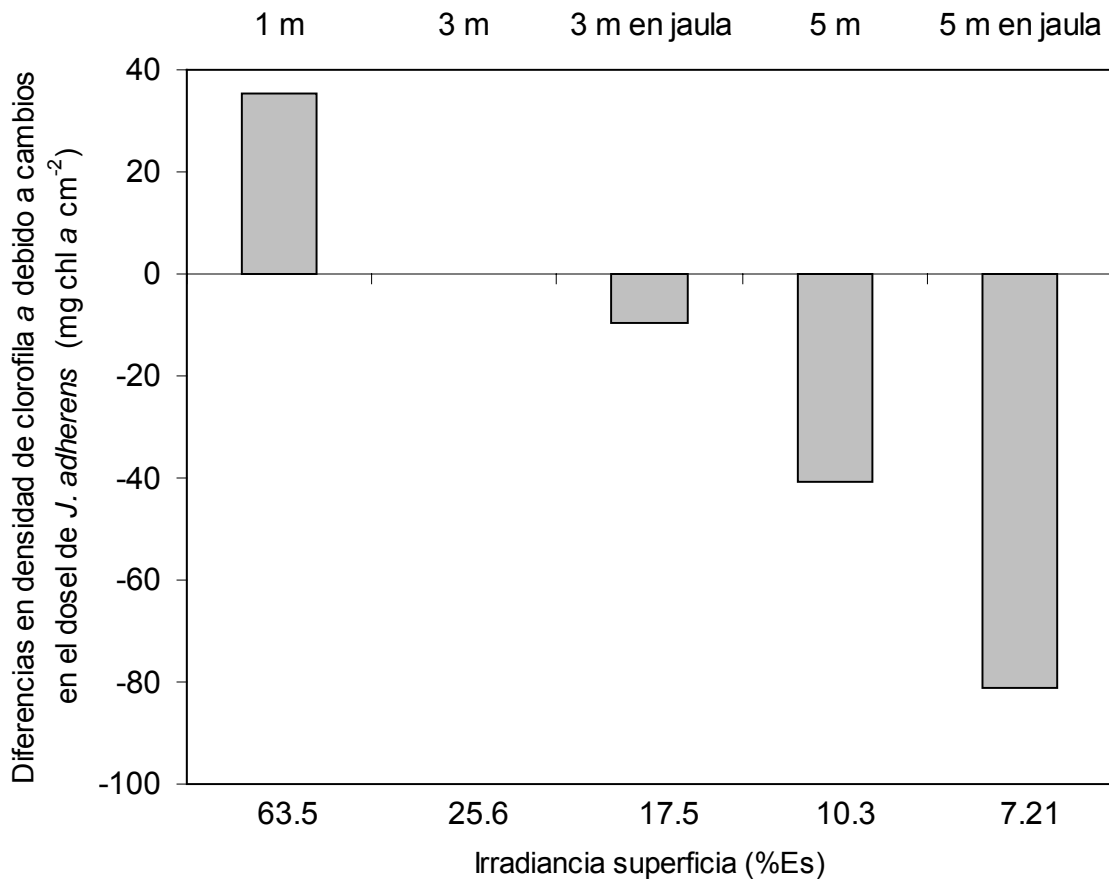


Fig. 5.13. Diferencias en la densidad de clorofila *a* en la asociación *H. caerulea*/*J. adherens* en los diferentes tratamientos, debido a cambios en la morfología del dosel. Los valores observados fueron sustraídos de los valores calculados asumiendo que no ocurrieron cambios en la concentración de  $\text{CaCO}_3$ . Para calcular los valores se utilizó la concentración de  $\text{CaCO}_3$  de los especímenes control a 3 m, y la variabilidad observada en el contenido de clorofila *a* ( $\text{mg chl a g CaCO}_3^{-1}$ ) en los diferentes tratamientos.

### 5.3.6. Variabilidad de la absorptancia de la asociación a lo largo de un gradiente en profundidad

De acuerdo con los resultados de las medidas de reflectancia (*R*) se registraron diferencias significativas en la absorptancia promedio en el rango visible del espectro (PAR), estimada como  $A = 1 - R$ , asociadas a los diferentes morfotipos de *J. adherens*/*H. caerulea* que se desarrollaron en el experimento de trasplantes a 1, 3 y 5 m de profundidad. El valor de absorptancia más alto se observó en los ejemplares de 3 m (89 %), y el más bajo en los de 1 m (82 %),

mientras que los ejemplares de 5 m mostraron valores intermedios (85 %) (Fig. 5.14).

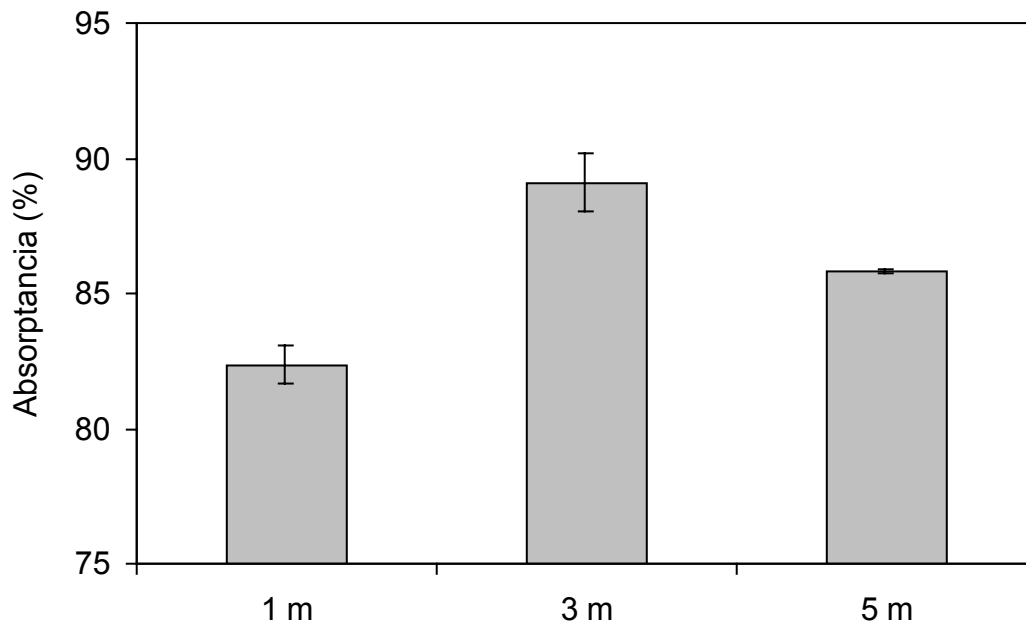


Fig. 5.14. Variación de la absorptancia en ejemplares de la asociación en un gradiente en profundidad.

### **5.3.7. Comparación de la capacidad de absorción de luz de *J. adherens* viviendo en forma aislada y en asociación con *H. caerulea***

Después de analizar la variabilidad de la absorbancia en el pico de absorción de la clorofila *a* en el rojo (680 nm) en función de la variación de la sección transversal de la clorofila *a* ( $\text{mg chl } a \text{ m}^{-2}$ ), tanto en los tres tratamientos del experimento de trasplantes (1, 3 y 5 m), como en dos poblaciones naturales (2 y 4 m) de la asociación y en ejemplares de la forma aislada de *J. adherens* recolectados del intermareal en enero del 2003, se observó que la clorofila *a* absorbe más eficientemente la luz cuando *J. adherens* esta asociada a la esponja, que en su forma libre (Fig. 5.15)

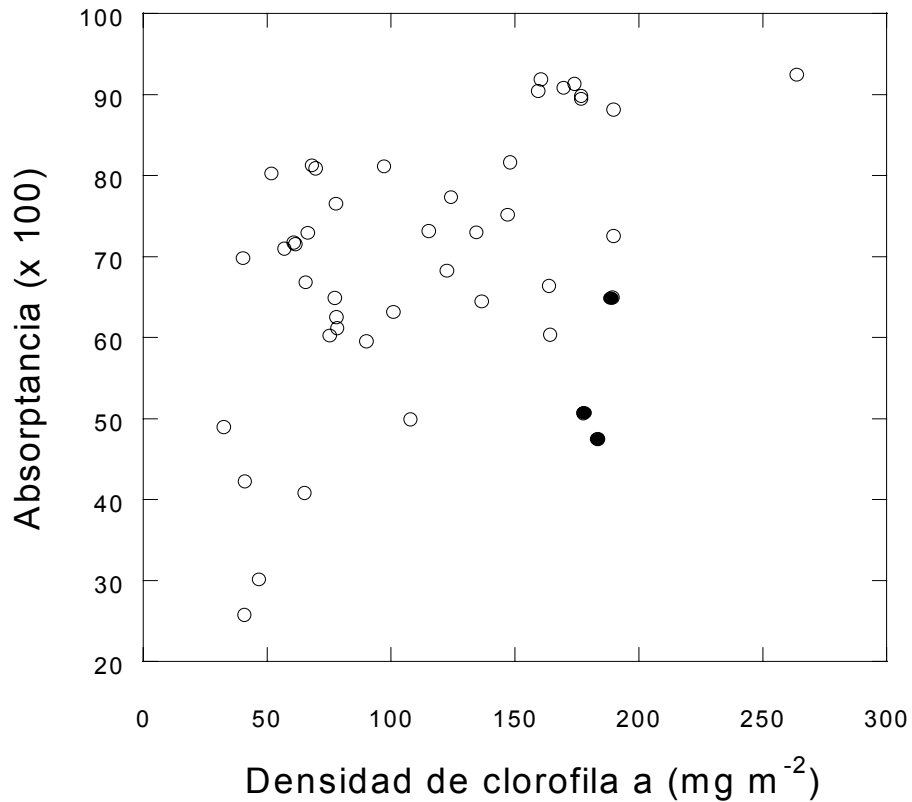


Fig. 5.15. Variación de la densidad de clorofila *a* en función de la absorbancia. Los círculos blancos corresponden a ejemplares de la asociación de distinta profundidad y los círculos negros muestran los valores para *J. adherens* en forma aislada.

Esto se puede ilustrar mejor comparando los espectros de absorción de luz de *J. adherens* aislada y en asociación (Fig. 5.16). En esta figura se observa que la absorbancia en el pico de la clorofila *a* a 680 nm para la asociación alga/esponja fue considerablemente mayor ( $D = 0.64$ ) que para *J. adherens* aislada ( $D = 0.29$ ), a pesar de que las muestras de *J. adherens* aislada tenían 1.8 veces mayor densidad de clorofila *a*.

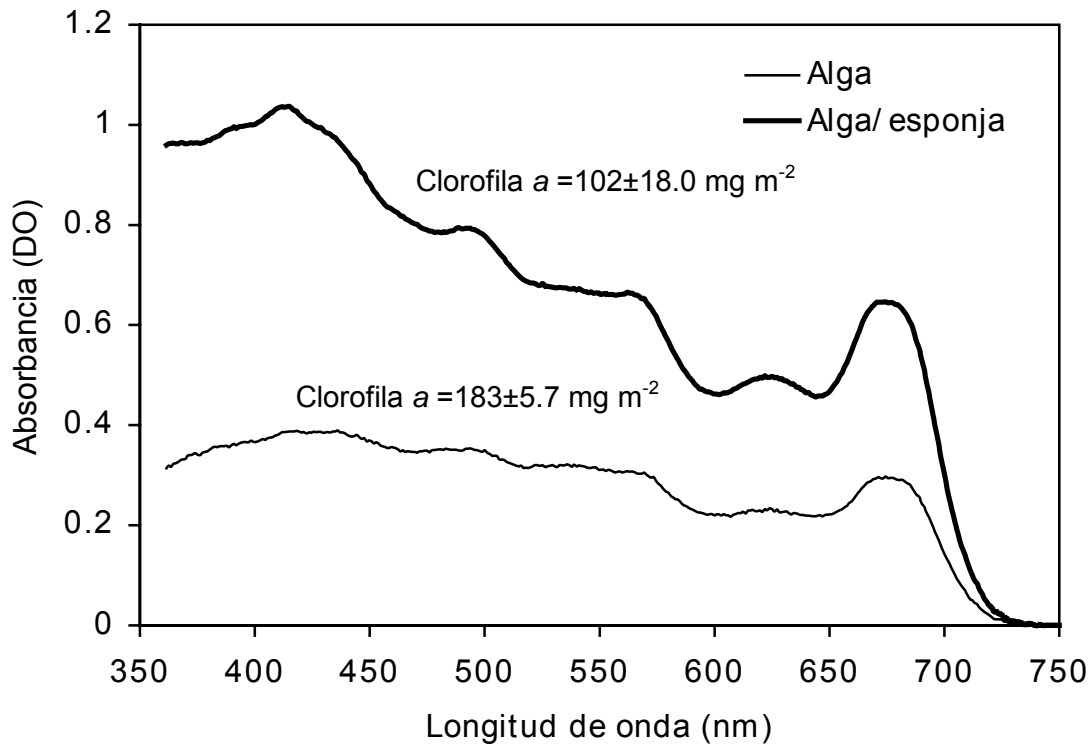


Fig. 5.16. Espectros de absorción y contenido de pigmentos en *J. adherens* aislada y en asociación con *H. caerulea*.

### 5.3.8. Patrón de variación diurno de la eficiencia fotoquímica efectiva de *J. adherens*

En los individuos de *J. adherens* de forma aislada (fotoaclimatados a 1, 3 y 5 m de profundidad) y en asociación con *H. caerulea* analizados en marzo de 2003, se describió el patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  asociado a la variación de la irradiancia (PAR) durante el día (Fig. 5.17) en los estanques de la Unidad Académica Mazatlán (ICML). Los valores de  $\Delta F/F_m'$  observados para la forma aislada de *J. adherens* fueron en promedio más altos ( $0.652 \pm 0.005$ ) al inicio del día cuando la irradiancia es todavía relativamente baja ( $18 \mu\text{mol quanta m}^{-2}$ ) (mayor eficiencia fotoquímica a las 08:00 a.m) y, posteriormente, se registró una caída de  $\Delta F/F_m'$  asociada al incremento de la irradiancia, presentándose los valores más bajos de  $\Delta F/F_m'$  ( $0.543 \pm 0.01$ ) hacia el medio día solar (menor eficiencia fotoquímica a las 12:00 p.m). Posteriormente, se observó una recuperación por la tarde conforme disminuye la irradiancia, hasta tener valores

similares ( $0.660 \pm 0.01$ ) a los de la mañana (a las 06:00 p.m.). El patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  que se registró en los ejemplares de *J. adherens* fotoaclimatados durante una semana a diferente profundidad y en *J. adherens* control, mostró una tendencia similar. Sin embargo, se hallaron diferencias en los valores registrados a lo largo del día. Los valores de  $\Delta F/F_m'$ , por lo general, fueron más altos en *J. adherens* control-estanques pero no significativamente diferentes a los que presentó la población aclimatada a 1 m de profundidad, aunque sí a los que presentaron los individuos de *J. adherens* que habían sido trasplantados a mayores profundidades. Las caídas de  $\Delta F/F_m'$  más altas se observaron en los ejemplares aclimatados a un ambiente de menor disponibilidad lumínica (5 m), con relación a los valores obtenidos en los ejemplares que permanecieron bajo una mayor disponibilidad de luz o sin sufrir estrés del doble trasplante (estanque-bahía-estanque) (Fig. 5.17).

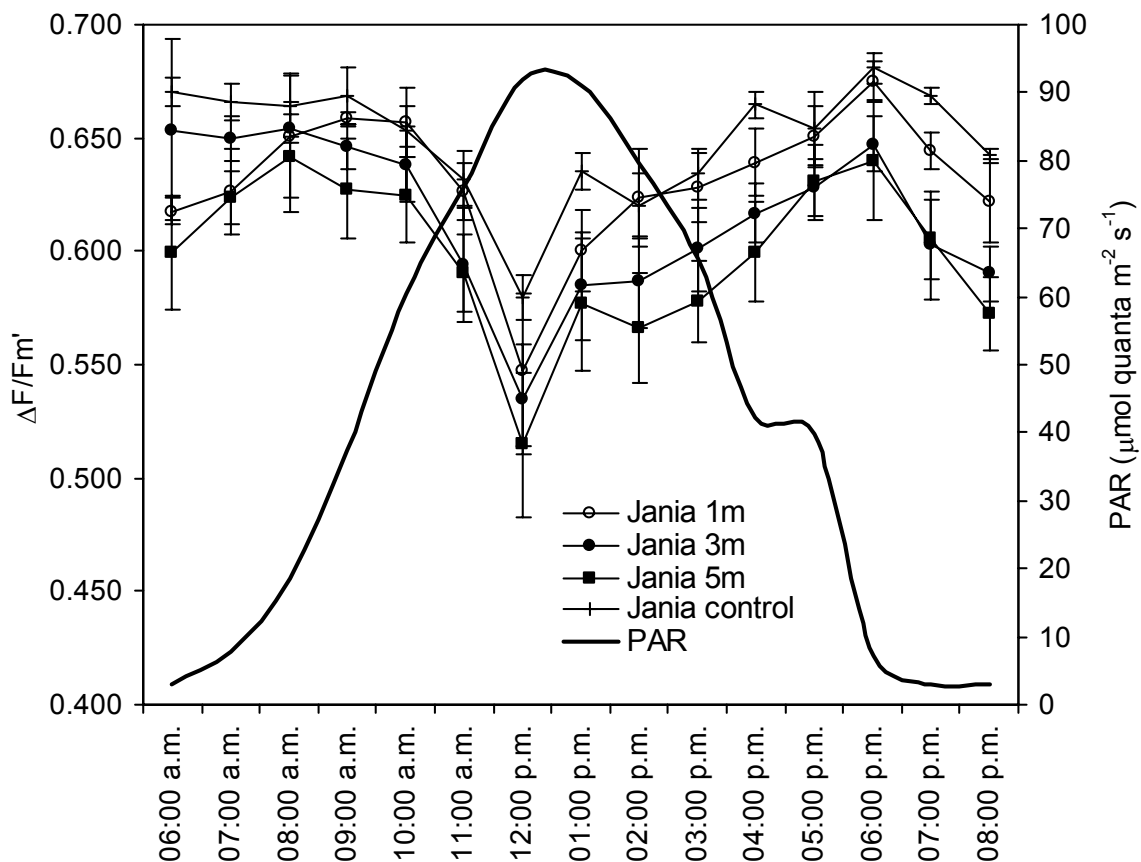
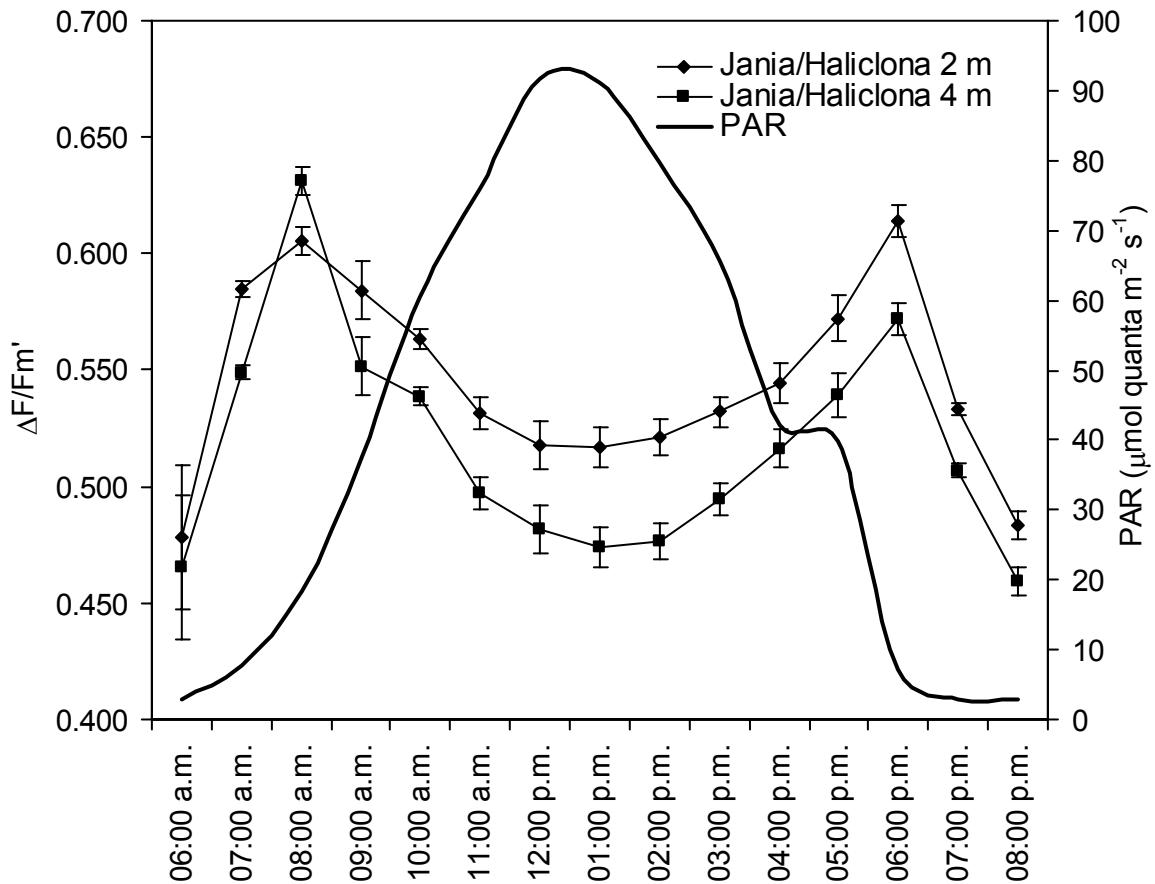


Fig. 5.17. Patrón de variación diurno de  $\Delta F/F_m'$  en ejemplares de *J. adherens* aislada aclimatada a diferente profundidad en relación con la disponibilidad de luz (PAR) (línea continua).

En los ejemplares de la asociación crecidos en el medio natural, también se registró un patrón inverso de variación de  $\Delta F/F_m'$  asociado al patrón de variación diurno de la irradiancia. De nuevo, este patrón se caracterizó por presentar los valores más altos por la mañana (un promedio de  $0.618 \pm 0.01$  a las 08:00 a.m) y por la tarde ( $0.593 \pm 0.02$ , a las 06:00 p.m), y los valores más bajos al medio día ( $0.494 \pm 0.03$  a la 01:00 p.m) (Fig. 5.18). Se detectaron diferencias significativas entre los individuos de la asociación aclimatados a 2 y 4 m de profundidad. Los ejemplares de 2 m de profundidad, por lo general, mostraron una mayor eficiencia fotoquímica que los ejemplares de 4 m, bajo las mismas condiciones experimentales, excepto a las 08:00 a.m, donde se detectó el valor promedio máximo ( $0.631 \pm 0.06$ ), el cual fue mayor en los ejemplares de 4 m ( $0.605 \pm 0.005$ ), sin embargo, dicho valor nunca se recuperó completamente al final del día. A diferencia de los valores observados para *J. adherens* aislada, la  $\Delta F/F_m'$  de *J. adherens* en asociación con la esponja presentó una caída mayor a menores intensidades de luz, pero menos pronunciada en el pico de la irradiancia (12:00 p.m). Una importante diferencia que se detectó en los patrones de variación de  $\Delta F/F_m'$  entre *J. adherens* aislada y en asociación con la esponja fue que en los ejemplares de la asociación se registró una caída mucho más marcada de la eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) en oscuridad.





5.18. Patrón de variación diurno de  $\Delta F/Fm'$  en *J. adherens* en asociación con *H. caerulea* a diferente profundidad en relación con la disponibilidad de luz (PAR) (línea continua).

En los ejemplares de la asociación que permanecieron trasplantados en los diferentes ambientes durante 103 días se detectó una tendencia similar de  $\Delta F/Fm'$  a lo largo del día, al igual que en la población de *J. adherens* control que permaneció creciendo en los estanques a lo largo de todo el experimento. Los valores más altos, fueron registrados de nuevo por la mañana (09:00 a.m) y por la tarde (08:00 p.m), y los valores más bajos al medio día (12:00 p.m) (Fig. 5.19). En esta ocasión se registraron valores de  $\Delta F/Fm'$  relativamente más altos en los ejemplares de *J. adherens* control que en los ejemplares de la asociación, y no se detectaron diferencias significativas entre estos últimos trasplantados a 1, 3 y 5 m durante 103 días. Se detectaron, sin embargo, menores recuperaciones en los valores de  $\Delta F/Fm'$  al final del día, pues los máximos valores que se registraron por la mañana no se recuperaron completamente al final del día, indicando que

valores similares de la irradiancia indujeron mayor daño en las membranas fotosintéticas en junio. El hecho de que se observó también la misma respuesta en la forma aislada de *J. adherens* mantenida en los estanques durante todo el experimento de trasplantes, es indicativo de que los estanques estuvieron expuestos ese día a mayores irradiancias que los días precedentes o que algún estrés adicional afectó a todos los organismos durante estas determinaciones.

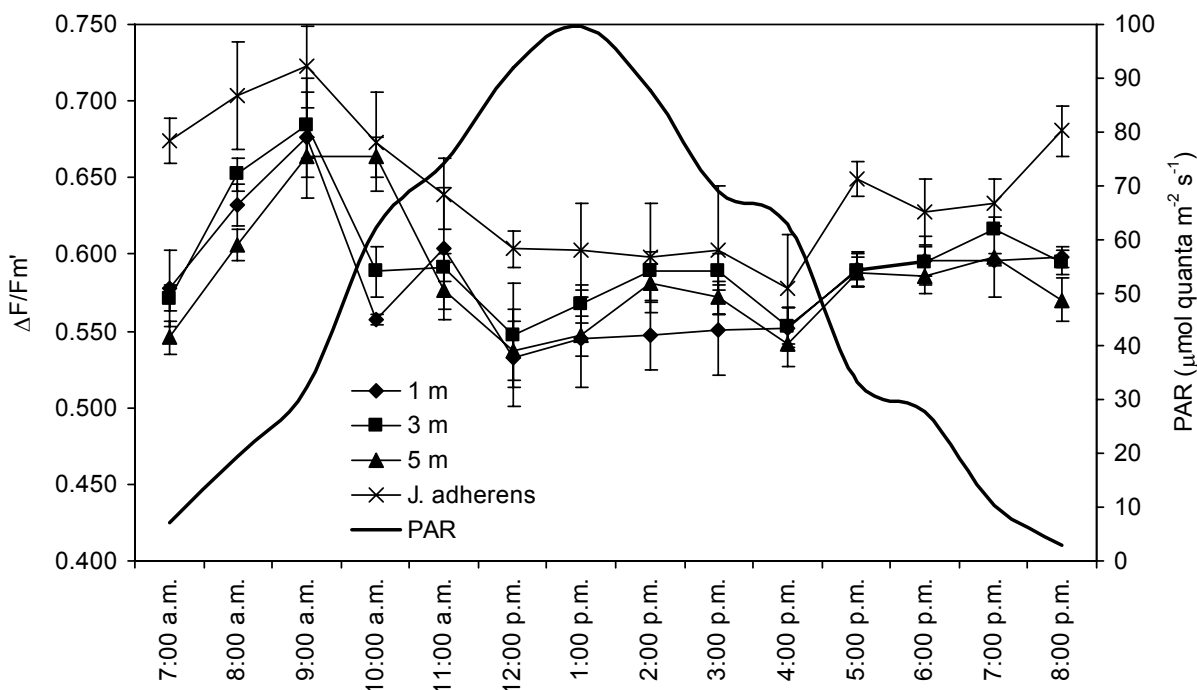


Fig. 5.19. Patrón de variación diurna de  $\Delta F/F_m'$  en ejemplares de *J. adherens* aislada aclimatada a diferente profundidad en relación con la disponibilidad de luz (PAR) (línea continua).

### 5.3.9. Presión dinámica máxima

Las medidas *in situ* de la presión dinámica máxima ( $Q_{max}$ ), en general mostraron que los valores eran significativamente mayores en *J. adherens* cuando se asocia con *H. caerulea* ( $0.216 \pm 0.09$ ) que viviendo de forma aislada ( $0.058 \pm 0.01$ ) (Fig. 5.20). Los valores de presión dinámica que se registraron en la asociación, mostraron una tendencia a disminuir con la profundidad. El valor promedio más alto se registró en los individuos de la asociación de 1 m de profundidad ( $0.35 \pm 0.07$ ), el cual tendió a disminuir en los de 3 m ( $0.17 \pm 0.04$ ) y 5 m ( $0.11 \pm 0.01$ ).  $Q_{max}$  en *J. adherens* aislada no presentó diferencias

significativas entre las tres profundidades (ANOVA,  $p > 0.05$ ) y no sobrepasó valores de 0.1, indicando una baja actividad en las membranas fotosintéticas en el pico de irradiancia del día. Por otro lado, no se observaron diferencias significativas en los valores de  $Q_{max}$  (ANOVA,  $p > 0.05$ ) entre *J. adherens* aislada y en asociación a 5 m de profundidad, esto debido a que en esa profundidad existe una reducción de la disponibilidad de luz del 90.4 % de la irradiancia superficial.

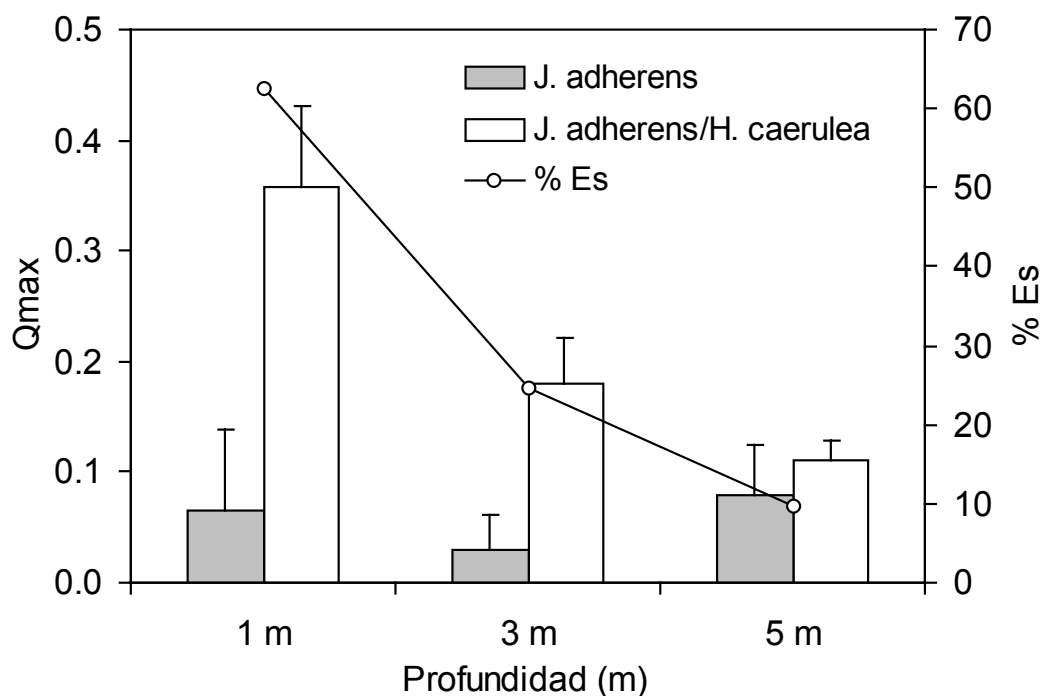


Fig. 5.20. Variabilidad de la presión dinámica máxima ( $Q_{max}$ ) en campo entre *J. adherens* aislada y en asociación transplantada a 1, 3 y 5 m de profundidad (barras). Porcentaje de la irradiancia superficial (%Es) en un gradiente en profundidad (línea con círculos).

### 5.3.10. Variación de la fotosíntesis en *J. adherens* a 1, 3 y 5 m de profundidad en la forma aislada y en asociación con *H. caerulea*

La fotosíntesis se estimó a partir de los valores de ETR en el pico de irradiancia del mes de marzo de 2003. Se calcularon los valores relativos con respecto al máximo observado en la asociación a 1 m de profundidad (Fig. 5.21). En los ejemplares de la asociación aclimatados a 3 m, se estimó una reducción de la fotosíntesis de un 65 % con respecto a los de 1 m, y en los ejemplares de 5 m de hasta un 87 %. En el caso de los ejemplares de *J. adherens* en forma aislada

trasplantados a 1, 3 y 5 m de profundidad, éstos producen en promedio un 87 % menos que la forma asociada a 1 m, y no se detectaron diferencias significativas entre ellas.

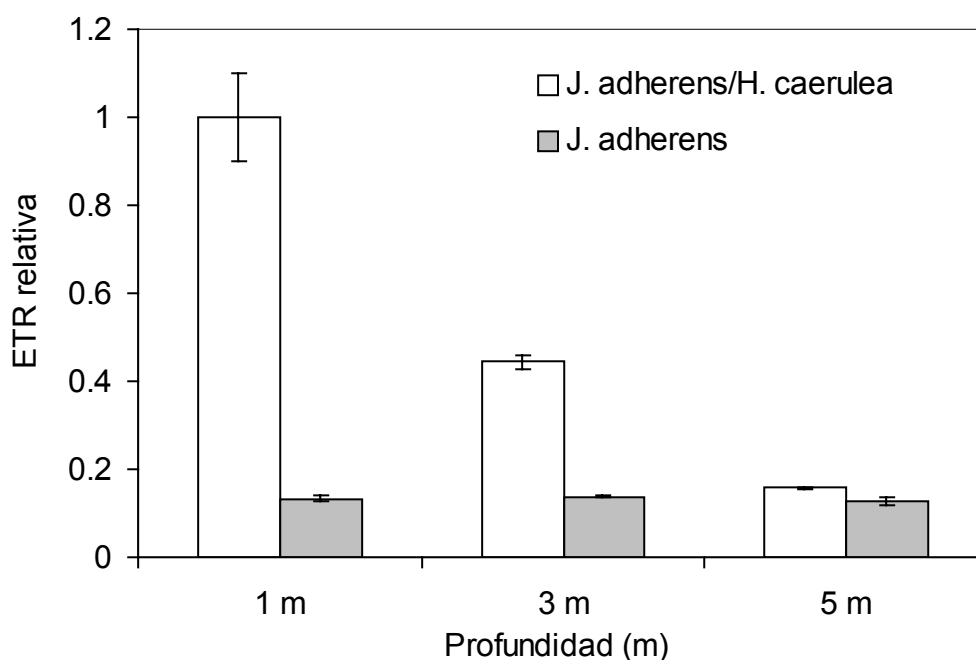


Fig. 5.21. Tasa de transporte de electrones determinado en ejemplares de *J. adherens* aislada (barra oscura) y en asociación con la esponja (barra clara) aclimatada a diferente profundidad.

## 5.4. Discusión

### ***Respuesta morfológica***

En el experimento de trasplantes, se registraron cambios morfológicos significativos entre los organismos de la asociación trasplantados de 3 a 1 y 5 m de profundidad. Los organismos que crecieron a 1 m desarrollaron una mayor superficie de fijación y un tejido más denso que los individuos de 3 y 5 m y la morfología externa, en general, varió desde formas delgadas y aplanadas a 1 m a formas más altas y elipsoidales a 5 m de profundidad. También se observó que el tejido era menos denso y con más espacios internos a mayor profundidad.

El movimiento del agua ha sido considerado como el factor ambiental principal que modula la morfología de las esponjas en aguas poco profundas (Lewis, 1968;

[Kaandorp, 1999](#)). En nuestro experimento de trasplantes se confirmó la importancia que tiene la fuerza hidrodinámica en la regulación morfológica de la esponja. Una alta exposición al oleaje puede incrementar dramáticamente una pérdida de biomasa ([Meroz e Ilan, 1995](#); [Bell y Barnes, 2000](#)), por consiguiente, todos los ajustes del fenotipo llevan a (1) incrementar la resistencia del tejido para no romperse, y/o (2) reducir la resistencia a la fuerza hidrodinámica (desarrollo de una área basal más grande con relación a la altura del individuo), lo cual puede ayudar a aumentar la supervivencia de la especie en este ambiente. Asociado a estos cambios morfológicos, los ósculos (y otros elementos del sistema acuífero) tienden a reducir su diámetro para poder bombear agua a través de un tejido más denso y satisfacer así las necesidades de alimentación y respiración ([Wilkinson y Vacelet, 1979](#); [Palumbi, 1986](#); [McDonald et al., 2002](#), entre otros) y oponer una mayor resistencia al flujo de agua en el interior de la esponja ([Vogel, 1981](#)).

La variación del contenido inorgánico de la esponja y de la morfología de las espículas también se ha asociado al grado de exposición al oleaje ([Bell et al., 2002](#)). Las espículas, son el principal constituyente del material esquelético de las esponjas, junto con el colágeno y las fibras de espongina, y se ha evidenciado que las esponjas que viven expuestas a un estrés mecánico alto, desarrollan una mayor concentración de espículas que las esponjas que habitan en lugares con hidrodinamismo moderado ([Palumbi, 1984, 1986](#)). Por otra parte, el incremento relativo en el contenido inorgánico también se puede conseguir a través de una disminución de otros componentes orgánicos del esqueleto, como son las fibras de espongina ([Stone, 1970](#)), o aumentando el grosor de los elementos espiculares. Es un hecho que las oxas más gruesas son más fuertes y tienen un área de anclaje más grande, proporcionando así un mayor soporte e integridad estructural al tejido orgánico de la esponja ([Koehl, 1982](#); [Palumbi, 1984, 1986](#); [McDonald et al., 2002](#)). Las esponjas como la especie *Halichondria panicea* ([Palumbi, 1986](#)) y *Cinachyrella australiensis* ([McDonald et al., 2002](#)) desarrollan oxas significativamente más gruesas en ambientes con fuerte oleaje, para incrementar así la rigidez de su tejido. Contrariamente a este hecho, encontramos que las espículas de *H. caerulea*, se hicieron más largas y gruesas a 5 m que las que produjeron los ejemplares sometidos a mayor hidrodinamismo a menor

profundidad (1 m), lo que en principio contradice la hipótesis generalmente aceptada de que es la fuerza del oleaje el factor determinante de este cambio morfológico en la esponja, ya que un incremento en la concentración de espículas en el tejido proporciona una mayor rigidez y resistencia a la acción del oleaje (Palumbi, 1986). Aunque en este estudio no se cuantificó directamente la resistencia del tejido a la ruptura, si se registraron valores similares en la concentración del tejido entre los ejemplares de 1 y 3 m (247 mg cm<sup>-3</sup> y 211 mg cm<sup>-3</sup>, respectivamente) como los que se han documentado para la esponja *Halichondria panicea* (210 mg cm<sup>-3</sup>) trasplantada a ambientes de fuerte movimiento de agua (Palumbi, 1986). Se han observado valores similares en el contenido inorgánico del tejido de este estudio a los documentados para *H. panicea* (76 %) (Palumbi, 1986), y *C. australiensis* (78 %) (McDonald et al., 2002) creciendo en ambientes de alto hidrodinamismo. Sin embargo, en estas especies el contenido inorgánico es exclusivamente la sílice de las espículas mientras que en la asociación *H. caerulea/J. adherens*, los talos calcificados de *J. adherens* contribuyen hasta en un 27 % al contenido inorgánico total de los especímenes trasplantados a 1 m de profundidad.

En estudios previos, se ha documentado que algunas esponjas pueden utilizar la estructura de otros organismos diferentes como sustituto de sus fibras esqueléticas (Rützler, 1990), y especies como *Dysidea janiae* y *Strongylacidon osburnensis*, sustituyen o refuerzan su propio esqueleto al vivir en asociación con un alga calcárea del género *Jania* (Rützler, 1990), por lo que en este caso los beneficios para la esponja de vivir en asociación con el alga calcárea parecen ir más allá que el de disponer de un simple sustrato estable y estructura de soporte en el esqueleto ramificado del alga. En este sentido, estudios previos han concluido que la esponja puede vivir en este ambiente altamente hidrodinámico (en la bahía de Mazatlán) únicamente en asociación con *J. adherens* (Carballo y Ávila, 2004; Ávila y Carballo, 2004). Los presentes resultados indican que la esponja utiliza el alga como un sustituto de su estructura esquelética (principalmente como sustituto de las fibras primarias), reduciendo así significativamente los costos de inversión en la producción de espículas. *H. caerulea* reemplaza más del 27 % de su esqueleto a 1 m de profundidad, con el

talo de *J. adherens*, obteniendo así un significativo beneficio metabólico (Uriz et al., 1992). De hecho, en estanques experimentales, fue posible cultivar a la esponja sin el alga, la cual desarrolló la típica reticulación de fibras primarias y secundarias pauciespiculares en el coanosoma, que son sustituidas, en parte en la asociación, por las ramificaciones de *J. adherens* (Fig. 1.6).

El sistema acuífero de *H. caerulea* también presentó modificaciones en respuesta al alto movimiento de agua. Se incrementó el número de canales internos por unidad de superficie y se redujeron en diámetro en ambientes de mayor movimiento de agua. Esta estrategia sirve para imponer una mayor resistencia al paso del agua a través del cuerpo de la esponja (Vogel, 1981) y así controlar más eficientemente el flujo de agua que circula por el interior. En este estudio concluimos por tanto que *J. adherens* proporciona una parte importante del esqueleto estructural de la asociación y ayuda a reducir significativamente los costos energéticos de la esponja en la síntesis de espículas, sobre todo cuando *H. caerulea* requiere de un refuerzo estructural para vivir en lugares donde hay un fuerte movimiento de agua.

Con respecto a los posibles beneficios que puede adquirir el alga en asociación con la esponja *H. caerulea*, en este estudio observamos que los individuos de *J. adherens* de forma aislada trasplantados a la bahía de Mazatlán, mostraban claros signos de inhabilidad para sobrevivir más allá de la primera semana desde el inicio del experimento. Éstos organismos habían crecido durante dos meses en los tanques experimentales, aclimatados a un ambiente lumínico similar al de 4 m de profundidad de la bahía de Mazatlán en marzo 2005 (15% Es). Sin embargo, mostraron claros síntomas de pérdida de peso y disminución del crecimiento, aunque sin manifestar signos de daño en el tejido a la semana del inicio del experimento. Parece claro que es la forma asociada a la esponja la que provee a *J. adherens* de la habilidad para incrementar su rango de distribución en la bahía de Mazatlán. *J. adherens*, al igual que la esponja experimentó una significativa variación morfológica. Los organismos que viven en forma aislada en la zona intermareal de la bahía de Mazatlán crecen formando matas de pequeña altura con alto solapamiento de su tejido ramificado, similares a los que se han registrado en ambientes rocosos de las costas del Golfo de California (Abbot y

Hollenberg, 1976). No obstante, *J. adherens* desarrolla individuos 4 veces más altos con un dosel menos 'empaquetado' cuando viven en asociación con *H. caerulea*, ya que se reduce significativamente la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  por unidad de volumen. El grado de 'empaquetamiento' del dosel de *J. adherens* puede estimarse utilizando la variación de la concentración de  $\text{CaCO}_3$  ( $\text{g cm}^{-3}$ ) como un descriptor de la concentración de tejido fotosintético del alga por unidad de volumen. *J. adherens* tiene talos de un diámetro muy pequeño, que presentan una muy baja plasticidad morfológica en cuanto al grosor, cuya ramificación produce mínima autosombra cuando el alga crece en forma abierta, pero puede llegar a producir una gran autosombra cuando el dosel es muy denso. En este estudio se encontró que la concentración de  $\text{CaCO}_3$  decreció significativamente con la profundidad con respecto a la forma aislada, desde un 29 % a 1 m hasta un 59 % en los organismos que crecieron a 5 m, y que esta dilución en la concentración de  $\text{CaCO}_3$  del alga seguía un patrón no lineal asociado a la disminución en la disponibilidad de luz (% Es), considerando también los cambios experimentados por los individuos mantenidos en las jaulas y sometidos a un 30% de atenuación con respecto a la luz ambiental (Fig. 5.13, [Enríquez, Ávila y Carballo, en revisión](#)). Una importante observación del experimento de trasplantes es que el patrón de variación morfológica descrito para *J. adherens* es común a las dos formas de crecimiento, la asociada a la esponja y la de vida libre del intermareal (Fig. 5.13, [Enríquez, Ávila y Carballo, en revisión](#)).

La luz es considerada como el factor principal que regula la abundancia, distribución y respuesta morfológica de las macrofitas bentónicas en un gradiente de profundidad ([Ramus, 1976a](#); [Lüning, 1981](#); [Raven, 1986](#)). Cuando la disponibilidad de luz disminuye, las macrofitas marinas tienden a incrementar su contenido de pigmentos y a expandir sus superficies fotosintéticas tanto a nivel de tejido fotosintético desarrollando estructuras más delgadas con una mayor área por unidad de peso (Área Foliar Específica, SLA,  $\text{cm}^2 \text{g peso seco}^{-1}$ ), como en el dosel del organismo completo, desarrollando una distribución del área foliar con menor solapamiento de estructuras modulares para optimizar la capacidad de absorción de luz y de producción fotosintética neta ([Ramus, 1976b](#); [Lüning, 1981](#); [Björkman, 1981](#); [Hay, 1986](#); [Raven, 1986](#); [Falkowski y Raven, 1997](#)). Un aumento



del contenido de pigmentos y del área de colecta de luz están pues asociados a menores irradiancias, pero también un aumento de la irradiancia puede inducir disminuciones en el contenido de pigmentos y en el área de colecta de luz para minimizar el fotodaño y los costos de recuperación en hábitats altamente iluminados. Se ha señalado, que cambios morfológicos en el tejido fotosintético y en concreto en el grosor del tejido y en el área específica (SLA) están asociados a cambios en la eficiencia de absorción de luz por unidad de pigmento y por unidad de peso ([Enríquez y Sand-Jensen, 2003](#); [Enríquez, 2005](#)).

Por otro lado, la plasticidad del dosel también juega un papel importante en la respuesta fotoaclimatativa de todo el organismo, no sólo por su efecto sobre el campo lumínico del tejido ([Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005](#)) y, por tanto, sobre la producción fotosintética neta, sino también por la gran variedad de procesos que ocurren en el dosel no solamente asociados a la luz, sino también las tasas de difusión de gases, al tiempo de vida de las unidades modulares, etc. ([Asner, 1998](#); [Scurlock et al., 1999](#); [Asner et al., 2003](#)). La respuesta morfológica del talo-tejido o del dosel depende mucho de la forma de vida y de la plasticidad de la forma de crecimiento de la especie ([Hay, 1986](#)). Tanto la forma de vida como la forma de crecimiento están relacionadas con los requerimientos mínimos de luz necesarios para asegurar el mantenimiento del organismo en un determinado hábitat. En los hábitats limitados por luz, la atenuación de la luz dentro del tejido o del dosel de las algas marinas puede ocasionar que las capas celulares o ramificaciones más profundas estén la mayor parte del día expuestas a irradiancias por debajo del punto de compensación (irradiancia donde la producción fotosintética neta es cero porque la fotosíntesis está compensada por la respiración), lo que trae como consecuencia un balance de carbono negativo para estas estructuras. Sólo en hábitats bien iluminados, el tejido fotosintético puede hacerse más grueso y el dosel más denso para que la luz pueda penetrar suficientemente hasta las capas más profundas del tejido y del dosel. Un aumento del grosor del tejido y del espesor del dosel puede proporcionar mejoras significativas en la tasa de asimilación neta fotosintética por unidad de superficie, tanto para el tejido ([Terashima y Saeki, 1985](#); [Vogelmann et al., 1996](#)), como para el dosel ([Asner et al., 1998](#); [Scurlock et al., 1999](#); [Asner et al., 2003](#)) y también fotoprotección para

una significativa fracción del tejido fotosintético (Björkman, 1981; Jones, 1992; Enríquez et al., 2002). No obstante, otros factores como la disponibilidad de nutrientes, temperatura del agua, exposición al oleaje, estabilidad del sustrato y tasas de sedimentación, también pueden jugar un papel importante en la regulación del crecimiento, abundancia, tamaño y forma de las macrofitas marinas (Norton et al., 1981; Koehl, 1986).

En este estudio, se encontró, asociado a una reducción de la disponibilidad de luz con la profundidad y con la sombra de las jaulas: (1) un incremento exponencial en el contenido de pigmentos en el talo de *J. adherens*, (2) un incremento no lineal en la densidad de clorofila *a* y, (3) una reducción no lineal en la concentración del tejido fotosintético de *J. adherens* en el dosel (Enríquez, Ávila y Carballo, en revisión), lo cual confirma la dominancia de la luz en el ajuste morfológico y estructural observado en *J. adherens* en la asociación con *H. caerulea*. El hecho de que los patrones de variación observados en *J. adherens* sean comunes para las dos formas de crecimiento, la asociada a la esponja y la de vida libre del intermareal, refuerza todavía más la importancia de la luz como factor regulador de la respuesta morfológica de *J. adherens* en la bahía de Mazatlán, y permiten concluir que la plasticidad morfológica observada en el dosel de *J. adherens* puede ser considerada como una respuesta fotoaclimatativa en el contexto de previas descripciones (Ramus, 1976b; Björkman, 1981; Ramus, 1981; Hay, 1986; Raven, 1986).

A 1 m de profundidad, *J. adherens* sin embargo, desarrolló doseles con una alta concentración de tejido fotosintético por unidad de volumen, lo que produjo un incremento significativo en el 'empaquetamiento' de la clorofila *a* en la asociación (Fig. 5.13) (Enríquez, Avila y Carballo, en revisión), a pesar de la reducción observada en el contenido de pigmentos del talo. En condiciones donde la luz no limita el crecimiento, una reducción en la eficiencia de absorción de los pigmentos puede producir mínimas desventajas ecológicas en comparación con los beneficios que puede ofrecer un significativo reforzamiento de la resistencia del tejido en la profundidad de máximo hidrodinamismo.

La forma de crecimiento en la zona intermareal es una mata de pequeña altura muy densa, que quizás le permita a *J. adherens* minimizar así las pérdidas de

biomasa causadas por herbívoros o desecamiento (Hay, 1986). Sin embargo, esta forma de crecimiento puede sufrir importantes reducciones en las tasas fotosintéticas debido a la fuerte autosombra y a marcados gradientes de difusión dentro del dosel. *J. adherens* en asociación con *H. caerulea*, forma individuos más altos con un dosel más abierto (menos denso) y cubierto por el tejido de la esponja. El 'empaquetamiento' de los pigmentos en la asociación (g pigmento m<sup>-2</sup>) se incrementa entre 2.3 y 5.9 veces con respecto a la forma aislada. De acuerdo con Raven (1986), los organismos fotosintéticos de mayor tamaño tienen requerimientos mínimos de luz mayores, por lo que la forma de crecimiento desarrollada por *J. adherens* en la asociación parecería subóptima para colonizar los ambientes menos iluminados de profundidad en la bahía de Mazatlán. Sin embargo, la capacidad de formar un dosel más expandido puede reducir fuertemente la autosombra de los pigmentos, aumentando la producción fotosintética neta de *J. adherens* en condiciones de baja iluminación.

No se encontró un patrón de mortalidad en el talo del alga en el interior del organismo simbiótico. El talo de *J. adherens* estaba fuertemente pigmentado en la base y en la parte más interna del individuo en todas las profundidades. Por otra parte, los especímenes que crecieron a 5 m, y que mostraron grandes proyecciones de la esponja, también tenían una significativa presencia de alga en la base de la asociación. Estas observaciones, indican que *J. adherens* disponía en todas las profundidades examinadas en este estudio de la suficiente cantidad de luz, si no para crecer, al menos para mantener su tejido vivo. Por consiguiente, se puede concluir que *J. adherens* tiene la capacidad de fotoaclimatarse y de colonizar áreas de mayor profundidad y menor disponibilidad de luz en la bahía de Mazatlán. Sin embargo, el hecho de que la forma aislada de *J. adherens* está sólo presente en la zona intermareal, sugiere que la asociación con *H. caerulea* es la que provee a *J. adherens* de la protección y/o las propiedades emergentes necesarias para permitirle colonizar y sobrevivir en la bahía.

### **Respuesta fisiológica**

Al igual que las plantas terrestres, las algas realizan ajustes en su actividad fotosintética en respuesta a cambios diurnos en la disponibilidad de luz (Falkowski y Raven, 1997; Ralph et al., 1998). Expuestos a las mismas condiciones de irradiancia, en los estanques, los ejemplares de *J. adherens* (aislada o asociada) mostraron un patrón de variación diurno de  $\Delta F/F_m'$  con valores máximos por la mañana seguidos por una disminución hacia el medio día y posteriormente se presenta una fase de recuperación por la tarde como ha sido reconocido para otros organismos fotosintéticos como el fitoplancton (Kolber et al., 1993), algas marinas (Franklin et al., 1996) y recientemente en los simbiontes de los corales escleractíneos (Hoegh-Guldberg y Jones, 1999; Jones y Hoegh-Gulberg, 2001). Las variaciones encontradas en el patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  de *J. adherens* aislada y asociada con la esponja obedecen principalmente a las diferencias en la respuesta fotoaclimatativa inducida a diferente profundidad y entre la forma aislada y asociada. Las diferencias observadas en los especímenes de *J. adherens* aislada que fueron trasplantados con respecto a los que se utilizaron como control, son pruebas de que una semana fue suficiente para inducir respuestas fotoaclimativas distintas en el alga aislada. Esta respuesta fotoaclimatativa se evidenció por las variaciones en los valores de  $\Delta F/F_m'$ , los cuales, por lo general, fueron más altos en *J. adherens* control-estanques pero no significativamente diferentes a los que presentó la población aclimatada a 1 m de profundidad, aunque sí a los que presentaron los individuos de *J. adherens* que habían sido trasplantados a mayores profundidades. También se detectaron diferencias entre estos organismos de *J. adherens* procedentes de los trasplantes (1, 3 y 5 m), donde la caída de la eficiencia fotoquímica en el pico de irradiancia fue mayor en los ejemplares aclimatados a un ambiente de menor disponibilidad lumínica (5 m), con relación a los valores obtenidos en los ejemplares que permanecieron bajo una mayor disponibilidad de luz (1 m). Teniendo en cuenta que la variación de  $\Delta F/F_m'$  está fuertemente asociada a la variación de la disponibilidad de luz, y que todos los organismos estuvieron expuestos a la misma luz ambiental en el estanque, el hecho de que *J. adherens* experimentara mayores caídas en  $\Delta F/F_m'$  se explica porque los organismos aclimatados a menores irradiancias poseen una mayor capacidad de colectar luz en las membranas

fotosintéticas gracias a que disponen de una mayor concentración de pigmentos en el tejido tal como sucedió con los organismos que se trasplantaron a mayor profundidad (Fig. 5.12).

También se detectaron diferencias significativas en el patrón de variación de  $\Delta F/F_m'$  entre los ejemplares de la asociación *J. adherens* -*H. caerulea* aclimatados a 2 y 4 m de profundidad. Los ejemplares de 2 m de profundidad, por lo general, mostraron una mayor eficiencia fotoquímica que los ejemplares de 4 m, bajo las mismas condiciones experimentales, lo cual significa que los ejemplares de 4 m experimentan mayor presión o 'sienten' más luz en el mismo ambiente lumínico. Además, se observó que su máximo de eficiencia fotoquímica ( $F_v/F_m$ ) es mayor en la población de 4 m debido, probablemente, a que al vivir a menores disponibilidades de luz tienen acumulado un menor daño en sus membranas fotosintéticas, pero también porque maximizar la eficiencia fotoquímica mejora la capacidad de supervivencia de los organismos fotosintéticos a menores disponibilidades de luz.

Las determinaciones de las curvas ETR vs. irradiancia en ejemplares de la asociación crecidos a 2 y 4 m de profundidad, indicaron que ambos organismos han desarrollado una respuesta fotoaclimatativa distinta y confirman que los organismos de 4 m tienen una eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ) significativamente mayor y alcanzan mayores tasas fotosintéticas a menores irradiancias que los ejemplares que viven en un ambiente de mayor disponibilidad de luz (2 m). Estos resultados indican, por tanto, que *J. adherens*, tiene la capacidad de fotoaclimatarse a menores intensidades de luz tanto en la forma aislada como en la asociada.

Es importante señalar que los ejemplares de la forma aislada de *J. adherens* se desarrollaron muy bien, en condiciones de cultivo en el estanque, donde el ambiente lumínico era similar a la profundidad de 4 m, pero sin verse afectado por el efecto del enterramiento por el sedimento (el cual puede limitar a su vez la cantidad de luz recibida por el alga) y de la abrasión por el oleaje. Es decir, parece que *J. adherens* aislada puede vivir en ambientes poco iluminados de la bahía de Mazatlán, y no es solamente su capacidad de aclimatarse a baja luz lo que impide que colonice esos ambientes. La protección que la esponja le puede ofrecer al dosel ante factores ambientales como la sedimentación y la fuerza del oleaje es lo

que puede quizás explicar el mayor éxito ecológico de la forma asociada de *J. adherens* en la bahía de Mazatlán. En este sentido, *J. adherens* al asociarse con la esponja adquiere el beneficio de abrir su dosel y reducir el empaquetamiento de sus pigmentos, pero en una estructura reforzada que permite reducir las pérdidas de biomasa producidas por el movimiento del agua, y por el enterramiento por sedimento. Algunas esponjas tienden a adoptar formas tubulares o arborescentes o liberar una mucosidad en su superficie para evitar el enterramiento por el sedimento (Reiswig, 1971).

El patrón de dilución de la concentración de pigmentos en el tejido ( $\text{mg chl a g CaCO}_3^{-1}$ ) observado en la forma asociada de *J. adherens* asociado con la disminución en la disponibilidad de luz en profundidad, confirma que el alga desarrolla una forma de crecimiento más abierta, para reducir el efecto de autosombra de los pigmentos fotosintéticos en el dosel y aumente su eficiencia para absorber luz. La combinación óptima entre la concentración de tejido y la concentración de pigmentos por unidad de área es, probablemente, la que desarrollaron los organismos de 3 m de profundidad, como se ve reflejado en su mayor absorptancia (Fig. 5.14). Los especímenes de 1 m tienen una menor concentración de pigmentos por unidad de área, pero una forma del dosel muy empaquetada, lo que hace que la estructura pierda capacidad de absorción de luz. En el caso de los especímenes de 5 m, la estructura de éstos tiene una mayor concentración de pigmentos por unidad de área, lo que ocasiona, probablemente, con un efecto de autosombra alto. Las diferencias observadas en la morfología del dosel entre la forma aislada y en asociación, pueden explicar las variaciones registradas en el patrón diurno de variación de  $\Delta F/F_m'$ . En este análisis se observó que *J. adherens* asociada presenta una caída significativamente mayor de  $\Delta F/F_m'$  desde menores irradiancias (a primeras horas del día) que la forma aislada. Por otro lado, también los altos valores de presión dinámica máxima que se registraron *in situ* en la asociación fueron más altos que los que se registraron en la forma aislada. Esto es indicativo de que el alga 'siente' más luz cuando vive asociada a la esponja, lo cual ha sido apoyado con las pruebas de absorptancia, en las cuales se determinó que la estructura de los especímenes de la asociación absorbe más luz que la estructura de *J. adherens* en forma aislada. En este caso, no podemos

descartar la idea de que *J. adherens* pueda coleccionar más luz en asociación con la esponja, debido al efecto que puede tener la estructura silíceica de la esponja, en el sentido de que ésta ayude a conducir la luz ambiental hacia el interior del organismo, como se ha sugerido para otros simbioses fotosintéticos en esponjas (Gaino y Sará, 1994).

*J. adherens* aislada por su parte, presentó valores de  $Q_{max}$  por debajo de 0.1, lo que indica que había una baja actividad en las membranas fotosintéticas en todas las profundidades en el pico de irradiancia de un día despejado. Las diferencias relativas estimadas en la tasa de transporte de electrones (ETR) como una medida de las diferencias en la actividad fotosintética entre el alga aislada y en asociación con la esponja, nos permitió establecer que los ejemplares de *J. adherens* en asociación con la esponja, al tener una mayor capacidad de absorción de luz, pueden alcanzar mayores tasas fotosintéticas que en la forma aislada a 1 y 3 m de profundidad. Los valores estimados para la asociación a 5 m son similares a los estimados para la forma aislada del alga en todas las profundidades, y son todos ellos un 20 % menores a los valores máximos estimados para la asociación a 1 m de profundidad. Este resultado indica una posible limitación por luz en el crecimiento de *J. adherens*, lo que explicaría la inhabilidad de la forma aislada de crecer en el experimento de trasplantes más allá de una semana y, por tanto, por qué esta forma sólo habita la zona del intermareal de la bahía de Mazatlán. El hecho de que *J. adherens* logre habitar en el intervalo de profundidad (2-5 m) donde no puede vivir en forma aislada, se debe fundamentalmente a la protección que le ofrece la esponja al dosel, que le proporciona además una nueva propiedad crucial para su aclimatación en profundidad como es la mejora de su capacidad de absorción de luz. La tasa de fotosíntesis en *J. adherens* cuando vive en asociación con la esponja es en promedio 4 veces mayor que en la forma aislada. Este resultado también aporta una posible explicación al límite de distribución en profundidad de la asociación alga-esponja en la bahía de Mazatlán, pues a 5 m el crecimiento de *J. adherens* en asociación con la *H. caerulea* puede estar también fuertemente limitado por la disponibilidad de luz.

*J. adherens* en la asociación presentó una tasa de fotosíntesis significativamente mayor a 1 m de profundidad que en los especímenes de 3 y 5 m, lo cual es indicativo de que en este ambiente los ejemplares de la asociación pueden alcanzar mayores tasas de crecimiento. Este hecho se confirma al registrar una mayor tasa de crecimiento en los ejemplares de la asociación que fueron trasplantados a menor profundidad (ver. capítulo 6). Sin embargo, a menor profundidad la intensidad de la corriente es mayor, lo que en un principio ocasiona que los especímenes que llegan a esas profundidades no se puedan adherir al sustrato o bien pierdan biomasa por fragmentación (Fig. 6.4) (Carballo y Ávila, 2004). Estos fragmentos podrían entonces dispersarse pasivamente hacia mayor profundidad y contribuir así al reclutamiento de la población natural de la asociación esponja-alga, la cual presenta su máximo de abundancia a 3 m de profundidad. De acuerdo a esta interpretación, el hidrodinamismo sería el factor ambiental que regularía el límite superior de distribución de la asociación *H. caerulea*-*J. adherens* en la bahía de Mazatlán.



## CAPITULO 6: CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LA ASOCIACIÓN: EXPERIMENTOS DE TRASPLANTES

### 6.1. Introducción

El crecimiento y la supervivencia de organismos sésiles como las esponjas está regulado por factores ambientales como la temperatura del agua, la sedimentación, la irradiancia, la turbulencia del agua, y por procesos biológicos como la depredación y la disponibilidad de alimento (Wilkinson y Vacelet, 1979; Carballo et al., 1996; Duckworth y Battershill, 2001; Hill y Hill, 2002; Pile et al, 2003). En el caso concreto de las esponjas que contienen simbiontes fotosintéticos, se ha sugerido que de los anteriores, la luz es uno de los más importantes (Trautman y Hinde, 2002), ya que estas esponjas que contienen simbiontes fotosintéticos, presentan una distribución limitada a aguas poco profundas donde haya luz suficiente para que éstos puedan mantener su actividad fotosintética (Trautman y Hinde, 2002). Sin embargo, existen también otros factores que limitan la distribución espacial, como es el caso de la ausencia de sustrato disponible para la fijación de los reclutas, como sucede en los organismos de la asociación simbiótica entre la esponja *H. cymiformis* y el alga roja *C. spongiosum* en One Three Reef, Australia (Trautman et al., 2003).

La asociación entre la esponja *H. caerulea* y el alga calcárea *J. adherens* es localmente abundante en ambientes someros (1-5 m) de la bahía de Mazatlán (México, Pacífico Oriental), caracterizados por presentar un fuerte movimiento de agua y altos niveles de sedimentación y resuspensión. En este intervalo de profundidad no es posible encontrar a *J. adherens* ni a *H. caerulea* viviendo en forma independiente, aunque *J. adherens* en forma aislada habita únicamente en el ambiente intermareal rocoso (Ávila, 2002). Esta asociación presenta una etapa de crecimiento que coincide con el aumento de la temperatura del agua (primavera-verano), y un crecimiento negativo cuando la temperatura disminuye (otoño-invierno) (Avila y Carballo, 2004). Sin embargo, no se sabe cuál es la razón por la cual esta asociación no puede habitar en zonas fuera de estos límites batimétricos. Existen varias hipótesis que pueden explicar esta limitada

distribución batimétrica, incluyendo aspectos relacionados con la capacidad de dispersión larvaria, reclutamiento, asentamiento, supervivencia de los asentamientos, selección apropiada de hábitat, disponibilidad de sustrato para el asentamiento y mortalidad de los adultos.

En este estudio se analizó la influencia de algunos parámetros ambientales (movimiento del agua, tasa de sedimentación/resuspensión e irradiancia) sobre el crecimiento y la supervivencia de individuos adultos de la asociación *H. caerulea/J. adherens* trasplantados desde la zona de mayor abundancia (3 m) hasta sus límites de distribución en profundidad (1 y 5 m).

## **6.2. Material y métodos**

Se llevó a cabo un experimento de trasplantes, el cual consistió en trasladar especímenes adultos de la asociación desde la zona de máxima abundancia (3 m), hasta sus límites de distribución batimétrica (1 y 5 m) (ver apartado 5.2.1).

### **6.2.1. Cuantificación del crecimiento y supervivencia de la asociación**

El crecimiento se estimó examinando la variación del volumen (ml) de los especímenes de la asociación trasplantados a los distintos ambientes (1, 3 y 5 m), por el método de desplazamiento volumétrico. Este parámetro se registró al inicio del trasplante (volumen inicial), y a los 43, 71 y 103 días. Durante cada determinación del volumen, los azulejos se limpiaron cuidadosamente de algas y organismos que se hubieran adherido y se llevaron a la superficie dentro de recipientes con agua, intentando exponerlos al aire el menor tiempo posible. En la embarcación cada ejemplar se colocó, sin desprenderlo del azulejo, dentro de un recipiente graduado conteniendo un volumen de agua conocido y, posteriormente se determinó el desplazamiento de volumen generado por este (Fig. 6.1). Previamente se comprobó que el procedimiento de exponer a los ejemplares al aire durante breves instantes no causaba mortalidad.



Fig. 6.1. Determinación de volumen de los ejemplares trasplantados por el método de desplazamiento volumétrico.

La supervivencia se determinó considerando únicamente la presencia de los especímenes de la asociación en la superficie experimental a través del tiempo. No obstante, la fragmentación o el desprendimiento de estos organismos no siempre implican mortalidad, ya que los fragmentos libres (de esponja y alga) tienen la capacidad de adherirse a otro sustrato y sobrevivir. Los muestreos se llevaron a cabo mediante buceo autónomo cada 15 días durante un periodo de tres meses (marzo-junio de 2003).

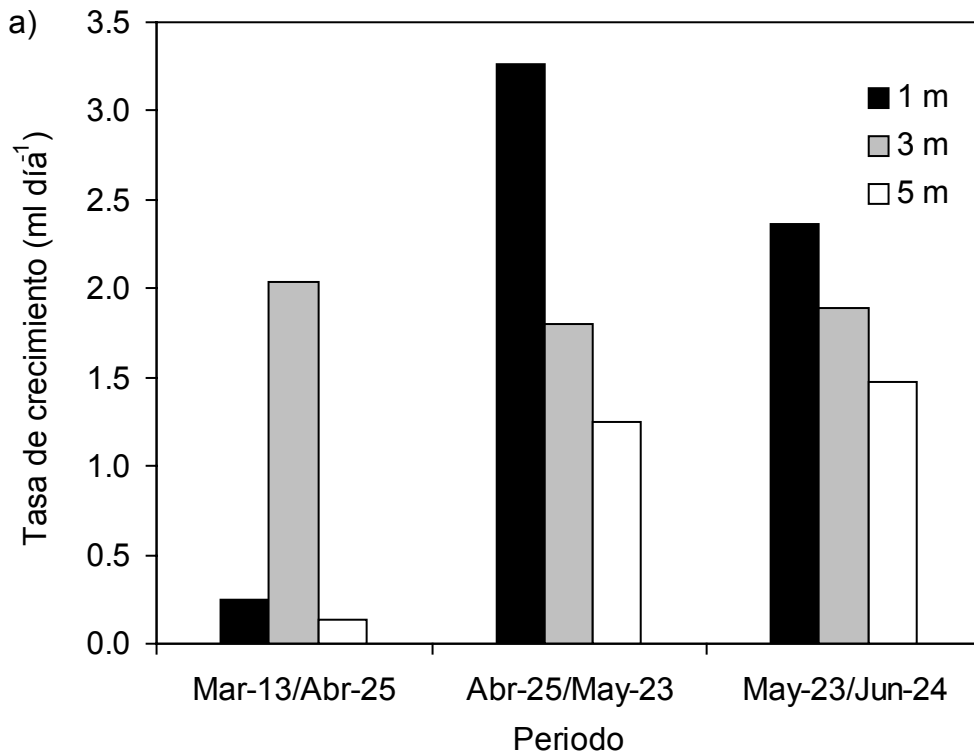
**Análisis de datos.** Para determinar si hubo relación entre la variación volumen y la supervivencia a través del tiempo y en profundidad con alguno de los parámetros ambientales que se midieron (temperatura del agua, sedimentación, movimiento del agua e irradiancia), se utilizaron correlaciones de rango de Spearman.

### 6.3. Resultados

#### 6.3.1. Variación espacio-temporal del crecimiento de la asociación

En general, el volumen promedio ( $\pm$  SE) de los especímenes de la asociación trasplantados, aumentó de  $107 \pm 2.7$  ml (valor inicial), hasta  $262 \pm 43.0$  ml en un periodo de 103 días. En el periodo del 13 de marzo al 25 abril de 2003, se registró una tasa de crecimiento mayor en los ejemplares de 3 m ( $2.04 \text{ ml día}^{-1}$ ) con relación a los de 1 m ( $0.24 \text{ ml día}^{-1}$ ) y 5 m ( $0.13 \text{ ml día}^{-1}$ ). Sin embargo, a partir del 25 de abril al 24 de junio de 2003, la tasa de crecimiento fue mayor en los ejemplares de 1 m ( $2.8 \text{ ml día}^{-1}$ ) que en los de 3 m ( $1.9 \text{ ml día}^{-1}$ ) y 5 m ( $1.4 \text{ ml día}^{-1}$ ).

<sup>1</sup>) (Fig. 6.2 a). Los ejemplares de 3 m aumentaron en volumen un 65 %, alcanzando un valor más alto que los de 1 m (62 %) y 5 m (46 %) en el mismo periodo (103 días) (Fig. 6.2 b). Al finalizar el experimento, los ejemplares de 1 m alcanzaron un volumen promedio de  $289 \pm 51.6$  ml, en los ejemplares de 3 m de  $304 \pm 25.9$  ml y en 5 m de  $192 \pm 19.8$  ml (Fig. 6.2 c). En cuanto a la relación del volumen con los parámetros ambientales, éste solamente se correlacionó positivamente con la variación de la temperatura del agua a través del tiempo ( $r = 0.96$ ,  $p < 0.05$ ).



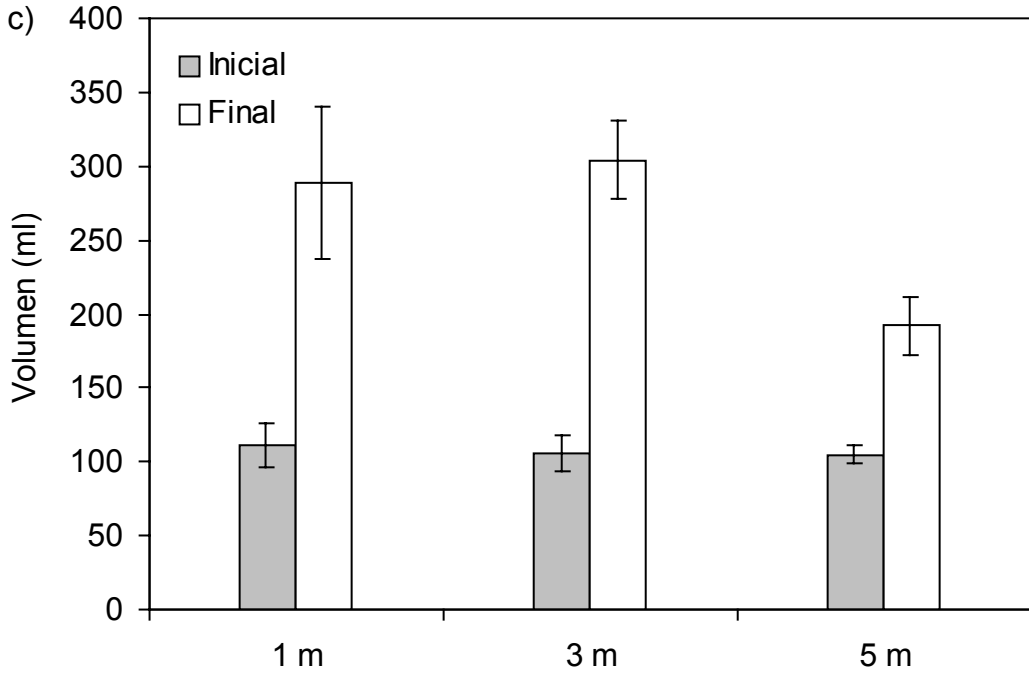
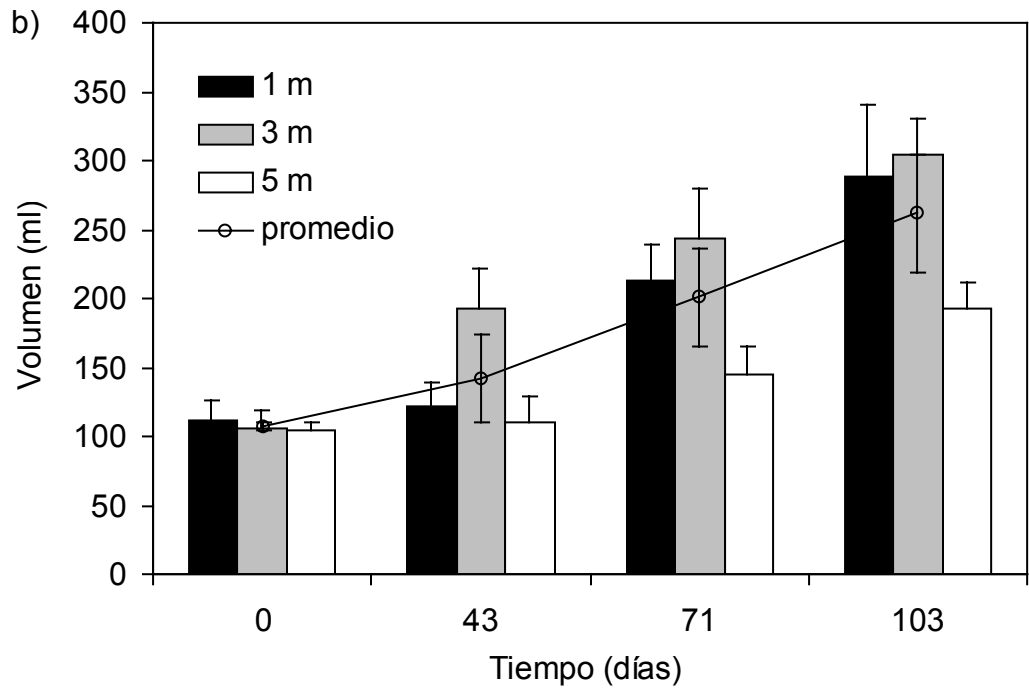


Fig. 6.2. a) Tasa de crecimiento de los transplantes por profundidad y a través del tiempo, b) Volumen promedio a través del tiempo y por profundidad, c) Volumen promedio inicial y final (103 días) por profundidad.

### 6.3.2. Supervivencia

Se registró una importante variación en la supervivencia de los ejemplares a lo largo del tiempo y por profundidad, sobre todo a los primeros 29 días de haber iniciado los trasplantes. La supervivencia disminuyó drásticamente de un 100 % a 40% en 1 m y a 87% en 3 m de profundidad, mientras que en este mismo periodo la supervivencia a 5 m se mantuvo en un 100 %. Posteriormente, el porcentaje de supervivencia comenzó a descender paulatinamente en los tres niveles de profundidad hasta el final del experimento (103 días), el cual fue de un 53 % a 3 m y 5 m, y de un 33 % a 1 m de profundidad (Fig. 6.3). Aunque no se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de supervivencia entre 3 y 5 m de profundidad, los valores si fueron significativamente más altos que a 1 m. Se encontró una relación negativa entre la variación de la supervivencia y la temperatura del agua a través del tiempo ( $r = -0.96$ ,  $p = 0.04$ ).

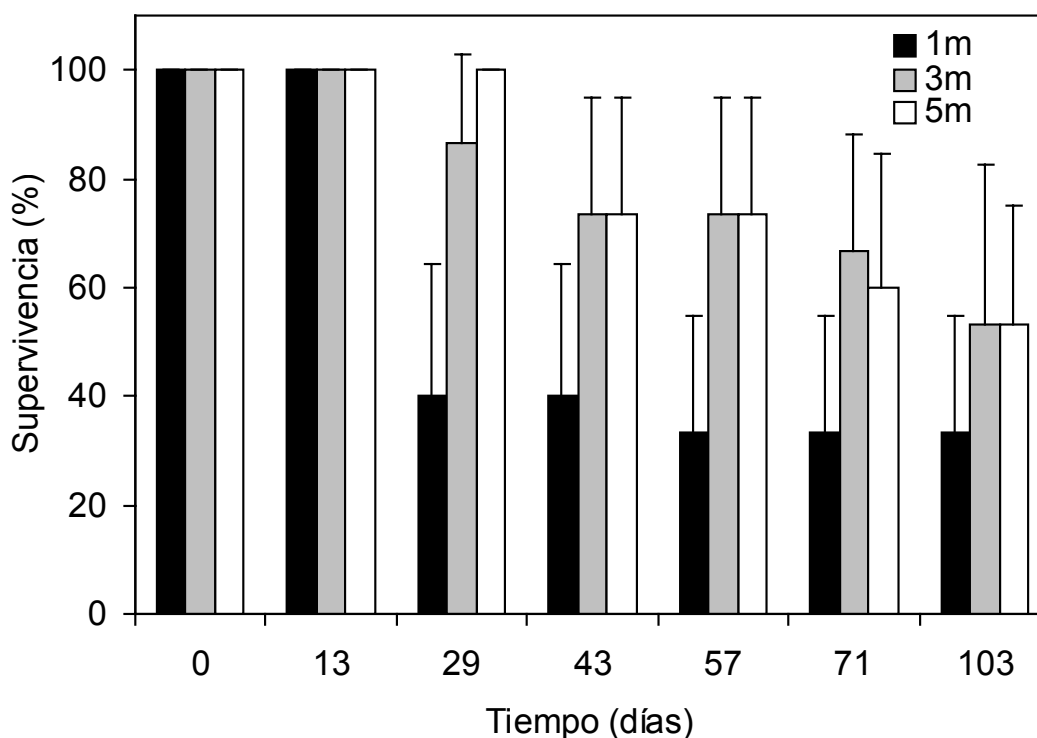


Fig. 6.3. Porcentaje de supervivencia promedio de ejemplares trasplantados a diferente profundidad.

## 6.4. Discusión

En este estudio, se registró una etapa de crecimiento en ejemplares de la asociación *H. caerulea/J. adherens* durante el periodo en que se realizó el experimento de trasplantes (marzo-junio de 2003). Este patrón de crecimiento estacional (primavera-verano) ya había sido registrado anteriormente, el cual se ha sugerido que está relacionado positivamente con la temperatura del agua (Avila y Carballo, 2004). Actualmente se ha descrito un patrón similar de crecimiento para varias especies de esponjas. Por ejemplo, las esponjas *Halichondria* sp., *Microciona prolifera* y *Crambe crambe* crecen cuando la temperatura del agua se incrementa (Fell y Lewandrowski, 1981; Simpson, 1968; Turon et al., 1998). De hecho, en especies como *Halichondria panicea* la temperatura del agua tiene una mayor influencia en el crecimiento que la disponibilidad de alimento, ya que se ha observado que su crecimiento se detiene, aún cuando tiene disponibilidad de alimento, hasta que se presenta un aumento en la temperatura del agua (Barthel, 1986). Alternativamente, hay algunas especies de esponjas que crecen cuando la temperatura del agua disminuye (Johnson, 1979), y otras que no muestran un patrón de crecimiento estacional (Ayling, 1983; Hoppe, 1988; Pansini y Pronzato, 1990).

En el caso de las esponjas *Latrunculia* sp. y *Polymastia croceus*, presentan un crecimiento estacional durante el periodo de invierno-primavera cuando la temperatura del agua aumenta, y una subsiguiente disminución de su tamaño cuando la temperatura disminuye (Duckworth y Battershill, 2001). El crecimiento de las esponjas es muy plástico, debido a que puede haber crecimiento en un punto y encogimiento en otro simultáneamente, es decir, el cambio en el área de un espécimen no muestra sincronía (Garrabou y Zabala, 2001). Especies como *Crambe crambe*, *Hemimycale columella* y *Oscarella lobularis* son ejemplos claros de esponjas que presentan altas tasas crecimiento en cierta época del año pero también de encogimiento en otra. En previos estudios, también se ha registrado este fenómeno de encogimiento en la asociación *H. caerulea/J. adherens*

asociado a la disminución de la temperatura del agua en otoño-invierno ([Ávila y Carballo, 2004](#)).

Otro aspecto importante que se debe considerar es que la etapa de reproducción generalmente desvía gran parte de la energía destinada para el crecimiento somático ([Sebens, 1987](#)), particularmente en esponjas donde la gametogénesis involucra la transformación de coanocitos en células espermáticas, se reduce la alimentación de una esponja ([Simpson, 1984](#)). En este sentido, se ha determinado que la especie *Halichondria panicea* deja de crecer cuando se encuentran en el periodo de reproducción sexual ([Barthel, 1986](#)), contrario a lo que sucede con *H. caerulea*, en la cual se presenta una etapa de crecimiento aún cuando se encuentra reproductivamente activa.

Por otro lado, se ha encontrado que algunas esponjas que albergan simbiontes fotosintéticos presentan tasas de crecimiento más altas que las esponjas que no tienen simbiontes ([Wilkinson, 1978a](#); [Wilkinson y Vacelet, 1979](#); [Wilkinson y Cheshire, 1988](#)), debido a que pueden obtener una importante fuente de nutrientes, ya sea por medio de translocación de nutrientes o por digerir directamente de sus simbiontes (cianobacterias o bacterias) ([Trautman y Hinde, 2002](#)). Mediante experimentos de trasplantes de esponjas con y sin fotosimbiontes (cianobacterias) a diferentes regímenes de luz y corriente, [Wilkinson y Vacelet \(1979\)](#) demostraron que las esponjas que contenían cianobacterias crecen más en ambientes expuestas a altos niveles de irradiancia y con bajos niveles de sedimentación, mientras que las que no contenían cianobacterias crecieron más en ambientes de oscuridad. Asimismo, el crecimiento de estas esponjas fue considerablemente reducido en el ambiente donde la velocidad de corriente es baja.

En estudios recientes, se ha establecido que la luz es el principal factor que limita el crecimiento de las esponjas fototróficas (con simbiontes fotosintéticos). Por debajo de los 30 m de profundidad, no hay luz suficiente para que los simbiontes fotosintéticos puedan mantener su productividad ([Trautman y Hinde, 2002](#)). En aguas someras, la luz ultravioleta (UV) puede inhibir el crecimiento de algunas esponjas en los arrecifes de coral ([Jokiel, 1980](#); [Cheshire y Wilkinson,](#)



1991); sin embargo, en algunas áreas de la Gran Barrera Arrecifal de Australia, ha sido posible encontrar esponjas fototróficas en profundidades de 1 a 5 m, las cuales probablemente contienen algún compuesto bloqueador de UV similar a los que se han encontrado en corales (Dunlap y Chalker, 1987). Al final de nuestro experimento de trasplantes, se observó que los organismos de menor profundidad presentaban una superficie externa más ‘decolorada’ que los que se encontraban creciendo a 3 y 5 m, probablemente debido a un daño en el tejido producido por la radiación UV.

En este estudio, se registró una tasa de crecimiento mayor en los ejemplares de 1 m que en los que se trasplantaron a 3 y 5 m y, de acuerdo con los resultados que se muestran en el capítulo anterior (capítulo 5), *J. adherens* en asociación con la esponja, presenta una tasa de fotosíntesis mayor a menor profundidad (1 m). Por lo tanto, se podría sugerir que los ejemplares de la asociación de 1 m tienen la capacidad de alcanzar un volumen mayor que los de 3 y 5 m. Sin embargo, a menor profundidad la intensidad de la corriente es mayor, lo que probablemente origina que la esponja pierda biomasa por fragmentación (Fig. 6.4) (Carballo y Avila, 2004). Los ejemplares trasplantados a mayor profundidad (5 m) presentaron una tasa de crecimiento menor que los de 1 y 3 m debido, probablemente, a una limitación en la disponibilidad de luz, necesaria para la realización de la fotosíntesis de *J. adherens*. La asociación entre la esponja *H. cymiformis* y la microalga roja *C. spongiosum* presenta una distribución batimétrica similar (entre 1 y 4 m) con máxima biomasa a 3 m en One Tree Reef, Australia, y en estudios recientes se ha sugerido que esta asociación está ausente en determinados hábitats dentro del arrecife, debido principalmente a la falta de sustrato sólido para el establecimiento de los reclutas, más que a las diferencias en los niveles de irradiancia, sedimentación y velocidad de corriente (Trautman et al., 2003).



Fig. 6.4. Ejemplar de la asociación *H. caerulea/J. adherens* fragmentado por el efecto del movimiento del agua.

Aunque en este estudio no se encontró una relación directa entre el crecimiento y la tasa de sedimentación/resuspensión, se sabe que niveles altos de sedimentación son responsables del empobrecimiento de comunidades de esponjas (Vacelet, 1969; Sará y Vacelet, 1973). De hecho, el crecimiento de las esponjas puede ser inhibido por una alta carga de sedimentación o por niveles bajos y continuos de sedimentación, puesto que requieren de una considerable cantidad de energía para limpiar los canales y los orificios obstruidos (Carballo et al., 1996). Si la obstrucción de dichos canales y orificios es excesiva se puede incluso producir una inhibición completa de la filtración (Reiswig, 1971), por lo cual surgen adaptaciones en su morfología (formas de crecimiento tubulares y arborescentes). En este estudio, se registraron importantes cambios en la morfología de los especímenes trasplantados a los diferentes ambientes, los cuales se han atribuido principalmente a factores como la velocidad de la corriente (en la esponja) y la luz (en el alga) (ver capítulo 5).

Los ejemplares que se trasplantaron a menor profundidad fueron los que presentaron un menor porcentaje de supervivencia, a corto plazo (29 días) con relación a los de 3 y 5 m de profundidad, lo cual es atribuido al fuerte movimiento del agua. En ambientes donde la velocidad de la corriente es alta, las esponjas sufren modificaciones morfológicas para evitar ser fragmentadas o desprendidas totalmente del sustrato. Algunas de estas modificaciones en los especímenes trasplantados fue aumentar la relación área-volumen para obtener una mayor superficie de fijación y reforzar su estructura esquelética incrementando su concentración de tejido. La mayor pérdida de ejemplares se registró en el primer mes, como sucede con los individuos de esta asociación del medio natural. En estudios previos, se marcaron especímenes adultos de la asociación *H. caerulea/J. adherens* del medio natural para analizar la supervivencia, y se determinó que se presenta aproximadamente un 50 % de pérdida de biomasa durante el primer mes, lo cual se ha atribuido a la fragmentación o desprendimiento de los individuos, provocado por el fuerte movimiento de agua (Fig. 6.4) (Carballo y Ávila, 2004). Wulff (1995) registró un 25 % de pérdida de biomasa en una población de esponjas en un arrecife del Caribe, durante un huracán y tardó 2 años en recuperarse. En el caso de la asociación *H. cymiformis/C. spongiosum*, se ha demostrado que las poblaciones logran recuperarse en aproximadamente 7 meses después de una pérdida de más del 50 % de la biomasa provocado por el paso de dos severas tormentas (Trautman et al., 2000).

## CONCLUSIONES

- 1.- El factor principal que limita la distribución de la asociación hacia zonas más someras es la fuerza del oleaje, la cual disminuye la posibilidad de que nuevos reclutas se asienten al sustrato, además de favorecer el proceso de fragmentación natural de los ejemplares adultos.
- 2.- Ambas especies, *H. caerulea* y *J. adherens* determinan la forma de la asociación. Sin embargo, la morfología de *J. adherens* responde principalmente a la disponibilidad de luz, mientras que las condiciones hidrodinámicas son determinantes en la respuesta morfológica de *H. caerulea*.
- 3.- *H. caerulea* incrementa su tamaño y la resistencia de su tejido al vivir en asociación con *J. adherens*, lo cual le permite colonizar un ambiente hidrodinámico, donde no puede vivir en forma independiente.
- 4.- Las larvas de *H. caerulea* tienen la capacidad de seleccionar activamente a *J. adherens* con relación a los otros tipos de sustratos utilizados e independientemente de la velocidad de la corriente. Sin embargo, el aumento en la velocidad de la corriente incrementó la tasa de asentamiento larvario.
- 5.- *H. caerulea* puede utilizar al esqueleto del alga como un sustituto para la construcción de su propio esqueleto (principalmente como sustituto de fibras primarias), ya que puede reemplazar más del 27% de su esqueleto con el talo de *J. adherens*, obteniendo un significativo beneficio metabólico.
- 6.- *J. adherens* tiene la capacidad de fotoaclimatarse a áreas más profundas en la bahía de Mazatlán, sin embargo, su habilidad para penetrar en aguas más profundas sólo la adquiere en su asociación con *H. caerulea*.

7.- *J. adherens* en asociación con *H. caerulea* presenta una forma de crecimiento más abierta con una clara disminución en la concentración de tejido del dosel, lo cual aumenta su capacidad de absorber luz al reducir el efecto de autosombra dentro del dosel en comparación con la forma de crecimiento aislada, y le permite colonizar ambientes de menor iluminación, donde la forma aislada no puede habitar.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abal EG, Loneragan N, Bowen P, Perry CJ, Udy JW, y Dennison WC. 1994. Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera carpicorni* Aschers to light intensity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 178: 113-119.
- Abbot IA, y Hollenberg GJ. 1976. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Stanford, California, 827 pp.
- Airoldi L, Rindi F, y Cinelli F. 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botánica Marina*, 38: 227-237.
- Airoldi L, y Cinelli F. 1997. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 215: 269-288.
- Alcolado PM, 1978. Ecological structure of the sponge fauna in a reef profile of Cuba. In: Lévi C, y Boury-Esnault N (eds) *Coll Intern CNRS 291, Biologie des Spongiaires*, p 297-302.
- Alcolado PM, y Herrera A. 1987. Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas en el litoral de la Habana. *Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología de la Academia de Ciencias de Cuba*, 68: 1-23.
- Althoff K, Schütt C, Steffen R, Batel R, y Müller WEG. 1998. Evidence for a symbiosis between bacteria of the genus *Rhodobacter* and the marine sponge *Halichondria panicea*: harbor also for putatively toxic bacteria?. *Marine Biology*, 130: 529-536.
- Anderson JM, y Barrett J. 1986. Light-harvesting pigment-protein complexes of algae. In: Staehelin LA, Arntzen CJ (eds) *Photosynthesis III: Photosynthetic Membranes and Light Harvesting Systems*. *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 19. Springer Verlag, Berlin, p 269-285.
- Asner GP. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing Environment*, 64: 234-253.

- Asner GP, Scurlock SMO, y Hicke JA. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 191-205.
- Ávila E. 2002. Dinámica poblacional de la asociación *Haliclona caerulea* (Hechtel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida) y algas rojas en la bahía de Mazatlán (México, Pacífico Oriental). Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 76 pp.
- Ávila E, y Carballo JL. 2004. Growth and standing stock biomass of a mutualistic association between the sponge *Haliclona caerulea* and the red alga *Jania adherens*. *Symbiosis*, 36 (3): 225-244
- Ayling AI. 1980. Patterns of sexuality, asexual reproduction and recruitment in some subtidal marine demospongiae. *The Biological Bulletin*, 158: 271-282.
- Ayling AL. 1983. Growth and regeneration rates in thinly encrusting Demospongiae from temperate waters. *The Biological Bulletin*, 165: 373-352.
- Bakus GJ. 1967. Sedimentation and benthic invertebrates of Fanning Island, Central Pacific. *Marine Geology*, 6: 45-51.
- Bakus GJ, Targett NM, y Schulte B. 1986. Chemical ecology of marine organisms: an overview. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 951-987.
- Barthel D. 1986. On the ecophysiology of the sponge *Halichondria panicea* in Kiel Bight. I. Substrate specificity, growth and reproduction. *Marine Ecology Progress Series*, 32: 291-298.
- Barthel D. 1989. Growth of the sponge *Halichondria panicea* in the North Sea habitat. Polish Academy of Sciences, Institute of Oceanology, pp. 23-30.
- Barthel D. 1995. Tissue composition of sponges from the Weddell Sea, Antarctica: not too much meat on the bone. *Marine Ecology Progress Series*, 123:149-153.
- Bavastrello G, Bonito M, y Sará M. 1993. Influence of depth on the size of sponge spicules. *Scientia Marina*, 57 (4): 415-420.
- Becerro MA. 1994. Chemically mediated of encrusting sponge *Crambe crambe* and its ecological implications. PhD thesis. University of Barcelona, 250 pp.

- Bell JJ, y Barnes DKA. 2000. The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80: 707–718.
- Bell JJ, y Barnes DKA, Turner JR. 2002. The importance of micro and macro morphological variation in the adaptation of a sublittoral demosponge to current extremes. *Marine Biology* 140: 75-81.
- Bergquist PR. 1978. *Sponges*. University of California Press Berkeley and Los Angeles. Printed in Great Britain, 261 pp.
- Bergquist PR, y Sinclair ME. 1973. Seasonal variation in settlement and spiculation of sponge larvae. *Marine Biology*, 20: 35-44.
- Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Zeigler H (eds) *Encyclopedia of plant physiology*, New Series, Vol. 12A. Springer, Berlin, p 57-107.
- Blomquist S, y Kofoed C. 1981. Sediment trapping-A subaquatic in situ experiment. *Limnology and Oceanography*, 26 (3): 585-590.
- Burke RD. 1986. Pheromones and the gregarious recruitment of marine invertebrate larvae. *Bulletin of Marine Science*, 39: 323-331.
- Burrows EM. 1971. Assessments of pollution effects by the use of algae. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 177: 295-306.
- Butman CA. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 25: 113-165.
- Butman CA, y Grassle JP. 1992. Active habitat selection by *Capitella* sp. larvae. I. Two-choice experiments in still water and flume flows. *Journal of Marine Research*, 50: 669-715.
- Cabrera H. 1988. Modelación hidrodinámica numérica del puerto de Mazatlán y sus proximidades. Tesis de Licenciatura, Universidad de Colima, 26 p.
- Calendario Gráfico de Mareas. 1988. Instituto de Geofísica de la UNAM.



- Carballo JL. 2000. Larval ecology of an ascidian tropical population in a mediterranean enclosed ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 195: 159-167.
- Carballo JL, y Ávila E. 2004. Population dynamics of a mutualistic interaction between the sponge *Haliclona caerulea*, and the red alga *Jania adherens*. *Marine Ecology Progress Series*, 279: 93-104.
- Carballo JL, y Naranjo SA. 2002. Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. *Marine Pollution Bulletin* 44 (7): 605-610.
- Carballo JL, Olabarria C, y Garza-Osuna T. 2002. Analysis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican coast during and after 1997-1998 El Niño. *Ecosystem*, 5: 749-760.
- Carballo JL, Sánchez-Moyano JE, y García Gómez JC. 1994. Taxonomic and Ecological remarks on boring sponges (Clionidae) from the Straits of Gibraltar (Southern Spain): Tentative Bioindicators? *Zoological Journal of Linnean Society*, 112: 407-424.
- Carballo JL, Naranjo SA, y García Gómez JC. 1996. The use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series*, 135: 109-122.
- Carleton JH, y Sammarco PW. 1987. Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bulletin of Marine Science*, 40 (1): 85-98.
- Cheshire AC, y Wilkinson CR. 1991. Modelling the photosynthetic production by sponges on Davies Reef, Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 109: 13-18.
- Cotton, A. D. 1911. On the growth of *Ulva latissima* in excessive quantity, with special reference to the *Ulva nuisance* in elfast Lough. Royal Commission on sewage disposal, Seventh Report, HMSO, 2: (4) 121-142.
- Cox G, y Larkum AWD. 1983. A diatom apparently living in symbiosis with a sponge. *Bulletin of Marine Science*, 33 (4): 943-945.
- Darley WM. 1987. *Biología de las algas. Enfoque fisiológico*, Primera edición, México, 233 pp.

- Datos estadísticos climáticos tomados de la estación meteorológica de Mazatlán, Sinaloa, de la Comisión Nacional del Agua.
- Davy SK, Trautman DA, Borowitzka MA, y Hinde R. 2002. Ammonium excretion and its ecological importance in a sponge-rhodophyte symbiosis. *Journal of Experimental Biology*, 205: 3505-3511.
- Dean WE. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 44: 249-253.
- Dennison WC, y Alberte RS. 1986. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98: 265-282.
- Denny MW. 1988. *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press, 329 pp.
- Díaz MC. 1997. Molecular detection and characterization of specific bacterial groups associated with tropical sponges. *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Panamá*, 2: 1399-1402.
- Duclaux G. 1973. Présence de cryptophycées symbiontes dans trois éponges des côtes françaises. *Bulletin of the Society Phycological of France*, 18: 54-57.
- Duckworth AR, y Battershill CN. 2001. Population dynamics and chemical ecology of New Zealand Demospongiae *Latrunculia* sp. Nov. and *Polymastia croceus* (Poecilosclerida: Latrunculiidae: Polymastiidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35: 935-949.
- Dunlap WC, y Chalker BE. 1986. Identification and quantification of near UV absorbing compounds (S320) in a hermatypic scleractinian. *Coral Reefs*, 5: 155-159.
- Ellison AM, Farnsworth EJ, y Twilley RR. 1996. Facultative mutualism between red mangroves and root-fouling sponges in Belizean mangal. *Ecology*, 77 (8): 2431-2444.
- Emilsson I, y Alatorre MA. 1984. Recent investigations on the circulation in the outer part of the Gulf of California. In: Ayala-Castañares A, Phleger FB,

- Schwartzlose RC, y Laguarda A. (Eds.) Memorias Simposio El Golfo de California. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., p 1-24.
- Engel S, y Pawlik JR. 2000. Allelopathic activities of sponge extracts. Marine Ecology Progress Series, 207: 273-281.
- Enríquez S. 2005. Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Ecology Progress Series, 289: 141-150.
- Enríquez S, y Pantoja-Reyes NI. 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. Oecologia, 145: 235-243.
- Enríquez S, y Sand-Jensen K. 2003. Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. As a function of leaf form: implications for plant growth. International Journal of Plant Science, 164 (1): 125-136.
- Falkowski PG, y Raven JA. 1997. Aquatic Photosynthesis. Blackwell Science, Oxford, 375 pp.
- Feldmann J. 1933. Sur quelques cyanophycées vivant dans le tissu des éponges de Banyuls. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 75: 331-404.
- Fell PE, y Lewandrowski KB. 1981. Population dynamics of the estuarine sponge, *Halichondria* sp., within a New England eelgrass community. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 55: 49-63.
- Folk RL. 1965. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill's Bookstore, Austin Texas, 170 pp.
- Forester AJ. 1979. The association between the sponge *Halichondria panicea* (Pallas) and scallop *Chlamys varia* (L.): a commensal-protective mutualism. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 36 (1): 1-10.
- Franklin IA, Seaton GGR, Lovelock CE, y Larkum AWD. 1996. Photoinhibition of photosynthesis on a coral reef. Plant, Cell and Environment, 19: 825-836.
- Gaino E, y Sará M. 1994. Siliceous spicules of *Tethya seychellensis* (Porifera) support the growth of a green alga: a possible light conducting system. Marine Ecology Progress Series, 108: 147-151.

- García de la Parra LM. 1992. Estimación de tasas de fijación de nitrógeno atmosférico en la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 89 pp.
- Garrabou J, y Zabala M. 2001. Growth dynamics in four Mediterranean demosponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52: 293-303.
- Genty B, Briantais JM, y Baker NR. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990: 87-92.
- Gilbert JJ, y Allen HL. 1973. Chlorophyll and primary productivity of some green, freshwater sponges. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 58: 633-658.
- Green G, y Gómez P. 1986. Estudio taxonómico de las esponjas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 13 (3): 273-300.
- Hader DP, Herrmann H, Schafer J, y Santas R. 1996. Photosynthetic fluorescence induction and oxygen production in coralline algae measured on site. *Botanica Acta*, 109: 285-291.
- Hartman WD. 1958. Natural history of the marine sponges of Southern New England. *Bulletin of Peabody Museum of Natural History*, 12: 1-155.
- Hay ME. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62: 739-750.
- Hay ME. 1986. Functional geometry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light environments. In: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, p 635-665.
- Hechtel GJ. 1965. A systematic Study of the Demospongiae of Port Royal, Jamaica. *Bulletin of Peabody Museum of Natural History*, 20: 1-103.
- Hedgpeth JW. 1957. Sandy beaches. In: Hedgpeth JW (ed.) *Treatise on marine ecology and paleoecology*. Geological Society of America Memoirs, 67 (1): 587-608.

- Hendler G. 1984. The association of *Ophiothrix lineata* and *Callyspongia vaginalis*: a brittlestar-sponge cleaning symbiosis?. *Marine Ecology*, 5: 9-27.
- Hentschel E. 1929. Die Kiesel-und Hornschwämme des Nördlichen Meeres. *Fauna Artica*, 5: 859-1042.
- Hill MS. 1998. Sponges harbor genetically identical populations of the zoanthid *Parazoanthus parasiticus*. *Bulletin of Marine Science*, 63(3): 513-521.
- Hill MS, y Hill AL. 2002. Morphological plasticity in the tropical sponge *Anthosigmella varians*: responses to predators and wave energy. *Biological Bulletin*, 202: 86-95.
- Hoegh-Guldberg O, y Jones RJ. 1999. Photoinhibition and photoprotection in symbiotic dinoflagellates from reef-building corals. *Marine Ecology Progress Series*, 183: 73-86.
- Hoppe WF. 1988. Growth, regeneration and predation in three species of large coral reef sponges. *Marine Ecology Progress Series*, 50: 117-125.
- Hooper NA, y van Soest RWM. 2002. *Systema porifera: A guide to the classification of sponges*. Kluwer Academic, Plenum Publishers, NY, 1101 pp.
- Iglesias-Prieto R, Beltrán VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, y Thomé PE. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 1757-1763.
- Ilan M, Loya Y, Kolbasov GA, y Brickner I. 1999. Sponge-inhabiting barnacles on Red Sea coral reefs. *Marine Biology*, 133: 709-716.
- Inman DL. 1952. Measures of describing the size distribution of sediments. *Journal of Sedimentary Petrology*, 22(3): 125-145.
- Jeffrey SW, y Humphrey GF. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemical Physiology Pflanzen*, 167: 191-194.
- Johnson MF. 1979. Recruitment, grow, mortality and seasonal variations in the calcareous sponges *Clathrina coriacea* (Montagu) and *C. blanca* (Miklucho Maclay) from Santa Catalina Island, California. In: Levi C, y Boury-Esnault N.

- (eds) Biologie des spongiaires, Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 291: 325-334.
- Jokiel PL. 1980. Solar ultraviolet radiation and coral reef epifauna. *Science*, 207: 1069-1071.
- Jones HG. 1992. Plants and microclimate, a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, 2<sup>nd</sup> edition, Cambridge, 428 pp.
- Jones RJ, y Hoegh-Guldberg O. 2001. Diurnal changes in the photochemical efficiency of the symbiotic dinoflagellates (Dionophyceae) of corals: photoprotection, photoinactivation and the relationship to coral bleaching. *Plant, Cell and Environment*, 24: 89-99.
- Kaandorp JA. 1999. Morphological analysis of growth forms of branching marine sessile organisms along environmental gradients. *Marine Biology*, 134: 295-306.
- Kalita TL, y Tytlianov EA. 2003. Effect of temperature and illumination on growth and reproduction of the green alga *Ulva fenestrata*. *Russian Journal of Marine Biology*, 29 (5): 316-322.
- Kaye HR, y Reiswig HM. 1991. Sexual reproduction in four Caribbean commercial sponges. III. Larval behaviour, settlement and metamorphosis. *Invertebrate Reproduction and Development*, 19: 25-35.
- Kirk JTO. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, 509 pp.
- Koehl MAR. 1982. Mechanical design of spicule-reinforced connective tissue: stiffness. *Journal of Experimental Biology*, 98: 239-267.
- Koehl MAR. 1986. Seaweeds in moving water: form and mechanical function. In: Givnish TJ. (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 603-634.
- Kolbasov GA. 1996. The significance of symbiosis in the evolution of sessile barnacles (Cirripedia Balanoidea). *Arthropoda Selecta*, 5: 3-16.

- Kolber Z, Zehr J, y Falkowski PG. 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis *in situ*. *Limnology and Oceanography*, 38: 1646-1665.
- Komatsu T y Kawai H. 1992. Measurements of time-averaged intensity of water motion with plaster balls. *Journal of Oceanography*, 48: 353-365.
- Kortüm G. 1969. *Reflectance Spectroscopy. Principles, Methods, Applications*. Springer-Verlag, New York, 366 pp.
- Lamouroux JVF. 1816. *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes*. Published by author, Caen, 560 pp.
- Lewis JR. 1968. Water movement and their role in rocky shore ecology. *Sarsia*, 34: 13-36.
- Lindquist N, y Hay ME. 1996. Palatability and chemical defenses of marine invertebrate larvae. *Ecological Monographs*, 66: 431-450.
- Lyngby JE, y Mortensen SM. 1994. Assessment of nutrient availability and limitation using macroalgae. *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, 3: 27-34.
- Little MM, y Little DS. 1980. *Mainland rocky intertidal aerial survey from Point Arguello to Point Loma, California*. Bureau of Land Management, U. S. Department of the Interior, Washington, D. C.
- López M. 1992. *Diagnosis taxonómica de las esponjas de las estructuras arrecifales de Antón Lizardo y Puerto de Veracruz*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 88 pp.
- López N, Rodríguez D, y Candelaria-Silva C. 2004. Intraspecific morphological variation in turf-forming algal species. *Universidad y Ciencia*, 1: 7-15.
- Lüning K. 1981. Light. In: Lobban CS, y Wynne MJ. (eds) *The biology of seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Botanical Monographs, Oxford, 17: 327-355.
- Maida M, Coll JC, y Sammarco PW. 1994. Shedding new light on scleractinian coral recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 180: 182-202.
- Maldonado M, George SB, Young CM, y Vaquerizo I. 1997. Depth regulation in *parenchymella* larvae of a demosponge: relative roles of skeletogenesis,

- biochemical changes and behavior. *Marine Ecology Progress Series*, 148: 115-124.
- Maldonado M, y Uriz MJ. 1998. Microrefuge exploitation by subtidal encrusting sponges: patterns of settlement and post-settlement survival. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 141-150.
- Maldonado M, y Young CM. 1996. Effects of physical factors on larval behavior, settlement and recruitment of four tropical demosponges. *Marine Ecology Progress Series*, 138: 169-180.
- Maldonado M, y Young CM. 1999. Effects of the duration of larval life on postlarval stages of the demosponge *Sigmadocia caerulea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 232: 9-21.
- Maldonado M, Cortadellas N, Trillas MI, y Rützler K. 2005. Endosymbiotic yeast maternally transmitted in a marine sponge. *The Biological Bulletin*, 209: 94-106.
- Markham JW. 1973. Observations on the ecology of *Laminaria sinclairii* on three northern Oregon beaches. *Journal of Phycology*, 9: 336-341.
- Martín D, Rosell D, y Uriz MJ. 1992. *Harmothoe hyalonemae* sp. nv. (Polychaeta, Polynoidae), an exclusive inhabitant of different Atlanto-Mediterranean species of *Hyalonema* (Porifera, Hexactinellida). *Ophelia*, 35 (3): 169-185.
- McDonald JI, Hooper JNA, y McGuinness KA. 2002. Environmentally influenced variability in the morphology of *Cinachyrella australiensis* (Carter 1886) (Porifera: Spirophorida: Tetillidae). *Marine and Freshwater Research*, 53: 79-84.
- Meroz E, e Ilan M. 1995. Cohabitation of a coral reef sponge and a colonial scyphozoan. *Marine Biology*, 124: 453-459.
- Meroz E, Brickner I, Loya Y, Peretzman-Shemer A, y Micha I. 2001. The effect of gravity on coral morphology. *Proceedings of the Royal Society London B* 269: 717-720.
- Montaño Y. 1985. Estudio del transporte litoral de arenas en Isla de la Piedra, Mazatlán, Sinaloa, usando trazadores fluorescentes. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 12 (1): 15-32.



- Muus BJ. 1968. A field method for measuring 'exposure' by means of plaster balls. *Sarsia*, 34: 61-68.
- Naranjo SA, Carballo JL, y García Gómez JC. 1996. The effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (Southern Spain). Possible Marine Bioindicators. *Marine Ecology Progress Series*, 144: 119-131.
- Nava HG. 2004. Efecto de la complejidad del hábitat en la distribución y estructura de las poblaciones de esponjas litorales de la bahía de Mazatlán (Sinaloa, México). Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 76 pp.
- Norton TA, Mathieson AC, y Neushul M. 1981. Morphology and environment. In: Lobban CS, y Wynne MJ. (eds) *The biology of seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. *Botanical Monographs*, 17: 421-451.
- Ochoa MJ. 1999. Composición y distribución de macroalgas en el sistema lagunar de Urías (Mazatlán, Sinaloa, México): variación estacional de la biomasa en relación con la disponibilidad de nutrientes y algunos factores ambientales. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 99 pp.
- Páez-Osuna F, Fong-Lee ML, y Fernández H. 1984. Comparación de tres técnicas para analizar la materia orgánica en sedimentos. Nota científica. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 11 (1): 233-239.
- Palumbi SR. 1984. Tactics of acclimation: morphological changes of sponges in an unpredictable environment. *Science* 225: 1478-1480.
- Palumbi SR. 1986. How body plans limit acclimation: responses of a demosponge to wave force. *Ecology* 67(1): 208-214.
- Pansini M, y Pronzato R. 1990. Observations on the dynamics of a Mediterranean sponge community. In: Rützler K. (ed) *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp 404-415.
- Pasternak Z, Blasius B, y Abelson A. 2004. Host location by larvae of a parasitic barnacle: larval chemotaxis and plume tracking in flow. *Journal of Plankton Research*, 26: 487-493.

- Pawlik JR. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 30: 273-335.
- Pile AJ, Grant A, Hinde R, y Borowitzka MA. 2003. Heterotrophy on ultraplankton communities is an important source of nitrogen for a sponge–rhodophyte symbiosis. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 4533-4538.
- Pitlick TJ, y Paul VJ. 1997. Effects of toughness, calcite level, and chemistry of crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on grazing by the parrotfish *Chlorurus sordidus*. *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*, Panamá, 1: 701-706.
- Pond D. 1992. Protective-commensal mutualism between the queen scallop *Chlamys opercularis* (L) and the encrusting sponge Suberites. *Journal of Molluscan Study*, 58: 127-134.
- Pond S, y Pickard GL. 1983. *Introductory dynamical oceanography*. Second edition. Pergamon Press, Oxford, 329 pp.
- Preston CM, Wu KY, Molinski TF, y de Long EF. 1997. A psychrophilic crenarcaeon inhabits a marine sponge: *Cenarchaeum symbiosum* gen. Nov. sp. nov. *Proceedings of the National Academy of Science*, 93: 6241-6246.
- Price IR, Fricker RL, y Wilkinson CR. 1984. *Ceratodictyon spongiosum* (Rhodophyta), the macroalgal partner in an alga-sponge symbiosis, grown in unialgal culture. *Journal of Phycology*, 20: 156-158.
- Rader RB, y Winget RN. 1985. Seasonal growth rate and population dynamics of freshwater sponge. *Hydrobiologia*, 123: 171-176.
- Ralph PJ, Gademen G, y Dennison WC. 1998. In situ seagrass photosynthesis measured using a submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer. *Marine Biology*, 132: 367-373.
- Ramus J. 1981. The capture and transduction of light energy. In: Lobban CS, y Wynne MJ. (eds) *The biology of seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. *Botanical Monographs*, 17: 458-491.

- Ramus J, Beale SI, y Mauzerall D. 1976a. Correlations of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, 37: 231-238.
- Ramus J, Beale SI, Mauzerall D, y Howard KL. 1976b. Changes in photosynthetic pigment concentrations in seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, 37: 223-229.
- Raven ME. 1986. Evolution of plant life forms. In: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, p 421-492.
- Reid REH. 1968. Bathymetric distributions of calcarea and Hexactinellida in the present and the past. *Geological Magazine*, 103: 546-559.
- Reincke T, y Barthel D. 1997. Silica uptake kinetics of *Halichondria panicea* in Kiel Bight. *Marine Biology*, 129: 591-593.
- Reiswig HM. 1971. In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology*, 9: 38-50.
- Reiswig HM. 1981. Partial Carbon and Energy Budgets of the Bacteriosponge *Verongia fistularis* (Porifera: Demospongiae) in Barbados. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology*, 2 (4): 273-293.
- Roback SS. 1968. Insects associated with the sponge *Spongilla fragilis* in the Savannah River. *Notulae Naturae*, 412: 1-10.
- Roden GI. 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pacific Science*, 12 (1): 21-45.
- Rosell D, y Uriz MJ. 1992. Do associated zooxanthellae and the nature of the substratum affect survival, attachment and growth of *Cliona viridis* (Porifera: Hadromerida)? An experimental approach. *Marine Biology*, 114: 503-507.
- Rützler K. 1981. An unusual blue-green alga symbiotic with two new species of *Ulosa* (Porifera: Hymeniacidonidae) from Carrie Bow Cay, Belize. *Marine Ecology*, 2: 35-50.
- Rützler K. 1988. Mangrove sponge disease induced by cyanobacterial symbionts: failure of a primitive immune system?. *Diseases of Aquatic Organisms*, 5:143-149.

- Rützler K. 1990. Associations between Caribbean sponges and photosynthetic organisms. In: Rützler K. (ed). *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p 455-466.
- Rützler K. 1995. Low-tide exposure of sponges in a Caribbean mangrove community. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology*, 16(2): 165-179.
- Saito T, y Takeda M. 2003. Phylogeny of the family Spongiocolidae (Crustacea: Stenopodidea): evolutionary trend from shallow-water free-living to deep-water sponge-associated habitat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 119-131.
- Saller U. 1989. Microscopical aspects on symbiosis of *Spongilla lacustris* (Porifera, Spongillidae) and green algae. *Zoomorphology*, 108: 291-296.
- Sará M. 1984. Reproductive strategies in sessile macrofauna. *Bollettino di Zoologia*, 51: 243-248.
- Sará M, y Vacelet J. 1973. *Écologie des Démosponges*. In: Grassé PP. (ed) *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie. Spongiaires*, Paris: Masson et Cie, 3: 472-576.
- Scheltema RS. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science*, 39: 290-322.
- Scoffin TP. 1970. The trapping and binding of subtidal carbonate sediments by marine vegetation in Bimini Lagoon, Bahamas. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 40: 249-273.
- Scott FJ, Wetherbee R, y Kraft GT. 1984. The morphology and development of some prominently stalked southern Australian Halymeniaceae (Cryptonemiales, Rhodophyta). II. The sponge-associated genera *Thamnoclonium* Kuetzing and *Codiophyllum* Gray. *Journal of Phycology*, 20: 286-295.
- Scurlock JMO, Cramer W, Olson RJ, Parton WJ, y Prince SD. 1999. Terrestrial NPP: towards a consistent data set for global model evaluation. *Ecological Applications*, 9: 913-919.

- Schönberg CHL. 2003. Substrate effects on the bioeroding Demosponge *Cliona orientalis*. 2. Substrate colonization and tissue growth. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, Marine Ecology, 24: 59-74.
- Schönberg CHL, y Barthel D. 1997. Inorganic skeleton of the demosponge *Halichondria panicea*. Seasonality in spicule production in the Baltic Sea. Marine Biology, 130: 133-140.
- Searles RB. 1980. The strategy of the red algal life history. The American Naturalist, 115: 113-120.
- Sebens KP. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. Annual Review of Ecological Systems, 18: 371-407.
- Secretaría de Marina. 1974. Estudio geográfico de la región de Mazatlán, Sinaloa, México. Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo, México, D. F., 351 pp.
- Shephard FP. 1973. Submarine geology. Tercera edición. Harper and Row, New York.
- Shibata K. 1959. Spectrophotometry of translucent biological materials-opal glass transmission method. Methods in Biochemical Analysis, 7: 77-109.
- Simpson TL. 1968. The biology of the marine sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Solander) II. Temperature-related, annual changes in functional and reproductive elements with a description of larval metamorphosis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2: 252-277.
- Simpson TL. 1984. The cell biology of sponges. New York, Springer-Verlag, 662 pp.
- Sokal RR, y Rohlf FJ. 1981. Biometry. Freeman WH and Company, San Francisco, 859 pp.
- Stewart JG. 1983. Fluctuations in the quantity of sediment trapped among algal tally on intertidal rock platforms in southern California. Journal Experimental Marine Biology and Ecology, 73: 205-211.
- Stone AR. 1970. Growth and reproduction of *Hymeniacidon perleve* (Montagu) (Porifera) in Langsone Harbour, Hampshire. Journal of zoology, 161: 443-459.

- Stoner DS. 1994. Larvae of a colonial ascidian use a non-contact mode of substratum selection on a coral reef. *Marine Biology*, 121: 319-326.
- Talarico L, y Maranzana G. 1998. Light and adaptive responses in red macroalgae. Abstr. III Algal Photobiology Conference, Sigtuna, Sweeden, 31 pp.
- Terashima I, y Saeki T. 1985. A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties of chloroplasts within a leaf. *Annals of Botany*, 56: 489-499.
- Thorson G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1: 167-208.
- Trautman DA. 1997. Aspects of the ecology and physiology of a tropical sponge and its macroalgal symbiont. PhD Thesis, Murdoch University, Perth, Australia.
- Trautman DA, Hinde R, y Borowitzka MA. 2000. Population dynamics of an association between a coral reef sponge and a red macroalga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 244: 87-105.
- Trautman DA., Hinde R, y Borowitzka MA. 2003. The role of habitat in determining the distribution of a sponge-red alga symbiosis on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 283: 1-20.
- Trautman DA, y Hinde R. 2002. Sponge/algal symbioses: a diversity of associations. In: Seckbach J. (ed) *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 796 pp.
- Turon X, Codina M, Tarjuelo I, Uriz MJ, y Becerro M. 2000. Mass recruitment of *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea) on sponges: settlement patterns and post-settlement dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 200: 201-212.
- Turon X, Tarjuelo I, y Uriz MJ. 1998. Growth dynamics and mortality of the encrusting sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) in contrasting habitats: correlation with population structure and investment in defence. *Functional Ecology*, 12: 631-639.
- Underwood AJ. 1997. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Institute of Marine Ecology, University of Sidney. Cambridge, University Press, 504 pp.

- Uriz MJ. 1982. Reproducción en *Hymeniacidon sanguínea* (Grant, 1926): Biología de la larva y primeros estadios postlarvarios. *Investigación Pesquera*, 46: 29-39.
- Uriz MJ, Rosell D, y Maldonado M. 1992. Parasitism, commensalism or mutualism? The case of Scyphozoa (Coronatae) and horny sponges. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 247-255.
- Vacelet J. 1981. Algal-sponge symbioses in the coral reefs of New Caledonia: a morphological study. *Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*, Manila, 2: 713-719.
- Vacelet J. 1969. Éponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de Méditerranée. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle A*, 59: 145-219.
- Vacelet J. 1970. Description de cellules a bactéries intranucléaires chez des éponges *Verongia*. *Microscopie*, 9: 333-346.
- Vacelet J. 1988. Indications de profondeur données par les spongiaires dans les milieux benthiques actuels. *Géologie Méditerranéenne*, 15: 13-26.
- Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, Behr PJ, Hersh D, y Foreman K. 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*, 42: 1105-1118.
- van Soest RWM. 1980. Marine sponges from Curaçao and other Caribbean localities II. Haplosclerida. *Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, Amsterdam, 62 (191): 1-173.
- Vega-Juárez C. 2002. Variación estacional de la bioactividad de la esponja *Mycale parishii*: Relación con procesos biológicos y factores ambientales. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 53 pp.
- Vogel S. 1981. *Life in moving fluids-the physical biology of flow*. Princeton University Press, p 1-467.
- Vogelmann TC, Nishio JN, y Smith WK. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1: 65-70.

- Walters C, Christensen V, y Pauly D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 139-172.
- Walters LJ, y Smith CM. 1994. Rapid Rhizoid Production in *Halimeda discoidea* Decaisne (Chlorophyta, Caulerpales) Fragments: A Mechanism for Survival After Separation from Adult Thalli. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 175: 105-120.
- Weber van Bosse A. 1890. Etudes sur des algues de l'Archipel Malaisien. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 8: 79-94.
- Weerdt WH de. 2000. A monograph of the shallow-water Chalinidae (Porifera, Haplosclerida) of the Caribbean. *Beaufortia*, 50 (1): 1-67.
- West DA. 1976. Aposematic coloration and mutualism in sponge-dwelling tropical zoanthids. In: Mackie GO (ed.) *Coelenterate ecology and behavior*. Plenum Press, New York, USA, p 433-452.
- Wilcox TP, Hill M, y DeMeo K. 2002. Observations on a new two-sponge symbiosis from the Florida Keys. *Coral Reefs*, 21: 198–204
- Wilkinson CR. 1978a. Microbial associations in sponges I. Ecology, physiology and microbial populations of coral reef sponges. *Marine Biology*, 49: 161-167.
- Wilkinson CR. 1978b. Microbial associations in sponges II. Numerical analysis of sponge and water bacterial populations. *Marine Biology*, 49: 169-176.
- Wilkinson CR. 1978c. Microbial Associations in Sponges III. Ultrastructure of the *in situ* associations in coral reef sponges. *Marine Biology*, 49: 177-185.
- Wilkinson CR. 1983. Net primary productivity in coral reef sponges. *Science*, 219: 410-412.
- Wilkinson CR. 1987. Interocean differences in size and nutrition of coral reef sponge populations. *Science*, 236: 1654-1657.
- Wilkinson CR, y Cheshire AC. 1988. Growth rate of Jamaican coral reef sponges after Hurricane Allen. *The Biological Bulletin*, 175: 175-179.
- Wilkinson CR, y Evans E. 1989. Sponge distribution across Davies Reef, Great Barrier Reef, relative to location, depth, and water movement. *Coral Reefs*, 8 (1): 1-7.



- Wilkinson CR, y Fay P. 1979. Nitrogen fixation in coral reef sponges with symbiotic cyanobacteria. *Nature*, 279: 527-529.
- Wilkinson CR, y Garrone R. 1980. Nutrition of marine sponges. Involvement of symbiotic bacteria in the uptake of dissolved carbon. In: Smith DC, y Tiffon Y. (eds) *Nutrition in the lower Metazoa*. Oxford: Pergamon Press, p 157-161.
- Wilkinson CR, y Vacelet J. 1979. Transplantation of marine sponges to different conditions of light and current. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37: 91-104.
- Wilson M. 2002. Estacionalidad y dinámica poblacional de esponjas asociadas a ecosistemas rocosos litorales de la bahía de Mazatlán. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 106 pp.
- Woelkerling WJ. 1988. *The coralline red algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. British Museum and Oxford University Press, London and Oxford, 268 pp.
- Woelkerling WJ. 1996. Non-geniculate Corallinales. In: Womersley HBS. (ed) *The marine benthic flora of Southern Australia: Flora of Australia*. Canberra, 5: 146-323.
- Woodin SA. 1991. Recruitment of infauna: positive or negative cues?. *American Zoology*, 31: 797-807.
- Wulff JL. 1994. Sponge-feeding by Caribbean angelfishes, trunkfishes, and filefishes. In: van Soest RWM, van Kempen TMG, y Braekman JC. (eds) *Sponges in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleontology*. Balkema AA, Rotterdam, p 265-271.
- Wulff JL. 1995. Effects of a hurricane on survival and orientation of large, erect coral reef sponges. *Coral Reefs*, 14: 55-61.
- Wulff JL. 1996. Do the same sponge species live on both the Caribbean and eastern Pacific sides of the Isthmus of Panama? *Bulletin of the Royal Belgian Institute for Natural Sciences*, 66: 165-173.
- Wulff JL. 1997. Mutualisms among species of coral reef sponges. *Ecology*, 78 (1): 146-159.

- Wulff JL, y Buss LW. 1979. Do sponges help hold coral reefs together?. *Nature*, 281: 474-475.
- Young CM, y Chia FS. 1984. Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during the first 21 days after settlement. *Marine Biology*, 81: 61-68.
- Zea S. 1987. Esponjas del Caribe Colombiano. Catálogo Científico, Santa Marta, Colombia, 286 pp.