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

Patrones de distribución y diversidad de las ascidias (Tunicata: Ascidiacea) en los arrecifes de coral del sur del Golfo de México y Mar Caribe: potenciales procesos responsables.

TESIS
(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
Lilian Abigaid Palomino Alvarez

|
TUTOR PRINCIPAL:
Dr. Nuno Simoes
Faculta de Ciencias, UMDI Sisal
ASESORA EXTERNA:
Dra. Rosana Rocha Moreira
Universidad Federal de Paraná, Curitiba, Brasil

MÉXICO, CD. MX., FEBRERO, 2024

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

Esta tesis está dedicada a Paula Gómez San German[†]
Se echan de menos muchas cosas...
Charlas, siestas y experiencias...
Gracias por eso y gracias por cada detalle…
El final es sólo el principio...

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

En primer lugar, quiero agradecer profundamente al Dr. Nuno Simoes, que gracias a su dedicación, confianza y paciencia he podido lograr recorrer este camino. Gracias a tu guía, tu tiempo, tus consejos y tu apoyo incondicional, me has enseñado cómo ser una mejor investigadora y persona, los llevaré grabados para siempre en la memoria.

Al Dr. Edlín Guerra, siempre dispuesto a escuchar, brindar consejos valiosos y compartir su experiencia. Gracias a su guía logré superar los más difíciles retos y obstáculos. Estaré siempre agradecida por su dedicación y compromiso con mi crecimiento académico.

A la Dra. Rosana Rocha por ser una mentora ejemplar, por compartir tu sabiduría y experiencia conmigo. Gracias por ayudarme a alcanzar la meta has sido una pieza clave en mi éxito académico, por lo que te estoy eternamente agradecida por tu tiempo, dedicación y apoyo en este proyecto. A la Dra. Marie Nydman por su invaluable apoyo y contribución para la investigación de ascidias en México. Gracias por tu apoyo incondicional

Al Dr. José Luis Carballo, Dra. Vivianne Solís y Dr. Francisco Solís que gracias a sus consejos, tiempo y experiencia académica he podido mejorar y terminar mi proyecto de investigación.

A todo el equipo de Biodiversidad Marina de Yucatán, Dra. Maite Mascaro, Dra. Rosa Carmen Sotelo, Dra. Jazmín Deneb Ortigosa, Dr. Carlos Paz Ríos, Dra. Gema Hidalgo, M. En C. Diana Ugalde, M. En C. Xóchitl Vital, M. En C. Alberto Sosa, M. En C. Rigoberto Mendoza, M. En C. Gabriel Cervantes, Dr. Efraín Chávez, M. En C. Isaac Chacón, Dra. Nancy Y. Suarez, M. En C. María Muciño, M. En C. Antar Pérez Botello, M. En C. Quetzalli Hernández, Biól. Pedro Homa Canche, Biól. Raúl Castillo, Biól. Tonali Mendoza, Biól. David Espinosa, Biól. Carlos Cruz, Biól. Pamela Tapia, Biól. Oscar Melo, Biól. Yhutsin Avedaño, Biól. Alejandro Hernández y M. en C. MaryJose García quienes han sido compañeros invaluables y leales, sin su apoyo no sería posible la realización de este proyecto. A Alberto Guerra, por su eterna paciencia en la realización del material gráfico que sin duda dio un toque único al trabajo en ascidias.

A la Dra. Patricia Guadarrama, encargada del Laboratorio de Ecología de la UMDI-Sisal por el préstamo y apoyo para la utilización de equipo y material de laboratorio. Al Biól. José Luis Tello por su apoyo incondicional y guía durante el procesamiento de muestras y realización del proyecto.Al equipo de ascidias Eva Flores, Alejandra García, Lizaola y Damián Cedillo por su incondicional apoyo como grupo. A la Dra. Lorena, Magdalena García, Víctor Gómez, Antonio Fernández, , Michelle Ramos Villar por su apoyo en el procesamiento de muestras.

Al Dr. Horacio Pérez España, En C. Angélica Vázquez, M. En C. Jacob Rubio, Manuel Victoria Enrique Mex, Fernando Mex por su apoyo en la logística de campo.

A la M. En C. Berenit Mendoza por su apoyo en el procesamiento de muestras de microscopía electrónica de barrido.

Por último, agradecer a mi alma mater: a la UNAM que me ha exigido tanto, pero al mismo tiempo me ha brindado un sinfín de oportunidades para mi crecimiento personal. Agradezco a cada directivo y académico por su trabajo y por su gestión, sin lo cual no estarían las bases ni las condiciones para aprender conocimientos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi familia, quienes han sido el pilar en el desarrollo de mi carrera académica y personal. Gracias por darme tanto, apoyarme y guiarme en este largo camino.

A mi mamá, Martha Alvarez quien sin su apoyo y sacrificio no hubiera logrado llegar hasta donde estoy, gracias, mamá, eres mi ejemplo para seguir.

A mi hermana, gracias por caminar este camino que se llama vida, eres mi compañera de vida, de aventuras, travesuras y desdichas, te quiero mucho.

A Silvia Alvarez, Martha San German, Víctor Alvarez, Rosario Alvarez, Jabel Campos, Zabdiel Campos, Tabaeel Campos y Enrique Campos, son una pieza fundamental en mi vida, gracias por tanto y todo lo que han hecho por mí. Los amo con todo mi corazón

Al amor de mi vida y mi amado esposo, Israel, gracias por soportar mis grandes ausencias, apoyarme, guiarme y caminar a mi lado. “La oscuridad de Gotham nunca va a poder apagar la luz que siento por ti”. ¡Te amo tanto!

A Tamara San German, Jike Paramo, Omar Páramo, Joshua, Arath y Javier Páramo, gracias por formar parte de mi vida y apoyarme en todo.

A Paula San Germán, que a pesar de la distancia y horarios siempre me cuidas y velas por mí. Extraño tu presencia y tu voz. A Lourdes García, gracias por todo, tu recuerdo estará siempre a mi lado y tus enseñanzas vivirán en mi y en los míos.

A Paty Guadarrama quien ha sido una amiga y un apoyo incondicional en esta gran aventura, siempre tendrás un lugar en mi corazón, eres una bella persona.

A mis mosqueteras Xóchitl Vital y Diana Ugalde que sin su compañía, apoyo, risas y soporte no hubiera logrado el objetivo, las quiero.

A mis amigas de pole dance: Dani, Perla y Karla, mi lugar seguro.

A mis incondicionales amigas y confidentes Any y Jaz, gracias por siempre permanecer y brindarme su linda amistad.

A mis compañeros de la carrera de Derecho: Ian, Said, Iván, Paola, Paulina y Ángel, que gracias a su ejemplo siempre me motivan a sacar lo mejor de mí.

INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS ..... - 3 -

AGRADECIMIENTOS PERSONALES ..... - 4 -

INDICE GENERAL ..... - 5 -

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS ..... - 7 -

RESUMEN ..... - 11 -

INTRODUCCIÓN GENERAL ..... - 12 -

JUSTIFICACIÓN Y ANTECEDENTES ..... - 17 -

CAPÍTULO I PROCESOS QUE GENERAN PATRONES DE DIVERSIDAD DE ASCIDIAS (TUNICATA: ASCIDIACEA) EN DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES DE LOS ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y EL MAR CARIBE MEXICANO. ..... - 21 -

INTRODUCCIÓN ..... - 21 -
OBJETIVOS ..... - 26 -
ANTECEDENTES ..... - 27 -
HIPÓTESIS ..... - 28 -
Análisis de la variación espacial de la riqueza de especies (γ diversidad) del ensamblaje de ascidias ..... - 29 -
Variación en la composición de especies de ascidias (β diversidad) en arrecifes del Golfo de México y mar Caribe Mexicano ..... - 30 -
MATERIALES Y MÉTODOS ..... - 32 -
Área de estudio ..... - 32 -
Recolecta de datos ..... - 33 -
Análisis estadísticos ..... - 36 -
RESULTADOS ..... - 39 -
Descripción de los patrones de distribución de la ascidiofauna (α y γ diversidad) ..... - 39 -
Variación en la composición de especies en escalas distintas (β diversidad) ..... - 42 -
DISCUSIÓN ..... - 46 -
LITERATURA CITADA ..... - 53 -

CAPITULO II EVALUACIÓN DEL USO DE ESTRUCTURAS AUTÓNOMAS DE MONITOREO ARRECIFAL (ARMS) PARA LA ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA EN DOS ARRECIFES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO ..... - 61 -

INTRODUCCIÓN ..... - 61 -
OBJETIVOS ..... - 64 -
HIPÓTESIS ..... - 65 -
Representatividad taxonómica de especies bentónicas en estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS). ..... - 65 -
Asentamiento de especies bentónicas sésiles de especies en estructuras autónomas de monitoreo arrecifal ..... - 65 -
MATERIALES Y MÉTODOS ..... - 66 -
Área de estudio ..... - 66 -
ANÁLISIS DE DATOS ..... - 70 -
Diversidad de especies (riqueza de especies y diversidad taxonómica) ..... - 70 -
Asentamiento de especies bentónicas sésiles ..... - 71 -
RESULTADOS ..... - 72 -
Diversidad del ensamblaje de la criptofauna ..... - 72 -
Distinción taxonómica ..... - 75 -
Abundancia biota sésil ..... - 77 -
DISCUSIÓN ..... - 78 -

CONCLUSIONES ..... **- 82 -**
LITERATURA CITADA ..... **- 84 -**

CAPÍTULO III DESCRIPCIÓN DE NUEVAS ESPECIES DE *BOTRYLLOIDES*, *BOTRYLLUS* Y *SYMPLEGMA* (ASCIDIACEA: STYELIDAE) EN ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO ..... **- 92 -**

INTRODUCCIÓN ..... **- 92 -**
OBJETIVOS ..... **- 94 -**
MATERIALES Y MÉTODOS ..... **- 95 -**
Recolecta de muestras ..... *- 95 -*
Análisis morfológico ..... *- 97 -*
Identificación molecular ..... *- 97 -*
Construcción del árbol filogenético ..... *- 99 -*
Delimitación de especies *103*
RESULTADOS **106**
Genus Botryllus Gaertner, 1774 ..... *109*
Genus Botrylloides Milne Edwards, 1841 ..... *137*
Genus Symplegma Herdman, 1886 ..... *148*
DISCUSIÓN **155**
Relaciones filogenéticas *155*
CONCLUSIONES **167**
LITERATURA CITADA **168**

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL **172**

REFERENCIAS GENERALES **175**

ANEXO I. REGISTRO DE ESPECIES DE ASCIDIAS EN LOS ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE **184**

ANEXO II ENSAMBLE, ANCLAJE Y RETIRO DE ESTRUCTURAS AUTÓNOMAS DE MONITERO ARRECIFAL (ARMS) **189**

ANEXO III MANUAL DE PROCESAMIENTO DE FAUNA MARINA BENTÓNICA **199**

ANEXO IV MANUAL DE CONTEO DE ABUNDANCIA **235**

ANEXO V DELIMITACIÓN DE ESPECIES **246**

PUBLICACIONES **248**

CAPITULO DE LIBROS **256**

MATERIAL DE DIFUSIÓN **258**

PARTICIPACIONES Y ASISTENCIAS **260**

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

FIG. 1 ÁREA DE ESTUDIO. ÁREA DE ESTUDIO. A) ÁREA ARRECIFAL DEL MAR CARIBE Y GOLFO DE MÉXICO (GMX) EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL[111] □ LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE MUESTREO DEL PRESENTE ESTUDIO. B) ● ARRECIFES REGISTRADOS EN EL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO[105] ●ARRECIFES MUESTREADOS CON EL MÉTODO DE CUADRO PARA LA DETECCIÓN DE PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y DIVERSIDAD DE LA ASCIDIOFAUNA DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO. SAV SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO A ARRECIFE VERDE, B ARRECIFE HORNOS, C. ARRECIFE CABEZO D. ARRECIFE BLANQUILLA E. ARRECIFE ENMEDIO; BCY ARRECIFES DEL BANCO DE CAMPECHE Y YUCATÁN: F. ARRECIFE CAYO ARCAS, G. ARRECIFE MADAGASCAR H. ARRECIFE ALACRANES, I ARRECIFE BAJOS DEL NORTE; SAM SISTEMA ARRECIFAL MESOAMERICANO: J. ARRECIFE PUERTO MORELOS; K. ARRECIFE AKUMAL; L. ARRECIFE COZUMEL; M. ARRECIFE MAHAHUAL. BATIMETRÍA A 200 METRO DE PROFUNDIDAD[112]. ..... - 33 -

FIG. 2 REPRESENTACIÓN DEL DISEÑO EXPERIMENTAL JERÁRQUICO SIMPLIFICADO PARA EL REGISTRO DE INCIDENCIA DE ESPECIES DE ASCIDIAS EN ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO CON POTENCIALES PROCESOS ECOLÓGICOS ASOCIADOS ESCALAS DE VARIACIÓN EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES. A) ESCALAS DE VARIACIÓN. EL PRIMER NIVEL CUADRO: CORRESPONDE A LOS CUADROS (M2) COLOCADOS A LO LARGO DE TRANSECTOS, EL SEGUNDO NIVEL SITIO: SUMA DE LOS CUADROS DENTRO DEL SITIO (50 CUADROS DISTRIBUIDOS EN 5 TRANSECTOS), EL TERCER NIVEL ARRECIFE: SUMA DE TODOS LOS SITIOS DE UN MISMO ARRECIFE (2 A 17 SITIOS), Y EL CUARTO NIVEL SISTEMA: TRES ARRECIFES QUE SE LOCALICEN EN EL MISMO SISTEMA ARRECIFAL (4 O 5). B) PROCESOS ECOLÓGICOS. PARA FACILITAR LA REPRESENTACIÓN GRÁFICA DEL DISEÑO EXPERIMENTAL SELECCIONADO SE ASOCIARON ALGUNOS PROCESOS QUE ECOLÓGICOS QUE PUEDEN OPERAR EN DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES LAS CUALES FUERON SOMETIDAS A PRUEBA DURANTE EL PRESENTE ESTUDIO. EL MARCO TEÓRICO DE LA PROPUESTA EN LAS ESCALAS SE ENCUADRA ENTRE LA CORRELACIÓN ENTRE PROCESOS Y ESCALAS ESPACIOTEMPORALES DESCRITA POR HUBBARD (2015)[91]; SIN EMBARGO, LOS LÍMITES DE ALGUNOS PROCESOS MENCIONADOS PUEDEN OPERAR A DIFERENTES ESCALAS Y A MENUDO SE SUPERPONEN. MACRO ESCALA: AQUELLOS PROCESOS QUE OPERAN A DISTANCAS MUY GRANDES (KILÓMETROS O MILES DE KILÓMETROS) DURANTE PERÍODOS DE TIEMPO MÁS LARGOS. MESO ESCALA: GENERALMENTE DE NATURALEZA FÍSICO-OCEANOGRÁFICA Y OPERAN DENTRO DE OCÉANOS, CUENCAS O SISTEMAS INDIVIDUALES. MICROESCALA: AQUELLOS PROCESOS QUE AFECTAN A LOS ORGANISMOS Y QUE PUEDEN SER PROPIOS DEL ARRECIFE O DE LA ESPECIE. ..... - 35 -

FIG. 3 CARACTERIZACIÓN DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA DIVERSIDAD DEL ENSAMBLAJE DE ASCIDIAS EN ARRECIFES DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO. INCIDENCIA DE ESPECIES POR CUADRO Y POR SISTEMA ARRECIFAL: **SAV** SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO **IV** ARRECIFE ISLA VERDE, **HO** ARRECIFE HORNOS, **CA**. ARRECIFE CABEZO **BL.** ARRECIFE BLANQUILLA **EM.** ARRECIFE EN MEDIO; **BCY** ARRECIFES DEL BANCO DE CAMPECHE Y YUCATÁN: **CY**. ARRECIFE CAYO ARCAS, **MA.** ARRECIFE MADAGASCAR **AL.** ARRECIFE ALACRANES, **BN** ARRECIFE BAJOS DEL NORTE; **SAM** SISTEMA ARRECIFAL MESOAMERICANO: **PM**. ARRECIFE PUERTO MORELOS**; AK.** ARRECIFE AKUMAL; **CZ**. ARRECIFE COZUMEL; **MH**. ARRECIFE MAHAHUAL. ISOBATA A 200 METROS DE PROFUNDIDAD[118] Γ^{Chao2}**:** PROYECCIÓN DE GAMMA DIVERSIDAD (CHAO DE SEGUNDO ORDEN), $\bar{\alpha}^{obs}$**:** MEDIA DE LA DIVERSIDAD ENTRE ARRECIFES DE CADA SISTEMA ARRECIFAL, A^{C2}**:** NÚMERO DE ESPECIES ESPERADAS POR ARRECIFE, (CHAO DE SEGUNDO ORDEN) Y **A:** RIQUEZA DE ESPECIES OBSERVADA POR ARRECIFE. ● NÚMERO DE SITIOS MUESTREADOS POR ARRECIFE □ CUADROS POR ARRECIFE. Σ□ SUMATORIA DE CUADROS POR SISTEMA ARRECIFAL ..... - 41 -

FIG. 4 ESTIMACIÓN DE LOS COMPONENTES DE VARIACIÓN PARA DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES EN EL MODELO DE B-DIVERSIDAD EN CADA SISTEMA ARRECIFAL. SAV SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO, **BCY** ARRECIFES DEL BANCO DE CAMPECHE Y YUCATÁN Y **SAM** SISTEMA ARRECIFAL MESOAMERICANO ..... - 43 -

FIG. 5 VARIACIÓN ESPACIAL DE LA COMPOSICIÓN DEL SUB-GRUPO DE 21 ESPECIES DE ASCIDIAS QUE CONTRIBUYEN CON EL 70% DE LA DISIMILITUD ENTRE EL ENSAMBLAJE DE ESPECIES DE CADA UNO DE LOS 3 SISTEMAS ARRECIFALES. PROMEDIO DE LAS FRECUENCIAS DE CADA ESPECIE EN CADA CUADRO POR ARRECIFE ELEVADA AL CUADRADO (ESCALA RESULTANTE QUE VARÍA ENTRE 0 Y 7). EL ORDEN DE LAS ESPECIES CORRESPONDE A LA SIMILITUD DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES BASADO EN UN AGRUPAMIENTO JERÁRQUICO AGLOMERATIVO UTILIZANDO EL ÍNDICA DE ASOCIACIÓN DE WHITTAKER SOBRE LA MEDIA DE INCIDENCIAS. LAS PRUEBAS DE AGRUPAMIENTOS REALES SE PRESENTAN COMO LÍNEAS ROJAS (SIMPROF). **SAV** SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO **IV** ARRECIFE ISLA VERDE, **HO** ARRECIFE HORNOS, **CA**. ARRECIFE CABEZO **BL.** ARRECIFE BLANQUILLA **EM.** ARRECIFE EN MEDIO; **BCY** ARRECIFES DEL BANCO DE CAMPECHE Y YUCATÁN: **CA**. ARRECIFE

Cayo Arcas, **Ma**. Arrecife Madagascar **Al.** Arrecife Alacranes, **BN** Arrecife Bajos del Norte; **SAM** Sistema Arrecifal Mesoamericano: **PM**. Arrecife Puerto Morelos; **Ak.** Arrecife Akumal; **Cz**. Arrecife Cozumel; **Mh.** Arrecife Mahahual. - 44 -
Fig. 6 Descomposición de la b diversidad A) Escalamiento multidimensional de la distancia a través de centroides de especies registradas por arrecifes utilizando similitud Sorensen. B) Anidamiento y reemplazo de especies utilizando índices propuestos por Baselga (2010)[127] calculados para arrecifes de tres sistemas arrecifales: **bSOR:** b diversidad total; **bNES:** anidamiento; **bSIM:** reemplazo de especies; %bNES y % bSIM: proporción del componente de la b diversidad total; Jmáx: número máximo de especies compartidas entre sitios y **a:** riqueza de especies. Las leyendas de los locales siguen la Figura 3. - 45 -
Fig. 7 Área de estudio y área arrecifal registrada para el Caribe y golfo México[31]. Implementación de Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS) en Arrecifes Bajo de 10 y Arrecife Mahahual del Sureste del golfo de México y Mar Caribe. - 67 -
Fig. 8 Diagrama de flujo del procesamiento de ocho estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) colocadas en Arrecife Bajo de 10 y Mahahual. - 69 -
Fig. 9 Morfotipos de especies identificados por Phylum y arrecife de la criptofauna en estructuras autónomas de monitoreo de arrecifal (ARMS) durante un año de reclutamiento en dos arrecies: Arrecife Bajo de 10 (Arrecifes Banco de Campeche y Yucatán, golfo de México) y Arrecife Mahahual (Sistema Arrecifal Mesoamericano, mar Caribe) - 72 -
Fig. 10 Histograma de distinción taxonómica (Δ +) en Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS). Valores obtenidos de 1000 simulaciones aleatorias del subconjunto del número de registros de especies para cada Phylum por región: golfo de México y mar Caribe de la Península de Yucatán - 76 -
Fig. 11 Patrones de similitud Bray–Curtis por Phylum entre cada lado de las placas de ARMS en ambos arrecifes, considerando la abundancia relativa (cobertura) representados en una ordenación de escala multidimensional no métrica (nMDS). El tamaño de cada símbolo representa la abundancia relativa de los filos. - 78 -
Fig. 12 Arrecifes muestreados para la obtención de muestras de especímenes de género Botrylloides, Botryllus y Symplegma en arrecifes de coral del Sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano. - 95 -
Fig. 13 Síntesis de procedimientos para la obtención, procesamiento y descripción de especies de los géneros Botryllus, Botrylloides y Symplegma 105
Fig. 14 Árbol Delimitación de Especies construido en un marco filogenético bayesiano. Los números en los nodos son probabilidades posteriores bayesianas. Las barras rojas indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies ASAP. Las barras azules indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies bPTP 107
Fig. 15 Árbol de máxima verosimilitud de resultados de delimitación de especies utilizando RAxML HPC BlackBox 27 en CIPRES (Ciberinfraestructura para Investigación Filogénica) Science Gateway v. 3.3 28 (nodos con menos del 75% de compatibilidad con el método bootstrap colapsados) 108
Fig. 16 Botryllus bonanzus sp. nov. (A) Colonia conservada con cuatro zooides visibles (B) Detalle de la región abdominal 111
Fig. 17 Botryllus camur sp. nov. (A) Colonia viva sobre sustrato natural (Coral muerto) (B) Organización de un sistema con ocho zooides (C) Zooides y brotamientos en una colonia conservada (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región del abdomen. 114
Fig. 18 Botryllus hartensis sp. nov. (A) Colonia viva sobre sustrato artificial (PVC). (B-D) Sistemas circulares zooides en colonias conservadas (E) Lengüetas atriales pronunciadas de cada zooide en el sistema alrededor de una cloaca (F) Vista lateral izquierda de un zooide (G) Detalle de la región del abdomen 118
Fig. 19 Botryllus humilis Monniot, 1988. (A, B) Colonias vivas sobre sustrato artificial (PVC) (C) Zooides conservados que muestran las dos manchas de pigmento oscuro presentes en la zona anterior (D) Colonia conservada con zooides y ampollas en el margen (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región abdominal (F). Detalle de la región abdominal. 122

FIG. 20 BOTRYLLUS LAMBERTORUM SP. NOV. (A,B) COLONIAS VIVAS SOBRE SUSTRATO ARTIFICIAL (PVC)€) DETALLE DE LOS SISTEMAS EN UNA COLONIA CONSERVADA (D) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOLÓGICO€ (E) DETALLE DE LA REGIÓN ABDOMINAL. 125
FIG. 21 BOTRYLLUS NORTENSIS SP. NOV. (A) COLONIA VIVA SOBRE UN SUSTRATO NATURAL (CORAL MUERTO) (B) COLONIA CONSERVADA (C) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE. (D) DETALLE DE LA REGIÓN ABDOMINAL. 128
FIG. 22 BOTRYLLUS TUNNELLI SP. NOV. (A,B) COLONIAS VIVAS EN EL SUSTRATO ARTIFICIAL - (PVC) (C) DETALLE DE UNA COLONIA CONSERVADA (D) VISTA LATERAL IZQUIERDA DEL ZOOIDE (E) DETALLE DE LA REGIÓN DEL ABDOMEN. 132
FIG. 23 BOTRYLLUS UNAMENSIS SP. NOV. (A–C) COLONIAS VIVAS SOBRE SUSTRATO NATURAL (CORAL MUERTO) (D) DETALLE DE UNA COLONIA CONSERVADA QUE MUESTRA MANCHAS OSCURAS A AMBOS LADOS DEL ENDÓSTILO (E) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE (F,G) DETALLE DEL ABDOMEN: VARIACIÓN DEL ESTÓMAGO Y EL CIEGO GÁSTRICO. 136
FIG. 24 BOTRYLLOIDES ALACRANENSIS SP. NOV. (A) COLONIA VIVA EN SUSTRATO NATURAL (CORAL MUERTO Y ALGAS) (B,C) DETALLE DE SISTEMAS DE ZOOIDES Y AMPOLLAS EN COLONIAS CONSERVADAS (D) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE (E) DETALLE DE LA REGIÓN DEL ABDOMEN. 140
FIG. 25 BOTRYLLOIDES AMPULLARIUS SP. NOV. (A) COLONIA VIVA SOBRE SUSTRATO ARTIFICIAL (PVC) (B,C) COLONIAS CONSERVADAS CON NUMEROSAS ÁMPULAS (D) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE (E) DETALLE DE LA REGIÓN ABDOMINAL. 143
FIG. 26 BOTRYLLOIDES CATALITINAE SP. NOV. (A–C) COLONIAS VIVAS SOBRE SUSTRATO NATURAL (ESPONJA) (D) DETALLE DE UNA COLONIA CONSERVADA QUE MUESTRA EL SISTEMA VASCULAR CON AMPOLLAS (E) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE (F) DETALLE DE LA REGIÓN DEL ABDOMEN. 147
FIG. 27 SYMPLEGMA PAPILLATA SP.: (A,B) COLONIAS VIVAS EN SUSTRATO NATURAL (CORAL MUERTO) (C,D) ZOOIDES CONSERVADOS (VISTAS DORSAL Y VENTRAL) (E) REGIÓN PERITUBERCULAR CON PAPILAS POSTERIORES A LA ABERTURA DEL TUBÉRCULO (F) DETALLE DE LA REGIÓN ABDOMINAL. 149
FIG. 28 SYMPLEGMA SISALENSIS SP. NOV. (A, B) COLONIAS VIVAS EN EL SUSTRATO ARTIFICIAL (PVC) (C) VISTA DORSAL DE UN ZOOIDE CONSERVADO (D) VISTA VENTRAL DE UN ZOOIDE CONSERVADO (E) ÁREA PERITUBERCULAR (F) DETALLE DE LA REGIÓN DEL ABDOMEN. 152
FIG. 29 SYMPLEGMA SP. (A) COLONIA VIVA SOBRE SUSTRATO ARTIFICIAL (PVC) (B) COLONIA PRESERVADA (C) VISTA LATERAL IZQUIERDA DE UN ZOOIDE (D) ÁREA PERITUBERCULAR (E) DETALLE DE LA REGIÓN ABDOMINAL. 154
FIG. 30 ÁRBOL FILOGENÉTICO BAYESIANO DE MUESTRAS RECOGIDAS COMO PARTE DE ESTE ESTUDIO, ASÍ COMO SECUENCIAS DE BOTRYLLOIDES Y BOTRYLLUS RELACIONADAS DISPONIBLES EN GENBANK. LAS BARRAS ROJAS INDICAN ESPECIES RECUPERADAS POR EL MÉTODO DE DELIMITACIÓN DE ESPECIES ASAP. LAS BARRAS AZULES INDICAN ESPECIES RECUPERADAS POR EL MÉTODO DE DELIMITACIÓN DE ESPECIES BPTP. 156
FIG. 31 ÁRBOL DE MÁXIMA VEROSIMILITUD DE SECUENCIAS RECOGIDAS EN ESTE ESTUDIO JUNTO CON SECUENCIAS RELACIONADAS EN GENBANK. EL ÁRBOL SE CONSTRYÓ CON RAXML HPC BLACKBOX 27 EN CIPRES (CYBERINFRASTRUCTURE FOR PHYLOGENETIC RESEARCH) SCIENCE GATEWAY V. 3.3 28 (NODOS CON MENOS DEL 75% DE COMPATIBILIDAD CON BOOTSTRAP COLAPSADOS) 157

TABLA 1 REGISTROS DE ESPECIES DE ASCIDIAS POR FAMILIA EN EL GOLFO DE MÉXICO Y ZONAS ALEDAÑAS. REGIONALIZACIÓN BASADA EN FELDER CAMP (2009), NGMX. NORTE DEL GOLFO DE MÉXICO; SGMX SUR DEL GOLFO DE MÉXICO; CUB CUBA; ‚MCM MAR CARIBE MEXICANO[71,89–92] - 18 -
TABLA 2 MÉTRICAS UTILIZADAS PARA EL ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD DEL ENSAMBLAJE DE ASCIDIAS MEDIANTE ALFA Y GAMA DIVERSIDAD. NIVEL ARRECIFAL. AOBS: RIQUEZA DE ESPECIES OBSERVADA POR ARRECIFE; ACHAO2: NÚMERO DE ESPECIES ESPERADAS POR ARRECIFE (CHAO DE SEGUNDO ORDEN). NIVEL SISTEMA ARRECIFAL: ¤OBS: MEDIA DE LA DIVERSIDAD OBSERVADA DE LOS ARRECIFES DE CADA SISTEMA ARRECIFAL; ГCHAO2: PROYECCIÓN DE GAMMA DIVERSIDAD (CHAO DE SEGUNDO ORDEN) - 36 -
TABLA 3 RESUMEN SISTEMÁTICO DE REGISTRO DE ESPECIES DE ASCIDIAS (TUNICATA: ASCIDIACEA) POR NIVEL JERÁRQUICO (ARRECIFES, SISTEMAS ARRECIFALES Y REGIÓN) EN 13 ARRECIFES DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO. ESP: N. DE ESPECIES, GEN: NÚMERO DE GÉNEROS, FAM: N. DE FAMILIAS Y OR: N. DE ÓRDENES. - 39 -
TABLA 4 RIQUEZA DE ESPECIES DE ASCIDIAS OBSERVADA (A^{OBS})EN CADA SUSTRATO REGISTRADO EN ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO. - 40 -
TABLA 5 PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN (PERMANOVA) DEL ENSAMBLAJE DE ASCIDIAS REGISTRADAS EN ARRECIFES EN EL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO, BASADOS EN MATRICES DE SIMILITUD ENTRE

CUADRO CALCULADA USANDO EL ÍNDICE DE JACCARD. SIS. AR.: SISTEMA ARRECIFAL (FACTOR FIJO, 3 NIVELES: BCY, SAV, SAM), AR.: ARRECIFE (FACTOR ALEATORIO ANIDADO EN SISTEMA ARRECIFAL, 13 NIVELES: CAYO ARCAS, ALACRANES, BAJOS DEL NORTE, MADAGASCAR, ISLA VERDE, BLANQUILLA, EN MEDIO, HORNOS, CABEZO, PUERTO MORELOS, MAHAHUAL, AKUMAL Y COZUMEL), SIT.: SITIO (FACTOR ALEATORIO ANIDADO EN ARRECIFE Y SISTEMA ARRECIFAL, N NIVELES). LOS RESIDUALES (ERROR) REPRESENTAN LA VARIACIÓN MEDIDA ENTRE LAS RÉPLICAS, ES DECIR LOS CUADRANTES MEDIDOS EN CADA SITIO. SE CALCULARON LAS ESTADÍSTICAS PSEUDO F PARA CADA TÉRMINO UTILIZANDO ANÁLOGOS DIRECTOS A LAS EXPECTATIVAS UNIVARIADAS DE CUADRADOS MEDIOS (EMS POR SUS SIGLAS EN INGLÉS); LOS VALORES P SE OBTUVIERON UTILIZANDO 999 PERMUTACIONES BAJO UN MODELO REDUCIDO. CADA TÉRMINO SE IDENTIFICA COMO CONTRIBUYENTE DE UN COMPONENTE FIJO O ALEATORIO AL MODELO GENERAL Y SE RELATIVIZÓ LOS TAMAÑOS ESTIMADOS DE LOS COMPONENTES DE VARIACIÓN, BASADOS EN ANÁLOGOS MULTIVARIADOS DE LOS ESTIMADORES INSESGADOS ANOVA CLÁSICOS. ..... - 42 -

TABLA 6 LISTADO DE NUEVOS REGISTROS DE ESPECIES DE FAUNA CRÍPTICA REGISTRADA EN ESTRUCTURAS AUTÓNOMAS DE MONITOREO ARRECIFAL (ARMS) DURANTE UN AÑO DE RECLUTAMIENTO EN ARRECIFE BAJO DE 10 Y ARRECIFE MAHAHUAL DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. GMX: GOLFO DE MÉXICO Y MC: MAR CARIBE. .... - 73 -

TABLA 7 SITIOS DE RECOLECCIÓN DE MUESTRAS DE ESPECÍMENES DE GÉNERO BOTRYLLOIDES, BOTRYLLUS Y SYMPLEGMA EN ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO. ..... - 96 -

TABLA 8 CONCENTRACIONES POR MUESTRA UTILIZADAS PARA LAS REACCIONES DE AMPLIFICACIÓN DE ADN POR PCR (NEW ENGLAND BIOLABS) ..... - 97 -

TABLA 9 PROTOCOLO PARA LA OBTENCIÓN DE PRODUCTOS PARA PCR DE MUESTRAS DE ADN MEDIANTE DIFERENTES INDICADORES...... - 98 -

TABLA 10 RESULTADOS DE LOS ANÁLISIS DE DELIMITACIÓN DE ESPECIES. TODAS LAS ASIGNACIONES SE APOYARON EN TRES ANÁLISIS (ASAP, BPTP-ML Y BPTP-BAYESIANO), EXCEPTO PARA CAGOM-2211 Y 2456. CAGOM-2211 SE AGRUPA CON EL CLADO 2 USANDO ASAP, PERO SE CLASIFICA COMO UNA ESPECIE SEPARADA POR BPTP-ML Y BPTP-BAYESIANO • CAGOM-2456 SE COLOCÓ EN EL CLADO 5 USANDO BPTP-ML Y BPTP-BAYESIANO, PERO SE ASIGNÓ COMO UNA ESPECIE SEPARADA POR ASAP. LOS NÚMEROS DE MUESTRA SE REFIEREN AL NÚMERO DE CATÁLOGO DE LA COLECCIÓN: "COLECCIÓN DE ASCIDIAS DEL GOLFO DE MÉXICO (CAGOM"" A LA QUE PERTENECE CADA MUESTRA. ..... - 99 -

TABLA 11 NÚMEROS DE ACCESO DE SECUENCIAS TOMADAS DE GENBANK MX = MÉXICO, EE.UU. = ESTADOS UNIDOS, AUS = AUSTRALIA..... 101

TABLA 12 DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS DE B. PLANUS REGISTRADAS POR VAN NAME (1924 Y1945) Y MONNIOT (1983) EN EL ATLÁNTICO 159

TABLA 13 CLAVE TABULAR DE ESPECIES DE SYMPLEGMA DEL MAR ATLÁNTICO..... 164

TABLA 14 CLAVE DE IDENTIFICACIÓN TABULAR DE ESPECIES DE BOTRYLLUS Y BOTRYLLOIDES DEL MAR ATLÁNTICO 165

RESUMEN

En el presente trabajo se analizaron tres aspectos fundamentales de la ecología de las ascidias: **1)** la diversidad del ensamblaje de ascidias en el sur del Golfo de México y Mar Caribe mexicano. Para lograrlo, se descompuso la variación de la diversidad de especies en distintas escalas espaciales y con hipótesis asociadas a cada escala espacial; dentro de estas, se detectó que la mayor diversidad de especies se encuentra en los arrecifes del Banco de Campeche y en los arrecifes del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Asimismo, se detectó un efecto en la composición espacial de la diversidad asociado a escalas más pequeñas donde actúan procesos como la heterogeneidad micro ambiental, mecanismos relacionados con las larvas, biología de las especies, reclutamiento, e interacciones biológicas entre los más importantes. **2)**el alto potencial y la capacidad de una herramienta de muestreo estandarizado (Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal, ARMS) para describir la diversidad críptica a través del análisis de la riqueza, diversidad taxonómica y asentamiento (fauna sésil) de especies incidentes en las estructuras y **3)** el conocimiento de la diversidad de especies de ascidias en el Golfo de México y mar Caribe mexicano que es muy escaso. Al identificar las muestras, se registraron 103 especies, de las cuales 10 son nuevos registros de especies para el Golfo de México y 42 representan nuevos registros para el Caribe mexicano. Se reconocieron y describieron 13 nuevas especies para la ciencia de la familia Styelidae. Se podría incrementar esta cifra en hasta 15 especies más.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Actualmente los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas más importantes e invaluables del planeta[1] ya que se ha estimado que aportan más de $375 mil millones de dólares por año en todo el mundo en bienes y servicios[2]. Sin embargo, dichos ecosistemas se encuentran en constante decadencia[3–5], generando pérdida de la diversidad biológica y afectando sus funciones ecosistémicas, y, por lo tanto, la generación de servicios para la humanidad[3,6]. Es por ello, que se han convertido en una preocupación prioritaria a nivel mundial y han sido objeto de numerosas investigaciones científicas centradas en dirigir esfuerzos para comprender y mantener su estructura y funcionamiento[7].

En el caso de México, tan solo en la costa Atlántica Mexicana existen al menos 282 arrecifes de coral[8,9] distribuidos en dos grandes regiones: una de ellas ubicada en una porción del Gran Caribe (RGC) y otra en el sur y oeste del Golfo de México (GMx). En este trabajo solo se considerarán los arrecifes del Golfo de México que van desde Yucatán hasta el Sistema Arrecifal Veracruzano y se utilizará la regionalización propuesta por Felder & Camp, (2009)[88]. Lamentablemente, desde hace tiempo esta gran extensión arrecifal ha sido objeto de impactos naturales y efectos cada vez más intensos y destructivos causados por las actividades humanas[10], por lo que partir de los años setenta se convirtieron en una preocupación prioritaria a nivel nacional[7]. Desde entonces, se han enfocado diversos esfuerzos científicos en la caracterización de las especies asociadas a arrecifes coralinos como programas de monitoreo[9,11], actualización y compilación de listados taxonómicos[12] y sobre todo en describir la distribución de algunas especies como los corales escleractínidos, gorgónidos, equinodermos, esponjas, poliquetos y peces arrecifales[13–17,88].

Por otra parte, gracias a los avances científicos y tecnológicos, hemos aprendido mucho sobre las fuerzas estructurantes de los arrecifes de coral, los cuales responden a una compleja red de diversos procesos que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales[18] que dictan su dinámica[19], y que, a su vez, influyen en la diversidad de

especies que habitan en ellos. Es decir, los patrones de variación espacio-temporal de la diversidad de especies asociadas a arrecifes de coral, reflejan cómo influyen los procesos ambientales, biológicos, históricos, antrópicos y estocásticos en este escosistema[20]. Sin embargo, en la mayoría de estos estudios se analiza únicamente una escala espacial, y consecuentemente, se producen interpretaciones subjetivas de la importancia ecológica del aspecto analizado ya que muchas veces son definidas arbitrariamente[22] y no suelen coincidir con las escalas naturales donde ocurren los fenómenos[23].

Analizar adecuadamente los procesos que dictan la dinámica de los ecosistemas integrando múltiples escalas espaciales es transcendental para inferir la importancia relativa de dichos procesos ecológicos[24] y con ello tomar adecuadamente las decisiones de gestión de los ecosistemas[25]. No obstante, analizar tales fenómenos no es una tarea fácil ya que no solo debemos encontrar formas de cuantificar los patrones de variabilidad en el espacio y tiempo, sino que además, es necesario analizar las posibles causas y consecuencias que generan dichos patrones[22,26,27]. Esto implica la integración de múltiples técnicas y métodos como la detección remota, muestreo múltiple, estadísticas multivariadas, experimentos manipulativos y correlacionales, ya sea teóricos simulados, en campo, o controlados en laboratorio[22].

Ahora bien, en cuanto a las técnicas que se han implementado, los hábitats marinos tienden a ser continuamente heterogéneos, por lo que la identificación de unidades naturales de observación y la escalas son difíciles de definir[28]. Un ejemplo de ello son los mismos arrecifes de coral, donde las cavidades abarcan hasta el 75% del volumen total del ecosistema[29], e incluyen, una diversa selección de grupos ecológicamente importantes como depredadores[30], organismos suspensívoros[31,32], herbívoros[33] y detritívoros[34]. Este ecosistema tan complejo ha representado un gran reto para los estudios ecológicos ya que los patrones observados, así como las inferencias realizadas son limitados y obstaculizados por la compleja logística y recursos limitados[35] que sesgan las estimaciones de la biodiversidad [36] y limitan la evaluación precisa del estado de salud del arrecife [37].

En este sentido, las técnicas y métodos que se han utilizado para estudiar la diversidad que existe en los arrecifes de coral a lo largo del tiempo se encuentran basados principalmente en censos visuales, cuadrantes y transectos[38]. Estas técnicas además de generar un esfuerzo de muestreo intensivo por unidad de área/tiempo, presentan una resolución y área espacial/temporal baja, pueden resultar intrusivos o dañar al ecosistema y tienden a concentrarse en organismos conspicuos, terminando por generar un sesgo en la estimación de la biodiversidad al no considerar a una gran proporción de la diversidad de especies en microhábitats de difícil acceso[39]. En consecuencia, los estudios ecológicos como la caracterización de la riqueza y abundancia de especies, estructura de la comunidad y la sucesión de especies, entre otros, no tienen un enfoque objetivo[40] y se limitan a organismos epibentónicos y especies conspicuas[41,42].

Debido a lo anterior, se han desarrollado de técnicas estandarizadas que proporcionan avances en la comprensión de los procesos ecológicos difíciles de describir considerando tanto a la fauna críptica como conspicua, y a su vez, incorporan observaciones de campo directas comparables en amplias escalas espaciales y temporales[43]. Por ejemplo, los avances en los estudios de las comunidades marinas bénticas en los arrecifes de coral, están evolucionando en el desarrollo de técnicas como los monitoreos remotos, metabarcoding y creación de estructuras artificiales capaces de detectar la proporción de la diversidad críptica[44] para obtener una mayor amplitud taxonómica. El empleo de estas novedosas técnicas ha sido fundamental ya que nos ha permitido sobre todo conocer más de la diversidad críptica de difícil acceso, y con ello dar pauta a analizar procesos ecológicos de suma importancia que mantienen la alta biodiversidad[7,45] y funcionamiento de los arrecifes coralinos[46–48] en los que participan dichas comunidades.

Por otro lado, en los arrecifes de coral existe una gran variedad de grupos de especies bentónicas ecológicamente importantes[49] ya que contribuyen a la diversidad y funcionamiento de este ecosistema[37]. Uno de los componentes de estas comunidades, son las ascidias (Tunicata: Ascidiacea)[50], las cuales, se caracterizan por ser un grupo único de cordados basales que producen larvas “renacuajos” con notocorda (misma que

pierden una vez que las larvas se asientan)[51], de rápido crecimiento, con una gran diversidad endémica y un alto potencial invasor[50,52].

Las ascidias juegan un papel ecológico sumamente importante en la cadena trófica, ya que se ha demostrado que son una de las fuentes principales de alimento de algunas especies depredadoras como los peces, moluscos, crustáceos, equinodermos y policlados.[53–55]. Además, las ascidias son consideradas como excelentes indicadores biológicos de perturbación ambiental, gracias a su capacidad de filtrar grandes volúmenes de agua (50 ml min^{-1} por individuo)[56]e incluso habitar en áreas eutróficas[57]. Adicionalmente, este grupo de organismos desempeña papeles ecológicos importantes; por ejemplo: son consideradas ingenieros de ecosistemas (algunas especies proporcionan sustrato para epibiontes que contribuyen a la diversidad del ecosistema[58,59]), fungen como reservorios de fauna nativa al no facilitar la presencia de especies invasoras de las zonas[60], poseen plasticidad adaptativa (alto potencial de colonización de diferentes ambientes marinos) [61,62] y son excelentes colonizadoras tanto de sustratos naturales como artificiales (componentes principales del biofouling)[50].

Todos estos atributos hacen que las ascidias sean consideradas como excelentes modelos biológicos dentro de los estudios ambientales, biogeográficos, ecológicos, biológicos y químicos. Sin embargo, el conocimiento que tenemos de este grupo, en especial en los arrecifes de coral, es limitado, ya que la mayor parte de las investigaciones científicas se basan principalmente en la descripción de especies, filogenia y sobre todo en estudios en el campo de los productos naturales (metabolitos secundarios)[63]. De hecho, aún existen muchas áreas geográficas en las que sabemos poco de las ascidias y además, los datos disponibles deben actualizarse y revisarse[63]. Un ejemplo de ello es en el sur del Golfo de México, donde hasta hace poco, solo se habían registrado nueve especies[64], ya que no existían especialistas en su taxonomía, ni investigaciones orientadas en entender su distribución e importancia en los ecosistemas de la región.

En general, el conocimiento acerca de las ascidias también se encuentra limitado por dos vertientes principales: 1) en el caso de los arrecifes de coral: los alcances de los métodos y esfuerzo de muestreo, ya que en su mayoría se utilizan técnicas basadas en censos visuales. Este tipo de técnicas, además de ser relativamente laboriosas por unidad de área/tiempo que cubren[38], no son adecuadas para el análisis e identificación de la ascidiofauna ya que se necesita de la toma de muestra adecuada para su análisis en el laboratorio. 2) la compleja taxonomía dificulta la descripción anatómica interna de estos organismos de cuerpo blando, sumada a procesos de evolución convergente, que generan muchas especies morfológicamente similares (similitudes en aspectos morfológicos con otras especies[65]) pero genética y ecológicamente distintas. Esto último supone un reto para la identificación de especies al requerir técnicas especiales (ie. microscopia electrónica de barrido para las espículas), observación de gónadas y larvas desarrolladas que no suelen estar presentes en todos los individuos observados y escasas colecciones científicas para comparar especímenes. Inclusive, aún con ejemplares en buen estado y que cumplen con todo lo anterior, surgen problemas de identificación errónea y sinonimias debido a la convergencia de caracteres[66]. Por último, actualmente existen pocos especialistas a nivel mundial, por lo que identificar correctamente la especie representa un desafío

El presente estudio se enfocó no solo en enriquecer el conocimiento de las especies de ascidias en arrecifes de coral de la región del sur del Golfo de México y mar Caribe mexicano, sino también, en examinar la variabilidad espacial de la diversidad de especies desde perspectivas multiescalares integrando procesos ecológicos asociados y utilizando nuevas técnicas de análisis de la diversidad en arrecifes de coral.

JUSTIFICACIÓN Y ANTECEDENTES

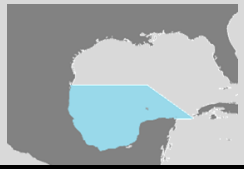
Análisis del estado de conocimiento de la diversidad de ascidias del Atlántico mexicano y zonas adyacentes.

Los estudios realizados con ascidias en el Atlántico Centro Occidental son principalmente de carácter taxonómico y datan de hace más de 120 años; de ellos, destacan, los numerosos trabajos realizados por el pionero en estas regiones: Van Name con más de 40 años de estudio (1902 – 1945)[67–71], abarcando zonas desde Curazao, Venezuela hasta el territorio británico de Bermudas. Por su parte Monniot C. & Monniot F.[72–74] realizaron estudios taxonómicos en la plataforma continental del norte del Golfo de México y litoral de Guadalupe en el Caribe. A su vez, Millar[75] registró especies en diversas zonas del Caribe como las Antillas y en Curazao, Venezuela, y posteriormente, en colaboración con Goodbody[76] describieron nuevas especies en las Indias Occidentales. Este último autor más tarde, continuó sus estudios taxonómicos exclusivamente en el Caribe por 30 años[77–85].

En el Golfo de México, actualmente se han registrado en total 98 especies de ascidias (**Tabla 1**). Los primeros aportes en este grupo en aguas someras fueron realizados por Van Name[71,86] quien reportó 22 especies, seguido de Monniot & Monniot[72] con 11 especies abisales, y Lambert[87] con 13 especies de aguas someras. Posteriormente, el trabajo realizado por Cole & Lambert[88] corresponde al listado más completo que se tiene del registro de especies de ascidias de todo el Golfo de México con 69 especies hasta el 2009, y recientemente, la incorporación de 15 especies más por diversos autores[89–92]. Específicamente en el sur del Golfo de México, Carballo y colaboradores (2007)[93] y Palomino-Alvarez y colaboradores (2017[91] y 2019[64]) publicaron 31 nuevos registros de especies de ascidias desde el estado de Veracruz hasta Quintana Roo. Estas pertenecen a 9 familias y15 géneros de los 3 órdenes existentes con un registro nuevo para el Atlántico (*Botrylloides magnicaeum* (Hartmeyer, 1912), cinco nuevos registros

para el Golfo de México (*Ascidia panamensis* Bonnet & Rocha, 2011, *Cystodites roseolus* Hartmeyer, 1912, *Euherdmania fasciculata* Monniot F., 1983, *Euherdmania* aff. *vítrea* y *Botrylloides magnicoecum* (Hartmeyer, 1912). Recientemente Tovar y colaboradores[92] registraron por primera vez en las costas del Golfo de México a la especie invasora *Didemnum perlucidum* Monniot F., 1983. En lo que respecta a las costas mexicanas en el Mar Caribe, únicamente se cuenta con el registro de tres especies: *Eudistoma olivaceum* (Van Name, 1902)[64], *Tridemnum solidum* (Van Name, 1902)[94] y *Stomozoa roseola* (Millar, 1955)[95].

Tabla 1 Registros de especies de ascidias por familia en el Golfo de México y zonas aledañas. *Regionalización basada en Felder Camp (2009), nGMx. norte del Golfo de México; sGMx sur del Golfo de México; Cub Cuba; ,mCM mar Caribe Mexicano*[71,89–92]

	REGION				
	nGMx	sGMx	Cub	mCM	
FAMILIA					**Total**
Cionidae	1	-	-	-	1
Stomozoidae	-	1	-	1	1
Clavelinidae	2	2	2	-	2
Corellidae	2	1	2	-	2
Diazonidae	2	-	1	-	2
Holozoidae	2	1	2	-	2
Euherdmaniidae	2	2	-	-	3
Pyuridae	3	1	2	-	4
Ascidiidae	4	2	3	-	5
Perophoridae	4	2	4	-	5
Molgulidae	7	2	1	-	8
Polycitoridae	10	9	8	1	13
Polyclinidae	13	1	1	-	13
Didemnidae	15	5	6	1	17
Styelidae	18	6	9	-	20
N. de especies	**85**	**35**	**41**	**3**	**98**

En el ámbito ecológico, los estudios en ascidias han sido encaminados en diversos temas entre los que destacan la contaminación (respuesta de las especies ante disturbios; por ejemplo, a la acidez del agua[96]), acoplamiento de las especies en los ciclos

biogeoquímicos[97], alimentación de las especies[98], asociaciones con otras especies y taxa[99] e incluso estudios sobre los mecanismos defensa de las ascidias y de sus larvas[100]. Sin embargo, los trabajos acerca de la comprensión de la distribución de las especies de ascidias han sido insuficientes y poco desarrollados. El primer trabajo de la distribución y ecología de especies de ascidias fue el realizado por Dybern en 1969 en Noruega[101], quien determinó que la salinidad es el principal factor que controla la distribución de la mayoría de las especies aunado a otros factores como el oxígeno y las condiciones de luz, además de que la temperatura juega un papel importante en la densidad de población, la tasa de crecimiento y los períodos de desove.

Posteriormente Gulliksen (1973), también en Noruega[102], analizó la distribución de las especies de ascidias en un gradiente vertical de profundidad y determinó que no solo la profundidad influía en la distribución de las especies si no que factores como el sustrato, la nutrición y las corrientes pueden ser más importantes que la profundidad. Por otra parte, Monniot F. (1983)[73] sugirió que la orientación de la costa en relación con el viento y las surgencias del Atlántico eran factores determinantes en la distribución de ascidias del Litoral de la isla de Guadalupe (Caribe). Posteriormente, Goodbody (1984)[78] analizó la distribución de ascidias en manglares en el Caribe determinando que probablemente las condiciones de eutrofia y oligotrofia, así como el oleaje conducen a la distribución observada. Años más tarde, este mismo autor (2000)[103] determinó que las especies de ascidias en los Cayos de Pelícanos en el extremo sur de la Barrera de Coral de Belice representan el 60% de todas las ascidias de aguas someras conocidas en el Caribe y discutió el hábitat principal y ecología de cada especie. En el mismo año, Carballo[104] analizó la distribución de la especie *Ecteinascidia turbinata* y determinó que la especie se encuentra establecida en la Península de Yucatán, aunque la distribución no es homogénea probablemente por la falta de continuación del ecosistema de manglar y variaciones en la salinidad. Un año más tarde Hernández & Carballo[105] en el análisis del ensamblaje de especies de ascidias determinaron que el factor más importante en la distribución de especies en arrecifes de coral es el movimiento del agua.

De manera global, Shenkar & Swalla (2011)[63] analizaron la diversidad de especies de ascidias con base en registros de colecciones, información no publicada y publicada, y concluyeron que el mayor número de especies de ascidias encontradas provienen del Indo-Pacífico, seguido del Pacífico-Oeste, y las familias Didemnidae y Styelidae contienen el mayor número de especies, con más de 500 dentro de cada familia. Además, destacaron que existe una fuerte asociación entre la riqueza de especies registradas con el esfuerzo de muestreo, por lo que los patrones de distribución espacial y riqueza de especies descritos a la fecha pueden estar sesgados.

Sin duda, gran parte del conocimiento de las ascidias ha sido de carácter taxonómico y de diversidad de especies con el problema de que se han realizado a escalas locales, con poca o ninguna perspectiva espacial ni cuantitativa. Y, por supuesto, el número de trabajos orientados en el ámbito ecológico son insuficientes, y han impedido la identificación de los procesos que afectan los patrones de diversidad y las escalas en las cuales operan, en especial aquellos procesos que se reconocen como moldeadores de la distribución de la diversidad de especies como la depredación, reclutamiento de especies y competencia por espacio. Por ello, el objetivo del presente estudio no solo se centró en la caracterización de la diversidad de especies de ascidias, sino también en la identificación de patrones de distribución y diversidad de especies, así como en la identificación y jerarquización de aquellos posibles procesos responsables de generar estos patrones de diversidad. Al mismo tiempo, en este trabajo se analizan y comparan herramientas de estudio para la diversidad de especies de ascidias.

CAPÍTULO I PROCESOS QUE GENERAN PATRONES DE DIVERSIDAD DE ASCIDIAS (TUNICATA: ASCIDIACEA) EN DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES DE LOS ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y EL MAR CARIBE MEXICANO.

Introducción

Todos los ecosistemas, incluidos los arrecifes de coral, exhiben una serie de patrones de distribución de especies que presentan variaciones espacio-temporales en la diversidad de las comunidades ecológicas que ahí inciden[1,2]. Al mismo tiempo, todos estos patrones y variaciones de diversidad, son el resultado de procesos evolutivos y ecológicos[3,4] impulsados por ejemplo, por eventos geológicos a gran escala y fluctuaciones climáticas[5] en un tiempo ecológico y geológico[6,7]. Comprender y estimar estos patrones de distribución y variaciones de las especies que los componen, ha sido fundamental en los estudios ecológicos, evolutivos y de conservación[8] a lo largo del tiempo, ya que nos ayudan a entender el funcionamiento de los ecosistemas[9] e identificar las causas del deterioro de los mismos y con ello, crear acciones de manejo, restauración y preservación del ecosistema más efectivas[10].

Por otra parte, la biodiversidad es considerada como uno de los principales y más importantes componentes de los ecosistemas[11], ya que es la responsable de la variabilidad genética y funcionalidad de diversos procesos ecológicos[12-13]. Sin embargo, debido a los cambios globales (cambio climático, destrucción de hábitats, contaminación etc.), se espera que la diversidad de especies se reducirá cambiará drásticamente en los próximos años a una escala global[14] y con ello el funcionamiento de los ecosistemas[13]. Por esta razón, se han incrementado esfuerzos no solo para caracterizar la biodiversidad, sino también, para conocer los patrones de distribución de especies, pero sobre todo, para comprender los múltiples procesos claves que mantienen los niveles de la diversidad[15] en los ecosistemas.

Un ejemplo de ello, han sido los diversos estudios que han establecido que los procesos biológicos juegan un papel fundamental en la transferencia de energía e incluso en el mantenimiento de otros organismos dentro del ecosistema[16], actuando desde un nivel individual hasta un nivel ecosistémico. Estos procesos biológicos, tanto individuales, poblacionales, así como evolutivos, han sido la base para construir diversas teorías, conceptos e hipótesis[17]. Un ejemplo de ello lo propone Hubbell (1997)[18] quien considera que los procesos biológicos (ie., natalidad, mortalidad, migraciones y especiación) que ocurren dentro de una comunidad ecológica, son suficientes para explicar la distribución de las especies en los ecosistemas. Otro autor reconoce la importancia de estos procesos biológicos y además implementa aspectos ambientales: Hutchinson (1957)[19], quien redefinió el concepto de nicho ecológico como una unidad de distribución en el espacio donde las especies pueden existir indefinidamente gracias a sus atributos biológicos y a su tolerancia ambiental.

Por otro lado, también los procesos físicos han sido considerados esenciales para la distribución de las especies y generación de patrones de diversidad ya que ejercen fuertes impactos sobre los ecosistemas[20] al controlar la transferencia de energía del medio hacia los organismos[21]. Por ejemplo, en los ecosistemas marinos, existen procesos físicos de suma importancia como las surgencias, corrientes, oleaje, mareas y fenómenos meteorológicos que actúan a diferentes escalas espaciales (cientos de kilómetros en la horizontal y cientos de metros en la vertical). Tal es el caso de los arrecifes de coral, donde la gran diversidad de especies dependen de diversos factores físicos como las tasas de acreción y decreción de los corales[22] proporcionando sustratos y que a su vez, estas especies de corales dependen de diversos factores físicos como los cambios en el nivel del mar. Tal es la importancia de estos procesos que, hoy en día, y debido al cambio climático y aumento en el nivel del mar, existe evidencia de la ralentización en las tasas de crecimiento de los corales, como en las regiones del Caribe, afectando a las comunidades biológicas que ahí inciden y en consecuencia al ecosistema completo[23].

Igualmente, los procesos químicos son capaces de generar variaciones en la distribución y diversidad de las especies de los ecosistemas. Por ejemplo, en zonas marinas cercanas a la costa, ya que recientemente se han detectado condiciones de hipoxia (bajas concentraciones de oxígeno) que generan drásticas disminuciones en la diversidad biológica. Este fenómeno también ocurre en los arrecifes de coral, produciendo no solo mortandad masiva del ensamblaje coralino, sino que también se ha demostrado que existe una dominancia de especies con tolerancia muy variable a bajos niveles de oxígeno. Esto, provoca afectaciones en el crecimiento, disminución en la reproducción[24], cambios epigenéticos[25], reducción en el área de distribución y comportamiento migratorio[26]) de las especies, afectando así, su alta biodiversidad que característica de estos ecosistemas[27].

Todos estos procesos generan variabilidad en la composición y distribución de las especies[28,29] y pueden actuar de manera simultánea y operando a diferentes escalas espacio-temporales[22,28,31,32] implicando incertidumbre en los análisis de estudio [30]. Entender e integrar las múltiples escalas donde ocurren los procesos que generan los patrones de diversidad es sumamente importante ya que no solo resume a la historia evolutiva y ecológica de las especies[33], sino que además, nos ayudan a entender el funcionamiento de los ecosistemas[9]. A pesar de ello, y de que los ecosistemas marinos albergan gran parte de la biodiversidad del planeta y lamentablemente se encuentran en constante riesgo[34],aún es insuficiente el número de trabajos que abordan procesos ecológicos y patrones de la distribución espacial a diferentes escalas espaciales[33].

Esta desproporción en el número de trabajos, puede ser debido a diversos factores como la poca accesibilidad para muestrear y monitorear muchos de los ecosistemas marinos por su extrema heterogeneidad espacial (por ejemplo los arrecifes de coral con su compleja tridimensionalidad) y factores temporales de muestreo (limitación de observación bajo el agua en conjunto con ambiente dinámicos), dificultando así, el reto de comprender los procesos que originan y mantienen su diversidad[35]. En el caso de los arrecifes de coral, se han invertido cuantiosos esfuerzos en analizar la distribución de especies conspicuas como los peces, esponjas y corales[36–44] desde escalas locales

(celular[45–47], genómica y transcriptómica[48,49], bioquímica[50], reproducción[49,51–53] y ecología[54–56]) hasta escalas globales (cambios en el nivel del mar[57], corrientes oceánicas, oleaje y turbulencias[58,59], acidificación del oceáno[60] y temperatura[54,61,62]). Sin embargo, en estos ecosistemas, aún son insuficientes los estudios en que se abarcan diferentes escalas espaciales y se analizan los procesos clave que generan los patrones de diversidad, y los que existen se centran precisamente en especies conspicuas o de importancia comercial (peces y corales)[36,37,77].

No obstante, como parte de este ecosistema existen otros organismos como los invertebrados marinos quienes desempeñan roles ecológicos muy importantes para el buen estado ambiental de los ecosistemas arrecifales[63–65]. Estos organismos, contribuyen a la gran diversidad que existe dentro de estos ecosistemas, ya que se han estimado que existen aproximadamente 93,000 especies bentónicas descritas en estos ecosistemas con al menos una riqueza esperada de 950,000 especies[66].

Las ascidias representan uno de los componentes de estas comunidades[67], las cuales son un grupo único de cordados basales, que tienen larvas "renacuajos" con una notocorda que se pierde una vez que las larvas se asientan[68]. Esta historia de vida les permite dispersarse activamente en distancias cortas y reproducirse asexualmente mediante división[69] generando un alto potencial de colonizar diferentes sustratos gracias a su plasticidad adaptativa[70,71]. Por otra parte, las especies de ascidias son de rápido crecimiento, presentan una elevada diversidad endémica y diversidad endémica o alto potencial invasor[72,73]. Además, son organismos filtradores que muestran una gran tolerancia a perturbaciones ambientales, convirtiéndolas en excelentes indicadoras de la vulnerabilidad del hábitat a invasiones biológicas[74]. Por todo esto, las ascidias son consideradas como buenos modelos de estudios ambientales y ecológicos por que responden rápidamente a los cambios ambientales mediante reclutamiento rápido e inmediato y alta mortalidad local[75,76].

Con el objetivo de ponderar la importancia de los posibles procesos responsables de generar patrones de diversidad de especies de ascidias que habitan en los arrecifes de coral, este capítulo se centró en describir y caracterizar patrones de distribución y

diversidad del ensamblaje de ascidias, además de jerarquizar la importancia de aquellos procesos que pudieran generar los patrones de distribución y diversidad a diferentes escalas espaciales de la composición de especies de ascidias en arrecifes de coral del sur del Golfo de México y mar Caribe mexicano.

Objetivos

General

Analizar los componentes de diversidad de especies de ascidias en los arrecifes de coral en el Golfo de México y Mar Caribe mexicano; así como identificar los procesos más relevantes que podrían explicar los patrones de diversidad.

Específicos

1. Cuantificar los patrones espaciales de la diversidad de especies de ascidias a diferentes escalas espaciales: sitio, arrecife y sistema arrecifal.
2. Analizar la variación espacial de la diversidad (alfa, beta y gama) del ensamblaje de ascidias.
3. Asociar los patrones de diversidad con los potenciales procesos responsables, según la escala espacial en la que se manifiestan los procesos.

Antecedentes

La mayoría de los estudios en arrecifes de coral en el Gofo de México y Mar Caribe que ponderan la importancia de las escalas espaciales y asocian procesos ecológicos de los patrones de diversidad han sido abordados en grupos taxonómicos de reconocido interés internacional para la conservación.

Por ejemplo, Jordán-Dahlgren (2002)[77] describió los patrones en la composición de gorgonias de arrecifes de coral en el sur del Golfo de México y detectó que existe un gradiente longitudinal en la composición de especies. Al mismo tiempo sugirió que estos patrones no solo son explicados por el entorno geográfico, la morfología del arrecife, el efecto de tormentas e impactos antrópicos, sino que se puede deber principalmente por limitaciones de la conectividad ecológica.

Por otra parte en el Caribe Mexicano, Nuñez-Lara et al., (2005)[36] examinaron patrones espaciales de la ictiofauna arrecifal de la costa este de la Península de Yucatán (Sistema Arrecifal Mesoamericano), al evaluar modelos ecológicos sobre la importancia relativa de la geomorfología del arrecife y la presión antrópica como posibles factores que determinan la estructura de la ictiofauna en la región. En su estudio, observaron 183 especies de peces con un promedio de 14 especies y 50 individuos por transecto mayormente en la región sur. Concluyeron que la variación espacial en la composición de la comunidad de peces se encuentra influenciada principalmente por la geomorfología de la franja arrecifal, mientras que el modelo del impacto antrópico explica la variación en la ictiofauna de la laguna arrecifal. Posteriormente en el 2016 Nuñez-Lara *et al.*[37] en la misma área, mencionan que las variables ambientales que mayormente explican los patrones , son la profundidad, la complejidad topográfica y el porcentaje de sustrato cubierto por alga, suelo calcáreo, roca y escombros.

A un nivel geográfico mayor en arrecifes de coral del Gran Caribe Occidental Arias-González et al. (2008)[78], expusieron que la variación espacial de beta/gamma

diversidad de especies de peces y corales se debe en gran medida a la estructura geomorfológica de cada arrecife, a los atributos del arrecife de paisaje (cobertura de alga, cobertura de coral vivo, cobertura de esponjas, etc.) y a la profundidad. Williams et al. (2015)[79] evaluaron los patrones de diversidad de especies de corales escleractínidos, esponjas y gorgonias en 91 sitios de 11 países (sin incluir costas mexicanas) en la cuenca del mar Caribe y concluyen que los principales procesos que mantienen los patrones de beta diversidad en estos tres taxones operan a escalas de pocos kilómetros y metros, independientemente de las características ambientales de cada ecorregión.

Ahora bien, los estudios ecológicos del análisis de diversidad de especies a diferentes escalas espaciotemporales y que asocian procesos ecológicos de ascidias, son abordados por Barnes *et al.* (2006, 2013)[80,81] en su estudio de distribución de esponjas y ascidias en lagunas costeras de Australia. En este estudio, detectaron que, a pesar de que existen diferencias importantes en composición y diversidad de especies entre los ecosistemas de estudio, la mayor variación en diversidad ocurre en escalas de pocos metros que se encuentran asociados con las estrategias de reclutamiento típicamente agregado de las especies.

Guerra-Castro *et al*[32] evaluaron los patrones de diversidad asociados a diferentes escalas espaciales en incrustaciones de especies bentónicas a raíces de mangle en la costa de Venezuela. Destacan a las ascidias por diversidad y abundancia y detectan que las escalas de mayor variación en diversidad de especies son las que implican centenares de kilómetros (incluidos procesos oceanográficos) y pocos metros (implica procesos como variación temporal en disponibilidad/receptividad del hábitat, abundancia de reclutas) y al mismo tiempo son independientes de procesos regionales[82].

Hipótesis

Análisis de la variación espacial de la riqueza de especies (γ diversidad) del ensamblaje de ascidias

De acuerdo con diversos autores[18,83] los macroprocesos regionales (procesos histórico-geográficos) son importantes para mantener los niveles y variaciones de la diversidad de las especies, llegando a generar gradientes de biodiversidad en grandes extensiones espaciales[84]. Por ejemplo, en el Golfo de México y Mar Caribe Mexicano[36,77–79], Jordán-Dahlgren (2002)[77] identificó un gradiente longitudinal en la composición de especies de gorgonias. Mencionó que este gradiente disminuye desde el mar Caribe hacia el noroeste del Golfo de México, sugirió que estos patrones se pueden explicar principalmente por limitaciones de la conectividad ecológica (condiciones oceanográficas y continentales) en el Golfo de México. Si estos macroprocesos regionales operan también sobre la diversidad y distribución de especies de ascidias, entonces se puede predecir que la gamma diversidad de ascidias será mayor en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) y en el Mar Caribe Mexicano respecto a los arrecifes en el Golfo de México: Banco de Campeche y Yucatán (BCY) y este respecto al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV): γ SAM > γ BCY ≥ γ SAV

Alternativamente, dentro del Golfo de México existieron otros procesos de gran escala, como la emersión de la península de Yucatán[85], que situó una barrera entre el Golfo de México y el mar Caribe[86], distribuyendo a sus arrecifes en dos grupos principales relacionados a las características ambientales de la plataforma continental (plataforma terrígena y carbonatada)[87] y generando diferencias en la diversidad biológica (menor diversidad de especies en los arrecifes de la plataforma terrígena)[77,88]. Por otra parte, existen procesos a menor escala que pudieran influir en la diferenciación de la diversidad de la ascidiofauna, tales como la cercanía de los arrecifes a la zona costera, como lo son los arrecifes del SAV y del SAM (excepto Cozumel y Chinchorro) mientras que los arrecifes del BCY son arrecifes insulares, alejados de la costa y con menor impacto antropogénico e influencia costera[89]. Estos procesos de gran escala en conjunto con el constante deterioro de los arrecifes de coral del Caribe[90] debido a diversos procesos, también pudieran repercutir sobre las diversidad y distribución de especies de ascidias. Considerando esos procesos, la comparación de gamma diversidad de

ascidias seria distinta de la hipótesis anterior, y será mayor o igual en los Arrecifes del Banco de Campeche/Yucatán respecto a los arrecifes del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) y esta respecto al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV): γ BCY ≥ γ SAM > γ SAV

Variación en la composición de especies de ascidias (β diversidad) en arrecifes del Golfo de México y mar Caribe Mexicano

En los ecosistemas, existen diversos procesos que actúan a escalas espaciales diferentes[2,31,91] (en orden de magnitud: macroescalas 10000m, mesoescala 1000m y microescala 1-100 m) y que son responsables de mantener la variabilidad espacial de la diversidad de especies[32] que habitan en ellos. Por ejemplo, a una **macro escala** (+10000 m), diversos autores como Hubbard (2015)[91], García-Reyes (2022)[92], Cruz Angón (2016)[93], y Tunnell (2007)[89] mencionan que procesos como la tectónica del sitio, nivel del mar, acreción y decreción de los corales, influencia de agua continental, y condiciones oceanográficas del lugar son principalmente los que ejercen un control global de los cambios que existan en estos ecosistemas. Por otra parte, Huston (1985)[94], entre otros autores, considera que factores y procesos que ocurren dentro de los arrecifes de coral (**meso escala,** 1000m) son determinantes en la distribución y diversidad de las especies. Por ejemplo, la geomorfología arrecifal (acreción, erosión, sedimentación y cementación)[36,37,95], condiciones del microhábitat, zonación y tridimensionalidad[95,96], así como el efecto de los disturbios (huracanes, oleaje, influencia antrópica y contaminación)[97,98]. Finalmente, Fraschetti *et al.,* (2005)[31] y Guerra-Castro *et al.,* (2016)[99] detectaron que la variabilidad de la diversidad de especies es mayor en escalas espaciales pequeñas (10-100 m) en los ensamblajes de hábitats marinos, especialmente de invertebrados marinos que habitan en sustratos duros. En este sentido, se han encontrado evidencias significativas de que las comunidades marinas que crecen sobre sustratos duros responden a procesos que operan en microescalas espaciales y temporales[100,101] pudiendo ser incluso, igual o más importantes que los procesos que ocurren a macro o meso escala. Por ejemplo, la

colonización y sucesión de especies, estos procesos han sido considerados como grandes impulsores de las variaciones de la diversidad de especies a microescala[82,102].

Se considerará que, de existir mayor variación en la estructura del ensamblaje de la ascidiofauna a microescala, entonces, procesos ecológicos propias de las especies como estrategias de reclutamiento y reproducción (ie. asentamiento cerca de los parentales, selección activa de sustrato, reproducción asexual y sexual etc.), variabilidad en asentamiento y post-asentamiento[103] y colonización, suministro larvario[102,104]; aunado de procesos físico-químicos como la, variación en la disponibilidad del hábitat, sucesión, interacciones biológicas, heterogeneidad micro ambiental y estocasticidad en perturbaciones serían los procesos responsables de mantener la variabilidad espacial de la diversidad ascidias en arrecifes de coral del Golfo de México y mar Caribe. Esto es:

$$\beta_{\text{Cuadros}} > \beta_{\text{Sitios}} > \beta_{\text{Arrecife}} > \beta_{\text{Sistemas Arrecifales}}$$

o

$$\beta_{\text{Cuadros}} \geq \beta_{\text{Sitios}} > \beta_{\text{Arrecife}} > \beta_{\text{Sistemas Arrecifales}}$$

Materiales y Métodos

Área de estudio

En el Atlántico Mexicano se han registrado un total de 282 arrecifes coralinos distribuidos en el sur del Golfo de México (GMx) y Mar Caribe Mexicano[105], de los cuales, 61 se encuentran parcialmente distribuidos sobre el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (Plataforma de Veracruz)[87,89,105]; 68 en el Banco de Campeche y Yucatán al sureste[77,89,105] y 153 en el Mar Caribe Mexicano[105,106]. En el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México, los arrecifes se encuentran agrupados principalmente en dos sistemas localizados en zonas cercanas a la playa (<200 m) y hasta 22 km mar adentro sobre una plataforma continental terrígena estrecha[107]. Uno de esos agrupamientos corresponde al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) donde se encuentra la mayoría de arrecifes de coral registrados para la zona[89]. En la extensión sureste del GMx, los arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán (BCY) se localizan sobre una plataforma amplia formada principalmente por sedimentos carbonatados y a una distancia de hasta 200 km de la costa[108]. Este grupo es constituido por arrecifes de tipo plataforma y bancos sumergidos rodeados de aguas caribeñas provenientes de la corriente del Canal de Yucatán y sin influencia de escorrentías continentales[89]. Finalmente, los arrecifes del Mar Caribe Mexicano que pertenecen a uno de los sistemas arrecifales más extensos y diversos a nivel mundial: Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM)[109] que corre a lo largo de casi 1000 km del extremo noreste de la Península de Yucatán hasta el Golfo de Honduras. Los arrecifes que corresponden a este sistema se caracterizan por ser principalmente de tipo marginal[110] encontrándose sobre una plataforma continental angosta (<5 km), caracterizada por bahías, playas, caletas, cayos, islas (sobresaliendo tres: Contoy, Isla Mujeres y Cozumel, localizadas a menos de 20km del continente), lagunas costeras y lagunas arrecifales[110] (Fig. 1).

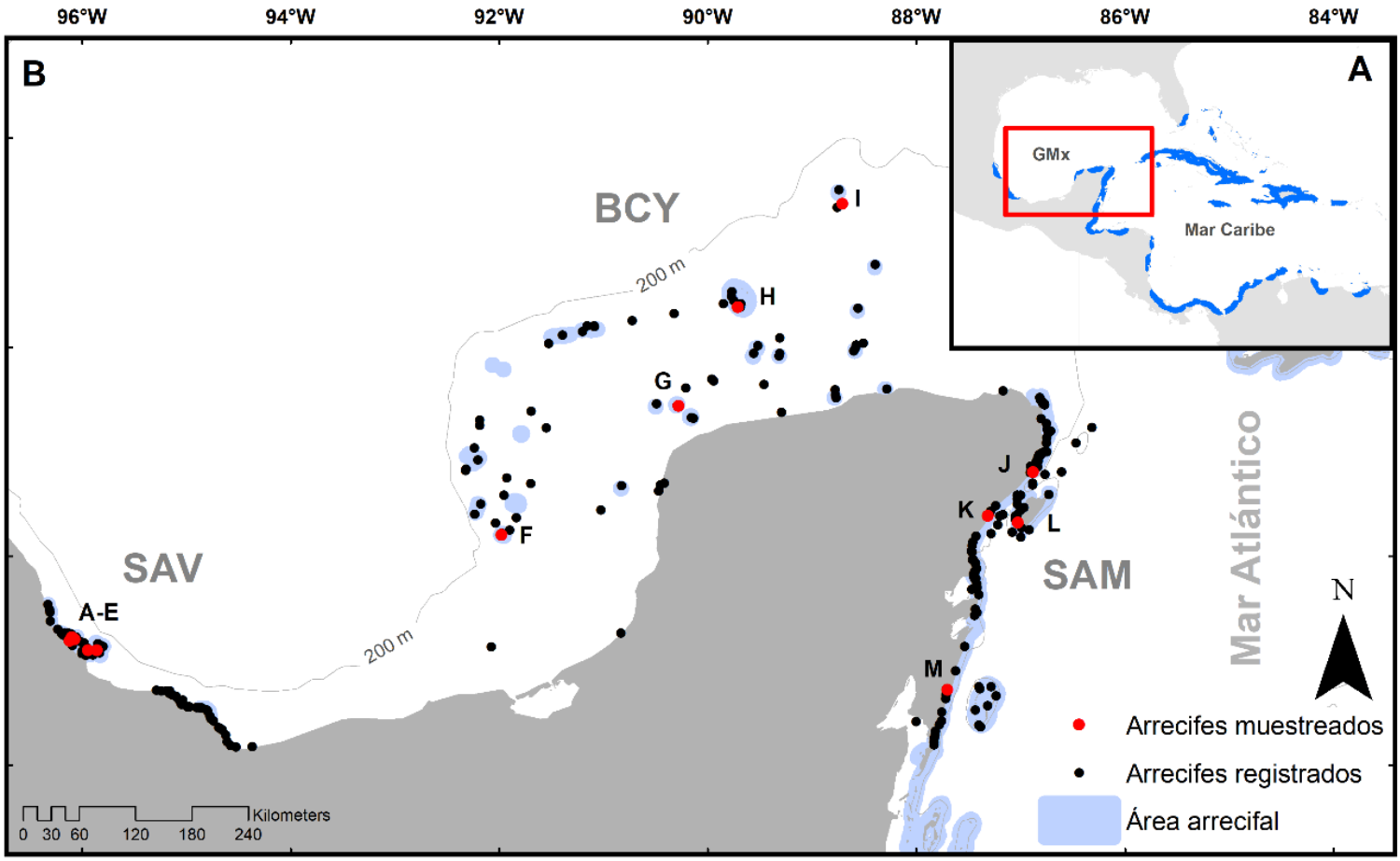


Fig. 1 Área de estudio. Área de estudio. A) Área arrecifal del Mar Caribe y Golfo de México (GMx) en el Atlántico Occidental[111] □ Localización del área de muestreo del presente estudio. B) ● Arrecifes registrados en el sur del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano[105] ●Arrecifes muestreados con el método de cuadro para la detección de patrones de distribución y diversidad de la ascidiofauna del sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano. SAV Sistema Arrecifal Veracruzano A Arrecife Verde, B Arrecife Hornos, C. Arrecife Cabezo D. Arrecife Blanquilla E. Arrecife Enmedio; BCY Arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán: F. Arrecife Cayo Arcas, G. Arrecife Madagascar H. Arrecife Alacranes, I Arrecife Bajos del Norte; SAM Sistema Arrecifal Mesoamericano: J. Arrecife Puerto Morelos; K. Arrecife Akumal; L. Arrecife Cozumel; M. Arrecife Mahahual. Batimetría a 200 metro de profundidad[112].

Recolecta de datos

El diseño experimental consistió en escalas espaciales de cuatro niveles jerárquicos anidados asociadas a ordenes de magnitud: microescala, 1-100 m(cuadro< sitio), < mesoescala, 1000 m (arrecife) < macroescala, 10000m (sistema arrecifal) (Fig. 2).

Se analizaron un total de 2,037 cuadros de 1m x 1m como unidades muestreales delimitados por un recuadro de tubos de PVC para contabilizar la incidencia de especies

de ascidias, profundidad y tipo de sustrato (categorías adaptadas para ascidias de referencia de sustratos en arrecifes de coral[113–116]). Dentro cada sitio se colocaron los cuadros con una separación de un metro entre sí y como referencia espacial de los mismos se utilizaron cinco transectos de 20 m paralelos a la línea de costa y con una separación de 10 m entre sí, sumando un total de 10 cuadros por transecto y hasta 50 cuadros muestreados por sitio. De acuerdo con este acomodo y debido a la heterogeneidad del arrecife la profundidad fue variable y aleatoria.

El registro de especies se realizó con identificaciones preliminares *in situ* y únicamente a nivel de especie para aquellas de determinación inequívoca y para el resto de las especies a nivel de familia, que posteriormente, fueron corroboradas mediante la recolecta de pequeños fragmentos de colonias y hasta dos individuos de organismos solitarios. Los organismos recolectados se relajaron con una solución saturada de cristales de mentol disueltos en etanol 96° y se fijaron en formaldehído al 4%[117]. La identificación taxonómica en laboratorio consistió en la disección para ascidias solitarias y coloniales de acuerdo con Monniot y Monniot (1972)[118] usando las claves tabulares para determinación a familia y género registrados en el mar Atlántico[119], literatura especifica por especie y comparación con los ejemplares de la Colección Regional de Ascidias de la Península de Yucatán (SEMARNAT número: DGVS-CC-306-18).

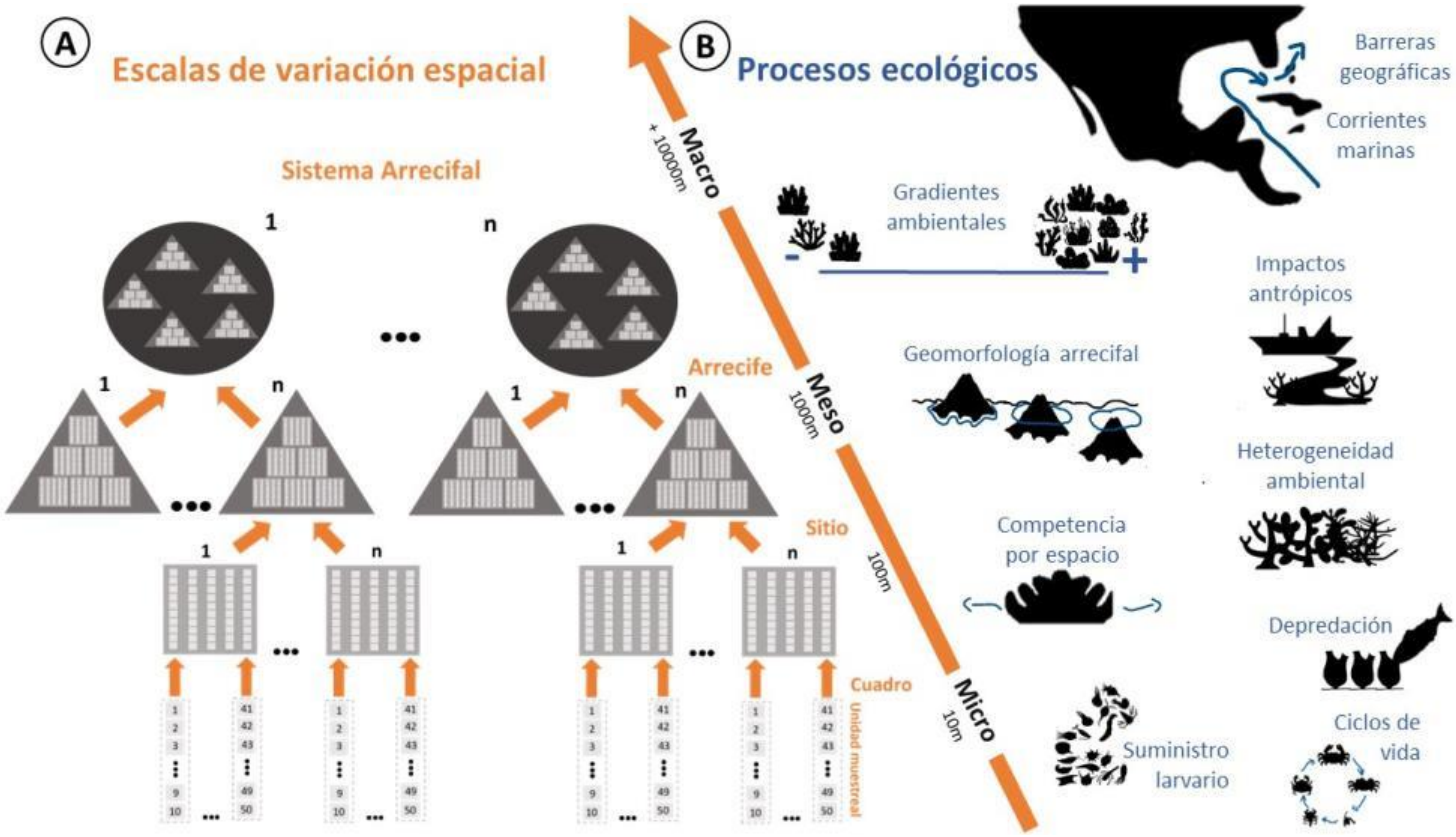


Fig. 2 Representación del diseño experimental jerárquico simplificado para el registro de incidencia de especies de ascidias en arrecifes de coral del Sur del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano con potenciales procesos ecológicos asociados escalas de variación en la composición de especies. A) Escalas de variación. El primer nivel cuadro: corresponde a los cuadros (m2) colocados a lo largo de transectos, el segundo nivel sitio: suma de los cuadros dentro del sitio (50 cuadros distribuidos en 5 transectos), el tercer nivel arrecife: suma de todos los sitios de un mismo arrecife (2 a 17 sitios), y el cuarto nivel sistema: tres arrecifes que se localicen en el mismo sistema arrecifal (4 o 5). B) Procesos ecológicos. Para facilitar la representación gráfica del diseño experimental seleccionado se asociaron algunos procesos que ecológicos que pueden operar en diferentes escalas espaciales las cuales fueron sometidas a prueba durante el presente estudio. El marco teórico de la propuesta en las escalas se encuadra entre la correlación entre procesos y escalas espaciotemporales descrita por Hubbard (2015)[91]. Orden de magnitud en las escalas: Macro escala (+10000 m), Meso escala (1000m) y (Microescala (10-100m)

Análisis estadísticos

De la información extraída en campo únicamente se analizaron los cuadros con presencia de ascidias (571); esta información fue organizada en una matriz de p (especies) x n (cuadros) para analizar la diversidad de especies de cada escala espacial **(α, γ y β diversidad).**

Para analizar la variación espacial de la diversidad del ensamblaje de ascidias en los sistemas arrecifales se utilizaron dos niveles jerárquicos: arrecife y sistema arrecifal (**Fig. 2**). La alfa diversidad por arrecife se determinó mediante el número de especies observadas (riqueza de especies) y la proyección de la misma mediante el número de especies esperadas utilizando el estimador no paramétrico Chao de segundo orden (999 permutaciones del orden de los recuadros), ya que se ha demostrado que tiene mejor rendimiento al sesgo para datos de ensamblajes[120]. En sistemas arrecifales para analizar la diversidad alfa de utilizó la media de la diversidad entre arrecifes de cada sistema arrecifal y la gamma diversidad mediante su proyección con Chao de segundo orden[120] (Tabla 2).

Tabla 2 Métricas utilizadas para el análisis de la variación espacial de la diversidad del ensamblaje de ascidias mediante alfa y gama diversidad. Nivel arrecifal. αobs: Riqueza de especies observada por arrecife; αChao2: Número de especies esperadas por arrecife (Chao de segundo orden). Nivel sistema arrecifal: ᾱobs: Media de la diversidad observada de los arrecifes de cada sistema arrecifal; γChao2: Proyección de gamma diversidad (Chao de segundo orden).

	Riqueza de especies	**Diversidad (Max teórica) regional**
Arrecife	α^{obs}	α^{Chao2}
Sistema Arrecifal	$\bar{\alpha}^{obs}$	γ^{Chao2}

(β diversidad)

Se descompuso la variación con el objetivo de analizar la variación en la estructura del ensamblaje de ascidias y determinar cuánto de esta variación se distribuyó en distintas

escalas espaciales, utilizando métricas multivariadas basadas en una matriz de similitud entre pares de agrupaciones (índice de similitud de Jaccard, óptimo para datos biológicos de presencia y ausencia[121]). Para ello se utilizó un modelo mixto jerárquico de tres factores: sistema arrecifal (tres niveles, fijo), arrecifes (13 niveles aleatorios & anidados) y sitio (64 niveles aleatorios & anidados) y donde la significancia estadística de cada término se obtuvo mediante el uso de un subconjunto aleatorio de 999 permutaciones de residuos bajo un modelo reducido (PERMANOVA)[122]. Dado que la partición implicó un factor fijo indicando diferencias estadísticamente significativas, en este caso los sistemas arrecifales, los componente de variación se interpretaron como un tamaño de efecto[29], por lo que se analizaron por separado relativizando la raíz cuadrada de las estimaciones de los componentes de la varianza por cada sistema (VC)[123,124] para analizar la contribución a la explicación de la variabilidad en cada escala por sistema.

Para ilustrar y describir la composición de especies observada por arrecife de cada sistema arrecifal, se realizó un desglose porcentual para conocer la contribución de cada especie en la variación de la diversidad espacial entre cada sistema arrecifal (SIMPER, 70% de contribución en la diferencia media entre sistemas arrecifales)[121]. Con las especies seleccionadas y con base a la incidencia de estas mismas por arrecife (p: especies) se creó una matriz triangular de similitud basada en el índice de asociación[125] para analizar agrupaciones jerárquicas para la generación de un clúster. Con estas agrupaciones, se sometió a prueba perfiles de similitud (*posteriori*, SIMPROF)[126] para identificar grupos significativos de especies (aquellos que se comportan de manera coherente entre arrecifes, 999 permutaciones y nivel de significancia de 5%).

Finalmente para la exploración de la beta diversidad y detección de anidamiento y reemplazo de especies espacial entre sitios de los arrecifes de cada sistema, se estimaron las tasas de recambio de especies según los índices propuestos por Baselga (2010)[127], mediante la rutina de comparación entre múltiples sitios usando 100 muestreos de cada set de datos en el programa de R studio[128] utilizando los paquetes

betapart 1.5.1[129] con el índice de similitud de Sorensen (βSOR) y finalmente se ilustró mediante un escalamiento multidimensional no métrico utilizando distancia a través de centroides entre arrecifes mediante la similitud Jaccard y un gráfico de barras para visualizar la proporción del componente de anidamento (βNES) y de reemplazo de especies (βSIM).

Resultados

Descripción de los patrones de distribución de la ascidiofauna (α y γ diversidad)

Se registraron un total de 105 especies de ascidias pertenecientes a 29 géneros, 14 familias, en los tres órdenes en 64 sitios de 13 arrecifes del sur del Golfo de México y mar Caribe mexicano (Tabla 3, ANEXO I) en seis principales tipos de sustratos: esponjas, coral muerto o en proceso de senescencia, pavimento coralino, coral vivo, pedacería de coral y arenal.

Tabla 3 Resumen sistemático de registro de especies de ascidias (Tunicata: Ascidiacea) por nivel jerárquico (arrecifes, sistemas arrecifales y Región) en 13 arrecifes del sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano. Esp: N. de especies, Gen: Número de géneros, Fam: N. de familias y Or: N. de órdenes.

Arrecife	Esp	Gen	Fam	Sistema	Esp	Gen	Fam	Región	Esp	Gen	Fam
Hornos	5	5	3								
Isla Verde	9	8	6								
Cabezo	7	5	5	**SAV**	25	13	8				
En Medio	3	3	3								
Blanquilla	13	9	7								
Cayo Arcas	48	19	10					**GMx**	81	27	13
Madagascar	10	7	7								
Alacranes	22	12	10	**BCY**	74	26	12				
Bajos del Norte	18	9	6								
Puerto Morelos	18	11	9								
Cozumel	14	7	7	**SAM**	42	20	11	**Caribe**	42	17	11
Akumal	12	8	5								
Mahahual	9	7	5								

El sustrato pedacería de coral presentó la mayor incidencia y diversidad de especies registradas (75 sp.), mientras que en el arenal y las esponjas únicamente se registró una especie de ascidia (*Tridemnum* sp.) (**Tabla *4***).

Tabla 4 Riqueza de especies de ascidias observada en cada sustrato registrado en arrecifes de coral del sur del Gofo de México y mar Caribe mexicano.

Sustrato	N. especies
Arenal	**1**
Esponja	**1**
Pavimento coralino	**20**
Coral vivo	**16**
Coral muerto	**37**
Pedacería	**75**

El sistema Banco de Campeche y Yucatán (BCY) tuvo el mayor promedio de diversidad de ascidias por arrecife y diversidad regional ($\bar{\alpha}^{obs}$= 23, γ^{Chao2}= 147) seguido del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM, $\bar{\alpha}^{obs}$= 13.2, γ^{Chao2}= 71.5) y del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV, $\bar{\alpha}^{obs}$= 7, γ^{Chao2}= 62.5). Los arrecifes Cayo Arcas (α^{obs}= 48, α^{C2}= 83) y Alacranes (α^{obs}= 22, α^{C2}= 45) del BCY fueron los más diversos, mientras que para el SAM el arrecife con mayor riqueza de especies fue Puerto Morelos (α^{obs}= 18 α^{C2}= 38) y en el SAV fueron los arrecifes Isla Verde (α^{obs}= 9, α^{C2}= 17) y Blanquilla (α^{obs}= 13 α^{C2}= 29) (**Fig. 3**). Estos resultados indican el siguiente patrón entre los sistemas arrecifales: γ BCY ≥ γ SAM > γ SAV.

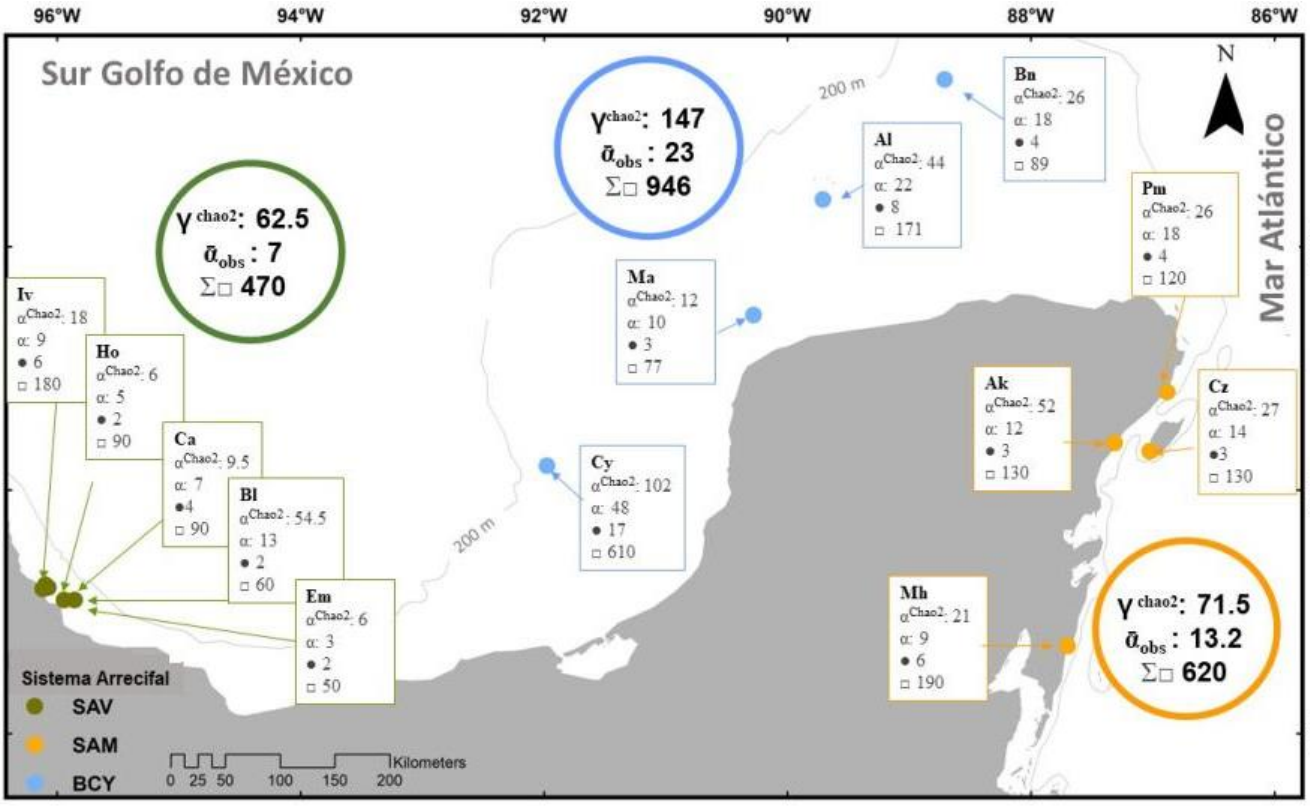


Fig. 3 Caracterización de los patrones de distribución de la diversidad del ensamblaje de ascidias en arrecifes del sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano. Incidencia de especies por cuadro y por Sistema Arrecifal: **SAV** Sistema Arrecifal Veracruzano **Iv** Arrecife Isla Verde, **Ho** Arrecife Hornos, **Ca**. Arrecife Cabezo **Bl.** Arrecife Blanquilla **Em.** Arrecife En Medio; **BCY** Arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán: **Cy**. Arrecife Cayo Arcas, **Ma.** Arrecife Madagascar **Al.** Arrecife Alacranes, **Bn** Arrecife Bajos del Norte; **SAM** Sistema Arrecifal Mesoamericano: **Pm**. Arrecife Puerto Morelos**; Ak.** Arrecife Akumal; **Cz**. Arrecife Cozumel; **Mh**. Arrecife Mahahual. Isobata a 200 metros de profundidad[118] **γ^{Chao2}:** Proyección de gamma diversidad (Chao de segundo orden), **$\bar{\alpha}^{obs}$:** Media de la diversidad entre arrecifes de cada sistema arrecifal, **α^{C2}:** Número de especies esperadas por arrecife, (Chao de segundo orden) y **α:** Riqueza de especies observada por arrecife. ● Número de sitios muestreados por arrecife □ cuadros por arrecife. Σ□ Sumatoria de cuadros por sistema arrecifal

Variación en la composición de especies en escalas distintas (β diversidad)

Los análisis de varianza de la composición del ensamblaje de ascidias variaron significativamente en todas las escalas espaciales (**Tabla *5***), siendo que la explicación proporcionada por los factores "sitio" y "arrecife" fueron altamente significativas, mientras que el factor "sistema arrecifal" fue marginal (p = 0.047). El mayor componente de variación se asoció a los residuales (37%) (i.e. diferencias entre cuadros, escalas de microprocesos), seguido de sitios (26%, escala pequeña) y arrecifes (26%, escala media) y por último sistema arrecifal (11% gran escala). Considerando la ponderación de la variación espacial de la composición de especies del ensamblaje de ascidia entre cuadros, más el aporte de variación registrada entre sitios, se encuentra que la beta diversidad sigue el siguiente patrón: βCuadros > (βSitios = βArrecife) > βSistemas Arrecifales.

Tabla 5 Partición de la variación (PERMANOVA) del ensamblaje de ascidias registradas en arrecifes en el sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano, basados en matrices de similitud entre cuadros calculada usando el índice de Jaccard. Se calcularon las estadísticas pseudo F para cada término utilizando análogos directos a las expectativas univariadas de cuadrados medios (EMS por sus siglas en inglés); los valores p se obtuvieron utilizando 999 permutaciones bajo un modelo reducido.

	df	*SS*	*MS*	*Pseudo-F*	*P(perm)*	*perms*	*√CV*	*% Var*
Sis. Ar. [1]	2	131280	65638	1.6186	0.047	998	14.81	11
Ar. (Sis. Ar.)	10	478430	47843	3.9894	0.001	997	33.827	26
Sit. (Ar. (Sis. Ar.))	51	572400	11224	5.0161	0.001	992	33.591	26
Residuales	511	1143400	2237.5				47.302	37
Total	574	2610100					129.53	100

[1] **Sis. Ar.:** Sistema Arrecifal (Factor Fijo, 3 niveles: BCY, SAV, SAM), **Ar.:** Arrecife (Factor aleatorio anidado en Sistema Arrecifal, 13 niveles: Cayo Arcas, Alacranes, Bajos del Norte, Madagascar, Isla Verde, Blanquilla, En medio, Hornos, Cabezo, Puerto Morelos, Mahahual, Akumal y Cozumel), **Sit.:** Sitio (Factor aleatorio anidado en arrecife y Sistema Arrecifal, 64 niveles).

La mayor variación en la composición de especies del ensamblaje de ascidias es atribuible a la menor escala espacial (cuadros) de cada Sistema Arrecifal siendo el SAM, el Sistema con mayor variación a esta escala. Sin embargo, esto no fue consistente en las demás escalas ya que la variación tanto en los sitios como en los arrecifes dependían de cada sistema. (**Fig. 4**).

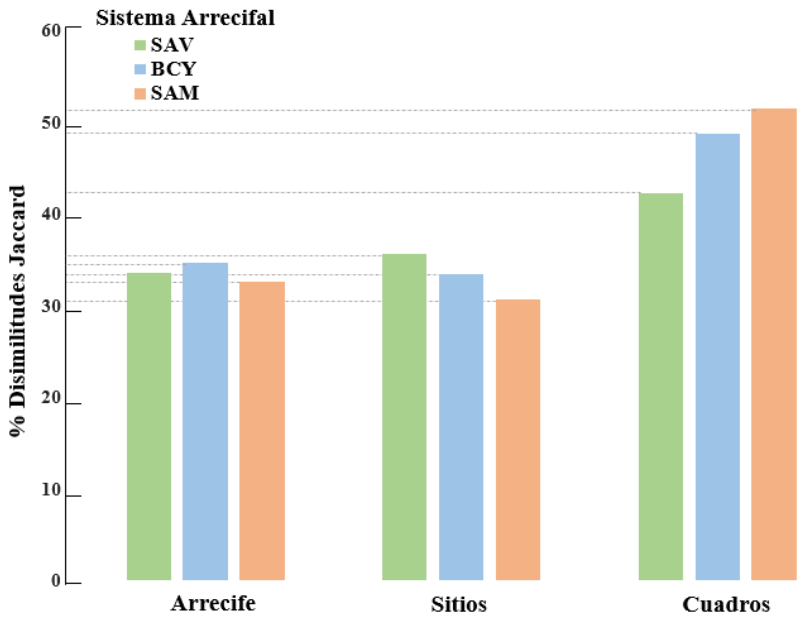


Fig. 4 Estimación de los componentes de variación para diferentes escalas espaciales en el modelo de β-diversidad en cada sistema arrecifal. SAV Sistema Arrecifal Veracruzano, **BCY** Arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán y **SAM** Sistema Arrecifal Mesoamericano

Se detectó un bajo promedio de porcentaje de similitud entre sistemas arrecifales (< 3%) y mediante la contribución de especies en la variación espacial del ensamblaje, se observó un recambio espacial de especies de ascidias entre arrecifes de cada sistema determinado por 21 especies que contribuyen en un 70% de esta variación (**Fig. 5**). Por ejemplo, *Eudistoma* aff *obscuratum* y *Phallusia nigra* son especies únicas en el SAV, mientras que *Clavelina picta*, *Polycarpa* sp., *Polysyncraton* sp. 1 y *Microcosmus exasperatus* aparecen exclusivamente en el BCY y *Tridemnum* sp., *Perophoridae* . y *Polyandrocarpa* aff *ariane* son particulares al SAM.

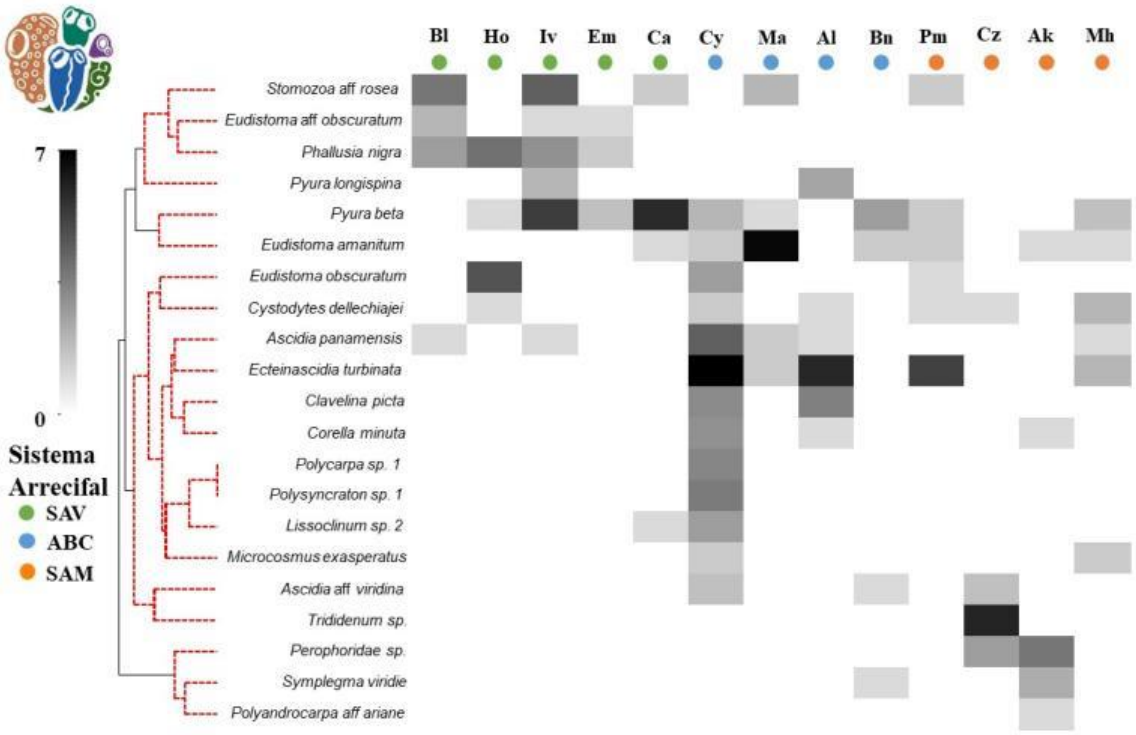


Fig. 5 Variación espacial de la composición del sub-grupo de 21 especies de ascidias que contribuyen con el 70% de la disimilitud entre el ensamblaje de especies de cada uno de los 3 sistemas arrecifales. Promedio de las frecuencias de cada especie en cada cuadro por arrecife elevada al cuadrado (escala resultante que varía entre 0 y 7). El orden de las especies corresponde a la similitud de los patrones de distribución de las especies basado en un agrupamiento jerárquico aglomerativo utilizando el índice de asociación de Whittaker sobre la media de incidencias. Las pruebas de agrupamientos reales se presentan como líneas rojas (SIMPROF). **SAV** Sistema Arrecifal Veracruzano **IV** Arrecife Isla Verde, **Ho** Arrecife Hornos, **Ca**. Arrecife Cabezo **Bl.** Arrecife Blanquilla **EM.** Arrecife En Medio; **BCY** Arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán: **CA**. Arrecife Cayo Arcas, **Ma**. Arrecife Madagascar **Al.** Arrecife Alacranes, **BN** Arrecife Bajos del Norte; **SAM** Sistema Arrecifal Mesoamericano: **PM**. Arrecife Puerto Morelos; **Ak.** Arrecife Akumal; **Cz**. Arrecife Cozumel; **Mh.** Arrecife Mahahual.

La estimación de la beta diversidad (βSOR) fue muy similar entre los arrecifes del BCY y SAM y se observaron que los arrecifes Hornos (SAV, βSOR= 0.428), Madagascar (BCY, βSOR= 0.6) y Akumal (SAM, βSOR= 0.714) presentan el mayor número de especies compartidas. La rotación espacial (βSIM) predominó en la mayoría de los arrecifes, por lo que es el responsable de la mayor parte de la beta diversidad (más del 60% en cada arrecife), a excepción del arrecife Madagascar (58% de anidamiento), al mismo tiempo el arrecife En medio mostró que sus localidades tienen el mismo número de especies (βSOR = βSIM). En cuanto al anidamiento, no existen subconjuntos en el arrecife de

Enmedio (BSOR= 0) del SAV, por el contrario del predominio de subconjuntos en localidades del arrecife Madagascar (BCY, BSOR= 0.35) (**Fig. *6***).

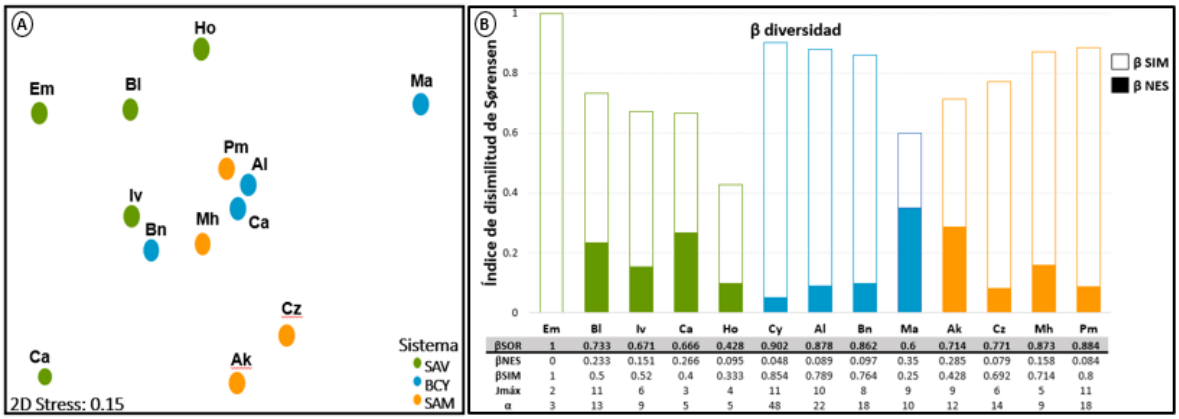


Fig. 6 ***Descomposición de la β diversidad*** *A) Escalamiento multidimensional de la distancia a través de centroides de especies registradas por arrecifes utilizando similitud Sorensen. B) Anidamiento y reemplazo de especies utilizando índices propuestos por Baselga (2010)*[127] *calculados para arrecifes de tres sistemas arrecifales:* β_{SOR}*: β diversidad total;* β_{NES}*: anidamiento;* β_{SIM}*: reemplazo de especies; %βNES y % βSIM: proporción del componente de la β diversidad total; Jmáx: número máximo de especies compartidas entre sitios y* ***α:*** *riqueza de especies. Las leyendas de los locales siguen la Figura 3.*

Discusión

En el presente trabajo registramos un total del 103 de especies de ascidias en 13 arrecifes de coral del sur del Golfo de México y mar Caribe mexicano, de los cuales más de 20 pudieran constituir nuevas especies para la ciencia, 42 representan nuevos registros para el Caribe mexicano y 10 para el Golfo de México. La distribución espacial de las especies mostró que los arrecifes del Banco de Campeche y Yucatán son los más diversos, con más del doble de la diversidad respecto del Sistema Arrecifal Veracruzano (γ^{Chao2}= 147) y del Sistema Arrecifal Mesoamericano (γ^{Chao2}= 71.5) (**Fig. 3**). La principal fuente de variación (37%, ver **Tabla *5***) es atribuida a la menor escala espacial de ese estudio (diferencias entre cuadros de cada sistema, microescala). Además, se un detectó un gradiente en la diversidad de especies que disminuye del BCY al SAM y al SAV. Este patrón espacial ya había sido previamente documentado para otros grupos de especies bentónicas por diversos autores[36,37,79,97,98,144–147] dentro del Golfo de México, registrando una mayor riqueza de especies en los arrecifes de BCY y en el mar Caribe mexicano en especies como los corales blandos[77].

A lo largo del tiempo, tanto los patrones como las variaciones de la diversidad de especies, han sido explicados como el resultado de procesos de macro escala[3,4] que ocurren en los ecosistemas. En el presente estudio, las diferencias tanto en la riqueza de especies (**Fig. 3**), el aporte de las variaciones en la diversidad (**Fig. 5**, **Tabla *5***) así como el bajo promedio de porcentaje de similitud entre sistemas arrecifales (< 3%), pudieran ser explicadas dentro de un contexto histórico de macro escala que ocurrió en la zona de estudio. Por ejemplo, hace aproximadamente 140-160 millones de años), el norte de la península de Yucatán (proveniente del llamado bloque de Yucatán) y la porción noroeste del Golfo de México se encontraban unidas formando un área geológica, que posteriormente, y con la rotación y fijación del bloque de Yucatán a Norte América, se separaron y emergió la península de Yucatán colocando una barrera entre

el Golfo de México y mar Caribe[85,92]. Este tipo de procesos de macro escala aunado a la existencia de esta barrera entre regiones, pudo haber producido una radiación adaptativa y de especiación[86] dando como resultado las diferencias y variaciones en la diversidad de especies de ascidias registradas entre sistemas arrecifales que podemos observar hoy en día.

Otra posible causa de estas diferencias y variaciones en la diversidad entre sistemas (especialmente en el SAV, ver **Fig. 3**), es la geología propia de cada lugar. Por ejemplo, el desarrollo de arrecifes de corales del SAV en cuencas estructurales en las que se han depositado rellenos de sedimentos terrígenos con alta influencia de precipitación e influencia de grandes ríos[89] ocasionando variaciones en la salinidad. En esta macro escala, la baja diversidad de la ascidiofauna registrada en el SAV, pudiera ser atribuida a factores como las condiciones de turbidez y cambios de salinidad a los que son sometidos los arrecifes de este sistema. En este sentido, ha existido una tendencia a una baja diversidad biológica de otros grupos en esta zona[77,87,88], por lo que los autores atribuyen este fenómeno al desagüe de las cuencas hidrológicas y a la influencia antrópica[93,134]. En el presente estudio, se observó exceso materia orgánica suspendida durante las recolectas de los organismos en los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano. Este fenómeno pudiera ser un factor clave de la baja diversidad y/o dominancia de especies de ascidias al fungir como un filtro ambiental para el establecimiento de especies de ascidias al estar relacionado directamente con la alimentación de algunas especies. Al mismo tiempo el Banco de Campeche y Yucatán, ubicado sobre una plataforma de sedimentos carbonatados, a una distancia de hasta 200 km de la costa[108] y con influencia de la corriente del Canal de Yucatán suponen una barrera geográfica en las especies que provienen del Caribe mexicano (**Fig. 5**).

A meso escala (arrecifes), se observaron patrones tanto en la riqueza de especies como en la proyección de la diversidad por arrecife: el mayor número de especies se encuentran en los arrecides del BCY y decrece hacía el SAM y el SAV (**Fig. 3**). Históricamente en la región, se han registrado gradientes y variaciones en la diversidad de especies de los arrecifes de coral del Golfo de México y mar Caribe[36,37,77]. Por ejemplo,

Jordán-Dahlgren (2002)[77] en su estudio con gorgonias, atribuye el gradiente de diversidad detectado (horizontal decreciente al oeste del Golfo de México) a la conectividad entre los arrecifes y localidades de los mismos de cada sistemas arrecifal, ya que existen flujos de corrientes unidireccionales, giros y advección lateral en las zonas dando como resultado la dispersión larvaria. Esto pudiera ser un factor clave en el presente estudio ya que la rotación espacial (βSIM) observada predominó en la mayoría de las localidades de los arrecifes (más del 60% en cada arrecife) y únicamente se detectó el predominio de anidamiento en uno de los arrecifes del BCY (Arrecife Madagascar, (**Fig. *6***). Por otra parte, autores como Nuñez *et al.* (2005, 2016)[36,37] y Huston (1985)[94] consideran que existen procesos físicos de cada arrecife como la complejidad topográfica capaz de generar variación en la diversidad de especies debido a la respuesta natural de las especies a la heterogeneidad del hábitat. Partiendo de estas ideas, se ha observado que la diversidad de ascidias depende principalmente de una variedad de hábitats y características de sustratos duros (morfologías, orientación, superficies oscuras y luminosas) ya que la naturaleza de los mismos favorecen su crecimiento y reproducción[135].

Por otro lado, se han encontrado patrones consistentes de zonificación de especies de coral (además de variedades de sustratos) correlacionados con la diversidad de especies que habitan en los arrecifes de coral [94]. Las diferencias observadas *in situ* en la heterogeneidad del hábitat entre arrecifes de cada sistema (ie. los arrecifes del BCY se encuentran alejados de la zona costera y con zonaciones marcadas a diferencias de los arrecifes de SAM y SAV cercanos a la costa) podrían jugar un papel importante en la diversidad de especies de ascidias. En el presente estudio se observaron un total de seis sustratos diferentes donde se registraban las ascidias (esponjas, coral muerto o en proceso de senescencia, pavimento coralino, coral vivo, pedacería de coral y arenal, (ver **Tabla *4***). Se registró una mayor incidencia de especies en la pedacería de coral, y típicamente, este tipo de sustrato fue encontrado en zonas con alta energía como en las crestas arrecifales. La zonación de estos arrecifes (donde se encuentran diferentes tipos de sustrato), así como la naturaleza de cada arrecife (tipo arrecifal: atolón, parche o barrera), pudieran ser factores de generación de variabilidad tanto en la diversidad

como en la distribución de la biodiversidad de ascidias conocida en los arrecifes de coral.

En cuanto a la variabilidad a microescala existe evidencia que tanto los procesos físicos como biológicos pueden influir de manera significativa en la variación de la diversidad de especies en la ascidiofauna a pequeña escala. La mayor variación en la composición del ensamblaje de la ascidiofauna se presentó en cuadros y sitios (**Tabla *5***, **Fig. 4**) y los procesos biológicos de microescala (individuos) que pudieran influenciar en esta gran variación son las tasas de asentamiento de las especies. Este proceso es fuertemente dependiente de la generación de larvas y esta a su vez de los ciclos reproductivos de cada especie, por lo que la abundancia larvaria juega un papel importante ya que puede causar variación en la intensidad del asentamiento de las especies[136]. Por ejemplo, se ha estimado que algunas especies de ascidias pueden llegar a producir más de 6000 larvas por m^2 de las cuales menos del 1% llegan al estado adulto[137,138] y asentarse.

Por otro lado, las probabilidades de asentamiento, colonización y/o recolonización de sustratos de poblaciones en los arrecifes de coral son fuertemente dependientes de la disponibilidad de sustrato que frecuentemente se genera ante diversos disturbios[135,139]. Por ejemplo, el daño físico que ejercen algunas especies depredadoras impactos antrópicos y variación ambiental local provocan que sean más propensos y vulnerables a enfermedades[140] provocando su muerte y generando sustratos disponibles para colonizar. Lo anterior puede sugerir que la variación detectada a esta escala en el presente estudio en todos los Sistemas Arrecifales, puede ser influenciada ya sea por la generación de larvas, supervivencia e incluso la tasa de asentamiento de los organismos en el momento de la toma de muestra.

En este sentido las ascidias han adquirido estrategias claves para el reclutamiento; por ejemplo, el reconocimiento del sustrato, donde "el no contacto" limita el número de sustratos con los que la larva entra en contacto optimizando el asentamiento cerca de los parentales (aloreconocimiento[141]) y con ello evitando la depredación[142–144]. Además, las larvas poseen una distancia potencial de dispersión de varios cientos de

metros (capacidad de dispersión) dentro de los arrecifes de coral (dependiendo de la velocidad de la corriente local)[145]. Y, aunque la mayoría son depredadas por peces disminuyendo su dispersión (< 10 m)[145], se ha comprobado que la producción de metabolitos secundarios de especies particulares reducen significativamente la depredación al ser de "mal gusto" para los depredadores (capacidad defensiva)[146]. Además, se ha demostrado que la tenacidad de la túnica es una adaptación efectiva contra depredadores (peces con fuertes mandíbulas como los que inciden en los arrecifes de coral)[150.] Estos procesos también pudieran explicarlos altos niveles de variación a escalas pequeñas consistente en los sistemas arrecifales (**Fig. 4**), además de la diferencia en la diversidad de especies en los tipos de sustratos registrados dependientes del tipo arrecifal.

Por otra parte, se ha demostrado que la heterogeneidad arquitectónica, como la rugosidad del sustrato se relacionan positivamente con la diversidad de especies[147], y a su vez, esa rugosidad puede variar en pequeñas escalas en ecosistemas como los arrecifes de coral más complejos. En el presente estudio, además de registrarse diversos tipos de sustrato donde incidieron las ascidias (**Tabla *4***), se observaron variedades de complejidad estructural propias de cada Sistema Arrecifal. Por ejemplo, en los arrecifes de BCY, se observó una complejidad estructural determinada por diversas variedades de sustratos (pedacearía de coral, restos de exoesqueletos, e incluso otros organismos como cangrejos y moluscos vivos) en cada sitio de muestreo. Por el contrario, los arrecifes de SAV donde a pesar de existir una tridimensionalidad arrecifal profunda dentro del estudio, detectamos poca variedad de sustratos (pavimento coralino y coral muerto en su mayoría).

Otro proceso determinante en los arrecifes de coral, especialmente en los organismos sésiles como las ascidias, que pudiera influir en la alta variabilidad del ensamblaje de especies a escalas pequeñas registrada en el presente estudio, es la competencia por espacio. Este proceso afecta la dinámica poblacional, repercutiendo en el reclutamiento, crecimiento y mortalidad de los individuos de las especies[148]. La capacidad de monopolizar grandes áreas de sustrato que han desarrollado las ascidias,

especialmente las especies coloniales, es fuertemente dependiente de la aptitud (fitness) de cada individuo y especie[149], además de la identidad del competidor[150]. Por ejemplo, las ascidias poseen ciclos reproductivos cortos y alta plasticidad regenerativa que origina nuevas colonias a partir de fragmentos separados de la misma colonia[151,152]. Estos mecanismos adaptativos en el post-asentamiento resultan favorables contra la depredación y favorecen la colonización de sustratos adyacentes, ya que era frecuente registrar la misma especie (colonial o solitario) adyacente a áreas cercanas e inclusive dentro del mismo cuadro.

Conclusiones

Un total de 105 especies de ascidias fueron registradas en 13 arrecifes del sur del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano pertenecientes a 29 géneros, 14 familias y 3 órdenes en seis sustratos diferentes. Al mismo tiempo se detectó que los procesos que ocurren a microescala (metros) son los responsables de generar la mayor variabilidad en el ensamblaje de ascidias registradas en tres sistemas arrecifales (SAV, BCY y SAM) mexicanos. Además, los patrones de distribución de la diversidad de especies mostraron que la mayor diversidad se encuentra en los arrecifes del Banco de Campeche y en los arrecifes del Sistema Arrecifal Mesoamericano Detectamos que la mayor variación es atribuida a microescalas donde ocurren procesos como la heterogeneidad micro ambiental, mecanismos relacionados con la sobrevivencia de larvas y reclutamiento de especies, así como las interacciones biológicas. El resto de la variación puede ser atribuida a procesos históricos de gran escala que ocurrieron en el Golfo de México y mar Caribe a lo largo del tiempo. Asimismo, se observó una disminución drástica en la diversidad de especies de ascidias en el suroeste del Golfo de México (SAV) que probablemente es atribuido a las condiciones ambientales donde se encuentran estos arrecifes (alta variación de salinidad y alta turbidez). Los resultados indicaron que es imprescindible enfocar investigaciones en procesos de microescala mediante el uso de métodos que permitan la detección de las especies, optimicen tiempo y esfuerzo, así como incorporen la temporalidad para análisis integrales de procesos de microescala. Nuestra investigación representa el primer estudio ecológico en ascidias realizado a diferentes escalas espaciales de México.

Literatura citada

1. Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology. Q Rev Biol. 2010;85(2).
2. Levin S. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology. 1992;73(6):1943–67.
3. Paterson DM, Defew EC, Jabour J. Ecosystem function and co-evolution of terminology in marine science and management. In: Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning. 2013.
4. Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR. ANALYZING BETA DIVERSITY: PARTITIONING THE SPATIAL VARIATION OF COMMUNITY COMPOSITION DATA. Ecol Monogr. 2005;75(4):434–50.
5. Wiens JJ, Donoghue MJ. Historical biogeography, ecology and species richness. Vol. 19, Trends in Ecology and Evolution. 2004.
6. Kingsford MJ. Marine Ecosystem [Internet]. Encyclopedia Britannica. 2018 [cited 2022 Mar 30]. Available from: https://www.britannica.com/science/marine-ecosystem.
7. Robinson NM, Nelson WA, Costello MJ, Sutherland JE, Lundquist CJ. A systematic review of marine-based Species Distribution Models (SDMs) with recommendations for best practice. Vol. 4, Frontiers in Marine Science. 2017.
8. Costello MJ, Tsai P, Wong PS, Cheung AKL, Basher Z, Chaudhary C. Marine biogeographic realms and species endemicity. Nat Commun. 2017;8(1).
9. McDevitt-Irwin JM, Kappel C, Harborne AR, Mumby PJ, Brumbaugh DR, Micheli F. Coupled beta diversity patterns among coral reef benthic taxa. Oecologia. 2021;195(1).
10. Côté IM, Gill JA, Gardner TA, Watkinson AR. Measuring coral reef decline through meta-analyses. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 2005;360(1454):385–95.
11. Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecol Lett. 2006;9(10).
12. Morton, Steve & Hill R. What is biodiversity, and why is it important? Pract Neurol. 2006;6(5).
13. L M, B F, M M, P L. The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human- -. Ecology. 2016;97(10).
14. Sax DF, Gaines SD. Species diversity: From global decreases to local increases. Trends Ecol Evol. 2003;18(11).
15. Begon M, Townsend CR, Harper JL. Ecology. Blackwell. 2006.
16. Mladenov P V. 2. Marine biological processes. In: Marine Biology: A Very Short Introduction. 2020.
17. Mittelbach GG, McGill BJ. Community Ecology. 2nd ed. Press OU, editor. Oxford, UK; 2019.
18. Hubbell SP. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs. 1997;
19. Hutchinson GE. Concludig remarks. Cold Spring Harb Symp Quant Biol. 1957;22.
20. Salas de León DA, Monreal G MA. Procesos físicos que influyen en la productividad biológica de los mares mexicanos. Ciencia. 2005;56(4):49–59.

21. Legendre P, Fortin MJ. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio. 1989;80(2).
22. Smith S V., Kinsey DW. Calcium carbonate production, coral reef growth, and sea level change. Science (80-). 1976;194(4268).
23. Perry CT, Alvarez-Filip L, Graham NAJ, Mumby PJ, Wilson SK, Kench PS, et al. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. Nature. 2018;558(7710).
24. Sokolova IM. Energy-limited tolerance to stress as a conceptual framework to integrate the effects of multiple stressors. Integr Comp Biol. 2013;53(4).
25. Wang SY, Lau K, Lai KP, Zhang JW, Tse ACK, Li JW, et al. Hypoxia causes transgenerational impairments in reproduction of fish. Nat Commun. 2016;7.
26. Breitburg D. Effects of hypoxia, and the balance between hypoxia and enrichment, on coastal fishes and fisheries. Estuaries. 2002;25(4).
27. Altieri AH, Harrison SB, Seemann J, Collin R, Diaz RJ, Knowlton N. Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. Proc Natl Acad Sci U S A. 2017;114(14).
28. Chase JM. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. Vol. 25, Journal of Vegetation Science. 2014.
29. Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. Ecol Lett. 2011;14(1):19–28.
30. Garrido-Pérez EI, Durán RR, Gerold G. Las relaciones liana-árbol: repercusiones sobre las comunidades arbóreas y sobre la evolución de los árboles. Interciencia2. 2012;37(3):183–9.
31. Fraschetti S, Terlizzi A, Benedetti-cecchi L. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores : evidence of relevant scales of variation. 2005;296:13–29.
32. Guerra-Castro E, Conde J, Cruz-Motta J. Scales of spatial variation in tropical benthic assemblages and their ecological relevance: epibionts on Caribbean mangrove roots as a model system. Mar Ecol Prog Ser [Internet]. 2016;548:97–110. Available from: http://www.int-res.com/abstracts/meps/v548/p97-110/
33. Maciel C, Manríquez N, Octavio P, Sénchez G. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. Acta Univ. 2015;25(2).
34. O'Hara CC, Villaseñor-Derbez JC, Ralph GM, Halpern BS. Mapping status and conservation of global at-risk marine biodiversity. Vol. 12, Conservation Letters. 2019.
35. Selkoe KA, Henzler CM, Gaines SD. Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. Vol. 9, Fish and Fisheries. 2008.
36. Núñez-Lara E, Arias-González JE, Legendre P. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. J Exp Mar Bio Ecol. 2005;324(2).
37. Nunez-lara E, Arias-gonzalez JE, Pérez-españa H. Multi-scale spatial and partitioning analyses of the reef- fish community composition of the Yucatan fringing reef system. Ecol Complex [Internet]. 2016; Available from: http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.08.002
38. Salas-Monreal D, Marin-Hernandez M, Salas-Perez J de J, Salas-de-Leon DA, Monreal-Gomez MA, Perez-España H. Coral reef connectivity within the Western Gulf of Mexico. J Mar Syst [Internet]. 2018;179(July 2017):88–99. Available from: https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.12.001

39. Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandía ME, Hermoso-Salazar M. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. Mar Ecol Prog Ser. 2014;498.
40. Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, et al. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. Vol. 17, Frontiers in Ecology and the Environment. 2019.
41. Pawlik JR, Loh TL, McMurray SE. A review of bottom-up vs. top-down control of sponges on Caribbean fore-reefs: What's old, what's new, and future directions. PeerJ. 2018;2018(1).
42. Wulff JL. Rapid diversity and abundance decline in a Caribbean coral reef sponge community. Biol Conserv. 2006;127(2).
43. Of B, Science M. SPONGES : AN ESSENTIAL COMPONENT OF CARIBBEAN CORAL REEFS M . Cristina Diaz and Klaus Rützler. 2001;69(2):535–46.
44. Hernández-Fernández L, González de Zayas R, Weber L, Apprill A, Armenteros M. Small-Scale Variability Dominates Benthic Coverage and Diversity Across the Jardines de La Reina, Cuba Coral Reef System. Front Mar Sci. 2019;6.
45. Weis VM. Cell Biology of Coral Symbiosis: Foundational Study Can Inform Solutions to the Coral Reef Crisis. In: Integrative and Comparative Biology. 2019.
46. Levy S, Elek A, Grau-Bové X, Menéndez-Bravo S, Iglesias M, Tanay A, et al. A stony coral cell atlas illuminates the molecular and cellular basis of coral symbiosis, calcification, and immunity. Cell. 2021;184(11).
47. Oakley CA, Davy SK. Cell Biology of Coral Bleaching. In 2018.
48. Miller DJ, Ball EE, Forêt S, Satoh N. Coral genomics and transcriptomics - Ushering in a new era in coral biology. Vol. 408, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2011.
49. Yum LK, Baumgarten S, Röthig T, Roder C, Roik A, Michell C, et al. Transcriptomes and expression profiling of deep-sea corals from the Red Sea provide insight into the biology of azooxanthellate corals. Sci Rep. 2017;7(1).
50. Wall CB, Ritson-Williams R, Popp BN, Gates RD. Spatial variation in the biochemical and isotopic composition of corals during bleaching and recovery. Limnol Oceanogr. 2019;64(5).
51. Prasetia R, Sinniger F, Harii S. Gametogenesis and fecundity of Acropora tenella (Brook 1892) in a mesophotic coral ecosystem in Okinawa, Japan. Coral Reefs. 2016;35(1).
52. Prasetia R, Sinniger F, Hashizume K, Harii S. Reproductive biology of the deep brooding coral Seriatopora hystrix: Implications for shallow reef recovery. PLoS One. 2017;12(5).
53. Baird AH, Thomson DP. Coral reproduction at Hall Bank, a high latitude coral assemblage in Western Australia. Aquat Biol. 2018;27.
54. Carricart-Ganivet JP. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral Montastraea annularis. J Exp Mar Bio Ecol. 2004;302(2).
55. Carreón-Palau L, Parrish CC, Pérez-España H, Aguiñiga-Garcia S. Elemental ratios and lipid classes in a coral reef food web under river influence. Prog Oceanogr. 2018;164.
56. Hixon MA, Green SJ, Albins MA, Akins JL, Morris JA. Lionfish: A major marine invasion. Vol. 558, Marine Ecology Progress Series. 2016.
57. Kench P. Geological Approaches to Coral Reef Ecology. Eos, Trans Am Geophys

Union. 2008;89(38).
58. Robertson DR, Peña EA, Posada JM, Claro R. Peces Costeros del Gran Caribe: sistema de Información en línea. Version 1.0. 2015.
59. Dustan P. Corals in Space and Time: The Biogeography and Evolution of the Scleractinia. J. E. N. Veron . Q Rev Biol. 1996;71(2).
60. Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry VJ, et al. Impact of anthropogenic CO2 on the CaCO3 system in the oceans. Science (80-). 2004;305(5682).
61. DeLong KL, Flannery JA, Poore RZ, Quinn TM, Maupin CR, Lin K, et al. A reconstruction of sea surface temperature variability in the southeastern Gulf of Mexico from 1734 to 2008 C.E. using cross-dated Sr/Ca records from the coral Siderastrea siderea. Vol. 29, Paleoceanography. 2014.
62. Fraser RH, Currie DJ. The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: Coral reefs. Am Nat. 1996;148(1).
63. Hughes TP, Tanner JE. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. Ecology. 2000;81(8).
64. Burke L, Maidens J. Reefs at Risk in the Caribbean. National Geographic. 2004.
65. Jordan-Dahlgren E, Rodriguez-Martinez RE. The Atlantic coral reefs of Mexico. In: Latin American Coral Reefs. 2003.
66. MARJORIE L. REAKA-KUDLA. The Global Biodiversity of Coral Reefs: A Comparison with Rain Forests. In: Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources. 1997.
67. Rius M, Teske PR, Manríquez PH, Suárez-Jiménez R, McQuaid CD, Castilla JC. Ecological dominance along rocky shores, with a focus on intertidal ascidians. In: Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 2017.
68. Lambert G. Ecology and natural history of the protochordates. Can J Zool. 2005;83(Herdman 1882):34–50.
69. Cowan M. Field Observations of Colony Movement and Division of the Ascidian Didemnum molle. Mar Ecol Prog Ser. 1981;6.
70. Olson RR. The Consequences of Short-Distance Larval Dispersal in a Sessile Marine Invertebrate. Ecol Soc Am. 1985;66(1):30–9.
71. Vasseaur P. Cryptic sessile communities in various coral formations on reef flats in Tukar vicinity (Madagascar). In: Proc 3rd Int Coral Reef Symp, Miami, vol 1 (Biology). 1977. p. 95–100.
72. Segelken-Voigt A, Bracher A, Dorschel B, Gutt J, Huneke W, Link H, et al. Spatial distribution patterns of ascidians (Ascidiacea: Tunicata) on the continental shelves off the northern Antarctic Peninsula. Polar Biol. 2016;39(5).
73. Shmuel Y, Shenkar N. Reproductive cycle and ecology of the tropical ascidian Halocynthia spinosa in the Red Sea. Mar Biol. 2017;164(6).
74. Carballo JL, Naranjo S. Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. Mar Pollut Bull. 2002;44(7):605–10.
75. Kowalke J. Filtration in antarctic ascidians - Striking a balance. J Exp Mar Bio Ecol. 1999;242(2).
76. Newton KL, Creese B, Raftos D. Spatial patterns of ascidian assemblages on subtidal rocky reefs in the Port Stephens-Great Lakes Marine Park, New South Wales. Mar Freshw Res. 2007;58(9).

77. Jordán-Dahlgren E. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: Evidence of sporadic ecological connectivity? Coral Reefs. 2002;21(2).
78. Arias-González JE, Legendre P, Rodríguez-zaragoza FA. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Scaling up beta diversity on Caribbean coral reefs ☆. J Exp Mar Bio Ecol [Internet]. 2008;366(1–2):28–36. Available from: http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.035
79. Williams SM, Chollett I, Roff G, Cortés J, Dryden CS, Mumby PJ. Hierarchical spatial patterns in Caribbean reef benthic assemblages. J Biogeogr. 2015;1–9.
80. Barnes PB, Davis AR, Roberts DE. Sampling patchily distributed taxa : a case study using cost – benefit analyses for sponges and ascidians in coastal lakes of New South Wales , Australia. 2006;319:55–64.
81. Barnes PB, Roberts DE, Davis AR. Biodiversity in saline coastal lagoons: Patterns of distribution and human impacts on sponge and ascidian assemblages. Divers Distrib. 2013;19(11):1394–406.
82. Guerra-Castro EJ, Cruz-Motta JJ. Colonization and succession as drivers of small-scale spatial variability in epibionts on mangrove roots in the Southern Caribbean. Mar Ecol Prog Ser. 2018;588.
83. MacArthur RH, Wilson EO. The Theory of Island Biogeography. Geogr J. 1967;
84. Willig MR, Presley SJ. Latitudinal Gradients of Biodiversity. Encycl Biodivers Second Ed. 2013 Jan 1;612–26.
85. Bird DE, Burke K, Hall SA, Casey JF. Tectonic evolution of the Gulf of Mexico basin. In: Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volume III, Geology. 2009.
86. Vilchis MI, Dreckmann KM, García-Trejo EA, Hernández OE, Sentíes A. Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe mexicano: una contribución a la biología de la conservación. Rev Mex Biodivers. 2018;89(1).
87. Ortiz-Lozano L, Pérez-España H, Granados-Barba A, González-Gándara C, Gutiérrez-Velázquez A, Martos J. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. Ocean Coast Manag. 2013;86.
88. Tunnell Jr. JW. Regional Comparison of Southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea Coral Reefs. Proc 6th Int Coral Reef Symp. 1988;3.
89. Tunnell JW, Chávez EA, Withers K, Earle S. Coral reefs of the Southern Gulf of Mexico. Corpus Christi, Texas US: TAUP, editor. Texas A&M Universsity Press; 2007. 155–177 p.
90. Rogers CS, Miller J. Permanent “phase shifts” or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgin Islands. Mar Ecol Prog Ser. 2006;
91. Hubbard DK. Reef biology and geology – not just a matter of scale. In: Coral Reefs in the Anthropocene. 2015.
92. García-Reyes A, Dyment J. Structure, age, and tectonic evolution of the Gulf of Mexico. Earth Planet Sci Lett. 2022;577.
93. Cruz Angón A. La biodiversidad en Veracruz : estudio de estado. La biodiversidad en Veracruz : estudio de estado. 2016.
94. Huston MA. Patterns of species diversity on coral reefs. Annu Rev Ecol Syst Vol 16. 1985;
95. Medina-Valmaseda AE, Rodríguez-Martínez RE, Alvarez-Filip L, Jordan-Dahlgren

E, Blanchon P. The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. PeerJ. 2020;8.
96. Ott B. Community patterns on a submerged barrier reef at Barbados, West Indies. Int Rev der gesamten Hydrobiol und Hydrogr. 1975;60(6).
97. Huston M. A General Hypothesis of Species Diversity. Am Nat. 1979;
98. Connell JH. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science (80-). 1978;
99. Guerra-castro EJ, Conde JE, Cruz-motta JJ. Scales of spatial variation in tropical benthic assemblages and their ecological relevance : epibionts on Caribbean mangrove roots as a model system. 2016;
100. Underwood AJ. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: What are we learning? J Exp Mar Bio Ecol. 2000;250(1–2):51–76.
101. Anderson MJ, Connell SD, Bronwyn M, Diebel CE, Blom WM, Saunders JE, et al. Relationships between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. 2005;636–46.
102. Underwood AJ, Fairweather PG. Supply-side Ecology and Benthic Marine Assemblages. 1989;4(7).
103. Todd CD. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: Do larvae always disperse as much as we believe? In: Hydrobiologia. 1998.
104. Gleason DF, Harbin LR, Divine LM, Matterson KO. The role of larval supply and competition in controlling recruitment of the temperate coral Oculina arbuscula. J Exp Mar Bio Ecol. 2018;506.
105. Santander-Monsalvo J, Espejel I, Ortiz-Lozano L. Distribution, uses, and anthropic pressures on reef ecosystems of Mexico. Ocean Coast Manag. 2018;165(617):39–51.
106. Tupper M, Tan MK, Tan SL, Radius MJ, Abdullah S. ReefBase: a global information system on coral reefs. URL http//www reefbase org Accessed. 2011;11.
107. Morelock J, Koenig KJ. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. J Sediment Res. 1967;37(4).
108. Tunnel JW. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium. In: Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium. Guam; 1992. p. 300–5.
109. Miloslavich P, Klein E, Dı JM, Artigas F, Castillo J, Penchaszadeh PE, et al. Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America : Knowledge and Gaps. 2011;6(1).
110. Ardisson PL, May-Kú MA, Herrera-Dorantes MT, Arellano-Guillermo A. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: Consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. Hidrobiologica. 2011;21(3):261–80.
111. Bryant DLB, McManus J, Spalding M. Reefs at Risk: A map-based indicator of threats to the world's coral reefs. Vol. 56, World Resources Institute. 2000.
112. Prescott JRV. The maritime political boundaries of the world. 1985;
113. Satyawan NM, Artiningrum NT. Benthic and Substrate Category Profile of Coral Reef in Labuan Pandan Waters, East Lombok. J Biol Trop. 2021;21(1).
114. Leiper IA, Phinn SR, Roelfsema CM, Joyce KE, Dekker AG. Mapping coral reef benthos, substrates, and bathymetry, using compact airborne Spectrographic Imager (CASI) data. Remote Sens. 2014;6(7).
115. Romanó de Orte M, Koweek DA, Cyronak T, Takeshita Y, Griffin A, Wolfe K, et al. Unexpected role of communities colonizing dead coral substrate in the calcification of coral reefs. Limnol Oceanogr. 2021;66(5).
116. Leiper I, Phinn S, Dekker AG. Spectral reflectance of coral reef benthos and substrate

assemblages on Heron Reef, Australia. Int J Remote Sens. 2012;33(12).
117. Palomino-Alvarez LA, Rocha RM, Simões N. Checklist of ascidians (chordata, tunicata) from the southern gulf of Mexico. Zookeys. 2019;2019(832):1–33.
118. Monniot C, Monniot F. Clé mondiale des genres d'ascidies. Vol. 113, Archives de Zoologie Expérimentable et Générale. 1972. p. 311–67.
119. Rocha RM da, Zanata TB, Moreno TR. Keys for the identification of families and genera of Atlantic shallow water ascidians. Biota Neotrop. 2012;12(1):269–303.
120. Reese GC, Wilson KR, Flather CH. Performance of species richness estimators across assemblage types and survey parameters. Glob Ecol Biogeogr [Internet]. 2014;23(5):585–94. Available from: http://dx.doi.org/10.1111/geb.12144
121. Chao A, Jost L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology. 2012;92(12):2533-2547.
122. Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR. PERMANOVA + for PRIMER : 2017;
123. Anderson MJ, Diebel CE, Blom WM, Landers TJ. Consistency and variation in kelp holdfast assemblages : Spatial patterns of biodiversity for the major phyla at different taxonomic resolutions. 2005;320:35–56.
124. Guerra-Castro EJ, Young P, Pérez-Vázquez A, Carteron S, Alvizu A. Spatial variability and human disturbance of sponge assemblages associated with mangrove roots in the southern Caribbean. Mar Freshw Res. 2011;62:491–501.
125. Whittaker RH. A Study of Summer Foliage Insect Communities in the Great Smoky Mountains. Ecol Monogr. 1952;22(1).
126. Clarke KR, Gorley R, Somerfield P, Warwick R. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edition. Prim Plymouth UK. 2014;
127. Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. 2010;134–43.
128. Martin G. R Studio. In: An Introduction to Programming with R. 2021.
129. Baselga A, Orme D, Villeger S, De Bortoli J, Leprieur F, Logez M, et al. Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. Cran. 2018;
130. Tapia-Silva FO, Hernández-Cervantes OE, Vilchis-Alfaro MI, Sentíes A, Dreckmann KM. Mapping of algae richness using spatial data interpolation. In: International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences - ISPRS Archives. 2015.
131. Granados-Barba A, Solís-Weiss V, Tovar-Hernández MA, Ochoa-Rivera V. Distribution and diversity of the Syllidae (Annelida: Polychaeta) from the Mexican Gulf of Mexico and Caribbean. In: Hydrobiologia. 2003.
132. Nunez-Resendiz ML, Zuccarello GC, Dreckmann KM, Senties A. Phylogeography of Hydropuntia cornea/Hydropuntia usneoides complex (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. Phycologia. 2017;56(1).
133. Barba E, Raz-Guzman A, Sánchez AJ. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. Crustaceana. 2005;78(6).
134. Horta-Puga G, Tello-Musi J, Beltrán-Torres A, Carricart-Ganivet J, Carriquiry J, Villaescusa-Celaya J. Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. Aportes al Conoc del Sist Arrecifal Veracruz hacia el corredor arrecifal del suroeste del Golf México. 2015;
135. Stoner DS. Vertical Distribution of a Colonial Ascidian on a Coral Reef : The Roles of Larval Dispersal and Life-History Variation. Am Nat. 1992;139(4):802–24.

136. Connell JH. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. J Exp Mar Bio Ecol. 1985;93(1–2).
137. Carballo JL. Larval ecology of an ascidian tropical population in a Mediterranean enclosed ecosystem. Mar Ecol Prog Ser. 2000;195.
138. Davis AR, Butler AJ. Direct observations of larval dispersal in the colonial ascidian Podoclavella moluccensis Sluiter: evidence for closed populations. J Exp Mar Bio Ecol. 1989;127(2).
139. Culbertson J, Harper DEJ. Settlement of a colonial ascidian on an artificial Reef in The Gulf of Mexico. OCS Reports US Miner Manag Serv. 2002;(1975).
140. Renzi JJ, Shaver EC, Burkepile DE, Silliman BR. The role of predators in coral disease dynamics. Vol. 41, Coral Reefs. 2022.
141. Hirose E. Ascidian tunic cells: Morphology and functional diversity of free cells outside the epidermis. Invertebr Biol. 2009;128(1).
142. Rodriguezl SR, Ojedal FP, Inestrosa NC. Settlement of benthic marine invertebrates. 1993;97:193–207.
143. Stoner DS. Larvae of a colonial ascidian use a non-contact mode of substratum selection on a coral reef. Mar Biol. 1994;121(2).
144. Stoner DS. Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes. Ecology. 1990;71(5).
145. Olson RR, McPherson R. Potential vs. realized larval dispersal: fish predation on larvae of the ascidian Lissoclinum patella (Gottschaldt). J Exp Mar Bio Ecol. 1987;110(3).
146. Lindquist N, Hay ME, Fenical W. Defense of ascidians and their conspicuous larvae: Adult vs. larval chemical defenses. Ecol Monogr. 1992;62(4).
147. Ana AC, Stelzer PS, Bernardino AF. Substrate rugosity and temperature matters: Patterns of benthic diversity at tropical intertidal reefs in the SW Atlantic. PeerJ. 2020;2020(3).
148. Chadwick NE, Morrow KM. Competition among sessile organisms on coral reefs. In: Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. 2011.
149. Schmidt G, Warner G. Spatial competition between colonial ascidians: the importance of stand-off. Mar Ecol Prog Ser. 1986;31.
150. Dias GM, Grazielle C, Delboni M, Francisco L, Duarte L. Effects of competition on sexual and clonal reproduction of a tunicate : the importance of competitor identity. 2008;362(Jackson 1977):149–56.
151. Kassmer SH, Rodriguez D, De Tomaso AW. Colonial ascidians as model organisms for the study of germ cells, fertility, whole body regeneration, vascular biology and aging. Vol. 39, Current Opinion in Genetics and Development. 2016.
152. Kürn U, Rendulic S, Tiozzo S, Lauzon RJ. Asexual propagation and regeneration in colonial ascidians. Vol. 221, Biological Bulletin. 2011.
153. Monniot CF, Monniot F, Laboute P. Coral Reef Ascidians of New Caledonia. ORSTOM. 1991. 251 p.
154. Shenkar N, Bronstein O, Loya Y. Population dynamics of a coral reef ascidian in a deteriorating environment. Mar Ecol Prog Ser. 2008;367(2003):163–71.

CAPITULO II EVALUACIÓN DEL USO DE ESTRUCTURAS AUTÓNOMAS DE MONITOREO ARRECIFAL (ARMS) PARA LA ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA EN DOS ARRECIFES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO

Introducción

Las cavidades de los arrecifes de coral pueden llegar a ocupar hasta el 75% del volumen total del arrecife[1] y están habitadas por organismos que representan una fracción importante de toda la biodiversidad[2], pudiendo ser igual o incluso mayor que la del área expuesta del mismo arrecife[3]. Estos organismos, típicamente reconocidos como fauna críptica de los arrecifes, son principalmente invertebrados[4,5] que pertenecen a grupos ecológicamente importantes como depredadores[6,7], detritívoros[8] y los que se alimentan de materia orgánica en suspensión[9]. A pesar de esto, los esfuerzos para describir y monitorear la diversidad de la fauna asociada a los arrecifes de coral se han centrado principalmente en organismos conspicuos que se encuentran en la superficie, como las macroalgas, corales constructores de arrecife, esponjas masivas, peces y mega bentos. La relevancia ecológica de estos últimos, representa solo una fracción de la biomasa y diversidad conocida en el arrecife[10] por lo que existe una subestimación de la biodiversidad total en los arrecifes de coral[2].

El conocimiento actual de la diversidad de organismos crípticos en los arrecifes de coral se ha obtenido mediante procedimientos y técnicas que, en su mayoría, implican daños al arrecife. Algunos de los métodos que se han empleado van desde la aplicación de corrientes eléctricas, dragados, vertimiento de químicos[11] e inclusive fractura intencional del sustrato arrecifal[12] y las estimaciones de diversidad que se obtienen son difíciles de comparar cuantitativamente debido a la falta de procedimientos de muestreos comunes y estandarizados[13]. Esto antepone serias dificultades para detectar patrones, proponer modelos y probar hipótesis, que permitan abordar teorías ecológicas sobre diversidad de la fauna críptica y su potencial relación con la salud del arrecife[2].

Las Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS) fueron propuestas como una herramienta de muestreo estandarizado, pasivo y no destructivo, que superó las limitaciones reconocidas para describir fauna críptica de arrecifes[14]. Actualmente se han implementado más de 2000 ARMS en todo el mundo, muchas de estas mediante redes internacionales de cooperación, otras vía proyectos locales (Global ARMS Program, Smithsonian: https://www.oceanarms.org/protocols-overview). Sin embargo, los protocolos para procesar las muestras biológicas recolectadas con ARMS se concentran en el uso de técnicas moleculares para identificar y cuantificar a los organismos, como los códigos de barras y metabarcoding[2,10,15–17]. Esto debido a la carencia de taxónomos especializados en este tipo de organismos y a las dificultades logísticas de procesar con técnicas taxonómicas la abrumadora cantidad de organismos que se obtienen con ARMS. No obstante, la efectividad de los análisis moleculares depende de los registros disponibles en las bases de datos y bibliotecas de secuencias asignadas a especies identificadas[16]. Esto representa otro obstáculo analítico debido a que las Unidades Taxonómicas Operativas (OTU's) varían según la resolución de los genes analizados [11]. En efecto, se estima que alrededor del 50% de las OTU's obtenidas con ARMS no se logran identificar por la falta de coincidencias con las bases de datos, solamente encontrando una pequeña fracción de umbral alto de coincidencias (<12%)[2,17].

Las técnicas basadas en la observación de caracteres morfo anatómicos (taxonomía) han proporcionado una base fundamental para la cuantificación, evaluación y conservación de la diversidad de especies[18]. La taxonomía permite conocer los intervalos de variación morfológica de los individuos dentro de una especie, así como la frecuencia relativa en determinados hábitats y distribución geográfica[19]. Como ya se mencionó, la cantidad y variedad de organismos que se obtienen mediante el uso de ARMS suele ser abrumadora y difícil de procesar e identificar completamente sin la colaboración de varios especialistas y muchas horas de trabajo en laboratorio. Por lo tanto, para beneficiarse del potencial de ARMS como método para describir la diversidad de la fauna críptica en los arrecifes, se requieren: (1) extensas y accesibles

bases de datos moleculares, o (2) colaboraciones sólidas y numerosas para promover la taxonomía de grupos pobremente estudiados.

A pesar del alto potencial reconocido de las ARMS para describir la diversidad críptica en arrecifes, su efectividad para representar tal diversidad biológica no ha sido evaluada cuantitativamente ya que es ampliamente reconocido que los hábitats artificiales empleados en experimentos ecológicos suelen sobredimensionar la presencia y abundancia de las especies no nativas[20–22]. En líneas generales, la diversidad de especies en sustratos duros (como los arrecifes coralinos y rocosos) es fuertemente influenciada por la heterogeneidad de la superficie[23,24], una propiedad difícil de imitar en sustratos artificiales experimentales. Esto es particularmente importante en sustratos lisos como el PVC con el que se construyen las ARMS, ya que a pesar de la complejidad tridimensional que ofrecen (oferta de cavidades abiertas y cerradas como hábitat), el potencial efecto que tendría la naturaleza del material sobre el reclutamiento, establecimiento y dominancia de especies no nativas y/o en inhibir el establecimiento de especies nativas, podría descalificar a estas estructuras como instrumentos representativos de la diversidad críptica de los arrecifes.

Ahora bien, medir la efectividad de los sustratos artificiales en imitar hábitats naturales suele requerir de múltiples experimentos complejos y comparativos (más de dos tratamientos) además de un elevado número de réplicas experimentales[20,21]. Desafortunadamente evaluar la eficiencia de las ARMS como sustrato arrecifal implicaría experimentos con estructuras naturales (coralinas) en los que controlar el volumen, área y complejidad entre ambos tratamientos supondría retos (de diseño, extracción de material natural, procesamiento, ensamblaje y disposición) difíciles de cumplir y comprometería la comparación. Alternativamente, la idoneidad y representatividad biológica de las ARMS podría ser evaluada usando la información taxonómica de los organismos que la colonizan, comparando su distinción taxonómica contra los registros biológicos obtenidos con métodos convencionales[25].

Objetivos

General

Analizar la capacidad de las ARMS para registrar la biodiversidad críptica de dos arrecifes que pertenecen a dos sistemas arrecifales de condiciones ambientales diferentes

Específicos

1. Analizar la riqueza de especies de fauna incidente en las estructuras autónomas de monitoreo arrecifal
2. Analizar la representatividad taxonómica de los Phyla incidentes en las estructuras autónomas de monitoreo arrecifal
3. Analizarla abundancia relativa de los grupos bentónicos sésiles incidentes en las estructuras autónomas de monitoreo arrecifal

Hipótesis

Representatividad taxonómica de especies bentónicas en estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS).

Si se recopilan las especies bentónicas conocidas por Phyla en el Golfo de México y Mar Caribe (listados taxonómicos) y se analiza si la distinción taxonómica promedio de las especies detectadas en las ARMS en cada región arrecifal se encuentra dentro de la distribución de frecuencias esperadas entonces el uso de las ARMS reflejará la diversidad esperada de cada Phyla. Rechazar esta hipótesis implicaría que la diversidad biológica recolectada con las ARMS no representaría lo esperado para la región.

Asentamiento de especies bentónicas sésiles de especies en estructuras autónomas de monitoreo arrecifal.

Las condiciones ecológicas locales no afectan la colonización y abundancia de especies bentónicas sésiles en ARMS. Rechazar esta hipótesis implicaría que independientemente de la naturaleza artificial y lisa de las ARMS, la disponibilidad larvaria, así como las condiciones ambientales locales, influyen determinantemente en el establecimiento de la fauna críptica.

Materiales y métodos

Área de estudio

La península de Yucatán se localiza al sureste de México, rodeada por el Mar Caribe al este y el golfo de México al norte y al oeste[26]. Alrededor de la península de Yucatán destacan dos sistemas arrecifales. En la costa caribeña se extiende una fracción importante del Sistema Arrecifal Mesoamericano, donde se han registrado hasta 153 zonas arrecifales caracterizadas por ser principalmente de tipo barrera y marginal[27,28]. El segundo sistema arrecifal se encuentra en la extensión sureste de la región del golfo de México (Banco de Campeche y Yucatán) y contiene arrecifes de tipo plataforma y bancos sumergidos alejados de la costa (hasta 200 km)[29] rodeados de aguas caribeñas provenientes de la corriente del Canal de Yucatán sin influencia de escorrentías continentales[30].

Las estructuras autónomas de monitoreo de arrecifal (ARMS) constan de nueve placas grises de PVC de 23 x 23 cm apilados en una serie alternada de formatos abiertos y obstruidos, unidos a una placa base de 35 x 45 cm[14] (ANEXO II). Se colocaron un total de ocho ARMS: cuatro en un arrecife somero del Banco de Campeche (Bajo de 10, 21° 20' 53.82''N y -90° 08' 45.48''W) y cuatro más en un arrecife somero del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Mahahual, 18°37' 24''N, -87°43' 32''W). En ambos casos, en febrero de 2017, y se dejaron sin perturbar durante un año (**Fig. *7***). Para su extracción se utilizó el método estándar sugerido por la NOAA:
(https://www.pifsc.noaa.gov/cred/survey_methods/arms; consultado el 11 de enero de 2017).

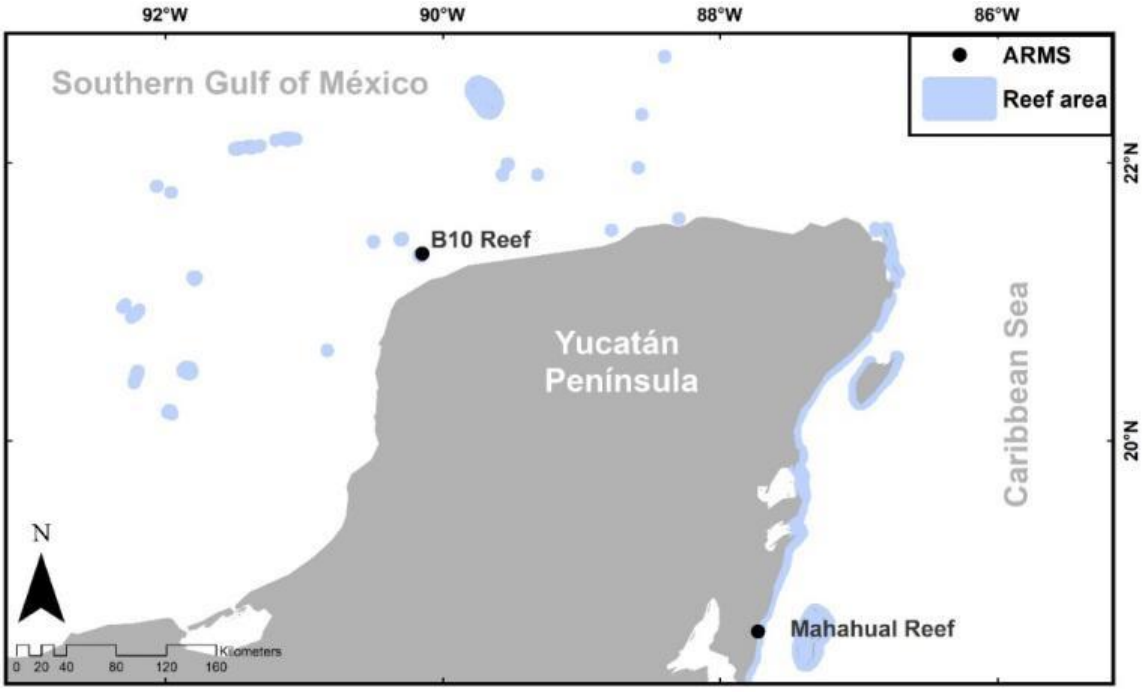


Fig. 7 Área de estudio y área arrecifal registrada para el Caribe y golfo México[31]. Implementación de Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS) en Arrecifes Bajo de 10 y Arrecife Mahahual del Sureste del golfo de México y Mar Caribe.

La extracción y procesamiento de cada ARMS consistió en cuatro etapas principales (Fig. 8):

1) **Recuperación**

   La extracción de cada estructura consistió en la colocación de un contenedor protector cubierto con una malla de 50µm de apertura que se colocó desde la base hasta cubrir por completo todas las placas y aseguradas con tensores para evitar la fuga de organismos móviles. Posteriormente se retiraron cuidadosamente del sustrato y se depositaron en contenedores con agua marina del sitio con aeración para ser transportados al laboratorio para su procesamiento.

2) **Preparación**

   Una vez en el laboratorio, se separaron de los contenedores de cada estructura todos los organismos móviles, por especie. Se separó cada placa de la base y

estas se colocaron en bandejas blancas rectangulares de 5 L de capacidad (43.7 cm de largo, 28.3 cm de ancho y 7 .5 cm de alto).

3) Procesamiento de Fauna (ANEXO III)

Se separaron los organismos móviles restantes contenidos en cada placa de cada bandeja y se tomaron fotografías de cada placa por ambos lados mediante la colocación de plomos de pesca de 4 onzas en cada esquina para mantener a las placas sumergidas. Finalmente, se procedió a la remoción y separación de toda la fauna sésil por especie y se filtró toda el agua utilizada para el procesamiento para la recuperación de pequeños organismos con un tamiz de 50 µm de apertura, y se preservaron en alcohol al 70%.

Cada organismo fue separado y procesado mediante procedimientos específicos de cada Phylum de acuerdo con Palomino-Alvarez *et. al.,* (2021)[32] y etiquetado para su identificación mediante taxonomía convencional de acuerdo con la literatura apropiada.

4) Post-procesamiento

Finalmente, y posterior a la identificación de cada especie por parte de especialistas, se analizó la abundancia relativa mediante el método punto-intercepción[33]. Aunque esta metodología no establece una cuantificación absoluta de las especies (p. ej. volumen, área, biomasa, individuos); esta forma de cuantificación permite producir una sola matriz de datos en una única escala de medición (puntos) para todas las especies, conservando la estimación en abundancia relativa. Digitalmente se colocaron puntos cada cm^2 sobre la imagen de cada placa con el software CPCe v4.1 (Coral Point Count with Excel extension v4.1)[34]. Cada análisis de datos y fotografía se resguardó de manera ordenada mediante carpetas en la nube para su posterior consulta (ANEXO IV).

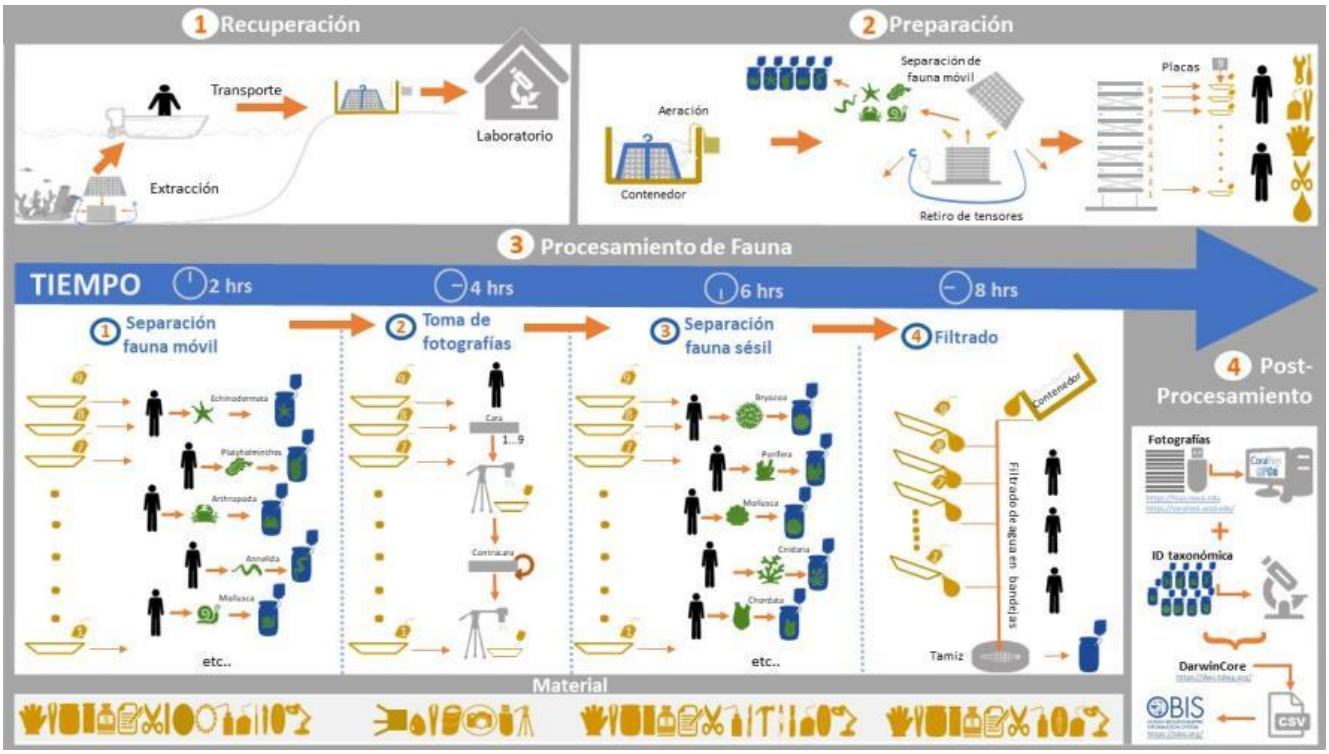


Fig. 8 Diagrama de flujo del procesamiento de ocho estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) colocadas en Arrecife Bajo de 10 y Mahahual.

Análisis de datos

Diversidad de especies (riqueza de especies y diversidad taxonómica)

Para evaluar la estructura de la diversidad de los ensamblajes de la fauna críptica observada (especies sésiles y móviles), se estimó el índice de Distinción Taxonómica Promedio (Δ+)[25] donde asumimos como representativa cualquier métrica de Δ+ que, independientemente del número de especies, se encuentre dentro de lo esperado por cada región (Golfo de México y Mar Caribe) de acuerdo con la riqueza observada. Cualquier desviación de lo esperado indicará una estructura taxonómica no representativa en ARMS. Las expectativas de representatividad se probaron utilizando la prueba de distinción taxonómica – TAXDTEST[35]. Estas expectativas se construyeron con 9999 muestreos aleatorios para cada valor de riqueza, se estimó Δ+ en cada caso, y el 5 % de valores extremos en ambas colas de la distribución sirvieron de referencia para descartar la hipótesis nula de representatividad taxonómica para el valor de Δ+ registrado. Las pruebas se aplicaron de forma independiente para cada Phylum, según lo recomendado por Warwick y Somerfield[36] usando como matrices de agregación taxonómica, los listados regionales de riqueza de especies tanto de los sistemas arrecifales del golfo de México como del Mar Caribe. Estos listados se basaron en información obtenida mediante bibliografía especializada por Phylum de los registros disponibles en el Sistema de Información de Biodiversidad Oceánica[37], usando como filtros geográficos la región del Mar Caribe (ID 34287) y la región del golfo de México (ID 34287). Para la elección de estos subconjuntos de datos, se utilizaron filtros para restringir las expectativas de diversidad de fauna críptica de cada región, estos fueron: rango de profundidad de 0 a 50 metros, hábitat arrecife de coral, exclusión de sinonimias, resolución taxonómica a nivel de especie y solo aquellos registros de especies con especímenes preservados y muestras de materiales en una colección con número de catálogo y disponibles para consulta. La nomenclatura y clasificación jerárquica de cada Phylum utilizada para las pruebas fueron: especie, género, familia, superfamilia, suborden, orden, clase, subPhylum de cada Phylum, según lo registrado en World Register of Marine Species (WORMS)[38]. Para las pruebas estadísticas

únicamente se consideraron aquellos Phyla, con el mayor número de especies descritas de cada región (Golfo de México y mar Caribe), siendo estos los Annelida, Arthropoda, Echinodermata y Mollusca. El listado taxonómico utilizado para esta matriz por región y Phylum, así como la matriz de datos de especies identificadas en ARMS por arrecife[40], se encuentra disponible en Palomino-Alvarez *et. al.,* (2021)[39].

Asentamiento de especies bentónicas sésiles

Finalmente, para probar la hipótesis nula de que las condiciones ecológicas locales no afectan la colonización de taxones sésiles en ARMS, los conteos de abundancia relativa obtenida mediante el método punto-intercepción se organizaron en una matriz N × P, siendo N el número total de muestras y P el número total de Phyla. El dataset se encuentra disponible en Palomino Alvarez *et. al.*, (2021)[41] . Se estimó el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis entre cada par de lado de placas, generando una matriz triangular de disimilitudes que se utilizó para los análisis estadísticos y la ordenación. Las diferencias en la abundancia relativa de cada Phylum se analizaron usando un ANOSIM anidado de dos vías y 9999 permutaciones[42], siendo las placas las réplicas de cada ARMS y los ARMS anidados dentro de cada arrecife. Los patrones espaciales de similitudes se representaron con escala multidimensional no métrica (nMDS). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa PRIMER & PERMANOVA v7[43].

Resultados

Diversidad del ensamblaje de la criptofauna

Se registró un total de 370 morfotipos de especies, pertenecientes a nueve Phyla, con las resoluciones taxonómicas: 243 especies, 95 géneros, una subfamilia, 23 familias y ocho clases. El mayor número de morfotipos de especies se registró en arrecife Bajo de 10. Los Phyla con mayor número de especies en ambas regiones fueron Mollusca, Arthropoda (Amphipoda, Decapoda, Pantopoda y Stomatopoda) y Annelida (Polychaeta), seguidos de Chordata (Ascidiacea), Echinodermata, Porifera y Platyhelminthes. Sin embargo, no se registraron los Phyla Bryozoa y Cnidaria (Hydrozoa) en Mahahual (**Fig. 9).**

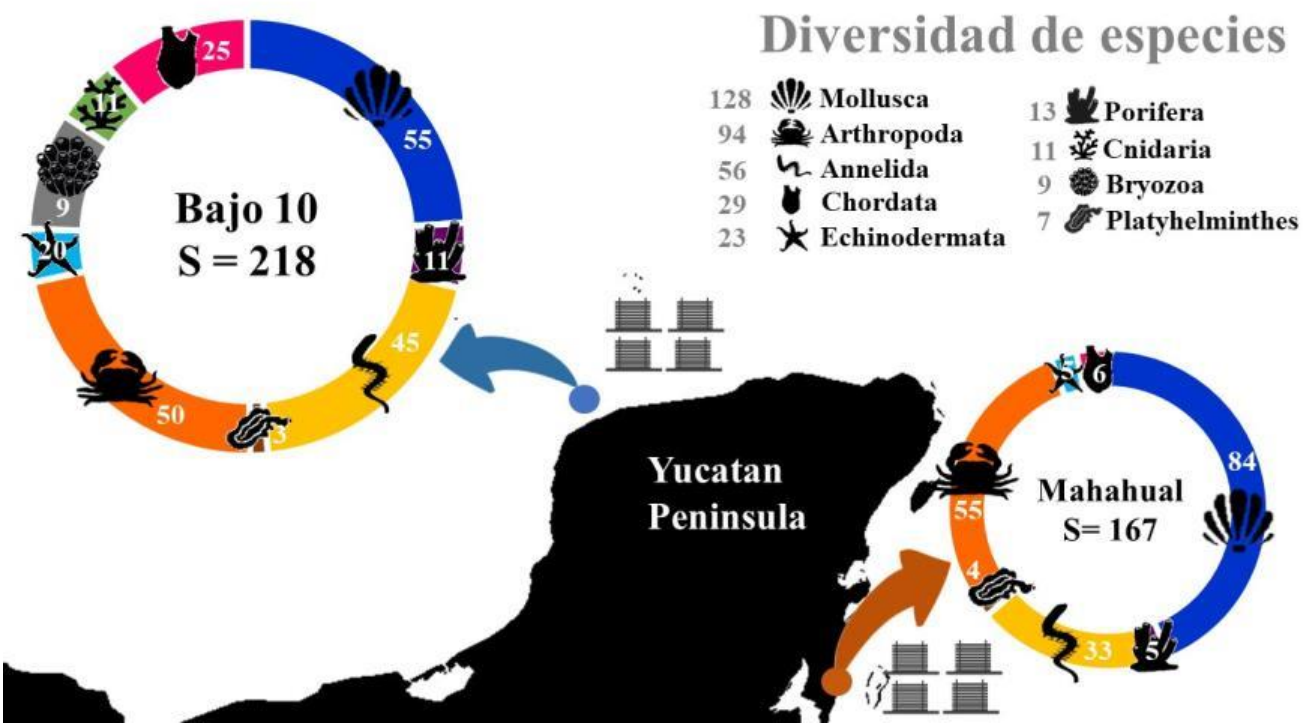


Fig. 9 Morfotipos de especies identificados por Phylum y arrecife de la criptofauna en estructuras autónomas de monitoreo de arrecifal (ARMS) durante un año de reclutamiento en dos arrecies: Arrecife Bajo de 10 (Arrecifes Banco de Campeche y Yucatán, golfo de México) y Arrecife Mahahual (Sistema Arrecifal Mesoamericano, mar Caribe).

Se identificaron un total de 13 nuevos registros de especies: 11 para los Arrecifes Bajos de Campeche y Yucatán (golfo de México) y cuatro para el Sistema Arrecifal Mesoamericano (mar Caribe), un nuevo registro de género (*Geminella*: Hydrozoa), una especie exótica: *Syllis bella* (Polychaeta: Annelida) (**Tabla *6***) y seis posibles nuevas especies: *Leucothoe* sp.(Arthropoda: Amphipoda), *Plesiocleidochasma* sp (Bryozoa), *Botrylloides* sp. 1, *Botrylloides* sp. 2, *Botrylloides* sp. 3, *Botryllus* sp. 1 (Chordata: Ascidiacea). El listado taxonómico se encuentra disponible en Palomino Alvarez et al. 2021[44], así como el conjunto de datos en formato DarwinCore en el Caribbean OBIS Node[41].

Tabla 6 Listado de nuevos registros de especies de fauna críptica registrada en estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) durante un año de reclutamiento en Arrecife Bajo de 10 y Arrecife Mahahual de la Península de Yucatán. GMx: Golfo de México y mC: mar Caribe.

	GMx	mC		Distribución documentada
Annelida				
***Treptopale rudolphi* Perkins, 1985**	**X**		**Polychaeta**	**Condado Dade, Bahia Bizcaina, Miami. U. S.**[43]**, mar Caribe** [44]
***Rullierinereis cf. bahamensis* (Hartmann-Schröder, 1958)**	**X**		**Polychaeta**	**Bimini Islands, Bahamas**[44]**, golfo de Cariaco, Venezuela**[45]
***Pseudobranchiomma perkinsi* Knight-Jones & Giangrande, 2003**	**X**		**Polychaeta**	**Indian River, Florida U. S.** [46]
***Syllis bella* (Chamberlin, 1919)**	**X**	**X**	**Polychaeta**	**Laguna Beach, California U. S.** [44]**, mar Mediterraneo**[47]**, reportada como invasora** [48,49]
Arthropoda (Chelicerata)				
***Ammothella spinifera* Cole, 1904**	**X**		**Chelicerata**	**Oceáno Pacífico**[50] **Anta Marta y Cabo Arrecifes. Colombia, mar Caribe**[51]**, Morro Sao Paolo, Brasil**[52]
***Aruga holmesi* J.L. Barnard, 1955**		**X**	**Amphipoda**	**golfo de México**[53]**, costa norte de Yucatán**[54,55]
***Chevalia caetes* Souza-Filho, Souza & Valério-Berardo, 2010**	**X**	**X**	**Amphipoda**	**Penarnbuco, Brasil**[56]
***Clessidra tinkerensis*(Kunkel, 1910)**		**X**	**Amphipoda**	**Bermuda**[57]**, Bermuda, Oeste de Florida U. S.**[58]
Bryozoa				
***Parasmittina bimucronata* (Hincks, 1884)**	**X**			**Burma, Myanmar**[59]
Cnidaria				

***Plumularia obliqua* (Johnston, 1847)**	**X**	**Hydrozoa**	**Villefranche-sur-Mer, Francia**[60] **, Atlántico Noroeste**[61]
***Geminella ceramensis* (Billard, 1925)**	**X**	**Hydrozoa**	**Philippines, Kei, islands, Indonesia**[62] **and New Caledonia**[63]**, Siboga** [64]**, Western Central Pacific**[65]
Platyhelminthes			
***Cycloporus variegatus* Kato, 1934**	**X**	**Platyhelminthes**	**Australia**[66]
***Pericelis cata* Marcus & Marcus, 1968**	**X**	**Platyhelminthes**	**Curacao, Venezuela**[67]**, Colombia**[68]

Distinción taxonómica

La distinción taxonómica promedio obtenida para Annelida (Arrecife Bajo de 10: S= 29, Δ+= 85.22, p= 22%; Arrecife Mahahual: S= 18, Δ+= 86.27, p= 97.3%) y Mollusca (Arrecife Bajo de 10: S= 35, Δ+= 84.3, p= 52%; Arrecife Mahahual: S= 50 , Δ+= 86.35, p= 89.9%) se encuentran dentro de la distribución de frecuencias esperadas en ambos arrecifes. Sin embargo, el Phylum Arthropoda en Arrecife Bajo de 10 no pertenece a la distribución de frecuencias esperadas y la media de la distinción taxonómica se encuentra por encima del promedio estimado por frecuencias esperadas (S= 42, Δ+= 70.81, p= 0.2%) al igual que el Phylum Echinodermata en Arrecife Mahahual (S= 5, Δ+= 51.66, p= 1.20%) donde se establece por debajo de lo esperado (**Fig. 10**).

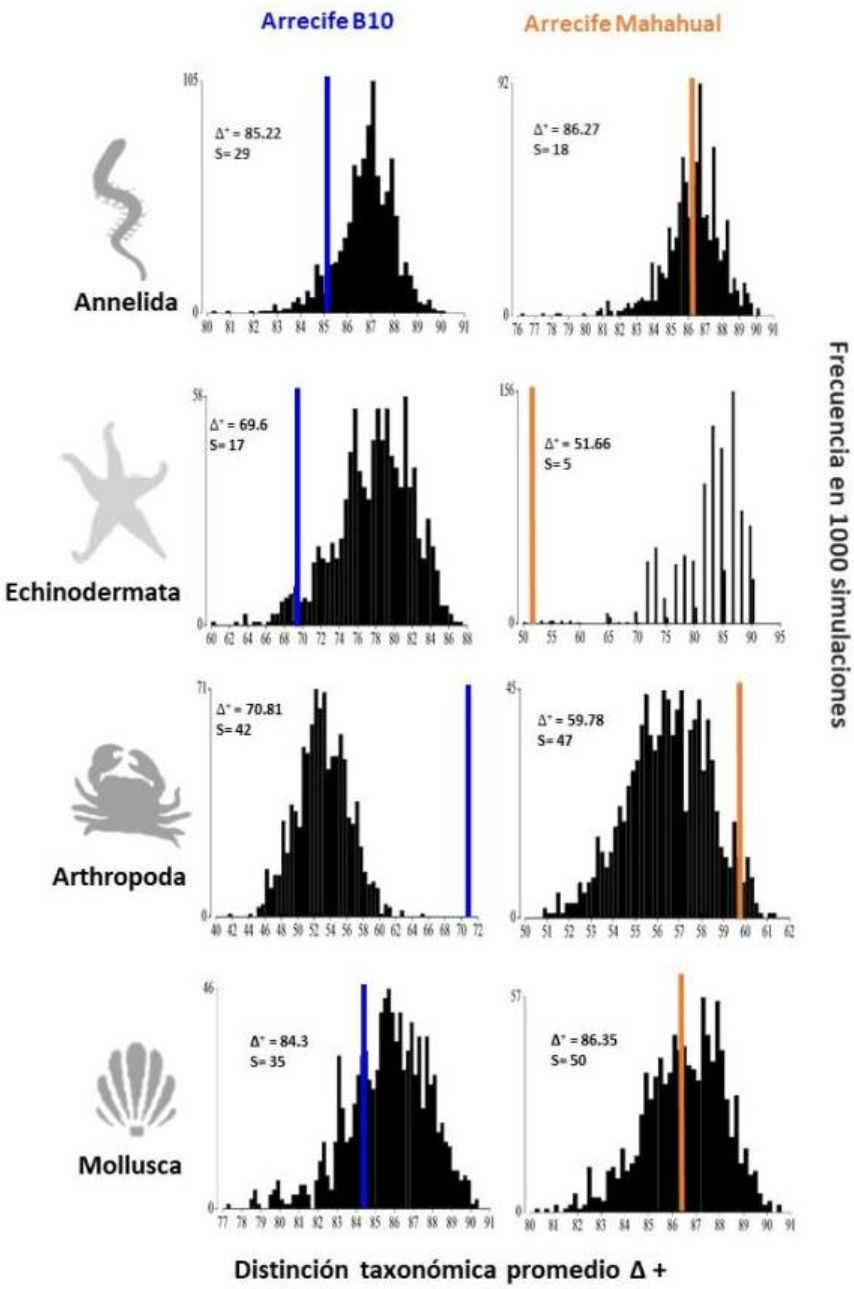


Fig. 10 Histograma de distinción taxonómica (Δ +) en Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS). Valores obtenidos de 1000 simulaciones aleatorias del subconjunto del número de registros de especies para cada Phylum por región: golfo de México y mar Caribe de la Península de Yucatán

Abundancia biota sésil

Los organismos sésiles correspondieron a seis Phyla: Chordata (Ascidias), Porifera, Bryozoa, Cnidaria (Hidrozoa), Annelida (Polychaeta) y Chlorophyta. Los Phyla Chlorophyta, Chordata y Bryozoa fueron los dominantes en el arrecife Bajo de 10 con aproximadamente el 80% de cobertura en las placas. Similarmente, Chlorophyta y Chordata fueron dominantes en las placas de Arrecife Mahahual; no obstante, los Phyla Bryozoa e Hydrozoa se encontraron ausentes en Arrecife Mahahual, y el Phylum Annelida fue más abundante en arrecife Mahahual (**Fig. 11**). Existe evidencia estadísticamente significativa para rechazar la hipótesis nula de que las condiciones ecológicas locales no afectan la colonización de especies en ARMS, y que, a la vez, esta colonización difiere entre arrecifes (ANOSIM de dos vías anidado, R: 0.927 nivel de significancia: 2.9%). Se detectó que las diferencias en la colonización se deben a los Phyla Bryozoa, Chordata y Chlorophyta contribuyendo en más del 75% de estas diferencias entre cada arrecife (47.5% media de similitud de Bray Curtis).

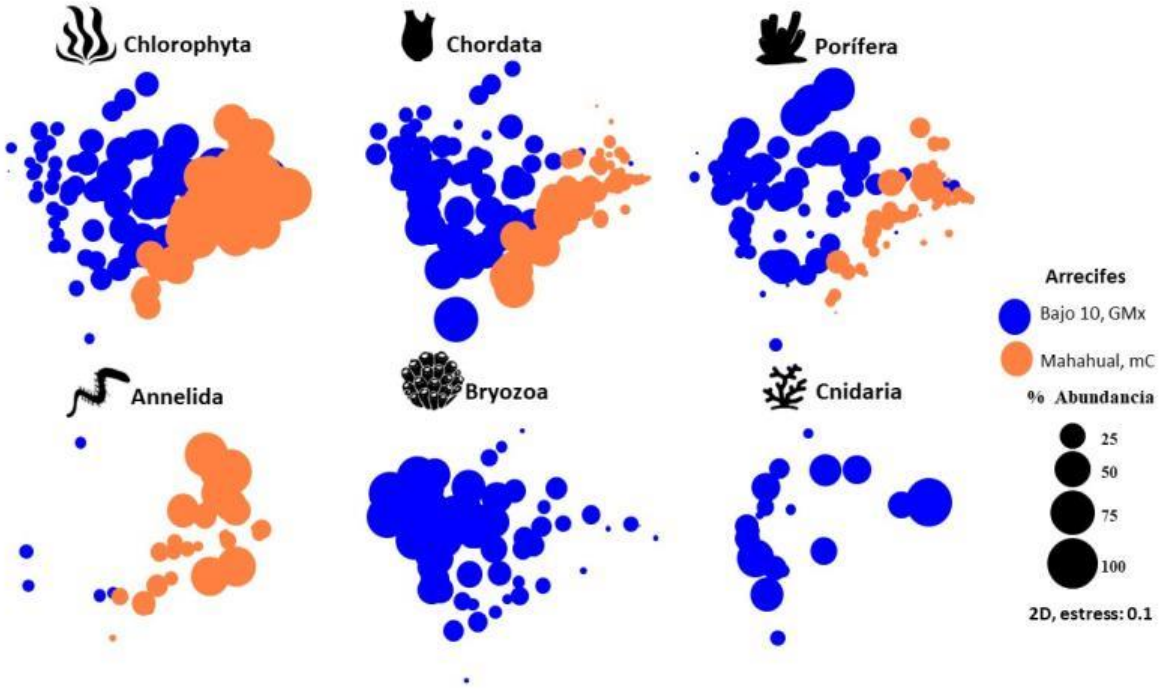


Fig. 11 Patrones de similitud Bray–Curtis por Phylum entre cada lado de las placas de ARMS en ambos arrecifes, considerando la abundancia relativa (cobertura) representados en una ordenación de escala multidimensional no métrica (nMDS). El tamaño de cada símbolo representa la abundancia relativa de los Phyla.

Discusión

El uso de ARMS permitió contribuir significativamente al conocimiento de la diversidad críptica de dos arrecifes de la península de Yucatán. Con apenas ocho ARMS se registraron simultáneamente 370 morfotipos de especies, correspondientes a nueve Phyla. Esta cifra representa el 16% de las especies registradas por Phyla en el Sistema de Información de Biodiversidad Oceánica[37] en el mar Caribe y Golfo de México. No obstante, la idoneidad de las ARMS para representar la diversidad de la región no fue consistente para todos los Phyla. Contrariamente a las predicciones respecto a la naturaleza del material (PVC), las ARMS albergaron principalmente especies nativas. Se puede asumir que la colonización de especies en la ARMS dependió principalmente de los procesos ecológicos locales por encima de la naturaleza artificial y lisa de la superficie de las ARMS.

Se ha invertido un esfuerzo considerable en comparar la precisión y la concordancia entre los métodos y técnicas aplicadas para conocer la fauna de arrecifes [11]. No obstante el uso de distintos métodos para caracterizar la diversidad de especies puede conducir a desafíos analíticos para examinar estas comunidades al no estar estandarizados [71], sesgando la comprensión del vínculo que tienen con los procesos ecológicos[72] y dificultando las comparaciones espacio-temporales. El uso de ARMS como un método estandarizado permite realizar comparaciones de la riqueza de especies entre arrecifes de regiones ambientalmente diferentes. Por ejemplo, en Veracruz (también en el golfo de México), García (2021) detectó alrededor de 100 morfotipos de especies pertenecientes a seis Phyla (Mollusca, Porifera, Annelida, Arthropoda y Echinodermata)[73] utilizando siete ARMS.

Una comparación preliminar permitió identificar que los taxones registrados en los arrecifes Bajo de 10 y Mahahual difieren en un 95% de los taxones registrados en Veracruz, pero también que la riqueza registrada en este estudio fue sustancialmente mayor que la registrada por García (2021): solo tres especies fueron compartidas entre los arrecifes: un artrópodo (*Mithraculus forceps*) y dos moluscos (*Arca imbricata* y *Columbella mercatoria*). Tales diferencias pueden ser directamente atribuidas a los procesos ecológicos locales, y no a metodologías de muestreo, lo que favorece las propuestas de hipótesis ecológicas para entender la diversidad de organismos crípticos arrecifales entre estas regiones.

En términos generales, se identificó que las especies de los Phyla Annelida y Mollusca capturadas por las ARMS fueron taxonómicamente representativas del listado regional conocido para ambos arrecifes. Este resultado permite sugerir que el uso de ARMS puede ser provechoso para detectar la diversidad de estos Phyla en arrecifes. Lo mismo se puede inferir para los artrópodos; que, a pesar de presentar mayor distinción taxonómica que la esperada para la riqueza registrada, fue uno de los Phyla con mayor número de especies en las ARMS. Aunque estadísticamente Δ + de artrópodos superó el 2.5% de los valores máximos esperados bajo la hipótesis nula cierta, tal valor sigue indicando que todas las ramas taxonómicas de este Phylum para la región fueron capturadas por los ARMS. Sin embargo, las especies del Phylum Echinodermata

recolectadas con ARMS en arrecife Mahahual no fueron representativas del listado regional. Esto es un indicador de que este método no es suficiente y debe ser complementado por otro tipo de técnica de muestreo para registrar la diversidad de equinodermos de hábitos crípticos[74].

La aplicación de taxonomía convencional para estas ARMS requirió de un extenso trabajo colaborativo que evidenció la necesidad de la formación de nuevos especialistas en grupos muy diversos como crustáceos, moluscos, briozoos, ascidias y esponjas. Este estudio colaborativo permitió registrar por primera vez para el Golfo de México nueve especies de las que se tenían registros únicamente en regiones subyacentes como en el mar Caribe o el Atlántico Norte. Estas especies son tres poliquetos (*T. rudolphi* Perkins, 1985, *R*. cf.*bahamensis* (Hartmann-Schröder, 1958), *P. perkinsi* Knight-Jones & Giangrande, 2003), un picnogónido (*A. spinifera* Cole, 1904), un briozoo (*P. bimucronata* (Hincks, 1884)), dos hidrozoos (*P. obliqua* (Johnston, 1847) y *G. ceramensis* (Billard, 1925)) y dos platyhelminthes (*C. variegatus* Kato, 1934 y *P. cata* Marcus & Marcus, 1968). Para la región del Caribe se registraron dos especies de anfípodos únicamente reportadas para el Golfo de México (*A. holmesi* J.L. Barnard, 1955 y *C. tinkerensis*(Kunkel, 1910)). Además, se registraron por primera vez dos especies para ambas regiones: *C. caetes* Souza-Filho, Souza & Valé-rio-Berardo, 2010 (Brasil) y *S. bella* (Chamberlin, 1919); esta última ha sido originalmente reportada para el Pacífico[75] y ha sido identificada como especie invasora del Mar Mediterráneo[50,51]. Pero, sobre todo, permitió identificar a una resolución final del 91% de las morfoespecies registradas (67 % a nivel de especie, 24 % a nivel de Género). Al igual que con técnicas moleculares[15,17,76–78], los grupos más diversos registrados usando taxonomía convencional fueron Arthropoda y Mollusca[15,76,77]. Desafortunadamente, la posibilidad de contar con un equipo de taxónomos tan diverso como el orquestado para este estudio es baja. Por lo tanto, si se reconoce que la escasez de taxónomos es crítica para abordar la actual crisis de biodiversidad[79], y que la tecnología molecular aún es imprecisa para organismos crípticos en arrecifes[2,17], se necesita capacitar a más personas en estas ramas, lo que contribuirá simultáneamente a completar las bases de datos moleculares.

Además de las diferencias espaciales en diversidad de especies detectadas con las ARMS, también se logró detectar diferencias en la abundancia. Ambos resultados permiten inferir que la naturaleza artificial de las ARMS no favorece la colonización de especies no nativas, típicas del fouling marino, por encima de las especies locales. También permiten inferir que las ARMS son un instrumento útil para detectar cambios en la estructura de las comunidades sésiles. Por ejemplo, en este estudio se detectaron altas coberturas de macroalgas en ambos arrecifes, pero sustancialmente más altas en Mahahual. Este fenómeno es congruente con lo que se ha observado en las últimas décadas en los arrecifes coralinos del Caribe occidental[80] debido a los cambios en las condiciones ecológicas y disminución de herbívoros[81]. Utilizar estas estructuras aumenta la eficiencia para detectar y comparar cambios en la biota críptica de los arrecifes. Su implementación a largo plazo como método de monitoreo complementario a otros ya existentes (e.g. AGRRA) permitirá incrementar la comprensión de la dinámica, conservación y deterioro de la biodiversidad de los arrecifes.

Conclusiones

Este estudio representa el primer esfuerzo para describir la fauna críptica de la península de Yucatán mediante estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) utilizando taxonomía convencional. Las ARMS mostraron gran capacidad para el registro de la diversidad de organismos crípticos de dos arrecifes de coral de la Península de Yucatán. También se demostró que promueven la colonización de especies locales y que la técnica es capaz de evidenciar cambios en la estructura de las comunidades sésiles. Sin embargo, se sugiere que no son adecuadas para la detección de la diversidad del ensamblaje de equinodermos. Al mismo tiempo, mediante el uso de las ARMS se logró realizar comparaciones geográficas preliminares de la diversidad de especies con otros estudios sin necesidad de considerar las diferencias en los métodos como fuente de confusión. Finalmente, se necesita formar especialistas en taxonomía de grupos tan diversos como artrópodos, moluscos, ascidias briozoos, anélidos y esponjas, así como optimizar e integrar inventarios locales de grupos como ascidias, briozoos, hidrozoos, platelmintos y esponjas.

Literatura citada

1. Ginsburg RN. Geological and biological roles of cavities in coral reefs. In: J. D, editor. Perspectives on Coral Reefs. Australian. Townsville; 1983. p. 148–53.
2. Pearman JK, Leray M, Villalobos R, Machida RJ, Berumen ML, Knowlton N, et al. Cross-shelf investigation of coral reef cryptic benthic organisms reveals diversity patterns of the hidden majority. Sci Rep. 2018;
3. Jackson JBC, Winston JE. Ecology of cryptic coral reef communities. I. Distribution and abundance of major groups of encrusting organisms. J Exp Mar Bio Ecol. 1982;57(2–3).
4. Pearman JK, Anlauf H, Irigoien X, Carvalho S. Please mind the gap - Visual census and cryptic biodiversity assessment at central Red Sea coral reefs. Mar Environ Res [Internet]. 2016 Jul 1 [cited 2020 Nov 6];118:20–30. Available from: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0141113616300617
5. Dennis C, Aldhous P. A tradegy with many players. Nature. 2004;430:396–8.
6. Reaka ML. Adult-juvenile interactions in benthic reef crustaceans. Bull Mar Sci. 1987;41(2):108-134 (27).
7. Coen LD. Herbivory by Caribbean majid crabs: feeding ecology and plant susceptibility. J Exp Mar Bio Ecol. 1988;122(3):257–76.
8. Rothans TC, Miller AC. A link between biologically imported particulate organic nutrients and the detritus food web in reef communities. Mar Biol. 1991;110:145–50.
9. Fleur van Duyl C, Moodley L, Nieuwland G, van Ijzerloo L, van Soest RWM, Houtekamer M, et al. Coral cavity sponges depend on reef-derived food resources: Stable isotope and fatty acid constraints. Mar Biol [Internet]. 2011;158:653–1666. Available from: DOI 10.1007/s00227-011-1681-z
10. Plaisance L, Brainard R, Julian Caley M, Knowlton N. Using DNA barcoding and standardized sampling to compare geographic and habitat differentiation of crustaceans: A Hawaiian Islands example. Diversity. 2011;
11. Costello MJ, Basher Z, McLeod L, Asaad I, Claus S, Vandepitte L, et al. Methods for the Study of Marine Biodiversity. In: The GEO Handbook on Biodiversity Observation Networks. 2017.
12. Monroy-Velázquez L, Rodríguez-Martínez R, Blanchon P, Alvarez F. The use of artificial substrate units to improve inventories of cryptic crustacean species on Caribbean coral reefs. PeerJ [Internet]. 2020;1–16. Available from: DOI 10.7717/peerj.10389
13. Obst M, Exter K, Allcock AL, Arvanitidis C, Axberg A, Bustamante M, et al. A Marine

Biodiversity Observation Network for Genetic Monitoring of Hard-Bottom Communities (ARMS-MBON). Front Mar Sci [Internet]. 2020;7(572680):1–9. Available from: doi.org/10.3389/fmars.2020.572680

14. Zimmerman TL, Martin JW. Artificial Reef Matrix Structures (Arms): An Inexpensive and Effective Method for Collecting Coral Reef-Associated Invertebrates. Gulf Caribb Res. 2004;16(1):59–64.
15. Leray M, Knowlton N. DNA barcoding and metabarcoding of standardized samples reveal patterns of marine benthic diversity. Proc Natl Acad Sci U S A. 2015 Feb 17;112(7):2076–81.
16. Al-Rshaidat MMD, Snider A, Rosebraugh S, Devine AM, Devine TD, Plaisance L, et al. Deep COI sequencing of standardized benthic samples unveils overlooked diversity of Jordanian coral reefs in the northern Red Sea. Genome. 2016;59(9):724–37.
17. Ransome E, Geller JB, Timmers M, Leray M, Mahardini A, Sembiring A, et al. The importance of standardization for biodiversity comparisons: A case study using autonomous reef monitoring structures (ARMS) and metabarcoding to measure cryptic diversity on Mo'orea coral reefs, French Polynesia. PLoS One. 2017;1–19.
18. Martínez-López O. La taxonomía integral y su importancia para la conservación. Cienc Conserv. 2015;6:54–64.
19. Iriondo JM. Taxonomía y conservación: dos aproximaciones a un mismo dilema. Port Acta Biol. 2000;19:1–7.
20. Anderson MJ, Underwood AJ. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. 2006;0981(94).
21. Guerra-Castro EJ, Cruz-Motta JJ. Ecology of fouling assemblages associated with mangrove's roots: An artificial substrate for manipulative experiments. J Exp Mar Bio Ecol. 2014;457(0):31–40.
22. Glasby TM, Connell SD, Holloway MG, Hewitt CL. Nonindigenous biota on artificial structures: Could habitat creation facilitate biological invasions? Mar Biol. 2007;151:887–95.
23. Menge BA, Foley MM, Pamplin J, Murphy G, Pennington C. Supply-side ecology, barnacle recruitment, and rocky intertidal community dynamics: Do settlement surface and limpet disturbance matter? J Exp Mar Bio Ecol. 2010;392(1–2):160–75.
24. Menge BA, Ashkenas LR, Matson A. Use of artificial holes in studying community development in cryptic marine habitats in a tropical rocky intertidal region.

1983;142:129–42.

25. Warwick RM, Clarke KR. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Mar Ecol Prog Ser. 1995;129:301–5.
26. De la Barreda B, Metcalfe SE, Boyd DS. Precipitation regionalization, anomalies and drought occurrence in the Yucatan Peninsula, Mexico. Int J Climatol. 2020;40(10):4541–55.
27. Santander-Monsalvo J, Espejel I, Ortiz-Lozano L. Distribution, uses, and anthropic pressures on reef ecosystems of Mexico. Ocean Coast Manag. 2018;165(617):39–51.
28. Ardisson PL, May-Kú MA, Herrera-Dorantes MT, Arellano-Guillermo A. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: Consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. Hidrobiologica. 2011;21(3):261–80.
29. Tunnel JW. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium. In: Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium. Guam; 1992. p. 300–5.
30. Tunnell JW, Chávez EA, Withers K, Earle S. Coral reefs of the Southern Gulf of Mexico. Corpus Christi, Texas US: TAUP, editor. Texas A&M Universsity Press; 2007. 155–177 p.
31. Burke L, Reytar K, Spalding M, Perry A. Reefs at Risk Revisited. Vol. 74, Defenders. Washington, D.C.: World Resources Institute; 2011. 126 pp.
32. Palomino-Alvarez LA, Castillo-Cupul RE, Suárez-Mozo NY, Ortigosa D, Paz-Ríos CE, Cervantes-Campero G, et al. Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS). Benthic marine fauna processing manual. 2021 Sep 28 [cited 2021 Sep 28]; Available from: https://zenodo.org/record/5534867
33. Krebs CJ. Estimating Density: Quadrats Counts. In: Ecological Methodology. 2nd ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.; 1999. p. 69.
34. Kohler K, Gill S. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. Comput Geosci. 2006;32(9):1259–69.
35. Warwick RM, Clarke KR. Taxonomic distinctness and environmental assessment. J Appl Ecol. 1998;35:532–43.
36. Warwick RM, Somerfield PJ. All animals are equal , but some animals are more equal than others. J Exp Mar Bio Ecol. 2008;366:184–6.
37. OBIS. Ocean Biodiversity Information System. [Internet]. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. 2021. Available from: www.iobis.org.
38. Horton T, Gofas S, Kroh A, Poore GCB, Read G, Rosenberg G, et al. Improving

nomenclatural consistency: A decade of experience in the World Register of Marine Species. Eur J Taxon. 2017;2017(389).

39. Palomino-Alvarez LA, Vital X G, Suárez-Mozo NY, Castillo-Cupul R, Ugalde D, Cervantes-Campero G, et al. Matrix aggregation of species of Phyla Annelida (Polychaeta), Mollusca, Arthropoda (Decapoda, Stomatopoda, Amphipoda, and Chelicerata), and Echinodermata registered of the Caribbean Sea and Gulf of Mexico region by Ocean Biodiversity Information Systems o. 2021 Sep 23 [cited 2021 Sep 28]; Available from: https://zenodo.org/record/5525313

40. Palomino-Alvarez LA, Vital X G, Suárez-Mozo NY, Castillo-Cupul R, Ugalde D, Cervantes-Campero G, et al. Database of Incidence per reef and región of the research "Evaluation of the use of Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) for capturing the biological diversity of two coral reefs in the Yucatán Península, México" 2021 Sep 23 [cited 2021 Sep 28]; Available from: https://zenodo.org/record/5525272

41. Palomino-Alvarez L. A.; Vital X. G.; Suárez-Mozo. N. Y.; Castillo R.; Ugalde D.; Cervantes-Campero. G.; Muciño-Reyes M.; Homá-Canché P.; Hernández Q.; Sotelo R.; García-González M.; Avedaño-Peláez Y. A.; Hernández A.; Paz-Ríos C. E.; Lizaola J. M.; García G. R-HM. M-MR. WMK. RMR. VLM. M-GB. SN. G-CJ. Cryptobiont assemblages's dataset of coral reefs using ARMS in B10 Reef and Mahahual Reef of the Great Caribbean. [Data set] OBIS [Internet]. 2021; Available from: https://doi.org/10.15468/u5wu2v accessed via GBIF.org on 2021-07-14.

42. Clarke KR. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust J Ecol. 1993;18:117–43.

43. Clarke KR, Gorley R, Somerfield P, Warwick R. hange in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation and interpretation. 1st Ed. 14. primEr-E, plymouth, UK.; 2014. 260 p.

44. Palomino-Alvarez LA, Vital X G, Y. S-MN, Castillo-Cupul R, Ugalde D, Cervantes-Campero G, et al. Checklist of cryptbiont assemblages in coral reef of two subregions of the Great Caribbean Sea using ARMS. [Data set] Zenodo. 2021;

45. Perkins TH. Chrysopetalum, Bhawania and two new genera of Chrysopetalidae (Polychaeta), principally from Florida. Proc Biol Soc Washington. 1985;98(4):856–915.

46. Read G, Fauchald K. World Register of Polychaeta Accessed at http://www.marinespecies.org/polychaeta. 2021.

47. Liñero A, Vasquez GR. Nereidae (Polychaeta, Errantia) del Golfo de Cariaco, Venezuela. Bol del Inst Oceanogr Venez Univ Oriente. 1979;18(1–2):3–12.
48. Knight-Jones P, Giangrande A. Two new species of an atypical group of Pseudobranchiomma Jones (Polychaeta: Sabellidae). Hydrobiologia. 2003;496:95–103.
49. Aguado MT, San Martín G. Syllidae (Polychaeta) from Lebanon with two new reports for the Mediterranean Sea. Cah Biol Mar. 2007;48(2):207–24.
50. Katsanevakis S, Bogucarskis K, Gatto F, Vandekerkhove J, Deriu I, Cardoso AC. Building the European Alien Species Information Network (EASIN): A novel approach for the exploration of distributed alien species data. BioInvasions Rec. 2012;1(4):235–45.
51. Zenetos A, Gofas S, Verlaque M, Çinar ME, García Raso JG, Bianchi CN, et al. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. Mediterr Mar Sci. 2010;11(2):381–493.
52. Bamber RN, El Nagar A, Arango CP. Pycnobase: World Pycnogonida Database. Accessed at http://www.marinespecies.org/pycnobase on 2021-09-06. 2021.
53. Bravo MFM, Müller HG, Arango CP, Tigreros P, Melzer RR. Morphology of shallow-water sea spiders from the Colombian Caribbean. Spixiana. 2009;32(1).
54. Prata J, Lucena RA, Lima SFB, Souza JWS, Christoffersen ML. Species richness of Pycnogonida and Echinodermata associated with the reef ecosystems of Morro de São Paulo on Tinharé Island in Northeastern Brazil. Int J Dev Res. 2020;10(4).
55. Felder DL, Camp DK. Gulf of Mexico: Origin, waters, and biota. Vol. 1, Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Texas, U.S.: Texas A&M University Press.; 2009. 1393 p.
56. Paz-Ríos CE, Simões N, Pech D. Species richness and spatial distribution of benthic amphipods (Crustacea: Peracarida) in the Alacranes Reef National Park, Gulf of Mexico. Mar Biodivers. 2019;49(2).
57. Winfield I, Muciño-Reyes M, Cházaro-Olvera S, Ortiz M, Lozano-Aburto M. Benthic amphipods (Crustacea: Peracarida) from Sisal Reef System and coastline, northwest Yucatán Peninsula, Gulf of Mexico. Rev Mex Biodivers [Internet]. 2020 Feb 11 [cited 2020 Nov 6];91(0). Available from: http://revista.ib.unam.mx/index.php/bio/article/view/3071
58. Souza-Filho JF, Souza AMT, Valério-Berardo MT. Six new species of the genus Chevalia Walker, 1904 (Amphipoda, Corophiidea, Chevaliidae) from Brazilian waters, with a key to world species of the genus. Zootaxa. 2010;(2713).

59. Kunkel BW. The Amphipoda of Bermuda. Trans Connect Acad Arts Sci. 1910;16:1–116.
60. Krapp-Schickel T, Vader W. On some maerid genera (crustacea, amphipoda, maeridae) collected by the hourglass cruises (florida). Part 1: Genera anamaera, ceradocus, clessidra gen. nov., jerbarnia, maera, meximaera, with a key to world Ceradocus. J Nat Hist. 2009;43(33–34).
61. Bock P. World List of Bryozoa. In: O Bánki, Y Roskov, L Vandepitte, R E DeWalt, D Remsen, P Schalk, T Orrell, M Keping, J Miller, R Aalbu, R Adlard, E Adriaenssens, C Aedo, E Aescht, N Akkari, M A Alonso-Zarazaga, B Alvarez, F Alvarez, G Anderson, et al, Catalogue [Internet]. 2021. Available from: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=470459
62. Leloup E. Contribution à la connaissance de la faune des chitons de Villefranche-sur-Mer et des environs (France, Méditerranée) [Contribution to the knowledge of the fauna of chitons of Villefranche-sur-Mer and the surroundings (France, Mediterranean)]. Bull du Musée R d'Histoire Nat Belgique - Meded van het K Natuurhistorisch Museum van België. 1934;10(47):1–20.
63. Costello MJ. European register of marine species: A check- list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their iden-tification. Vol. 50, Collection Patrimoines Naturels,. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle; 463 p.
64. Schuchert P. Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the Danish expedition to the Kei Islands. Steenstrupia. 2003;27(2):137–256.
65. Galea HR, Schuchert P. Some thecate hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from off new caledonia collected during KANACONO and KANADEEP expeditions of the french tropical deep-sea benthos program. Eur J Taxon. 2019;2019(562).
66. Billard A. Note sur quelques espèces la plupart nouvelles de Synthécides et de Sertularides du Siboga. Bull Soc zool Fr. 1925;49:646–52.
67. van der Land J. UNESCO-IOC Register of Marine Organisms (URMO) [Internet]. 2008. Available from: http://www.marinespecies.org/urmo/
68. Newman LJ, Cannon LRG. The genus Cycloporus (Platyhelminthes: Polycladida) from Australasian waters. Raffles Bull Zool. 2002;50(2):287–99.
69. Du Bois-Reymond M e. Polycladida from Curaçao and faunistically related regions. Stud Fauna Curaçao other Caribb Islands. 1968;26(1):1–133.
70. Quiroga SY. Systematics and Taxonomy of Polyclad Flatworms with a special emphasis on the morphology of the nervous system. Doctoral Dissertation, University of New

Hampshire; 2008.

71. Ransome E, Geller JB, Timmers M, Leray M, Mahardini A, Sembiring A, et al. The importance of standardization for biodiversity comparisons: A case study using autonomous reef monitoring structures (ARMS) and metabarcoding to measure cryptic diversity on Mo'orea coral reefs, French Polynesia. Chen CA, editor. PLoS One [Internet]. 2017 Apr 1 [cited 2020 Nov 6];12(4):e0175066. Available from: https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0175066
72. Orme DL. betapart : an R package for the study of beta diversity. 2012;808–12.
73. García BA. El uso de ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures) como herramienta para el estudio del reclutamiento en invertebrados crípticos en La Perla del Golfo, Veracruz. Universidad Nacional Autónoma de México; 2021.
74. González-Gándara C, Solís-Marín FA, de la Cruz-Francisco V, Granados-Barba A, Salas-Pérez J de J, Argüelles-Jiménez J, et al. Riqueza y distribución de equinodermos en los arrecifes del norte y sur de Veracruz, México. Rev Biol Trop. 2015;63(Suppl. 2):183–93.
75. Chamberlin R V. New polychaetous annelids from Laguna Beach, California. J Entomol Zool Pomona Coll. 1919;11(1):1–23.
76. Pearman JK, Chust G, Aylagas E, Villarino E, Watson JR, Chenuil A, et al. Pan-regional marine benthic cryptobiome biodiversity patterns revealed by metabarcoding Autonomous Reef Monitoring Structures. Mol Ecol [Internet]. 2020 Nov 15 [cited 2020 Nov 6];mec.15692. Available from: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/mec.15692
77. Plaisance L, Knowlton N, Paulay G, Meyer C. Reef-associated crustacean fauna: Biodiversity estimates using semi-quantitative sampling and DNA barcoding. Coral Reefs. 2009;28(4):977–86.
78. Plaisance L, Caley MJ, Brainard RE, Knowlton N. The diversity of coral reefs: What are we missing? PLoS One. 2011;6(10):e25026.
79. Engel MS, Ceríaco LMP, Daniel GM, Dellapé PM, Löbl I, Marinov M, et al. The taxonomic impediment: a shortage of taxonomists, not the lack of technical approaches. Zool J Linn Soc [Internet]. 2021 Oct 1;193(2):381–7. Available from: https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab072
80. Ostrander GK, Armstrong KM, Knobbe ET, Gerace D, Scully EP. Rapid transition in the structure of a coral reef community: The effects of coral bleaching and physical disturbance. Proc Natl Acad Sci U S A. 2000;

81. Rogers CS, Miller J. Permanent “phase shifts” or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgin Islands. Mar Ecol Prog Ser. 2006

CAPÍTULO III DESCRIPCIÓN DE NUEVAS ESPECIES DE *BOTRYLLOIDES*, *BOTRYLLUS* Y *SYMPLEGMA* (ASCIDIACEA: STYELIDAE) EN ARRECIFES DE CORAL DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO Y MAR CARIBE MEXICANO

Introducción

El género Stolidobranchia es el segundo orden más diverso en la Clase Ascidiacea[1], con 1206 especies (Aplousobranchia: ~1500 especies y Phlebobranchia: ~336 especies). Además, cuenta con alta plasticidad morfológica y complejidad entre sus especies. La familia Styelidae es particularmente interesante ya que contiene más de 500 especies descritas con formas de crecimiento tanto solitarias como coloniales[2,3]. Las formas coloniales, difieren significativamente en apariencia debido a las diferencias en la organización de los zooides; si los zooides están incrustados o no en una túnica común y las características de la túnica. Tres tipos diferentes de gemación (vascular, peribranquial y vascular) también contribuyen a la diversidad dentro de estas especies coloniales[4]. En este capítulo nos enfocaremos en tres géneros de Styelidos coloniales: *Botrylloides, Botryllus* y *Symplegma*. En este grupo se encuentran varias especies que se reconocen con frecuencia como las principales especies incrustantes[5–7] con altas tasas de abundancia y crecimiento[8]; y están ampliamente distribuidas en aguas templadas, tropicales y subtropicales[9,10].

De estos tres géneros, *Botrylloides* y *Botryllus* tienen colonias complejas con muchas características como la maduración de la larva y la maduración de las gónadas, a las que solo se accede mediante el cultivo de las colonias[10]. Estos factores dificultan la descripción y discriminación de las especies, lo que lleva frecuentemente a identificaciones erróneas[11,12]. Esto, aunque son organismos modelo importantes para el alorreconocimiento, la regeneración, el desarrollo y los estudios genómicos. Por otro lado, el género *Symplegma* se encuentra en una posición intermedia entre las colonias de botryllinidos altamente integradas y el resto de los styelidos que generalmente están menos integrados[13]. Las especies de *Symplegma* tienen un extenso polimorfismo de color y zooides que nunca están dispuestos en sistemas[3]. También existen problemas

taxonómicos en este género, especialmente en lo que respecta a especies de incrustaciones generalizadas con morfologías de color y características morfológicas variables. En este sentido, siempre que sea posible, el uso de características moleculares y morfológicas, características biológicas y rasgos ecológicos son esenciales en conjunto para la identificación de especies[14,15].

Objetivos

General

Describir especies de género *Botryllus*, *Botrylloides* y *Symplegma* que habitan en los arrecifes de coral del sur del Golfo de México y el Mar Caribe mexicano mediante un enfoque morfológico y molecular integrado.

Particulares

1. Analizar morfológicamente las características externas de las colonias de los tres géneros (*Botrylloides, Botryllus* y *Symplegma*), así como determinarlos caracteres internos de los zooides y las larvas
2. Analizar las secuencias moleculares de cada colonia a través de la extracción y amplificación de ADN.
3. Construir un árbol filogenético para conocer el contexto evolutivo de los clados en los tres géneros.
4. Construir claves taxonómicas tabulares para la identificación de las especies *Botrylloides, Botryllus* y *Symplegma* del Atlántico.

Recolecta de muestras

Se recolectaron un total de 71 especímenes en arrecifes de coral (sustratos naturales y artificiales) en el sur del Golfo de México y el Mar Caribe mexicano entre 2015 y 2020 (**Fig. *12***, **Tabla *7***) bajo los permisos de recolección NPPF / DGOPA-295/17 y N. PPF / DGOPA-079/19, expedidos por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) del Estado de México. Las muestras se recolectaron con equipo de BUCEO, entre 1 y 17 m de profundidad, tomando todo el sustrato (conchas, corales muertos, etc.) o retirando el animal del sustrato con un raspador. Parte de las muestras se recolectaron de ARMS (Estructuras Autónomas de Monitoreo de Arrecifal). Se tomaron fotografías de colonias vivas siempre que fuese posible, ya sea en el campo o en el laboratorio. Todas las colonias se dividieron en dos secciones, una sección se conservó en etanol absoluto para identificación molecular (J. T. Baker, 9000-02), y una sección se relajó con mentol y se conservó en formalina al 4% para identificación morfológica (**Fig. *13***).

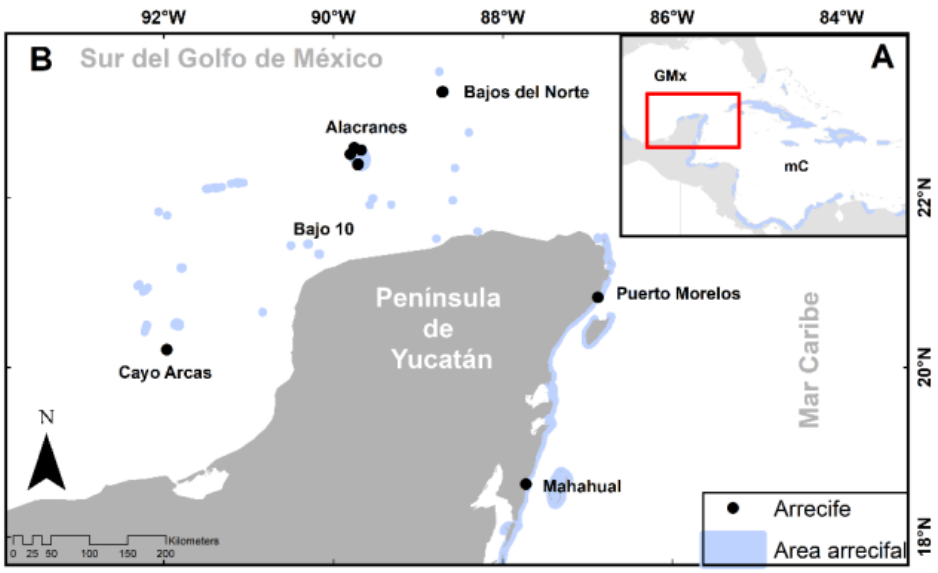


Fig. 12 Arrecifes muestreados para la obtención de muestras de especímenes de género *Botrylloides, Botryllus* y *Symplegma* en arrecifes de coral del Sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano.

Tabla 7 Sitios de recolección de muestras de especímenes de género Botrylloides, Botryllus y Symplegma en arrecifes de coral del Sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano.

Arrecifes	Coordenadas
Alacranes	
ALA01	22°23'7.73''N, 89°42'34.7''W
ALA02	22°23'45.3''N, 89°42'20''W
ALA04	22°30'41.2''N, 89°47'51.3''W
ALA05	22°35'13.8''N, 89°45'9.1''W
ALA07	22°33'33.3''N, 89°40'22.5''W
Bajos del Norte	
BN01	23°14'50.1''N, 88°42'31.3''W
BN02	23°14'31.7''N, 88°42'53.2''W
BN03	23°14'49.5''N, 88°42'29.6''W
BN04	23°14'49.5''N, 88°42'29.6''W
Cayo Arcas	
Pr	20°12'17.17''N, 91°57'48.06''W
T-II	20°12'58.1''N, 91°57'58.8''W
Puerto Morelos	
ARMSE	20°34'43.248''N, 86°29'17.268''W
PM01	20°49'32.7''N, 86°52'35.3''W
Bajo 10	
ARMS	21°20'53.82''N, 90°8'45.48''W
PIL	21°20'48.9''N, 90°8'51.4''W
Mahahual	
MPIL	21°20'48.9''N, 90°8'51.4''W

Análisis morfológico

El análisis morfológico consistió en la observación externa de la colonia y el estudio de los caracteres internos de los zooides y larvas, bajo un microscopio estereoscópico siguiendo el método estándar propuesto por Monniot y Monniot (1972)[16]. La determinación de la familia y el género siguió la clave tabular de Rocha et al.[17] para especies del Atlántico. Algunas láminas permanentes con inclusión de zooides se prepararon con resina Durcuplan ® y se documentaron en fotografías de estructuras específicas. Tanto los especímenes y portaobjetos permanentes se depositaron en la" Colección de Ascidias del Golfo de México (CAGoM)", que forma parte de la colección de Invertebrados Marinos del Golfo de México, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mérida, Yucatán.

Identificación molecular

Se realizó la secuenciación del gen citocromo oxidasa mitocondrial I (mtCOI) para fines de codificación de barras moleculares. El ADN se extrajo usando el kit de tejido Nucleospin (Macherey Nagel). La amplificación por PCR se realizó usando ADN Polimerasa OneTaq (New England Biolabs) o ADN Polimerasa de Alta Fidelidad Phusion (New England Biolabs) con diferentes concentraciones de elementos (**Tabla *8***).

Tabla 8 Concentraciones por muestra utilizadas para las reacciones de amplificación de ADN por PCR (New England Biolabs)

OneTaq	Alta Fidelidad Phusion
• 20 µl de reacción total de volumen con 18 µl de H20	• 20 µl de reacción total de volumen con 18 µl de H20
• 2 mM de MgCl2	• 4 µl de buffer HF
• 0,2 mM de dNTPs	• 0,2 mM de dNTPs
• 2 l de 10X tampón	• 0.6 µl de 100% de DMSO
• 0.2 mM de cada cebador	• 0,2 U de Phusion
• 0.16 U de OneTaq	• 2 µl de la plantilla
• 2 µl de la plantilla	

Cada muestra de ADN se amplificó con uno de los siguientes pares de indicadores de PCR: Turn_forward / Turn_reverse 2[18], LCO1490/HCO2198 (Folmer)[19], dinF/Nux1R[20], y/o cat1F/ux1R[12,21]**.** cat1F/ux1R son indicadores anidados en los productos de PCR obtenidos con dinF/Nux1R, por lo que se usó se usó una dilución 1:100 de productos dinF/Nux1R como moldes para cat1F/ux1R[12]**.** Los indicadores Turn_forward / Turn_reverse 2 solo se usaron con extracciones de ADN con polimerasa OneTaq, los indicadores Folmer, dinF/Nux1R 24 y cat1F/ux1R solo se usaron con polimerasa Phusion (**Tabla *9***).

Tabla 9 Protocolo para la obtención de productos para PCR de muestras de ADN mediante diferentes indicadores.

Turn_forward / Turn_reverse	**LCO1490/HCO2198 (Folmer)**	**dinF/Nux1R y cat1F/ux1R**
1. 94°C por 1 min	**1.** 98°C por 30 s	**1.** 98°C por 30 s
2. 60x (94°C por 10 s, 50°C por 30 s, 72°C por 50 s)	**2.** 35x (98°C por 10 s, 48°C por 30 s, 72°C por 30 s)	**2.** 35x (98°C por 10 s, 46°C por 30 s, 72°C por 30 s)
3. 72°C por 10 min	**3.** 72°C por 5 min	**3.** 72°C por 5 min

Los productos de PCR se incubaron con 1µl de Exonucleasa I y Fosfatasa Antártica (ambos New England Biolabs) a 37°C durante 1 hora, seguido de 90°C durante 10 min. Los productos de PCR se secuenciaron con Sanger en ambas direcciones en Eurofins Genomics (Louisville, KY) usando protocolos estándar de la industria. Las secuencias tanto directas como inversas se editaron y se combinaron en una secuencia consenso usando el Alineador de CodonCode (Codon Code Corporation). Las secuencias consenso están disponibles en Genbank (los Números de acceso se enumeran en la **Tabla *10***).

Tabla 10 Resultados de los Análisis de Delimitación de Especies. Todas las asignaciones se apoyaron en tres análisis (ASAP, bPTP-ML y bPTP-Bayesiano), excepto para CAGoM-2211 y 2456. ▯ CAGoM-2211 se agrupa con el Clado 2 usando ASAP, pero se clasifica como una especie separada por bPTP-ML y bPTP-Bayesiano • CAGoM-2456 se colocó en el Clado 5 usando bPTP-ML y bPTP-Bayesiano, pero se asignó como una especie separada por ASAP. Los números de muestra se refieren al número de catálogo de la colección: "Colección de Ascidias del Golfo de México (CAGoM"" a la que pertenece cada muestra.

		Muestras
Especies	***Botryllus bonanzus sp. nov.***	2339 2521
	Botryllus camur sp. nov.	2207 2257 2266
	***Botryllus humilis* Monniot, 1988**	2071 2076 2081 2082 2083 2086 2089 2102 2103 2105 2109 2111 2114 2118 2119 2120 2126 2170 2385 2398 2405 2407 2413 2414 2422 2427 2564 2456•
	***Botryllus hartensis* sp. nov.**	4 2084 2085 2087 2093 2579 2695
	***Botryllus lambertorum* sp. nov**	2077 2092 2336 2372 2391 2420 2583
	***Botryllus unamensis* sp. nov.**	2272 2280 367 376 951 980
	***Botryllus tunnelli* sp. nov.**	1191 2211■ 2298 2392 2396 2421 2470 2574 2654 2586
	***Botrylloides alacranensis* sp. nov.**	2227 2261 2270
	***Botrylloides catalitinae* sp. nov**	393 394 911 955 1150 2434 ARC06 1522 2212 2234 2254 2337b 2397 7
	***Botrylloides niger* Herdman, 1886**	372
	***Botryllus nortensis* sp. nov.**	2283
	***Symplegma papillata* sp. nov.**	2271
	***Symplegma sisalensis* sp. nov**	2094 2099 2133 2382 2404
	***Symplegma* sp.**	2104

Construcción del árbol filogenético

Las secuencias obtenidas se alinearon mediante MUSCLE, alineadores de código de barras (Codon Code Corporation). Para la delimitación de especies se obtuvo una alineación de 519 pb; la longitud estaba restringida por las secuencias obtenidas con los indicadores Tun_forward/Tun_reverse 2 o LCO1490/HCO2198. Las 97 secuencias en el alineamiento incluían 89 secuencias de Botryllinidos, y tres secuencias de clados de grupos externos: *Symplegma* sp. 1, *Symplegma* sp. 2 y *Symplegma* sp.3 del sur del Golfo de México y el Mar Caribe Mexicano. Las secuencias de *Symplegma* se recortaron

de secuencias más largas previamente enviadas a GenBank por MLN: MW285134 (*Symplegma* sp. 1), MW872306 (*Symplegma* sp. 2), y MW285136 (*Symplegma* sp. 3). El mejor modelo de sustitución de nucleótidos se identificó en MEGA X[22] como GTR+G+I usando la selección de modelos AIC, que se utilizó en todas las reconstrucciones filogenéticas. Posteriormente se construyó un árbol de máxima verosimilitud usando RAxML HPC BlackBox[23] en CIPRES (Cyberinfrastructure for Phylogenic Research) Science Gateway v. 3.3[24] donde los nodos con menos del 75% de compatibilidad con bootstrap se colapsaron. Se obtuvo un árbol bayesiano de consenso de Regla de Mayoría del 50% usando MrBayes 3.2.2[25] en CIPRES Science Gateway[24]. Cada análisis se realizó durante 10 millones de generaciones, con muestreo cada 1000 generaciones. Los primeros 2000 árboles fueron eliminados y los nodos con valores de probabilidad posterior <0,95 se colapsaron.

Para investigar el contexto evolutivo de los clados descubiertos en este estudio, creamos una alineación de 519 pb de las 89 secuencias del Golfo de México y el Mar Caribe Mexicano, 3 grupos de *Symplegma* y 19 secuencias de taxones *Botrylloides* y *Botryllus* estrechamente relacionados disponibles en GenBank. Los números de acceso para las secuencias tomadas de GenBank se enumeran en la **Tabla *11***. Los árboles de máxima verosimilitud bayesianos se construyeron como se describió anteriormente.

Tabla 11 Números de acceso de secuencias tomadas de GenBank MX = México, EE. UU. = Estados Unidos, AUS = Australia

Numero de muestra/ Especies	*Sitio de muestreo*	*Número de acceso*	*Fuente*
7	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221200	Este estudio
367	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221222	Este estudio
372	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221206	Este estudio
376	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221225	Este estudio
393	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221161	Este estudio
394	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221207	Este estudio
911	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221202	Este estudio
951	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221223	Este estudio
955	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221209	Este estudio
980	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221224	Este estudio
1150	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221160	Este estudio
1191	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221227	Este estudio
1522	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221168	Este estudio
2071	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221169	Este estudio
2076	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221170	Este estudio
2077	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221218	Este estudio
2081	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221171	Este estudio
2082	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221172	Este estudio
2083	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221173	Este estudio
2085	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221158	Este estudio
2086	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221151	Este estudio
2089	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221174	Este estudio
2092	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221217	Este estudio
2093	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221221	Este estudio
2094	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221166	Este estudio
2099	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221167	Este estudio
2102	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221177	Este estudio
2103	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221215	Este estudio
2105	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221152	Este estudio
2109	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221178	Este estudio
2111	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221179	Este estudio
2120	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221214	Este estudio
2126	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221154	Este estudio
2170	Arrecife Mahahual, Quintana Roo, MX	OP221155	Este estudio
2207	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221212	Este estudio
2211	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221226	Este estudio
2212	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221180	Este estudio
2227	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221181	Este estudio
2234	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221182	Este estudio
2254	Arrecife Alacranes, Yuc, MX	OP221183	Este estudio
2257	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221184	Este estudio

2266	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221185	Este estudio
2270	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221211	Este estudio
2271	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221203	Este estudio
2272	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221186	Este estudio
2280	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221187	Este estudio
2283	Arrecife Bajos del Norte, Yuc, MX	OP221157	Este estudio
2298	Arrecife Puerto Morelos, Quintana Roo, MX	OP221228	Este estudio
2337b	Arrecife Bonanza, Puerto Morelos, Mx	OP221162	Este estudio
2339	Arrecife Bonanza, Puerto Morelos, Mx	OP221188	Este estudio
2385	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221189	Este estudio
2391	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221216	Este estudio
2392	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221190	Este estudio
2396	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221191	Este estudio
2397	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221192	Este estudio
2398	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221193	Este estudio
2404	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221194	Este estudio
2405	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221149	Este estudio
2414b	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221150	Este estudio
2420	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221219	Este estudio
2421	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221195	Este estudio
2422	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221196	Este estudio
2434	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221208	Este estudio
2456	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221198	Este estudio
2470	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221229	Este estudio
2521	Arrecife Bonanza, Puerto Morelos, Mx	OP221165	Este estudio
2564	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221156	Este estudio
2574	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221148	Este estudio
2579	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221159	Este estudio
2583	Arrecife B10, Hunucma, MX	OP221164	Este estudio
2586	Arrecife Bonanza, Puerto Morelos, Mx	OP221146	Este estudio
2654	Arrecife Cozumel, Quintana Roo, Mx	OP221147	Este estudio
2661	Arrecife Akumal, Quintana Roo, Mx	OP221204	Este estudio
2695	Arrecife Bonanza, Puerto Morelos, Mx	OP221220	Este estudio
ARC06	Arrecife Cayo Arcas, Campeche, MX	OP221210	Este estudio
Botrylloides cf. anceps	Bass Strait, Australia	MT873573.1	Salonna et al. 2021
Botryllus schlosseri	English Channel	MN064605.1	Unpublished
Botryllus sp.	Tricase, Italy	MT873568.1	Salonna et al. 2021
Botryllus gaiae	Barletta, Italy	LR745518.1	Unpublished
Botryllus conchyliatus	Flinders Reef, Australia	LS992552.1	Rocha et al. 2019
Botryllus sp.	Philippines	MT232733.1	Nydam et al. 2021
Botryllus primigenus	Shimoda, Japan	LR828374.1	Salonna et al. 2021
Botrylloides sp.	Melbourne, Australia	MT873571.1	Salonna et al. 2021
Botrylloides cf. pannosum	Moreton Bay, Australia	MT873575.1	Salonna et al. 2021
Botrylloides niger	Bocas del Toro, Panama	MT232728	Nydam et al. 2021
Botrylloides sp.	Sydney, Australia	MT232724	Nydam et al. 2021
Botrylloides diegensis	Shizugawa, Japan	MT232722	Nydam et al. 2021
Botrylloides giganteus	San Diego, California, USA	MT232725	Nydam et al. 2021

Botryllus sp.	Heron Island, AUS	MT232726	Nydam et al. 2021
Botrylloides sp.	Barnes Key, Florida, USA	MT232730	Nydam et al. 2021
Botryllus sp.	Philippines	MW817932	Nydam et al. 2021
Botryllus sp.	Bocas del Drago, Panama	MW817934	Nydam et al. 2021
Botryllus sp.	Miami, Florida, USA	MW285096	Nydam et al. 2022
Botryllus tuberatus	Los Angeles,California, USA	ON062300.1	Unpublished

Delimitación de especies

Las secuencias de mtCOI se analizaron usando dos métodos de locus único para la delimitación de especies: ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning)[26] y bPTP [27]. ASAP utiliza distancias genéticas por pares para dividir especies putativas identificando brechas entre distancias más grandes (presumiblemente interespecíficas) y distancias más pequeñas (presumiblemente intraespecíficas)[26] y se basa e n el programa anterior ABGD (Automatic Barcode Gap Discovery) eliminando la divergencia intraespecífica genética máxima definida a priori (P) y clasificando las particiones[28]. Por otra parte, bPTP (Bayesian Poisson Tree Process)se deriva de PTP que analiza un árbol filogenético ingresado por el usuario para identificar regiones del árbol que son puntos de transición entre tasas de ramificación consistentes con un modelo de especiación y aquellas consistentes con un modelo coalescente, por lo que agrega valores de soporte bayesianos a los nodos de especies putativas[27]. En este sentido las particiones de especies entre ASAP y bPTP pueden diferir[29], por lo que se emplearon ambos métodos. Un tercer método popular GMYC[30] basado en árboles ultra métricos, no se utilizó en este caso debido a que las ascidias tienen un registro fósil increíblemente delgado, y la calibración fósil necesaria para la creación de árboles ultra métricos no está disponible.

Ejecutamos ASAP utilizando los tres modelos de sustitución disponibles: p-distancias, Jukes-Cantor[31], and 2-modelo parámetro Kimura[31,32]. El alineamiento de secuencias de 519 pb de 93 taxones descrito anteriormente se cargó en el servidor web ASAP: https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/asapweb.html. El árbol de Máxima Verosimilitud (ML) generado a partir de la alineación de secuencias de 519 pb de 93 taxones descritos anteriormente se ejecutó con bPTP usando el servidor web: http://species.h-its.org/. Y finalmente se consideró que el clado era una especie si los análisis ASAP y bPTP recuperaban el clado como especie.

Todas las secuencias de las especies del sur del Golfo de México en este estudio se transfirieron a GenBank, para determinar si la delimitación de especies, incluida cualquier secuencia en GenBank, estaría justificada. Ninguna de las secuencias del sur del Golfo de México tenía una identidad >95% con ninguna otra secuencia en GenBank, con la excepción de *Botryllus humilis*, que tenía una identidad del 99-100% con Botryllus sp. de Puerto Rico publicado en Streit *et al.* en 2017[33] (Número de acceso al GenBank MT637977), y *Botrylloides niger*. Por lo tanto, solo incluimos secuencias del sur del Golfo de México en nuestro análisis de delimitación de especies.

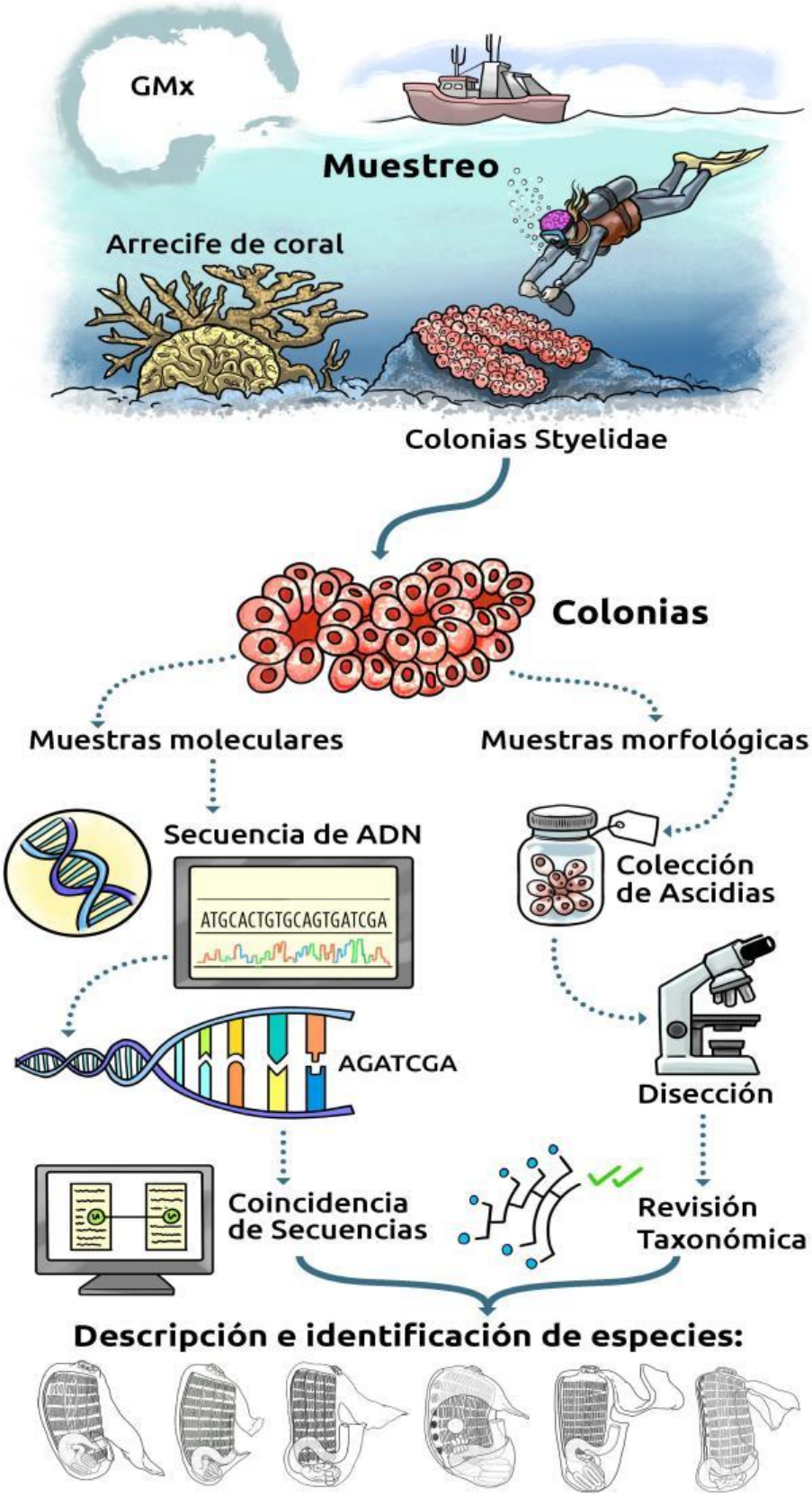


Fig. 13 Síntesis de procedimientos para la obtención, procesamiento y descripción de especies de los géneros *Botryllus, Botrylloides* y *Symplegma*

Resultados

Una filogenia preliminar basada en distancias p sirvió como hipótesis de especies que probamos utilizando análisis de delimitación. No todas las secuencias fueron lo suficientemente largas como para incluirse en el alineamiento para la delimitación de especies (por ejemplo, CAGoM-2090 y 2100 pertenecientes a *Botryllus humilis* Monniot, 1988). Por lo tanto, su asignación se basa en la filogenia preliminar. Los resultados de la delimitación de especies se resumen en la **Fig. *14*** (Árbol Bayesiano) y la Fig. 15 (Árbol de Máxima Verosimilitud), y se presentan en detalle en **Tabla *10***. Las distancias p por pares de todas las secuencias presentes en el alineamiento usado para crear árboles de delimitación de especies se muestran en el Anexo V. Las dos secuencias de un clado de *Symplegma* se consideraron cada una como especie putativa por ASAP y bPTP, y aunque eran singletones, los caracteres morfológicos justificaron su reconocimiento como dos especies válidas (*Symplegma* sp. y *Symplegma papillata* sp. nov). Las secuencias en un clado se identificaron a través de megablasto a la base de datos de GenBank como *Botrylloides niger*, una especie circumtropical bien conocida[34].

Se detectaron dos muestras con asignaciones ambiguas: 1) CAGoM-2211 y se agrupó con *Botryllus tunnelli* sp. nov. con ASAP, pero se clasificó como una especie separada por bPTP; por lo tanto, decidimos no incluirlo en esta especie y 2) CAGoM-2456 se agrupó en *Botryllus humilis* Monniot, 1988 usando bPTP, pero se colocó como una especie separada por ASAP. CAGoM-2456 es 97-98% idéntica a otras secuencias de *Botryllus humilis* de GenBank, lo que significa que probablemente pertenece a *Botryllus humilis* a pesar de los resultados de ASAP, y decidimos clasificarla como tal.
Para las tres *Symplegma* spp. no existieron coincidencias cercanas con ninguna secuencia en GenBank, ni con secuencias no publicadas que se utilizaran para una revisión holística del género Symplegma (Gissi et al., datos no publicados).

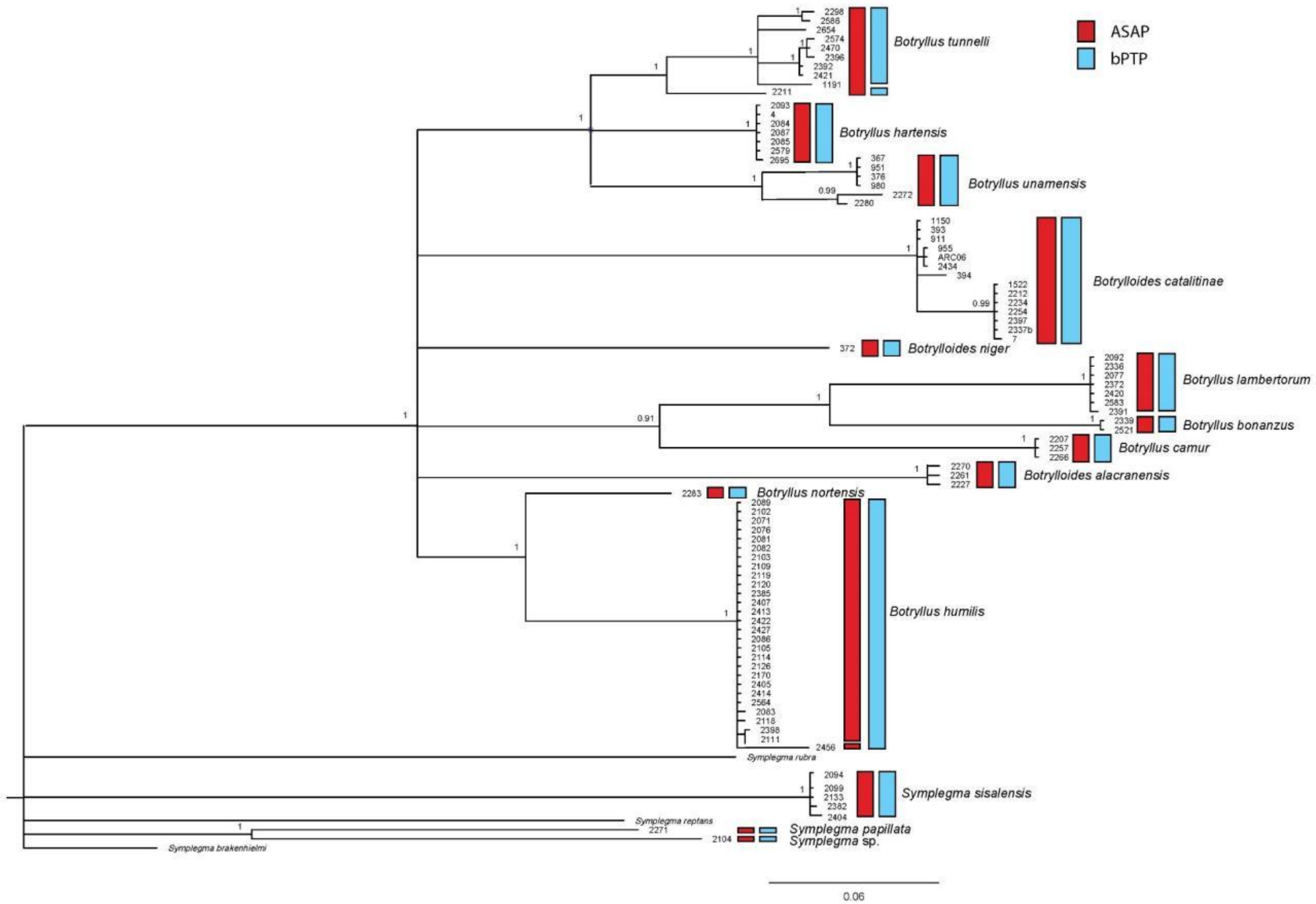


Fig. 14 Árbol Delimitación de Especies construido en un marco filogenético bayesiano. Los números en los nodos son probabilidades posteriores bayesianas. Las barras rojas indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies ASAP. Las barras azules indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies bPTP

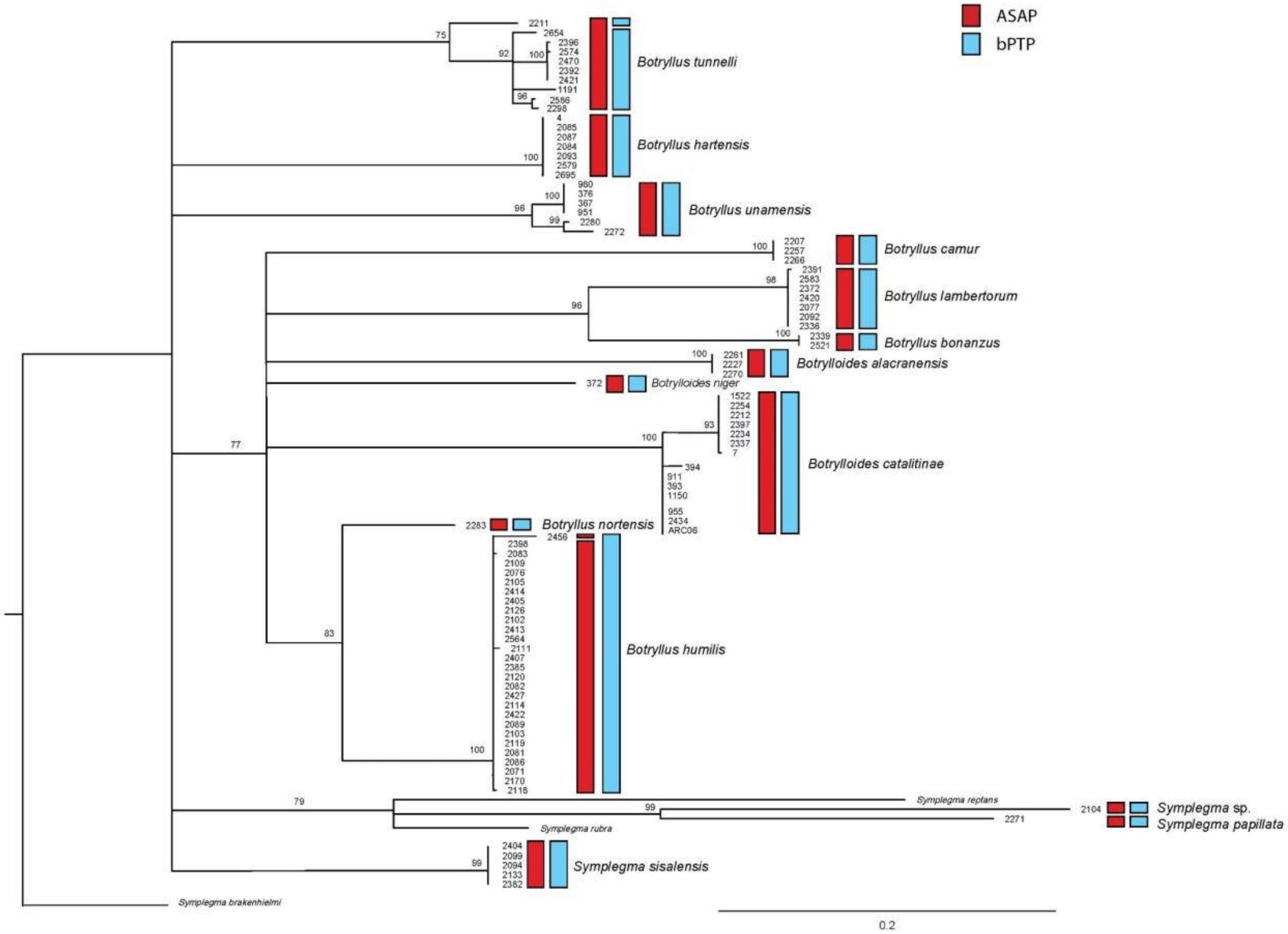


Fig. 15 Árbol de máxima verosimilitud de resultados de delimitación de especies utilizando RAxML HPC BlackBox 27 en CIPRES (Ciberinfraestructura para Investigación Filogénica) Science Gateway v. 3.3 28 (nodos con menos del 75% de compatibilidad con el método bootstrap colapsados)

Genus *Botryllus* Gaertner, 1774

Botryllus bonanzus sp. nov.
Clado 7

Holotipo: CAGoM-2339 La Bonanza (ARMS), sustrato artificial (PVC), 4 m, 26 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Paratipo: CAGoM-2521, La Bonanza (ARMS), sustrato artificial (PVC), 4 m, 25 Octubre 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: Esta especie fue encontrada en Arrecife La Bonanza del Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos a cargo de la Dra. María del Carmen García Rivas, a quien agradecemos todo el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

Las colonias son de aproximadamente 3-5 cm de ancho y 1 mm de espesor. Los sistemas tienen 3-4 zooides cada uno con conjuntos de pares de zooides unidos solo por la túnica suelta a los sistemas en CAGoM-2339. Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri" (como se describe en Brunetti 2009[35]). Las ámpulas en forma de dedo, que son de color melocotón a marrón, son visibles en algunas secciones en los bordes de la colonia. La red vascular es fácilmente visible en la túnica porque hay grandes secciones de las colonias sin zooides presentes. Después de la conservación con formalina, la colonia aparece de color marrón rojizo con una túnica transparente (**Fig. 16** A).
En CAGoM-2339, la mayoría de los zooides se contrajeron y seis de los zooides más relajados tenían una longitud promedio de 0,78 mm y las yemas de 0,4 mm. Los zooides son más anchos de lo habitual para *Botryllus*. La región anterior es plana con el sifón oral en el medio e incluye la primera y segunda fila de estigmatas. Los zooides son de color marrón rojizo y el cuerpo suele estar muy pigmentado, de modo que las estructuras internas no son visibles desde el exterior. Las células pigmentarias también

pueden agruparse en los vasos transversales. En la colonia CAGoM-2521, los ovarios son visibles en la vista dorsal, a pesar de la región anterior oscura y ancha.

Los diez tentáculos orales son de tres órdenes de tamaño, en esta posición: L S M S M S L S M S. Hay cuatro filas de estigmas a ambos lados del cuerpo. La segunda fila es dorsalmente incompleta, generalmente reducida por uno o dos estigmas. Hay 13 estigmas por media hilera (DL3v3v3v4E) en la segunda y tercera hileras de estigmas.

El estómago es cilíndrico, lo que significa que el extremo cardíaco tiene el mismo ancho que el extremo pilórico. Hay 7-8 pliegues estomacales mal marcados, con algunos de los pliegues incompletos o ni siquiera visibles en algunos zooides. El ciego pilórico está doblado en ángulo recto y la punta está muy hinchada. El ciego tendría ¾ de la longitud del estómago si el ciego no estuviera curvado (**Fig. 16** B). El intestino, el recto y el ano tienen forma de ocho, que es una orientación inusual para los *Botrylloides* y *Botryllus*. El recto no se eleva verticalmente hacia la parte anterior del cuerpo, sino que permanece en una posición horizontal y el ano está metido en el asa intestinal, en la misma fila de los estigmatas que la parte más anterior del asa intestinal.
Los ovarios estaban presentes en CAGoM-2521 pero no en CAGoM-2339. Los ovarios están al nivel de la segunda y tercera fila de estigmas en ambos lados o solo en el lado izquierdo del cuerpo, con un ovocito cada uno. Los testículos no estaban presentes en ninguna de las colonias. Los brotes estaban presentes en la colonia CAGoM-2339, unidos a zooides adultos.

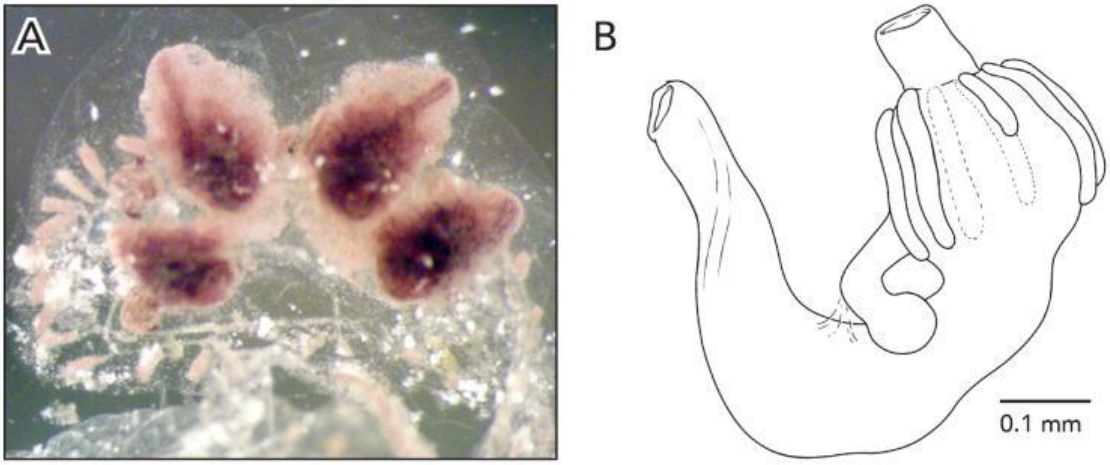


Fig. 16 ***Botryllus bonanzus*** **sp. nov.** (A) Colonia conservada con cuatro zooides visibles (B) Detalle de la región abdominal.

***Botryllus camur* sp. nov.**
Clade 6

Holotipo: CAGoM-2207 Alacranes (ALA01), sobre coral muerto y esponjas, 9 m, 18 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Paratipo: CAGoM-2266, Bajos del Norte (BN01), sobre coral muerto, 15m, 20 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2257, Bajos del Norte (BN01), sobre coral muerto, 15m, 20 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: El nombre de la especie se debe a la inusual forma de gancho de caecum

Las colonias de CAGoM-2266 crecían en coral y esponjas. Las colonias son de aproximadamente 4-5 cm de ancho y 2 mm de espesor. Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri"[35]. En vida, la colonia CAGoM-2257 presentaba coloración oscura y translúcida con puntos blancos en los lados ventral y dorsal del sifón oral, mientras que CAGoM-2266 era naranja y translúcido, y CAGoM-2207 era blanco con lengüetas atriales de color rojo que forman el techo de la cloaca (**Fig. 17**A). Después de la conservación en formalina, todas las colonias aparecen de color marrón claro (**Fig. *17***B–C).

La mayoría de los zooides se encontraban contraídos, y 19 de los más relajados (CAGoM-2207) tenían 1 mm de largo en promedio (**Fig. *17***D). La pared del cuerpo es incolora y transparente. Hay seis tentáculos orales de dos órdenes de tamaño (L S L S L S). Cada zooide tiene 13-14 filas de estigmas en el lado derecho del cuerpo, y solo 11 filas visibles en el lado izquierdo (CAGoM-2207). La segunda fila, dorsalmente completa, solo era visible en cuatro zooides en CAGoM-2207. Hay aproximadamente 13-14 estigmas por media fila en los lados derecho e izquierdo del cuerpo, con la siguiente fórmula: DL3v4v4v3E3v4v4v3DL.

El estómago es corto y de forma cuadrada y tiene ocho pliegues isodiamétricos. El ciego pilórico está curvado en forma de C cerrada (se parece a un bastón de caramelo, pero la punta es más larga que el tallo) y moderadamente hinchada en la punta. El ciego tendría ½ de la longitud del estómago en CAGoM-2266 y ¾ en CAGoM-2207 si el ciego no estuviera curvado (**Fig. *17***E). El intestino tiene una dilatación en la primera asa. El ano se abre en la tercera o cuarta fila del estigma. Los ovarios y los testículos no eran visibles en estos zooides, mientras que los brotes primarios y secundarios estaban presentes.

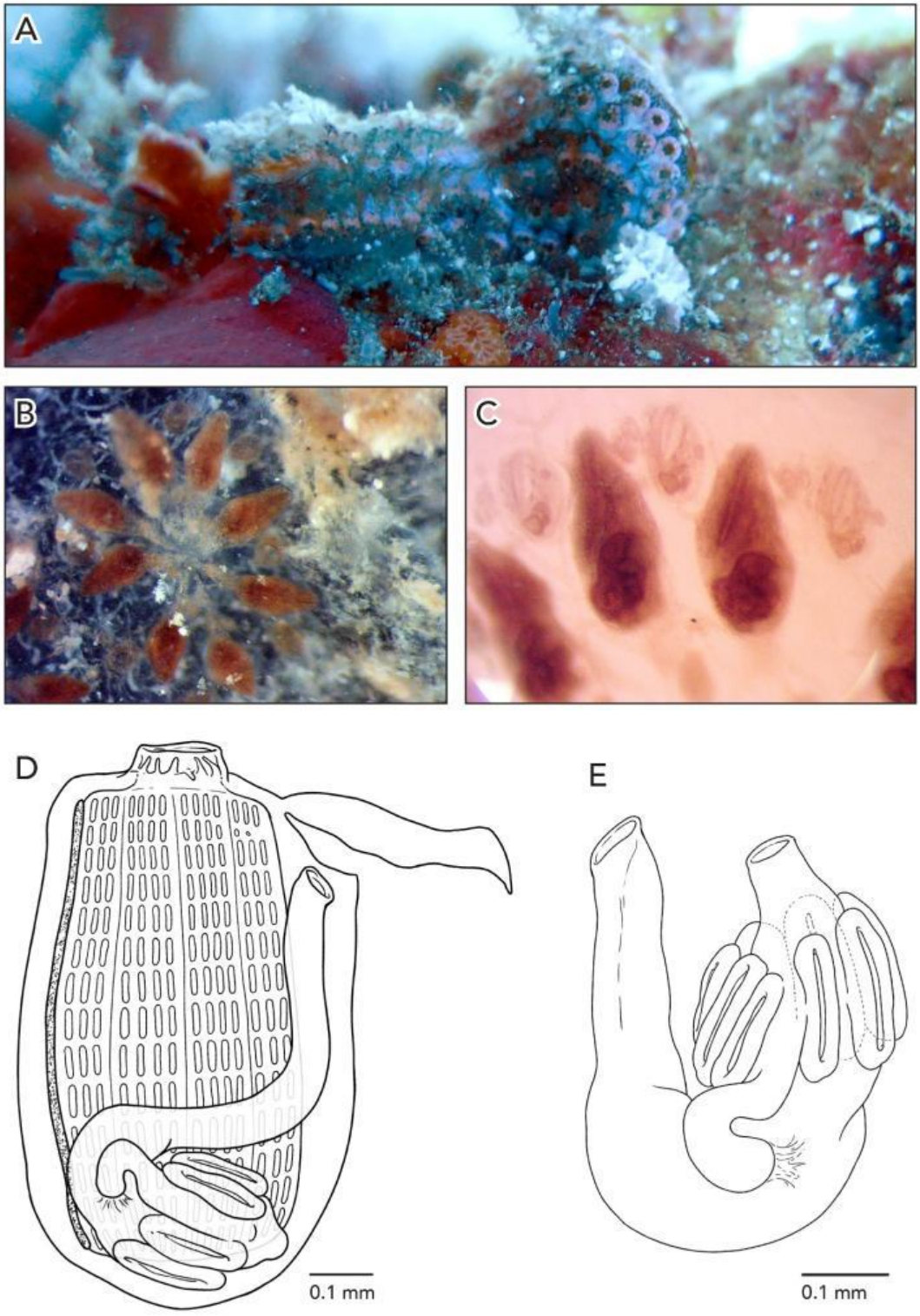


Fig. 17 ***Botryllus camur*** **sp. nov.** (A) Colonia viva sobre sustrato natural (Coral muerto) (B) Organización de un sistema con ocho zooides (C) Zooides y brotamientos en una colonia conservada (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región del abdomen.

***Botryllus hartensis* sp. nov.**
Clade 12

Holotipo: CAGoM-2087, Bajo 10 (ARMS), sustrato artificial, 7 m, 30 abril 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Paratipo: CAGoM-2093, Bajo 10 ARMS), sustrato artificial, 7 m, 30 abril 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2084, CAGoM-2085, Bajo 10 (ARMS), sustrato artificial, 7 m, 30 abril 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2579, Bajo 10 (ARMS), sustrato artificial, 7 m, 12 febrero 2020, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2695, Puerto Morelos (ARMS), 4 m, 12 febrero 2020, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: El nombre de la especie está dedicado al Sr. Edward H. Harte por su generosa donación el 19 de septiembre de 2000 que permitió la creación del Instituto de Investigación Harte para Estudios del Golfo de México (HRI) en la Universidad Texas A&M-Corpus Christi, Texas, EE. El HRI ha apoyado continuamente la investigación sobre la biodiversidad y la conservación del sur del Golfo de México, incluido el trabajo taxonómico y las colecciones científicas del grupo de investigación del Proyecto de Biodiversidad Marina de Yucatán (BDMY) en UMDI-Sisal, FC-UNAM, Yucatán México, donde trabajan los autores Lilian Palomino-Alvarez y Nuno Simoes.

En vida, las colonias son de color salmón o púrpura oscuro; después de la conservación con formalina, se vuelven de color marrón rojizo (**Fig. *18***A–D). El borde de la cloaca y los sifones orales en CAGoM-2087 son de color púrpura oscuro. Con aumento, es posible ver líneas de color marrón rojizo que irradian hacia afuera desde las cloacas formadas por células pigmentarias que delinean la lengüeta atrial pronunciada de cada zooide en el sistema (**Fig. *18***E). Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri"[35] y los sistemas parecen elevarse por encima de la superficie de la colonia. La colonia es de 1 mm de espesor. Los zooides adultos, los embriones y los testículos

son visibles a través de la túnica de la colonia. Las ámpulas tienen forma de dedo y pueden tener un color melocotón (CAGoM-2087) o incoloras (CAGoM-2093).

Los zooides miden un promedio de 1.1 mm de largo y son rosados y opacos cuando se conservan, de modo que las filas de estigmas no son fácilmente visibles desde el exterior (**Fig. *18***F). Las células pigmentarias de color púrpura oscuro se extienden a lo largo de la pared corporal, con mayor frecuencia a una densidad media. Estas células pigmentarias también son visibles cuando los zooides se encuentran en la colonia. Hay grupos de pigmentos anaranjados a ambos lados del endostilo, que corresponden aproximadamente a las filas de estigmas. En CAGoM-2093, el estómago es de color marrón oscuro y visible a través de la pared corporal, incluso cuando los zooides todavía están dentro de la colonia.
Hay ocho tentáculos orales de tres órdenes de tamaño variables en su posición. Los zooides tienen 8-9 filas de estigmas en ambos lados del cuerpo y la segunda fila está completa dorsalmente en los lados izquierdo y derecho. Hay 12-13 estigmas por media fila a cada lado, organizados como DL4v2-3v2-3v3-4E a la derecha y como DL4v2-3v2-3v3E a la izquierda.

El estómago es cilíndrico, con ocho pliegues estomacales sin ranuras longitudinales, y el último a menudo es más pequeño que los demás. El ciego pilórico es grande y sería más largo que el estómago si el ciego no estuviera curvado. Se asemeja a un bastón de caramelo, con la sección distal curvada de ½ a ⅔ de largo que la sección proximal, y esto está en ángulo recto con respecto al eje longitudinal del estómago. La punta del ciego pilórico está ligeramente hinchada (**Fig. *18***G). El asa intestinal se cierra y se sumerge posteriormente hacia el estómago o cubre una parte del estómago antes de girar anteriormente en un ángulo de 90 grados para formar el recto. El borde anterior del asa intestinal está situado desde la 6a a la 8a fila de estigmatas, y el ano se abre entre

la 4a fila y el 5a vaso transversal. La posición del ano es bastante variable con respecto al borde anterior del asa intestinal, entre 1-4 filas anteriores.

Los ovarios son anteriores a los testículos, presentes solo en CAGoM-2087. Los testículos son de color melocotón y forman una roseta con 2-3 folículos en CAGoM-2093 a 4-12 folículos en CAGoM-2087. El testículo del lado izquierdo es anterior al testículo del lado derecho y se solapa con el asa intestinal más anterior. Los brotes son visibles en ambas colonias, en una capa debajo de los zooides adultos en CAGoM-2087, y en los bordes externos de los sistemas en CAGoM-2093. Hay embriones en uno o ambos lados del zooide, y muchos zooides tienen embriones y testículos al mismo tiempo en CAGoM-2087.

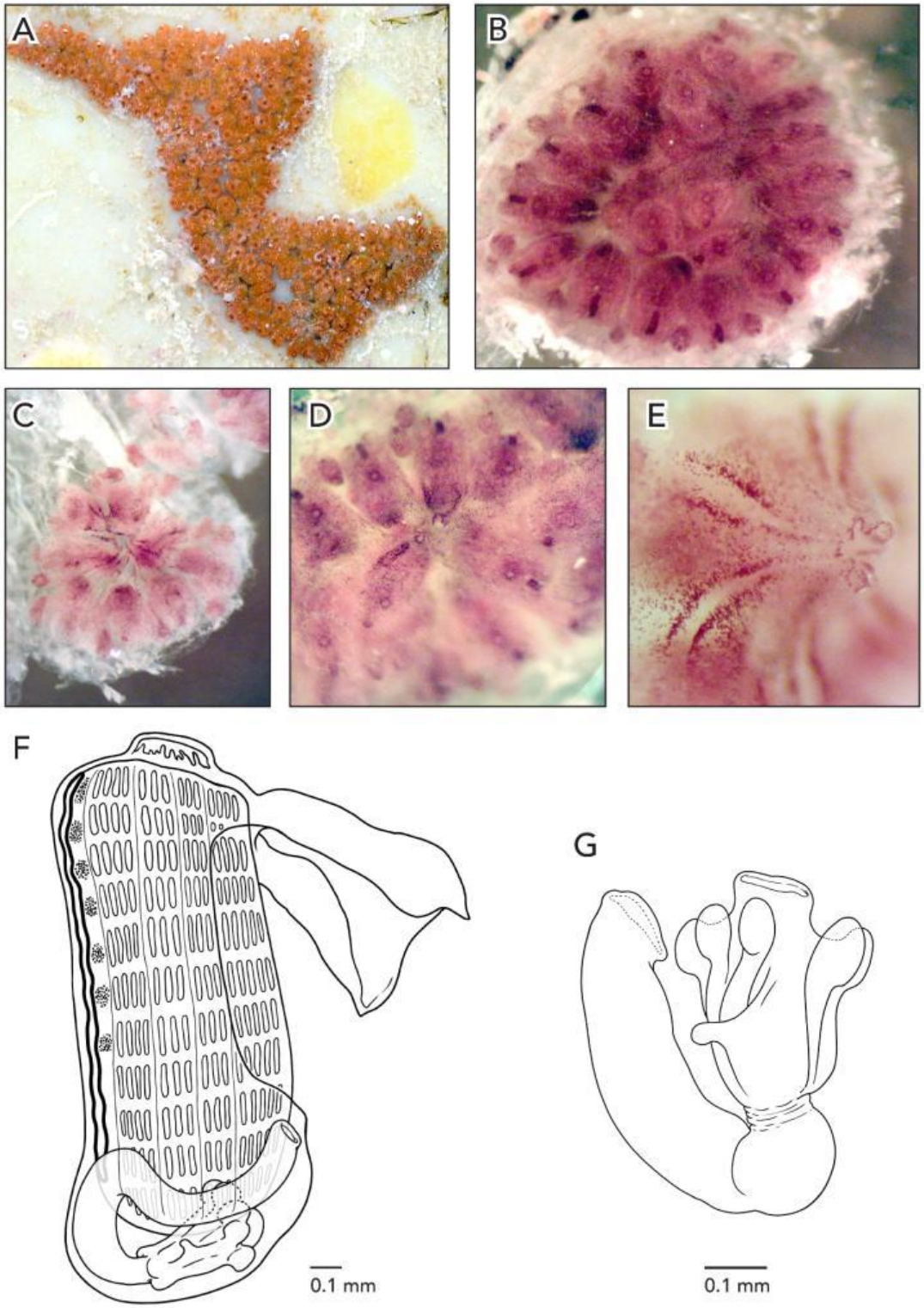


Fig. 18 ***Botryllus hartensis*** **sp. nov.** (A) Colonia viva sobre sustrato artificial (PVC). (B-D) Sistemas circulares zooides en colonias conservadas (E) Lengüetas atriales pronunciadas de cada zooide en el sistema alrededor de una cloaca (F) Vista lateral izquierda de un zooide (G) Detalle de la región del abdomen.

Botryllus humilis Monniot, 1988

Holotipo: CAGoM-2071, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez.

Paratipo: CAGoM-2102 Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2407, CAGoM-2427 Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2076, CAGoM-2081, CAGoM-2082, CAGoM-2083, CAGoM-2086, CAGoM-2089, CAGoM-2103, CAGoM-2105, CAGoM-2109, CAGoM-2111, CAGoM-2114, CAGoM-2118, CAGoM-2119, CAGoM-2120, CAGoM-2126, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial. CAGoM-2170, Mahahual (MAH6), 9 m, sobre coral muerto. 15 May 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2385, CAGoM-2398, CAGoM-2405, CAGoM-2407, CAGoM-2413, CAGoM-2414, CAGoM-2422, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial. CAGoM-2456, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 25 octubre 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial. CAGoM-2564, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 12 febrero 2020 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Las muestras CAGoM- 2071 y CAGoM-2102 son colonias grandes, mientras que CAGoM-2407 es pequeña (tres sistemas). Las colonias son de 1-2 mm de espesor con pequeñas redes de hidrozoos en la superficie. Los sistemas son variables: CAGoM-2071 contiene sistemas en forma de escalera, ovalados y circulares, CAGoM-2102 contiene solo sistemas en forma de escalera y CAGoM-2407 solo sistemas ovalados. Los sistemas ovalados y circulares en CAGoM-2071 son demasiado grandes para que todos los zooides de cada sistema participen en la construcción de la cloaca. Los sistemas en CAGoM-2407 son ovalados, pero la colonia es pequeña. Las colonias pequeñas de "tipo leachii" o "tipo schlosseri" pueden aparecer ovaladas. En vida, la colonia CAGoM- 2071 era de color rosa y la colonia CAGoM-2102 era de color púrpura con marrón, pero se observó una variedad de colores en esta especie, como rosa y naranja con marrón.

Después de la conservación en formol, las colonias CAGoM-2071 y CAGoM-2407 son de color tostado/marrón claro, mientras que la colonia CAGoM-2102 es de color marrón rojizo.

Los zooides se encontraban en varios estados de relajación, aunque ninguno estaba completamente relajado. Se midió un pequeño número de zooides, los más relajados, de cada colonia con una longitud promedio de 1,16 mm. Extraídos de la túnica, los zooides son amarillos, pero la pared corporal es lo suficientemente transparente como para que el intestino, los ovarios y los testículos sean visibles desde el exterior. Los zooides de CAGoM-2102 tienen lengüetas atriales de color rojo oscuro y cuerpos rosados en la túnica (**Fig. *19***A–B). Extraídos de la túnica, los extremos posteriores de los zooides son amarillos porque el estómago es visible a través de la pared corporal. Las características de pigmentación comunes de los zooides CAGoM-2071 y CAGoM-2407 son dos grupos de pigmentos de color marrón claro o naranja (uno a cada lado del sifón oral, en la base de los tentáculos orales grandes, **Fig. *19***C) y dos grupos de pigmentos de color marrón, uno a cada lado del extremo distal de la lengüeta atrial. A ambos lados del endostilo aparecen células pigmentarias anaranjadas difusas y débiles, correspondientes a las filas de estigmatas 2-5 o 2-6, y hay células pigmentarias amarillas diseminadas por la pared corporal, de densidad alta o media. Tres características de pigmentación comunes de los zooides CAGoM-2102 son (1) células de pigmento magenta en la lengua auricular a densidad media con dos líneas longitudinales a lo largo de la lengua o patrón variable, (2) Células de pigmento naranja oscuro superpuestas con células de pigmento púrpura oscuro a cada lado del endostilo, que corresponden aproximadamente a filas de estigmatas, con mayor frecuencia filas de estigmatas 2-6, y (3) dos grupos de pigmentos de color marrón claro o melocotón, uno a cada lado del sifón oral (como en CAGoM-2102 y CAGoM-2407). Los zooides en esta colonia pueden tener pigmentación en otras partes, incluso en la porción más anterior del zooide, en el borde posterior de la abertura auricular, que cubre los vasos transversales, a cada lado del extremo distal de la lengüeta atrial, que cubre una porción del estómago o se extiende a través de la pared corporal a baja densidad.

Los 12 tentáculos orales son de tres órdenes de tamaño, en una de estas dos posiciones: L S M S M S M S M S M S o L S M S L M S M S M S M. Cada zooide tiene 8 filas de estigmas

a cada lado del cuerpo. La segunda fila tiene menos (1-2) estigmas entre la lámina dorsal y el primer vaso longitudinal. Hay 15-16 (más a menudo 15) estigmas por media fila en ambos lados del cuerpo, en la siguiente disposición: DL5-6v2-3v2-3v4-5E.

El estómago es cilíndrico, con 8-9 pliegues estomacales, y cuando hay 9 pliegues, el último suele ser más pequeño que los demás. Los pliegues tienen surcos longitudinales poco profundos. El ciego pilórico es grande (sería más largo que el estómago si el ciego no estuviera doblado). El ciego está doblado (no perpendicular) desde el eje longitudinal del estómago, y la punta moderadamente hinchada está en ángulo recto con respecto al tallo o doblada ligeramente hacia abajo desde el tallo a casi 90 grados. La longitud de la punta del ciego es muy cercana a la longitud del tallo (**Fig. *19***E).

El borde anterior de la primera asa intestinal está en algún lugar entre el quinto y el séptimo vaso transversal, más comúnmente en la sexta fila de estigmatas. El asa intestinal y el recto tienen orientaciones variables en estas colonias: a veces el recto forma un ángulo obtuso con el asa intestinal, o a veces un ángulo agudo, siguiendo la curva del cuerpo. El ano se abre en algún lugar entre la sexta fila y el séptimo vaso transversal, más comúnmente en la séptima fila. El ano se abre al mismo nivel o posterior a la primera asa intestinal, lo cual es inusual en *Botrylloides* y *Botryllus*.

Los ovarios fueron ocasionalmente visibles solo en los zooides CAGoM-2071. Cuando está presente con testículos, el ovario derecho es anterior al testículo, mientras que el ovario izquierdo es dorsal. Los testículos estaban presentes en las colonias CAGoM-2071 y CAGoM-2102. En todos los zooides, el testículo izquierdo se solapa con el asa intestinal más anterior y es anterior al testículo derecho. Los testículos tenían un solo folículo (con regresión), hasta 9 folículos (el más grande, en forma de pera). Los brotes estaban presentes en las tres colonias, unidos a zooides adultos.

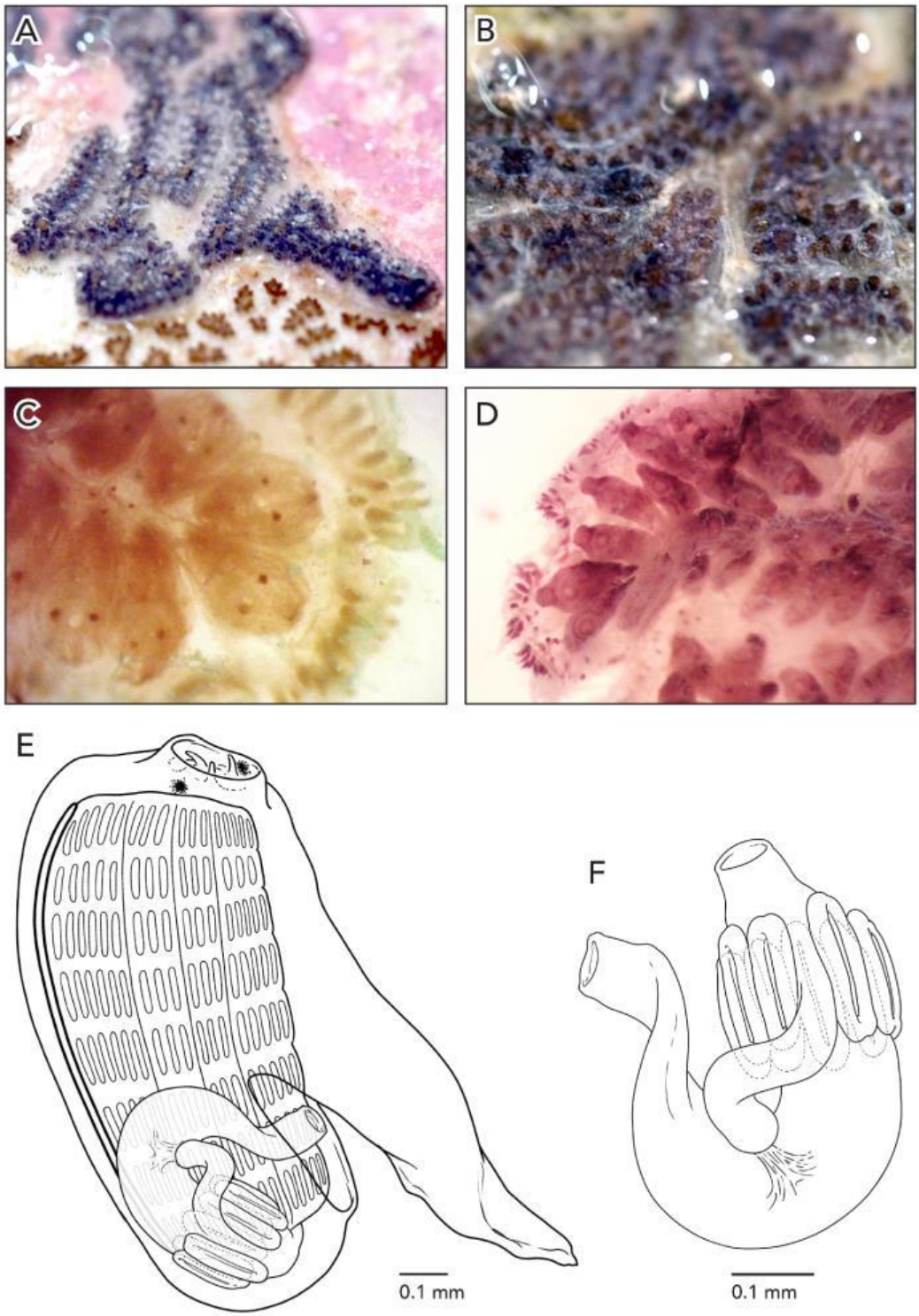


Fig. 19 *Botryllus humilis* Monniot, 1988. (A, B) Colonias vivas sobre sustrato artificial (PVC) (C) Zooides conservados que muestran las dos manchas de pigmento oscuro presentes en la zona anterior (D) Colonia conservada con zooides y ampollas en el margen (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región abdominal (F). Detalle de la región abdominal.

Botryllus lambertorum sp. nov.
Clado 13

Holotipo: CAGoM-2420, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Paratipo: CAGoM-2077, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial. CAGoM-2391, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2092 Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 abril 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2336, CAGoM-2372, Puerto Morelos (ARMS), 4 m, 26 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2583, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: Esta especie lleva el nombre de Charles y Gretchen Lambert, quienes dedicaron sus carreras al avance de los campos de la biología y la taxonomía de las ascidias.

Las colonias tienen aproximadamente 5-7 cm de ancho y menos de 1 mm de espesor. Los sistemas en forma de estrella bien definidos están separados entre sí en una túnica transparente. Las colonias del arrecife Bajo de 10 se contaminaron con un briozoo incrustante. En vida y en estado de conservación, las colonias son de color marrón y blanco o amarillo brillante, debido al patrón de color de los zooides. Las células pigmentarias se dispersan en la pared corporal a baja densidad (**Fig. *20***A–B), marrón oscuro en las regiones endostilo/anterior y marrón claro en el resto. Los zooides también tienen dos parches alargados de pigmento blanco a cada lado de las lengüetas atriales, que se asemejan a la forma de un diente humano. La red vascular es fácilmente visible a través de la túnica, así como ampollas largas y delgadas de color marrón claro en los márgenes de la colonia (**Fig. *20***C). Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri"[35] y cada sistema con 9-14 zooides.

La longitud media del zooide es de 0,8 mm (**Fig. *20***D). Hay 10-12 tentáculos orales de tres órdenes de tamaño variables en su posición. En la colonia CAGoM-2391 hay

pequeñas proyecciones (como papilas) que son más pequeñas que los tentáculos orales más pequeños y son muy comunes en la región prefaríngea. Los zooides tienen cuatro filas de estigmas a ambos lados del cuerpo y la segunda fila de estigmas es dorsalmente completa en ambos lados. Hay de 11 a 12 estigmas por media hilera a cada lado del cuerpo. En el lado derecho, los estigmas se organizan como DL4v2-3v2-3v3-4E, mientras que, en el lado izquierdo, DL3v2v3v3E.

El estómago es cilíndrico, con una orientación inusual del eje longitudinal: está orientado verticalmente, con el extremo cardíaco apuntando hacia el extremo posterior del zooide. Hay siete pliegues estomacales, uno más ancho que los otros, que pueden ser el resultado de dos pliegues que se fusionaron durante el desarrollo. El ciego pilórico es perpendicular con respecto al eje longitudinal del estómago, ligeramente curvado con una punta hinchada. El intestino proximal continúa a lo largo del eje posterior/anterior del estómago antes de que se incline hacia abajo para formar el asa intestinal y se curve hacia arriba en el recto. Por lo general, el borde anterior del asa intestinal se encuentra en la 3a fila de estigmatas, pero en algunos zooides, se encuentra en la 2a fila. La posición del ano es bastante variable con respecto al borde anterior del asa intestinal y normalmente se abre en la 4a fila de estigmatas o vaso transversal.

Los ovarios y los testículos no están presentes en estas muestras. Los brotes unidos por estolones vasculares a los zooides adultos, a veces a ambos lados del cuerpo, son visibles en la túnica. Su pared corporal no está muy pigmentada, por lo que los órganos internos son visibles a través de la pared corporal.

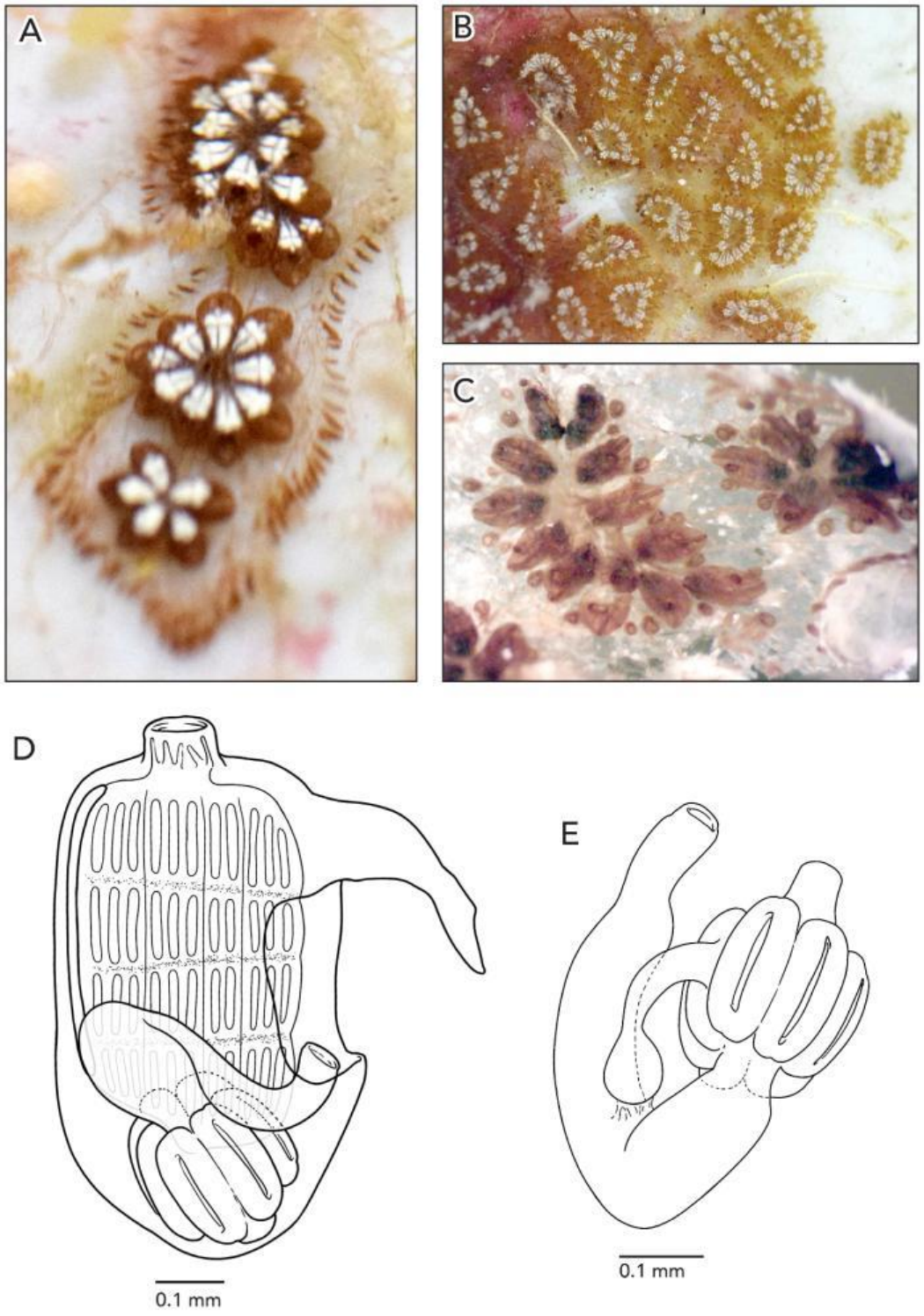


Fig. 20 *Botryllus lambertorum* sp. nov. (A,B) Colonias vivas sobre sustrato artificial (PVC)€) Detalle de los sistemas en una colonia conservada (D) Vista lateral izquierda de un zoológico€ (E) Detalle de la región abdominal.

Botryllus nortensis sp. nov.

Holotipo: CAGoM-2283, Bajos del Norte (BN04), sobre coral muerto y briozoos, 18 m, 21 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: Esta especie fue encontrada en el arrecife Bajos del Norte, península de Yucatán.

En vida, las colonias son negras debido a la pigmentación de zooides (**Fig. *21***A). Después de la conservación con formol, se vuelven marrones (**Fig. *21***B). Las colonias tienen menos de 1 mm de espesor. La túnica es transparente y los zooides son perfectamente visibles. Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo leachii"[35]: no todos los zooides están involucrados en la construcción de la cloaca y los sistemas son de forma lineal. Las ampollas en forma de dedo recubren los márgenes de la colonia.

La longitud media del zooide es de 1,2 mm (**Fig. *21***C). La pigmentación oscura existe en toda la pared corporal, pero principalmente en el área anterior. El sifón oral es un tubo corto con un margen liso y la abertura auricular se reduce con una lengüeta auricular corta (la lengüeta auricular también podría faltar). Hay 10 tentáculos orales muy cortos de dos órdenes de tamaño en la siguiente posición: S S S L S L L L S. Los zooides tienen nueve filas de estigmas en el lado derecho, con la última fila a veces con estigmas irregulares, mientras que la segunda fila es dorsalmente incompleta en el lado derecho del cuerpo. Hay 16-18 estigmas por media fila en ambos lados con la fórmula: DL5v3v3v5E en el lado derecho, mientras que en el lado izquierdo: DL5v3v3v5E.

El estómago es pequeño y globular con ocho pliegues, el último más pequeño que los demás. Los extremos cardíacos no tienen hinchazones y los pliegues tienen ranuras longitudinales (bisecadas en dos mitades). El ciego pilórico es perpendicular a la pared del eje longitudinal del estómago y ligeramente curvado. Tiene 2/3 de la longitud del estómago (si no está doblado) y la punta es redonda e hinchada (**Fig. *21***D). La porción

más anterior del asa intestinal a menudo es horizontal y gira verticalmente hacia el recto en un ángulo de 90°. El ano se abre en la fila de estigmas 8 a 9.

No se encontraron ovarios ni folículos nmasculinos. Los brotes estaban presentes, unidos a zooides adultos que estaban ubicados dentro de los sistemas.

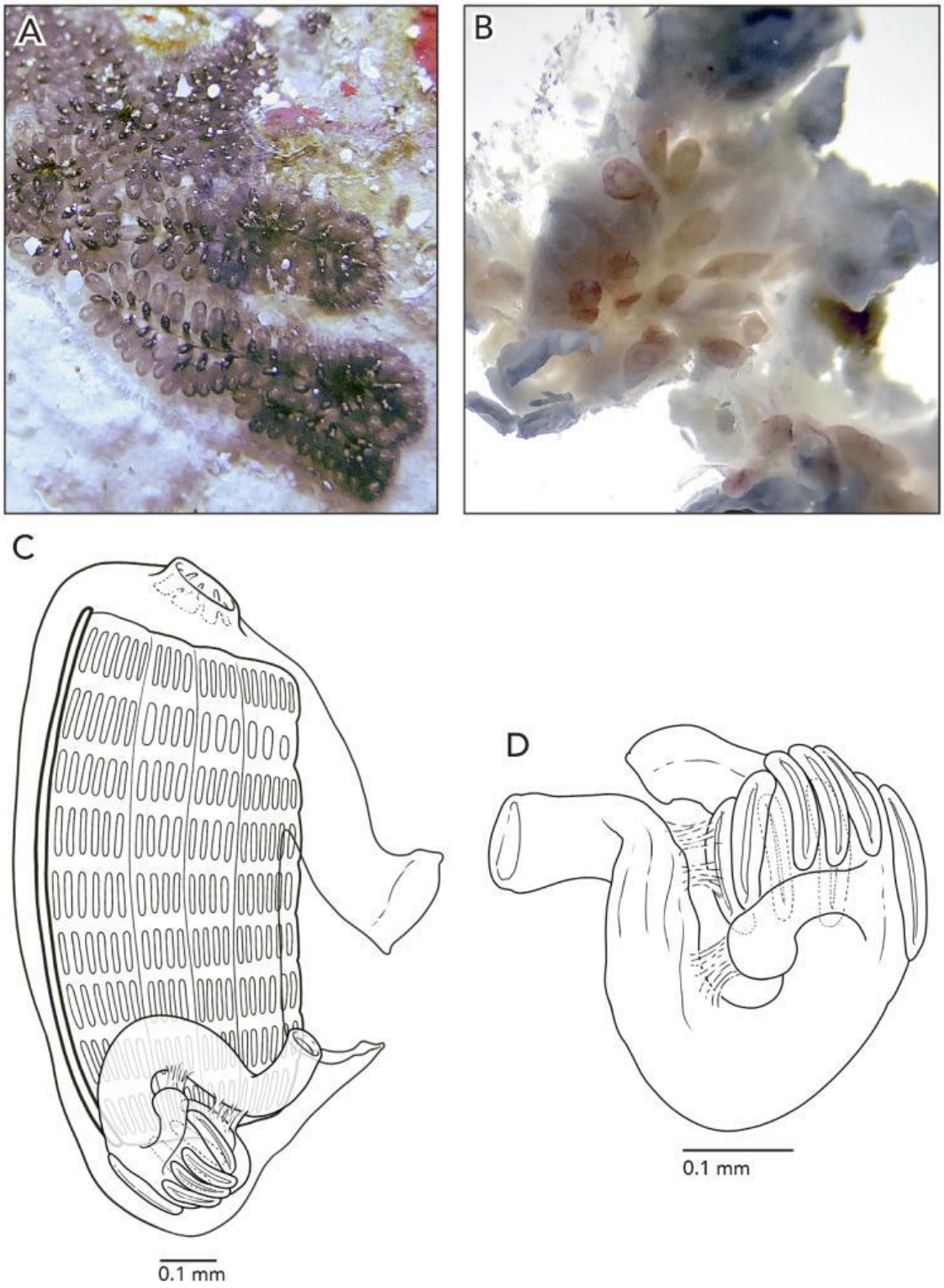


Fig. 21 ***Botryllus nortensis*** **sp. nov.** (A) Colonia viva sobre un sustrato natural (coral muerto) (B) Colonia conservada (C) Vista lateral izquierda de un zooide. (D) Detalle de la región abdominal.

***Botryllus tunnelli* sp. nov.**
Clade 2

Holotipo: CAGoM-2470, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 25 octubre 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Paratipos: CAGoM-1570 Bajo 10 (PIL), sustrato artificial, 7m, 18 febrero 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2034 Mahahual (MPIL), sustrato artificial, 8 m depth, 01 marzo 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2298 Puerto Morelos (PM01), sobre coral muerto, 7 , 15 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2506 Bajo 10 (ARMS), Sustrato artificial, 7 m, 25 octubre 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-01191 Cayo Arcas (T-VIII), sobre coral muerto, 9 m, 23 abril 2018, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2201 Alacranes (ALA01), sobre coral muerto y esponjas, 9m, 18 Julio 2019, col. CAGoM-2392, CAGoM-2396, CAGoM-2421,Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2574, Bajo 10 (ARMS), 12 February 2020, col. Lilian Palomino-Alvarez.CAGoM-2586 La Bonanza (ARMSE), Sustrato artificial (PVC), 4 m , 21 febrero 2020, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2654 Cozumel (COZ-01), sobre coral vivo, 8.2 m, 27 agosto 2020, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: En memoria del Dr. Wes Tunnell, cuyo arduo trabajo, y dedicación sin fin por los sistemas de arrecifes de coral del sur del Golfo de México han contribuido a un conocimiento significativo para comprender y administrar mejor estos complejos ecosistemas. El apoyo incondicional del Dr. Tunnell a los esfuerzos de investigación en biodiversidad marina en México ayudó a moldear las vidas de muchos estudiantes y colegas.

Las colonias se encontraban adheridas a restos de coral y a sustrato artificial. En vida, el holotipo y el paratipo tenían una colonia de color marrón oscuro con parches de color crema, especialmente en la región anterior alrededor de los sifones orales. Otra colonia era amarilla con parches rojos en cada sistema. Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri"[35]. Los zooides crecen hasta el borde de la colonia y hay pocas ampulas de color melocotón en los bordes exteriores de la colonia, que se ven solo en pequeñas secciones de la túnica sin zooides (**Fig. *22***A-B).

Muchos de los zooides estaban contraídos, y seis de los zooides más relajados tenían una longitud promedio de 1,2 mm. Los zooides son de color rosa y el cuerpo está muy pigmentado, por lo que las estructuras internas no son fácilmente visibles desde el exterior; sin embargo, las lengüetas atriales pronunciadas están libres de pigmentos (Fig. 22 C). Las células pigmentadas se extienden uniformemente alrededor de la pared corporal a baja densidad. Las células de pigmento naranja se agrupan a ambos lados del endostilo. Estos grupos corresponden aproximadamente a filas de estigmas, aunque a veces hay menos grupos que filas. Había entre 6 y 9 pares de grupos de pigmentos en estos zooides, la mayoría de las veces 7. Estos grupos de pigmentos correspondían a filas de estigmas 2-7, 2-8, 2-10, 2-11 o 3-8, con mayor frecuencia 2-8.

Los ocho tentáculos orales son de dos o tres órdenes de tamaño, con alta variabilidad en su organización. Los tentáculos orales son grandes con respecto al tamaño del sifón oral, por lo que se superponen entre sí y pueden ser difíciles de contar. Cada zooide tiene 8-9 filas de estigmas a cada lado del cuerpo (**Fig. *22***D). La segunda fila solo era visible en un brote, estando dorsalmente incompleta en el lado derecho, mientras que no era visible en el lado izquierdo. Hay un promedio de 15 estigmas por media fila en el lado izquierdo del cuerpo, dispuestos en la siguiente fórmula: DL5v3v3v4E. En el lado derecho, los estigmas entre la lámina dorsal y el 1er vaso longitudinal no eran visibles, pero los otros estigmas estaban dispuestos de manera similar: ¿DL?v3v2-3v4E.

El estómago es cilíndrico, con ocho pliegues, el último ocasionalmente más pequeño que los demás. Los pliegues no tienen ranuras longitudinales, pero tienen surcos longitudinales poco profundos. El ciego pilórico está curvado en forma de C y es largo (sería más largo que el estómago si el ciego no estuviera curvado). La punta del ciego está ligeramente hinchada (**Fig. *22***E). El asa intestinal se sumerge para tocar la porción

cardíaca del estómago antes de girar verticalmente hacia el recto en un ángulo agudo. El asa intestinal alcanza en cualquier lugar de la 6a a la 8a fila de estigmas, más comúnmente la 7a fila. El ano se abre en cualquier lugar desde el 3er al 5to vaso transversal, más comúnmente en la 5ta fila. Esta ubicación del ano es más anterior que en la mayoría de las especies de botríllinidos, a menos que las especies tengan zooides con 4 filas de estigmas.

Los testículos estaban presentes en CAGoM-2506 pero con un solo folículo cada uno, el izquierdo solapando los extremos cardíacos de los pliegues estomacales más anteriores, mientras que los ovarios no eran visibles. En otras dos muestras sin código de barras, pero tomadas del mismo sitio y con morfología similar (CAGoM-1570 y CAGoM-2034), los ovarios eran anteriores y dorsales a los testículos en ambos lados del cuerpo. Aparecen en brotes de primer orden con un ovocito en cada lado, pero los zooides adultos tienen hasta dos embriones en desarrollo en cada lado del cuerpo. Los testículos tienen de 10 a 12 folículos circulares de diferentes tamaños en cada lado. En todos los zooides, el testículo izquierdo se solapa con el asa intestinal más anterior y es anterior al testículo del lado derecho. Se encontraron una (CAGoM-2034) o dos (CAGoM-1570) larvas a cada lado del cuerpo. En la mayoría de las colonias observadas, las larvas no estaban bien desarrolladas y tenían manchas de pigmento, especialmente en el tronco. Debido a este pigmento, solo fue posible ver cuatro ampollas ectodérmicas.

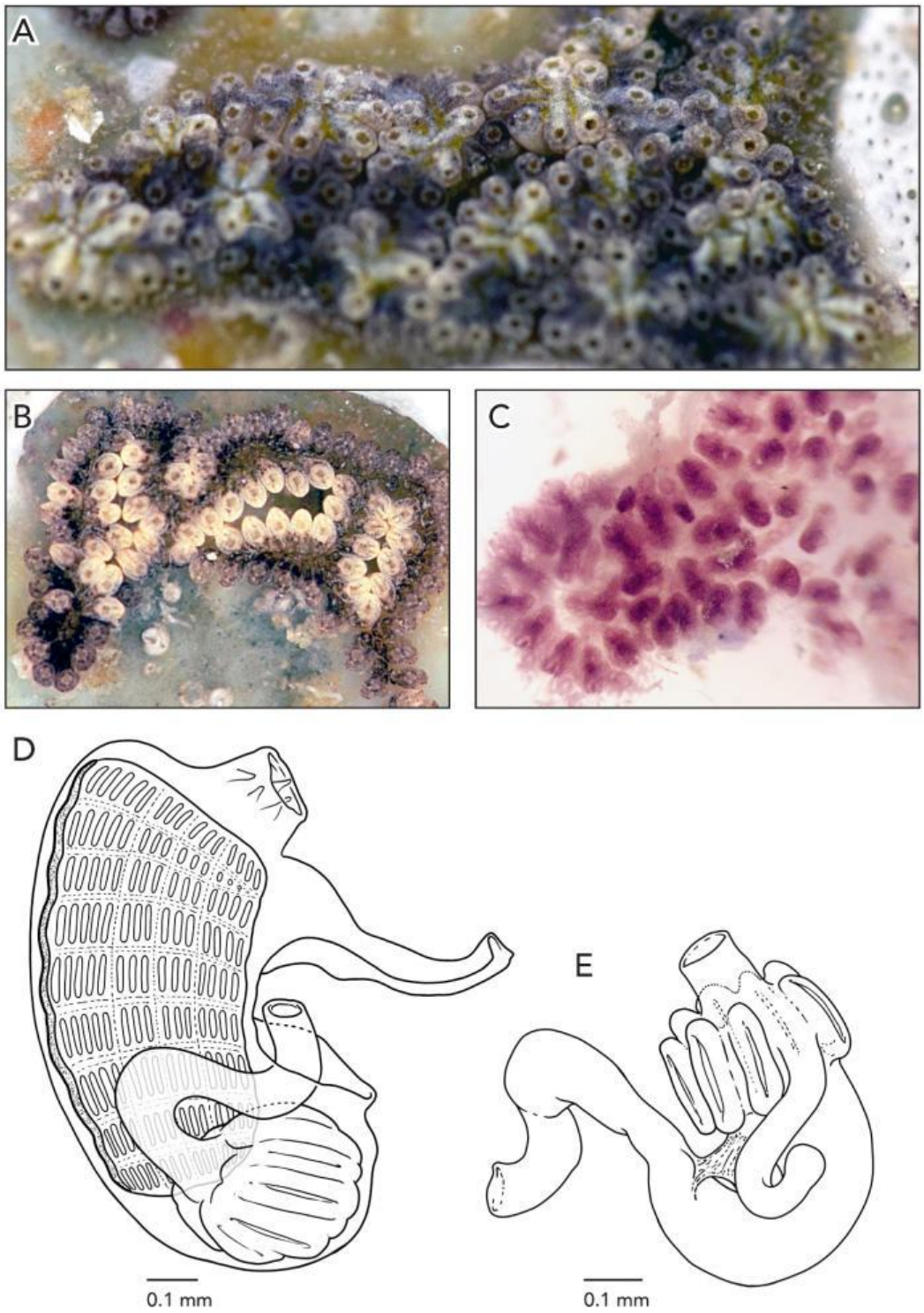


Fig. 22 ***Botryllus tunnelli*** **sp. nov.** (A,B) Colonias vivas en el sustrato artificial - (PVC) (C) Detalle de una colonia conservada (D) Vista lateral izquierda del zooide (E) Detalle de la región del abdomen.

***Botryllus unamensis* sp. nov.**
Clade 1 + 11

Holotipo: Arrecife CAGoM-2272 Bajos del Norte (BN03), 17 m de profundidad, 21 de julio de 2019, sobre coral muerto, col. Lilian Palomino-Álvarez.

Paratipo: CAGoM - 0367 Cayo Arcas (ARC), 1 m de profundidad, 21 de agosto de 2016, col. Lilian Palomino-Alvarez. Sobre coral muerto. CAGoM-951 Arrecife Cayo Arcas (T-II), sobre coral, 7,6 m de profundidad, 23 de abril de 2018, col. Lilian Palomino-Álvarez. CAGoM-2280 Arrecife Bajos del Norte, 14 m de profundidad, sobre coral muerto, 21 de julio de 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM - 0376 Arrecife Cayo Arcas (PMX), 13 m de profundidad, 21 de agosto de 2016, col. Lilian Palomino-Álvarez. Plataforma. CAGoM - 0980 Arrecife Cayo Arcas (T-XVII), 13 m de profundidad, sobre coral muerto, 23 de abril de 2018, col. Lilian Palomino-Álvarez.

Etimología: El nombre está dedicado a la institución "Universidad Nacional Autónoma de México" (UNAM) por su importante papel en el desarrollo de la docencia, la investigación científica y la difusión de la cultura en México.

Las colonias vivas son de 3-4 cm de largo y ~1 mm de espesor. Los zooides (10-12) están dispuestos en sistemas con una configuración de "tipo schlosseri"[35]. En vida, los zooides son de color oscuro (CAGoM-2280) o anaranjados (CAGoM-2272), fácilmente visibles a través de la túnica transparente. La superficie de la túnica muestra una red blanca que une los sifones orales y las cloacas (**Fig. *23*** A–C). Después de la conservación con formalina, la colonia aparece de color marrón rojizo con una túnica amarillenta clara (**Fig. *23*** D).

Muchos de los zooides estaban contraídos, y 20 de los zooides más relajados tenían una longitud media de 1,2 mm (Fig. 23 E). Los zooides de color marrón rojizo tienen pigmento blanco alrededor del sifón oral. La pared corporal está muy pigmentada, de modo que las estructuras internas no son visibles desde el exterior del zooide. Los zooides en CAGoM-2280 tienen una baja densidad de células pigmentadas distribuidas uniformemente en la pared corporal y también agrupadas en un anillo alrededor del

sifón oral. Las células de pigmento naranja se agrupan a ambos lados del endóstilo, lo que corresponde aproximadamente a filas de estigmas, pero en zooides muy pigmentados, el número y la ubicación de los grupos no siempre se pudieron determinar. Había entre 6-8 pares de grupos de pigmentos, la mayoría de las veces 6, correspondientes a las filas de estigmas 2-7, 2-8 o 2-9, la mayoría de las veces 2-7.

Hay de ocho a nueve tentáculos orales de tres órdenes de tamaño, en una de estas dos posiciones (L S M S M S M S) o (L S M S L M S M). Cada zooide tiene de 9 a 10 filas de estigmas en el lado derecho del cuerpo y 10 filas en el lado izquierdo. La segunda fila solo era visible en los brotes, donde no había estigmas visibles entre la lámina dorsal y el primer vaso longitudinal. Sin embargo, posiblemente los estigmas aún pueden aparecer en este espacio en zooides completamente desarrollados, dado que había estigmas entre el segundo y el tercer vaso longitudinal, y la falta de estigmas generalmente se extiende a este espacio cuando la fila está incompleta. Hay aproximadamente 14-15 estigmas por media fila en el lado derecho, con la siguiente fórmula: DL5v2-3v3v4E. En el lado izquierdo, los estigmas entre los vasos longitudinales 2 y 3 no fueron visibles, por lo que presentamos una fórmula parcial: DL5v3v?v4E.

El estómago es corto y cilíndrico con ocho pliegues, casi siempre del mismo tamaño. El ciego pilórico está curvado en forma de C y es largo (sería ¾ de la longitud del estómago si el ciego no estuviera curvado) (**Fig. *23*** F,G). El ciego sobresale perpendicular al eje longitudinal del estómago, pero en CAGoM-367 está doblado hacia el asa intestinal, y la punta es visible en el otro lado del cuerpo. Por lo general, el ancho del ciego es uniforme, pero en algunos zooides, la punta está ligeramente hinchada. La primera asa del intestino es cerrada, y el borde anterior del asa está en la octava o novena fila de estigmas, mientras que la porción media del intestino es casi paralela al estómago. En los zooides CAGoM-367, la mitad del intestino es perpendicular al estómago. Luego, el intestino se dobla verticalmente formando el recto y el ano se abre en la sexta, séptima u octava fila, generalmente una fila más anterior al borde de la primera asa intestinal.

Los ovarios no eran visibles en los zooides. Un testículo era visible en un solo zooide de CAGoM-2280, en el lado izquierdo del cuerpo con un solo folículo. Este testículo era

justo anterior al asa intestinal. Los brotes estaban presentes en la colonia, unidos a zooides adultos.

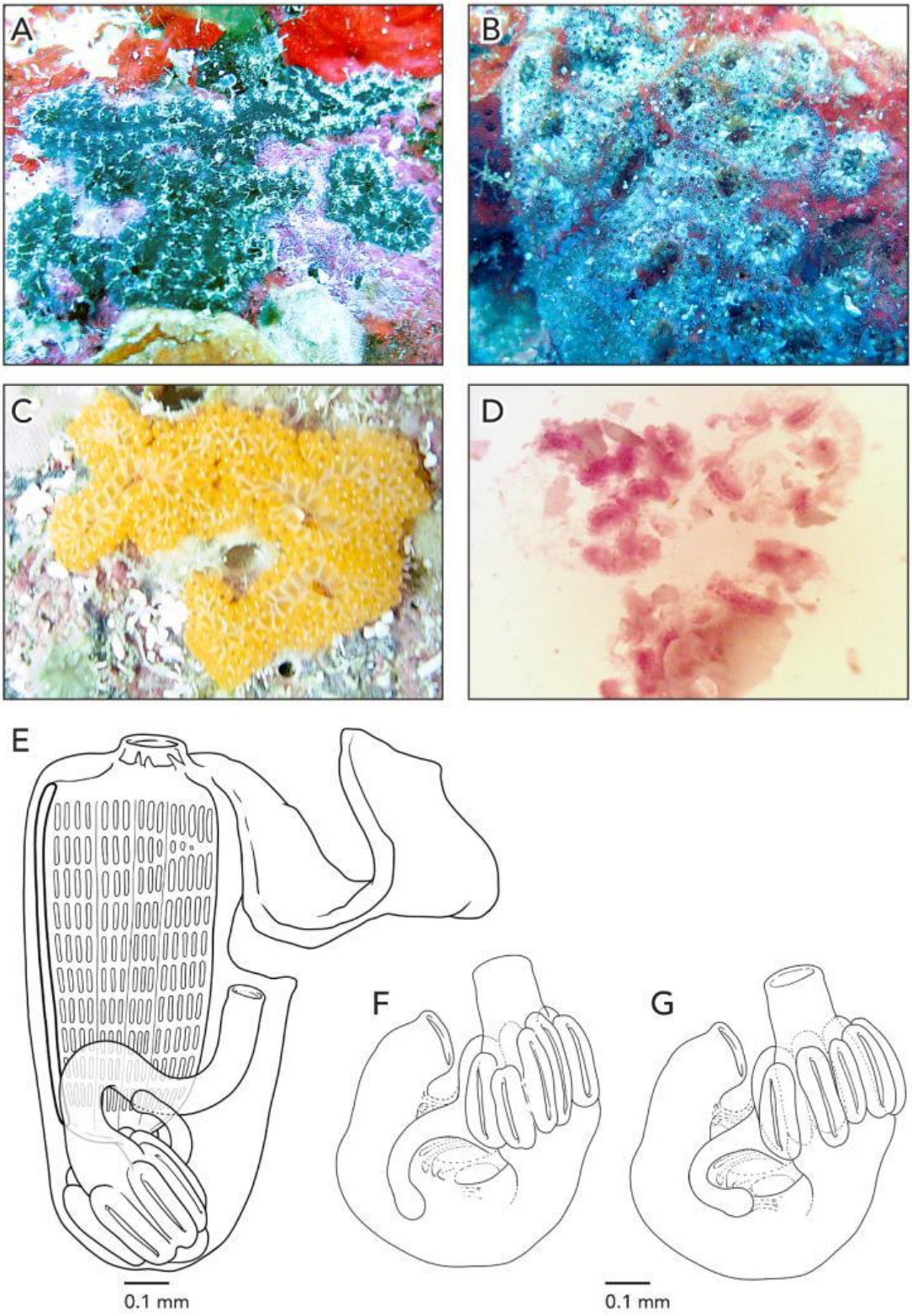


Fig. 23 ***Botryllus unamensis*** **sp. nov.** (A–C) Colonias vivas sobre sustrato natural (coral muerto) (D) Detalle de una colonia conservada que muestra manchas oscuras a ambos lados del endóstilo (E) Vista lateral izquierda de un zooide (F,G) Detalle del abdomen: variación del estómago y el ciego gástrico.

Genus *Botrylloides* Milne Edwards, 1841

Botrylloides alacranensis sp. nov.

Holotipo: CAGoM-2227, Alacranes (ALA04), sobre coral muerto, 7 m, 18 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Paratipo: CAGoM-2270, Bajos del Norte (BN02), sobre coral muerto, 10 m, 20 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2261, Bajos del Norte (BN01), 10 m, 20 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Coral muerto.
Etimología: El holotipo se encontró en el Arrecife Alacranes, Yucatán, que es el arrecife de coral más grande del Golfo de México y un punto importante de biodiversidad en la región.

En vida, las colonias son verdosas y aparecen como líneas serpenteantes (**Fig. *24***A) porque los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo leachii"[35]. Después de la conservación en formol, las colonias son de color rojo ladrillo **Fig. *24***B–C). Ambas colonias tienen 1 mm de espesor. En CAGoM-2227, hay secciones en la colonia sin zooides y estas áreas son más grandes de lo que normalmente serían las aberturas cloacales. Las ámpulas en forma de dedo recubren el exterior de la mitad de la colonia, con tres patrones de color cuando se conservan: (1) de color melocotón, (2) amarillo y (3) púrpura oscuro en la base pero que falta en las puntas. Los zooides son amarillos con grupos de pigmentos dorados en la mitad anterior, mientras que la mitad posterior tiene una pared corporal transparente. Además, hay glóbulos de pigmento rojo ladrillo dispersos a través de la pared corporal a baja densidad, en grupos espaciados uniformemente que forman un anillo ancho alrededor del sifón oral, y agrupados a ambos lados del endostilo, que corresponden aproximadamente a filas de estigmas, aunque estos grupos son más pequeños y difusos que los grupos de pigmento naranja en otras especies de botryllinidos. Los zooides inmaduros tienen células pigmentarias de color naranja y púrpura que se extienden a baja densidad por toda la pared corporal.

En la colonia CAGoM-2270, las paredes corporales de los zooides conservados son translúcidas y una sección de la faringe de color marrón rojizo es visible. Las regiones anterior y posterior del zooide son de color rosado, en contraste con el centro de color marrón rojizo. El endostilo está delineado en pigmento rojo ladrillo. Como en CAGoM-2227, las células pigmentarias de color rojo ladrillo se dispersan a través de la pared corporal a baja densidad, pero en contraste, las células pigmentarias de color rojo ladrillo no son visibles alrededor del sifón oral o se agrupan a ambos lados del endostilo. La longitud media del zooide es de 1,55 mm en CAGoM-2227 y 1,62 mm en CAGoM-2270 (**Fig. *24***D). En ambas colonias, el sifón oral es más pronunciado que en otros *Botrylloides* y *Botryllus*, y la porción anterior del zooide que rodea el sifón oral es cóncava. En CAGoM-2270, el sifón oral se divide en proyecciones delgadas, lo que le da al sifón la apariencia de una corona. En ambas colonias, la abertura auricular de los zooides es muy grande y el labio dorsal tiene forma de cuenco. Hay ocho tentáculos orales de tres órdenes de tamaño. Los zooides tienen de 11 a 12 filas de estigmas en el lado derecho del cuerpo, con la última fila a veces irregular, mientras que la segunda fila es dorsalmente completa en ambos lados. Hay de 15 a 17 estigmas por media hilera a cada lado del cuerpo, con la siguiente fórmula DL5V3V3V4E en el lado derecho y DL5v3v3v4E en el izquierdo.

El estómago es cónico, lo que significa que el extremo cardíaco es más ancho que el extremo pilórico, con la mayoría de las veces nueve pliegues (ocho en algunos zooides) y el último ocasionalmente más pequeño que los demás. Los pliegues no tienen ranuras longitudinales y los extremos cardíacos están hinchados. El ciego pilórico está en un ángulo perpendicular al eje longitudinal del estómago. Es pequeño, de ¼ a ⅓ de la longitud del estómago, y la punta del ciego está ligeramente hinchada (Figura 11E). La primera asa intestinal es cerrada, con la sección descendente tocando la porción cardíaca del estómago antes de girar verticalmente hacia el recto en un ángulo obtuso. El borde anterior de la primera asa intestinal está en cualquier lugar desde el octavo al undécimo vaso transversal. El ano se abre en cualquier lugar desde la 7a a la 10a fila de

estigmatas y con mayor frecuencia la 9a fila y la posición es bastante variable con respecto al borde anterior del asa intestinal.

No se encontraron ovarios. La mayoría de los testículos tenían un solo folículo, aunque un testículo tenía tres. Los brotes estaban presentes en CAGoM-2227, unidos a zooides adultos.

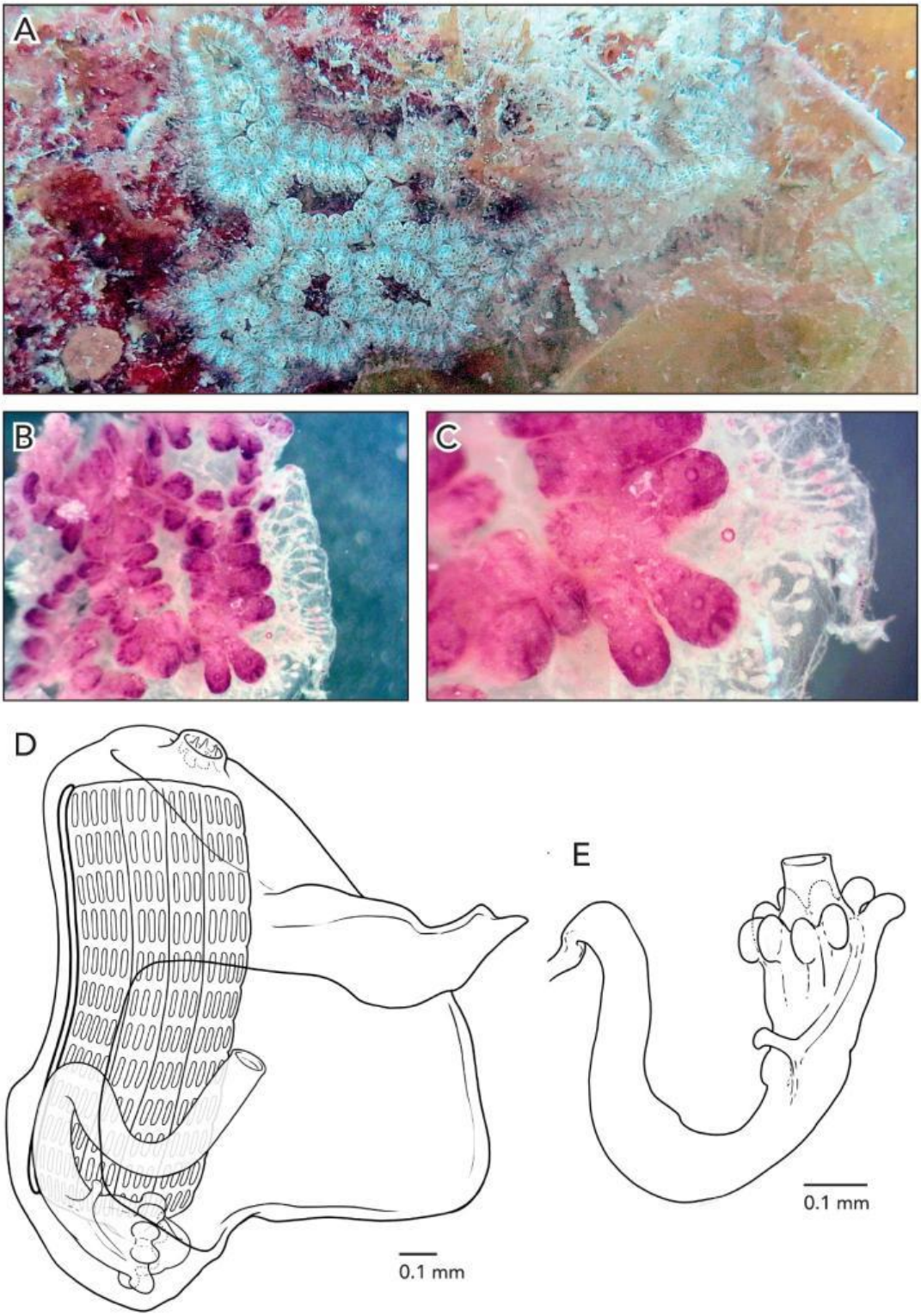


Fig. 24 *Botrylloides alacranensis* sp. nov. (A) Colonia viva en sustrato natural (coral muerto y algas) (B,C) Detalle de sistemas de zooides y ampollas en colonias conservadas (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región del abdomen.

Botrylloides ampullarius sp. nov.

Holotipo: CAGoM-2425, Bajo 10 (ARMS), creciendo en una lámina de algas microscópicas, 7 m, 30 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Paratipo: CAGoM-1497, CAGoM-1542, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 18 febrero 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-2420, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.
Etimología: El nombre de la especie se debe a la gran cantidad de ampollas en las colonias.

En vida, la colonia es marrón con pequeñas áreas de color amarillo y tiene un grosor de 1-2 mm (**Fig. *25***A). Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo schlosseri"[35]. Había 6-7 zooides en cada sistema, todos compartiendo una cloaca. Las redes vasculares con ámpulas son visibles en la parte inferior de la colonia. Se encontraron dos tipos de ámpulas: las ámpulas en forma de dedo son densas a lo largo del margen de la colonia, y las ámpulas circulares aparecen en una región más interior de la colonia que las ampollas en forma de dedo. Después de la conservación en formol, la colonia es de color marrón oscuro a negro. Las ampollas son de color dorado opaco o amarillo / marrón (**Fig. *25***B–C). Hay otras dos colonias (CAGoM-1497 y CAGoM-1542) sin secuencias de código de barras recogidas en la misma ubicación con características morfológicas similares a la muestra tipo (CAGoM-2425): esas colonias son de color púrpura con naranja y con 8-12 zooides en cada sistema ovalado.
La longitud media del zooide es de 1,48 mm (**Fig. *25***D). La pared del cuerpo del zooide está cubierta de células de pigmento amarillo, ya sea de alta o baja densidad, pero este pigmento es lo suficientemente claro como para que las estructuras internas sean visibles desde el exterior. La lengua auricular casi siempre tiene células pigmentarias amarillas y marrones de alta densidad. Las células pigmentarias oscuras se encuentran a menudo en grupos alrededor del sifón oral, en la lengüeta auricular de algunos

zooides, en la pared corporal más comúnmente en el lado dorsal que ventral, y casi siempre se encuentran en vasos transversales.

Los ocho tentáculos orales son de dos órdenes de tamaño, alternados. Dado que esto es difícil de ver, pueden existir otras disposiciones. Cada zooide tiene de 9 a 10 filas de estigmas a cada lado del cuerpo, más comúnmente 9. La segunda fila está dorsalmente completa en el lado izquierdo, pero no es visible en el lado derecho. Hay 14-15 (más a menudo 15) estigmas por media fila en el lado derecho del cuerpo en la siguiente disposición: DL5v3v2-3v4E, mientras que en el lado izquierdo 14 estigmas son más comunes con la siguiente disposición: DL4-5v3v3v3-4E.

El estómago es cónico, con pliegues hinchados y oscuros en el extremo cardíaco. Hay ocho pliegues estomacales, con el octavo pliegue comúnmente más pequeño que los otros. El ciego pilórico pequeño es un tallo con una punta moderadamente hinchada, que se proyecta en un ángulo perpendicular al eje longitudinal del estómago (**Fig. *25***E). El asa intestinal se sumerge para tocar la porción cardíaca del estómago antes de girar verticalmente en un ángulo agudo para formar el recto. El borde anterior de la primera asa intestinal está en cualquier lugar desde el séptimo al octavo vaso transversal, más comúnmente en el séptimo. El ano se abre más comúnmente dos filas anteriores a la primera asa intestinal, en cualquier lugar desde el quinto vaso transversal hasta la séptima fila de estigmas, más comúnmente en la sexta fila.

No se encontraron ovarios y testículos en esta colonia. Los brotes estaban presentes, unidos a zooides adultos.

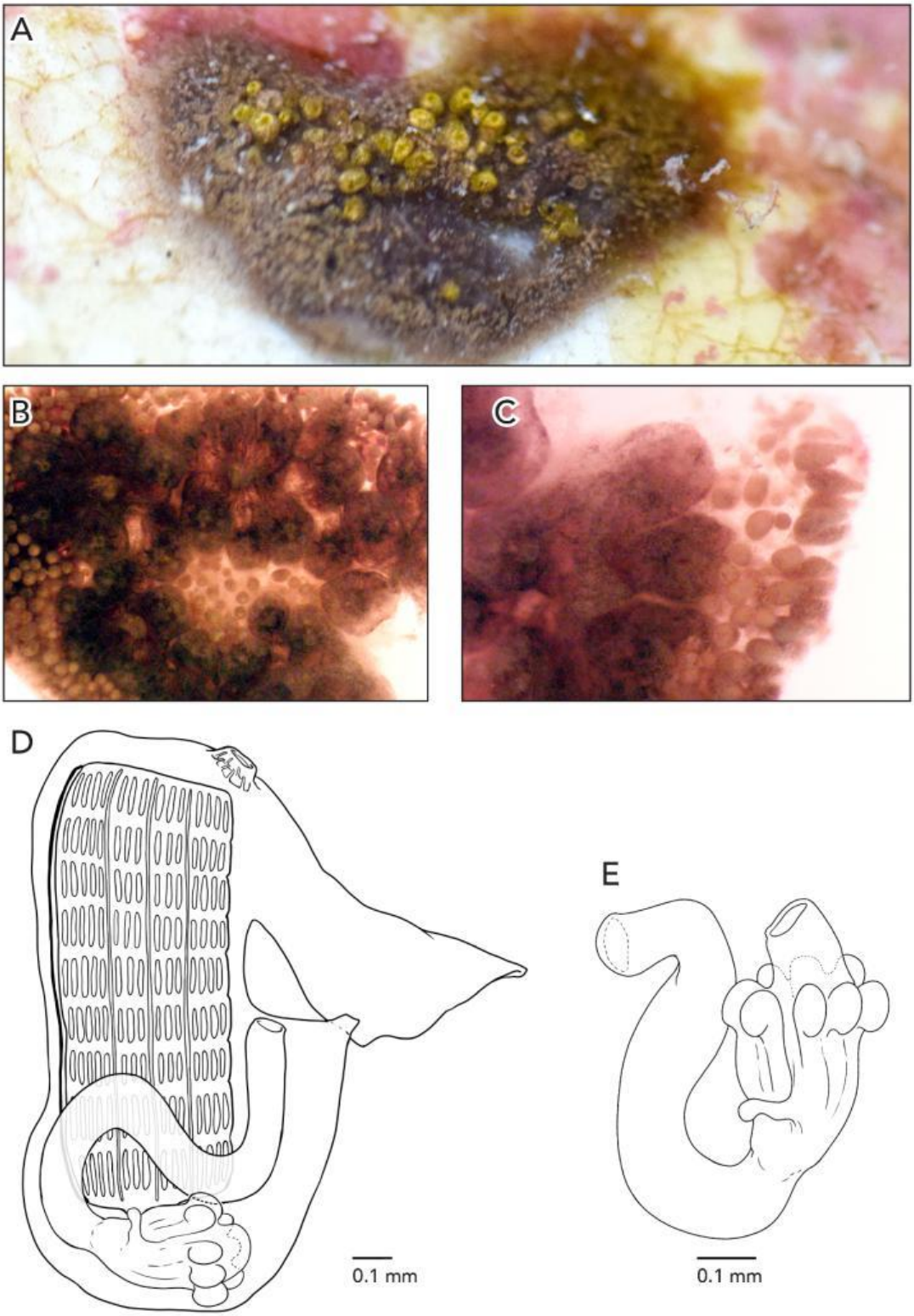


Fig. 25 ***Botrylloides ampullarius*** **sp. nov**. (A) Colonia viva sobre sustrato artificial (PVC) (B,C) Colonias conservadas con numerosas ámpulas (D) Vista lateral izquierda de un zooide (E) Detalle de la región abdominal.

***Botrylloides catalitinae* sp. nov**
Clade 3+15

Holotipo: CAGoM-2212, Alacranes (ALA02), sobre algas, 6 m, 18 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Paratipo: CAGoM-0955, Cayo Arcas (T-II), sobre coral, 7.6 m, 23 abril 2018, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2234, Alacranes (ALA05), sobre coral muerto, 12 m, 20 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2254, Alacranes (ALA07), sobre coral muerto, 9 m, 19 Julio 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: ARC06, CAGoM-0393, CAGoM-0394, Cayo Arcas (ZR), sustrato artificial, 7 m, 23 agosto 2016 col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-0955, Cayo Arcas (T-I), sobre coral muerto, 2.6 m, 21 abril 2018, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-1150 Cayo Arcas (TEX-1), sobre coral muerto, 4 m, 19 agosto 2018, col. Lilian Palomino-Alvarez. CAGoM-2434, Bajo 10 (ARMS), 7 m, 25 octubre 2019, col. Lilian Palomino-Alvarez.

Etimología: En memoria de Catalina San Germán, mujer extraordinaria y ejemplo de vida que apoyó al primer autor.

Las colonias son de forma muy irregular, de 1-2 mm de espesor, y crecen en corales muertos o esponjas, con secciones cubiertas de fragmentos de coral o algas. Los zooides están dispuestos en una configuración de "tipo leachii"[35] alrededor de cloacas grandes y circulares, ligeramente elevadas de la superficie de la colonia. En la colonia viva, la lengüeta atrial es amarilla y la región ventral anterior del zooide es blanca o gris y blanca, lo que le da a la colonia un color gris general con parches de amarillo y blanco. Todo el color es de los zooides, siendo la túnica una membrana incolora y transparente (**Fig. *26***A–C). Después de la conservación con formol, la colonia es de color marrón oscuro y los zooides son de color amarillo o marrón, opacos en la región anterior y transparentes en la parte posterior. En CAGoM-2254, también se encuentran presentes grupos de células de pigmento naranja a ambos lados del endostilo, que corresponden

aproximadamente a filas de estigmas. Estos grupos comienzan en la fila 2 y terminan entre las filas 6 y 11, más comúnmente 7 u 8. Estas células de pigmento naranja no eran visibles en CAGoM-2212, CAGoM-2234 o CAGoM-0955, pero probablemente estaban oscurecidas por la presencia de células de pigmento púrpura oscuro. Las redes vasculares con numerosas ampollas son visibles en la parte inferior, entre los sistemas y a lo largo del margen de las colonias. CAGoM-2212 tiene ampollas inusualmente largas a lo largo del margen de un lado de la colonia, tan largas como los zooides en algunos casos (**Fig. *25***D), mientras que CAGoM-2254 contiene una sección de 4 × 5 mm en el margen de la colonia llena de ámpulas, pero sin zooides. Las numerosas ampollas en las colonias conservadas varían en color de blanco a melocotón o marrón oscuro.

La longitud de los zooides adultos es de 1,5-1,9 mm (**Fig. *26***E). Los ocho tentáculos orales son de tres órdenes de tamaño, en una de estas dos disposiciones: L S M S M S M S o L S M S L M S M. Hay de 10 a 12 filas de estigmatas y siempre más filas en el lado derecho que en el izquierdo. La segunda fila está incompleta dorsalmente en el lado izquierdo, y no se confirmó si este es el caso en el lado derecho debido a la pigmentación del cuerpo. Por lo general, hay 14-15 estigmas por media fila en ambos lados con la siguiente fórmula: DL5v3v3v3-4E.

El estómago se coloca horizontalmente y hay 8-9 pliegues estomacales, con el noveno pliegue siempre más pequeño que los demás. Los pliegues no están bien marcados a lo largo de toda la longitud del estómago, pero forman dilataciones alargadas conspicuas en el extremo cardíaco. El ciego pilórico pequeño es digitiforme, sobresaliendo de un tifosol ancho en un ligero ángulo (**Fig. *26***F). El asa primaria es poco profunda y la mayor parte del intestino corre paralela al estómago, pero el extremo del asa toca la porción cardíaca del estómago antes de girar verticalmente hacia el recto. El borde anterior de la primera asa intestinal está en cualquier lugar entre el décimo y el undécimo vaso transversal, más comúnmente en el undécimo. El ano es liso y se abre en cualquier lugar desde la octava a la undécima fila de estigmas, más comúnmente en la undécima, en el margen posterior de la abertura auricular.

Los ovarios y los testículos no se observaron juntos en el mismo zooide. Entre 30 zooides disecados de CAGoM-2254, se observó un solo ovario, en el lado derecho del cuerpo. El testículo con 12-16 folículos en forma de pera era visible en CAGoM-0955. La

porción posterior de este testículo se solapaba con el asa intestinal más anterior. Los brotes estaban presentes, unidos a zooides adultos.

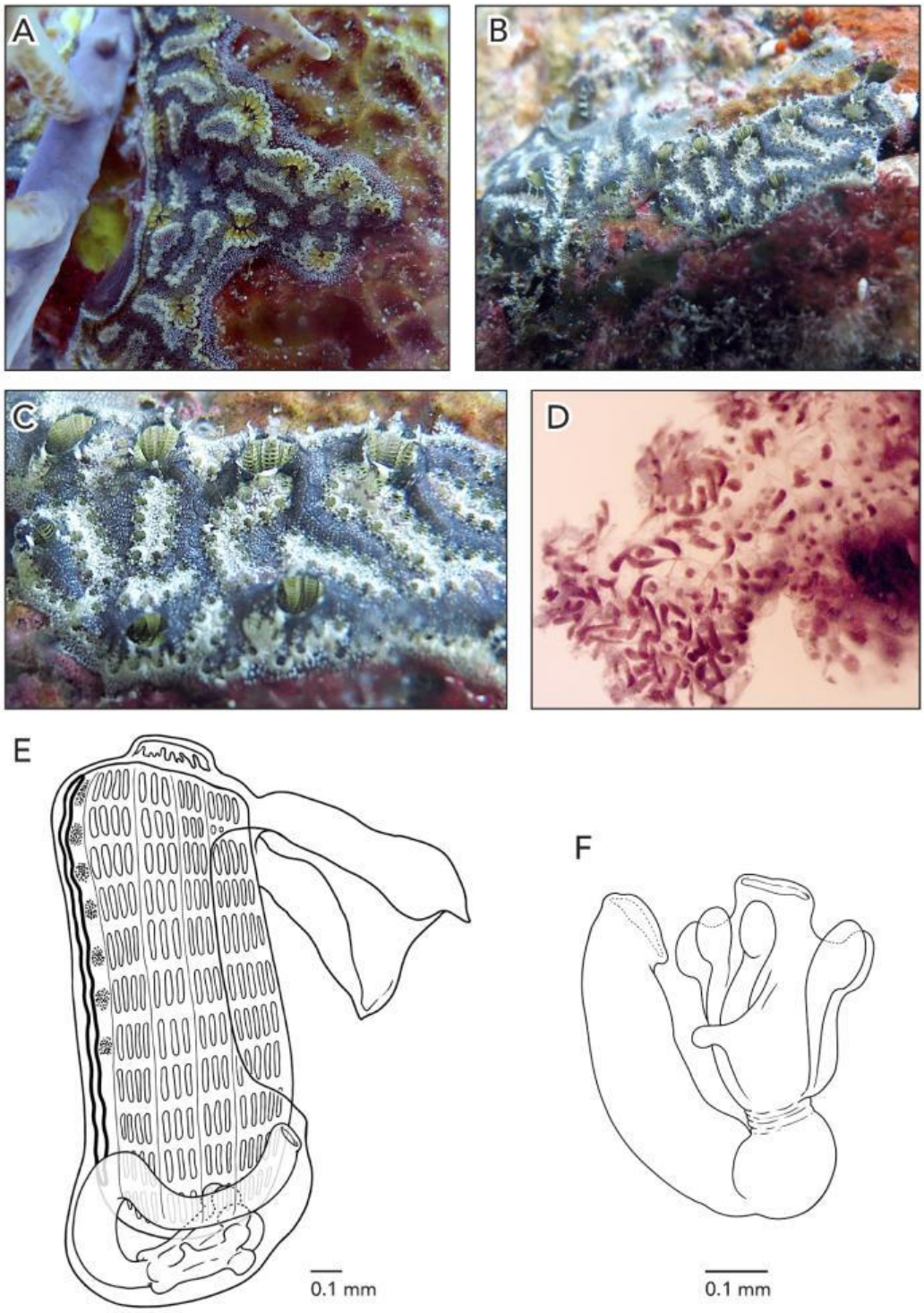


Fig. 26 ***Botrylloides catalitinae*** **sp. nov. (**A–C) Colonias vivas sobre sustrato natural (Esponja) (D) Detalle de una colonia conservada que muestra el sistema vascular con ampollas (E) Vista lateral izquierda de un zooide (F) Detalle de la región del abdomen.

Botrylloides niger Herdman, 1886

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-0372, Cayo Arcas (Pr), Sustrato artificial, 1 m, 21 agosto 2016 col. Lilian Palomino-Alvarez.

Esta es una especie bien conocida y no se describirá aquí.

Genus Symplegma Herdman, 1886

Symplegma papillata sp. nov.

Holotipo: CAGoM-2271, Bajos del Norte (BN03), 15.7 m, 20 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Coral muero.

Etimología: El nombre de la especie se debe a la presencia de diversas papilas en la zona prefaringeal, poco frecuente en este género.

En vida, la túnica es transparente y los zooides son perfectamente visibles con pigmento amarillo en la zona ventral (a lo largo del endostilo) y dorsal, entre los sifones y entre las filas de estigmas (**Fig. *27***A–B). Después de la conservación en formalina, los zooides son amarillos, pero aún transparentes. La red vascular es visible en la túnica y contiene células pigmentarias que son del mismo color que los zooides.

La longitud media del zooide es de 2,4 mm (**Fig. *27***C-D). Hay 12 tentáculos orales de tres órdenes de tamaño. El área del tubérculo dorsal tiene la forma de una "V" ancha y profunda con cinco o más papilas pequeñas posteriores a la abertura del tubérculo (**Fig. *27***E). El lado derecho del zooide tiene 11 filas de estigmas y el lado izquierdo tiene 10. La segunda fila está incompleta en el lado derecho (indeterminada en el izquierdo). Hay 20 estigmas en cada media fila: DL4v4v4v4v4E (lado derecho) y DL4v4v4v4v4E (lado izquierdo).

El abdomen es pequeño y posterior. El estómago es globular con seis pliegues, dos de ellos más cortos y cerca del ciego pilórico. El ciego pilórico tiene forma de C, es pequeño (¼ de la longitud del estómago si no estaba doblado) y la punta no está hinchada (**Fig. *27***F). Hay conexiones entre la curva del ciego y la mitad del intestino y entre la punta del ciego y el estómago. A veces, el ano se abre al mismo nivel que el asa intestinal o una fila de estigmas posterior a ese nivel. La base del recto no es isodiamétrica, ya que se retuerce alejándose del estómago. Los testículos y los ovarios no son visibles en esta colonia.

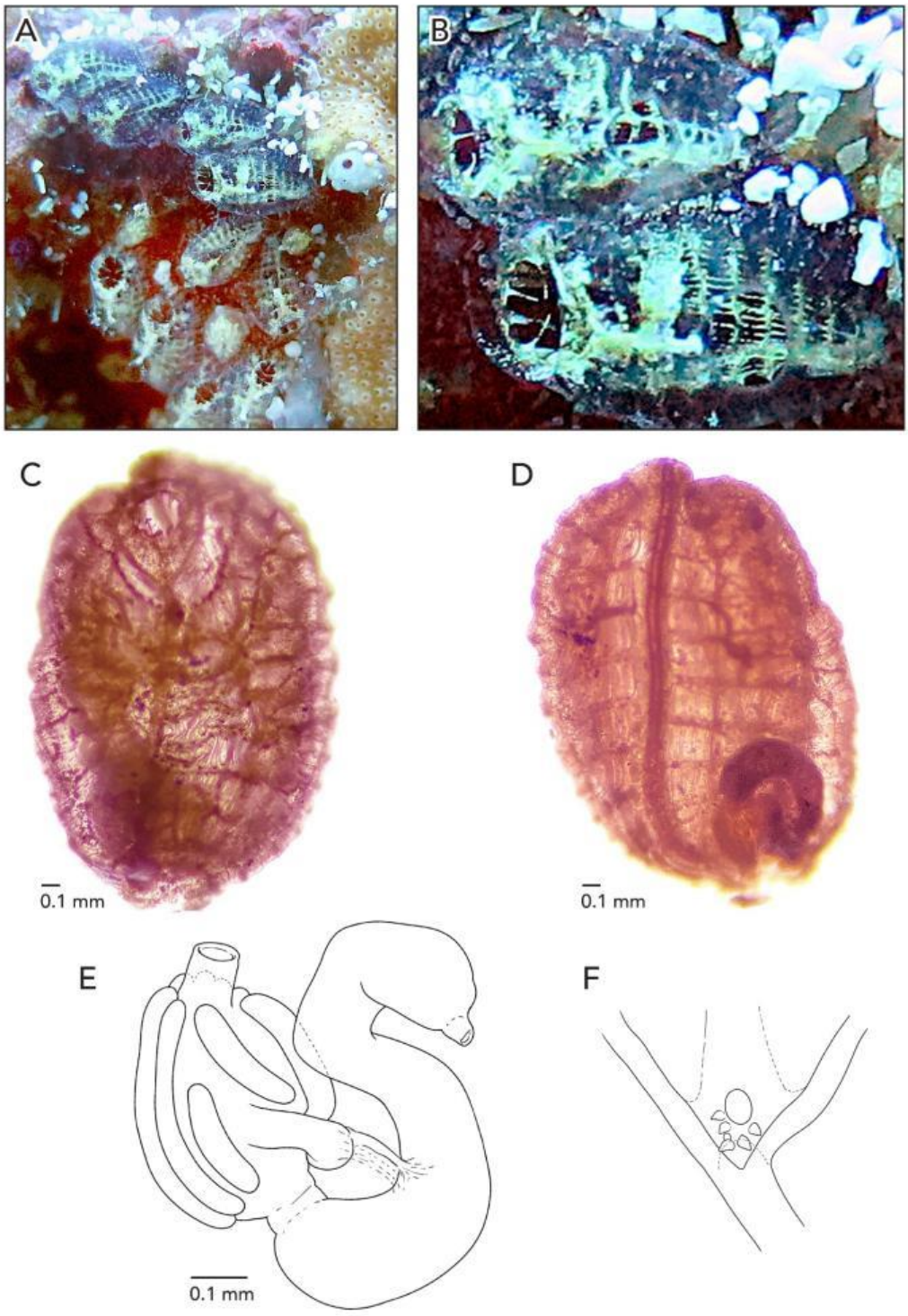


Fig. 27 Symplegma papillata sp.: (A,B) Colonias vivas en sustrato natural (coral muerto) (C,D) Zooides conservados (vistas dorsal y ventral) (E) Región peritubercular con papilas posteriores a la abertura del tubérculo (F) Detalle de la región abdominal.

Symplegma sisalensis sp. nov.

Holotipo: CAGoM-02404, Bajo de 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Paratipo: CAGoM-02424, Bajo de 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Muestras únicamente con código de barras y determinadas por análisis de delimitación de especies: CAGoM-02094, CAGoM-02099, CAGoM-02133 Bajo de 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial. CAGoM-2382, Bajo de 10 (ARMS), 7 m, 30 Julio 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

Etimología: El nombre de la especie está dedicado a la localidad de la especie, el antiguo pueblo de Sisal en Yucatán, México.

La colonia es delicada, con una túnica incolora, lo que hace que los zooides magentas sean perfectamente visibles **Fig. *28***A–B). Las ámpulas en forma de dedo que recubren los márgenes de la colonia tienen la misma pigmentación. Después de la conservación con formalina, la colonia aparece rosada con una túnica opaca amarillenta; las ámpulas contienen células pigmentarias de color blanco y melocotón, pero son de color más claro que los zooides, como es común en las colonias conservadas. La red vascular es fácilmente visible en las secciones de la colonia que carecen de zooides. Fragmentos de coral, briozoos o tubos circulares de serpúlidos están incrustados en la base de la colonia.

La longitud media de tres zooides relajados fue de 2,07 mm (**Fig. *28***C-D). Hay al menos 16 tentáculos orales, en dos categorías de tamaño; el más largo es el doble de largo que el más corto. El área peritubercular se asemeja a un cáliz con tres barras verticales y la abertura del tubérculo dorsal en la punta de la barra central (Fig. 28E). Cada zooide tiene 12 filas de estigmas en el lado derecho, con la segunda fila dorsalmente incompleta (la segunda fila en el lado izquierdo no era visible). Hay ∼24 estigmas por media fila, con la siguiente fórmula en el lado derecho: DL5-6v4-5v4v4v6E, y en el lado izquierdo: DL5v4-5v4-5v4v5E y el primer vaso dorsal del lado izquierdo toca la lámina dorsal al nivel de la 6a–7a fila.

El estómago es de forma cuadrada y plana con 10-17 pliegues estomacales, la mayoría de las veces 16 con 8 en cada lado. Hay un ciego pilórico curvo grande (¾ de la longitud del estómago si el ciego no fuera curvo) con una punta moderadamente hinchada y dos conexiones de tejido con el asa intestinal (**Fig. *28***F). El estómago y el intestino juntos ocupan la mitad de la porción de la cavidad corporal izquierda. La primera asa intestinal puede llegar hasta la 5a o 6a fila de estigmas.

Los ovarios no eran visibles, mientras que los testículos estaban bien desarrollados, entre la 5a y 7a fila de estigmas en el lado derecho y la 3a y 5a fila en el lado izquierdo.

Hay 5-7 lóbulos testiculares marcados en forma de pera en cada mitad. Los brotes no eran visibles en la colonia.

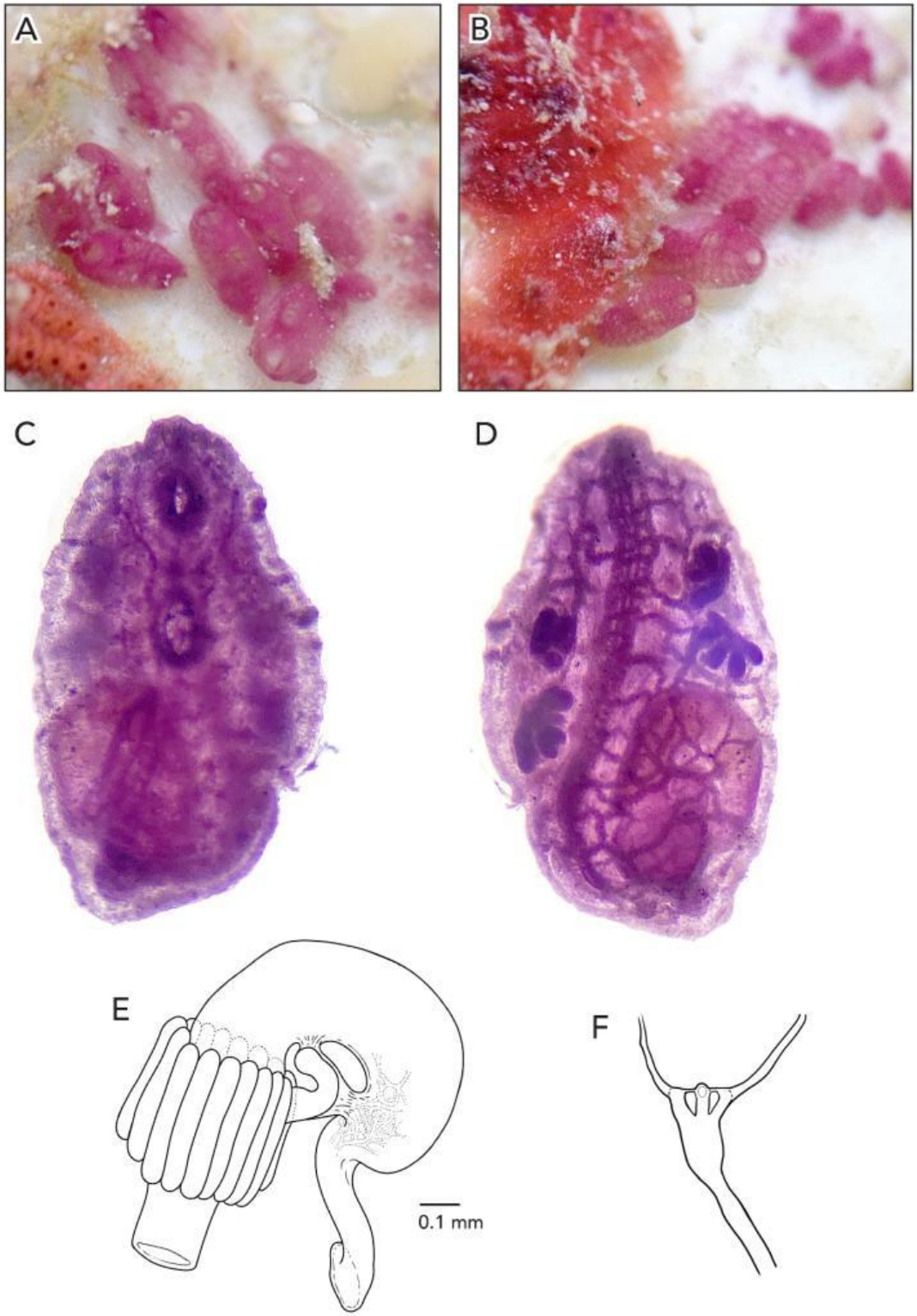


Fig. 28 *Symplegma sisalensis* sp. nov. (A, B) Colonias vivas en el sustrato artificial (PVC) (C) Vista dorsal de un zooide conservado (D) Vista ventral de un zooide conservado (E) Área peritubercular (F) Detalle de la región del abdomen.

Symplegma sp. 1

Holotipo: CAGoM-2104, Bajo de 10 (ARMS), 7 m, 03 abril 2019 col. Lilian Palomino-Alvarez. Sustrato artificial.

La colonia tiene una túnica fina y transparente y los zooides son perfectamente visibles a través de la superficie. Los zooides son morados con un triángulo amarillo dorsalmente y dos pequeños grupos de pigmentos adicionales en cada lado anterior al sifón oral. La red vascular es visible en la túnica y contiene células pigmentarias del mismo color que los zooides. Las ámpulas son similares a dedos y contienen solo células de pigmento púrpura (**Fig. *29***A). Después de la conservación con formol, la colonia es de color amarillo dorado (**Fig. *29***B).

La longitud media del zooide es de 1,4 mm (**Fig. *29***C). Los zooides son opacos, con un estómago amarillo y un intestino blanco apenas visibles a través de la pared corporal. A menudo hay una sustancia blanca difusa en la pared corporal en el centro del zooide que desaparece con la tinción. Hay al menos 12 tentáculos orales de tres órdenes de tamaño. Los tentáculos orales tienen una base estrecha y son largos y curvos. El tubérculo dorsal tiene una abertura redonda en el centro de una región hinchada (Fig. 29 D). El lado derecho del zooide tiene 9 filas de estigmas. La fórmula de los estigmas en el lado derecho es DL5v?v4v4v4-5E, mientras que en el lado izquierdo es DL5v?v5v3-4v4E. El 1er vaso longitudinal se conecta con la lámina dorsal en el 4to vaso transversal o en la 5ta fila de estigmatas.

El estómago es alargado con la mayoría de las veces 9, a veces 10 pliegues estomacales. El ciego pilórico se eleva en el extremo posterior del estómago en un ángulo perpendicular al tifosol. El ciego pilórico es de tamaño mediano (½ de la longitud del estómago si no estaba doblado) y está doblado en ángulo recto a la mitad de su longitud, con una punta que no está hinchada. Tiene una única conexión de tejido entre su punta y el asa intestinal. La primera y la segunda asa intestinales están muy juntas, la primera llega a la fila 6-8 del estigma, mientras que el ano se abre en la 4a o 5a fila. La posición del ano es bastante variable con respecto al borde anterior del asa intestinal, siempre 1-4 filas por delante.

Los testículos y los ovarios no eran visibles en esta colonia. Los brotes estaban presentes, con el mismo color que los zooides en las colonias vivas.

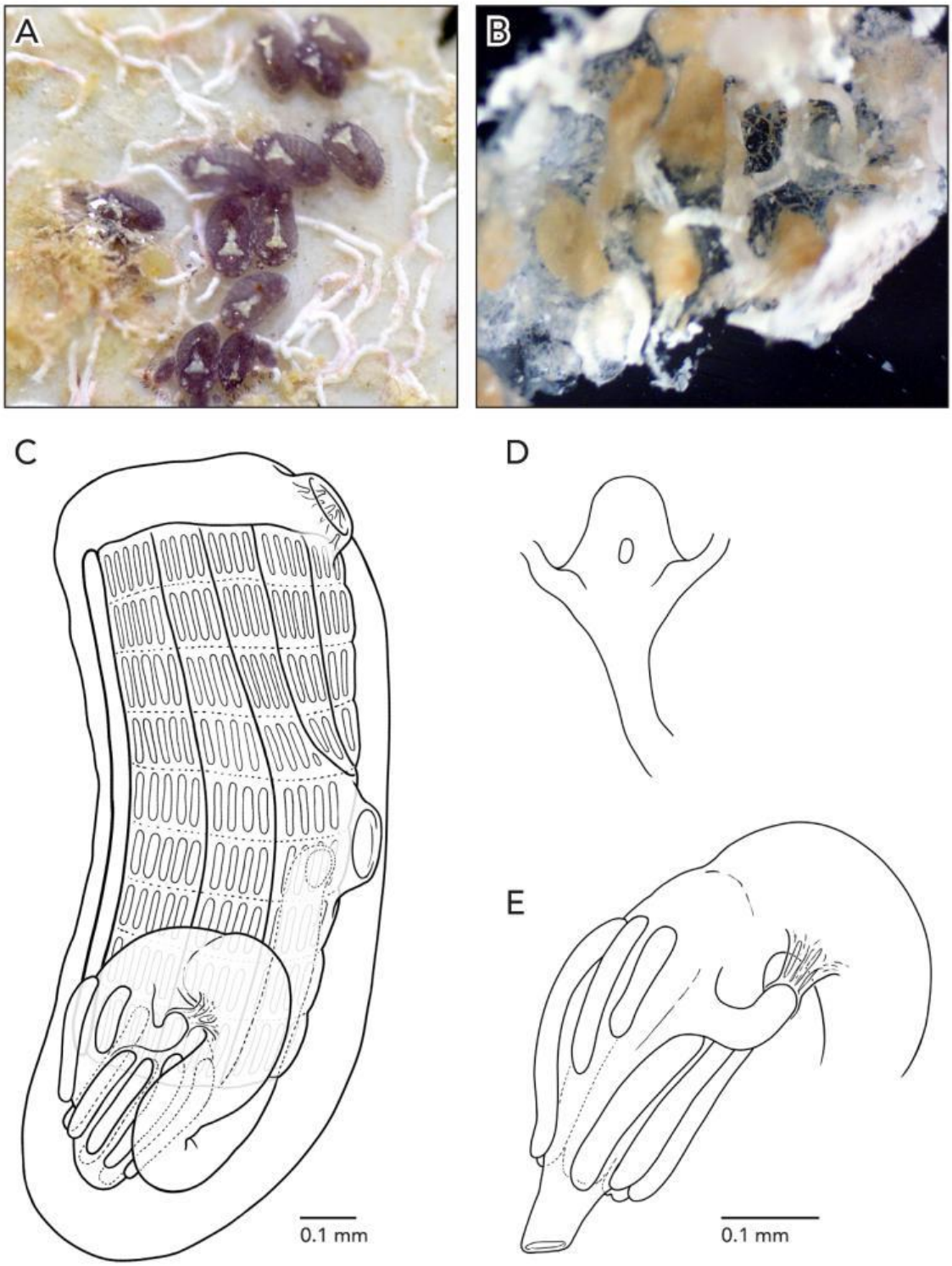


Fig. 29 *Symplegma* sp. (A) Colonia viva sobre sustrato artificial (PVC) (B) Colonia preservada (C) Vista lateral izquierda de un zooide (D) Área Peritubercular (E) Detalle de la región abdominal.

Discusión

Relaciones filogenéticas

Considerando las secuencias de botryllinidos disponibles junto con las secuencias que se obtuvieron en este estudio, el árbol bayesiano (Fig. 30) y el árbol de Máxima Verosimilitud (Fig. 31) tienen topologías muy similares: todos los resultados descritos aquí son relevantes para ambos árboles.

Botryllus unamensis sp. nov. está en un clado con *B. tunnelli* sp. nov. y un *Botryllus* sp. recogida en Miami, Florida, USA (MW285096). Un clado más grande que incluye este también incluye *B. hartensis* sp. nov., un *Botryllus* sp. de Bocas del Drago, Panamá (MW817934), y un *Botrylloides* cf. anceps de Melbourne, Australia (MT873573). La ubicación de la secuencia panameña en este clado es significativa ya que, en un árbol filogenómico nuclear de *Botrylloides* y *Botryllus*, era el único *Botryllus* en el clado de *Botrylloides*, lo que hace que *Botryllus* sea parafilético con respecto a *Botrylloides*[9]. *Botryllus unamensis* sp. nov. y *B. tunnelli* sp. nov. no estaban en ese árbol filogenómico, y su inclusión proporcionará información sobre si *Botryllus* es parafilético con respecto a Botrylloides.

El tercer y último clado de *Botryllus* que aparece en el árbol consta de dos subclados, el primero formado por *B. bonanzus* sp. nov., *B. lambertorum* sp. nov., *Botryllus primigenus* OTU 2S de Shimoda, Japón (LR828374), y *Botryllus tuberatus* de Los Ángeles, CA, EE. La localidad tipo de *B. tuberatus* es el sur de California[36], y dado que ninguna de las nuevas especies coincidía con el código de barras de la especie del sur de California, no consideraremos que ninguno de estos clados sea *B. tuberatus*. Además, existen diferencias morfológicas que se discutirán más adelante. El segundo subclado está formado por *B. camur* sp. nov. y muestras de *Botryllus* sp. de Filipinas (MT232733 y MW817932) y Heron Island, Australia (MT232726). En otro estudio filogenómico, esas secuencias se agruparon dentro del linaje de ramificación más temprano en el árbol[9]. *Botryllus nortensis* sp. nov. y *B. humilis* no se agrupó con ninguna otra especie en este árbol.

El único clado de *Botrylloides* formado incluye *B. catalitinae* sp. nov. y *Botrylloides* sp. de los Cayos de Florida (MT232730), que se agrupó con una secuencia de las Bahamas en un árbol filogenómico[9]. *Botrylloides alacranensis* sp. nov. no tuvo relaciones bien apoyadas con ningún otro taxón en el árbol mtCOI y *B. ampullarius* no apareció en el árbol porque las secuencias obtenidas eran demasiado cortas.

El único clado soportado para *Symplegma* es *S. papillata* sp. nov. y *Symplegma* sp. y no se observó relación con *S. rubra* o *S. brakenhielmi*.

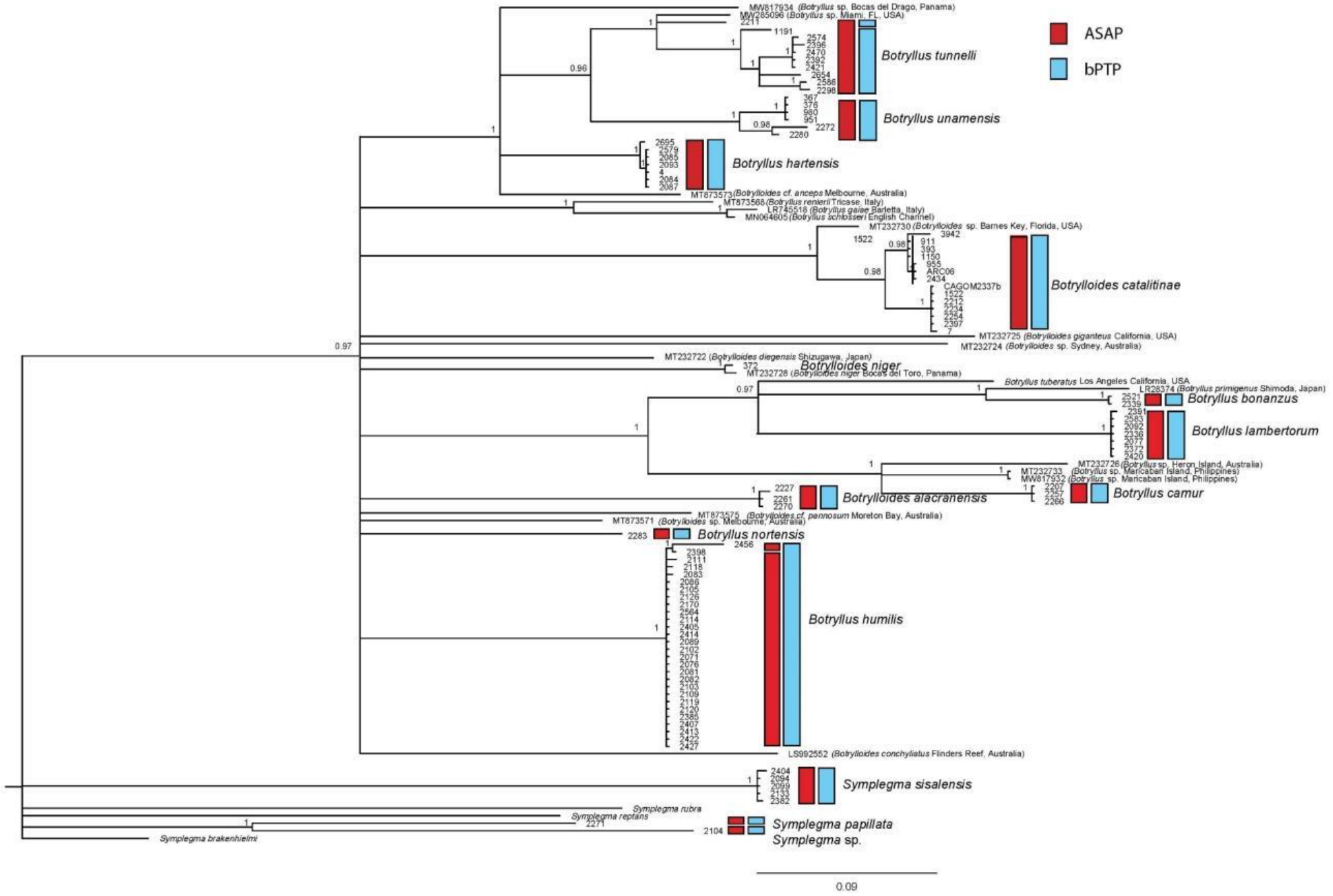


Fig. 30 Árbol filogenético bayesiano de muestras recogidas como parte de este estudio, así como secuencias de *Botrylloides* y *Botryllus* relacionadas disponibles en GenBank. Las barras rojas indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies ASAP. Las barras azules indican especies recuperadas por el método de delimitación de especies bPTP.

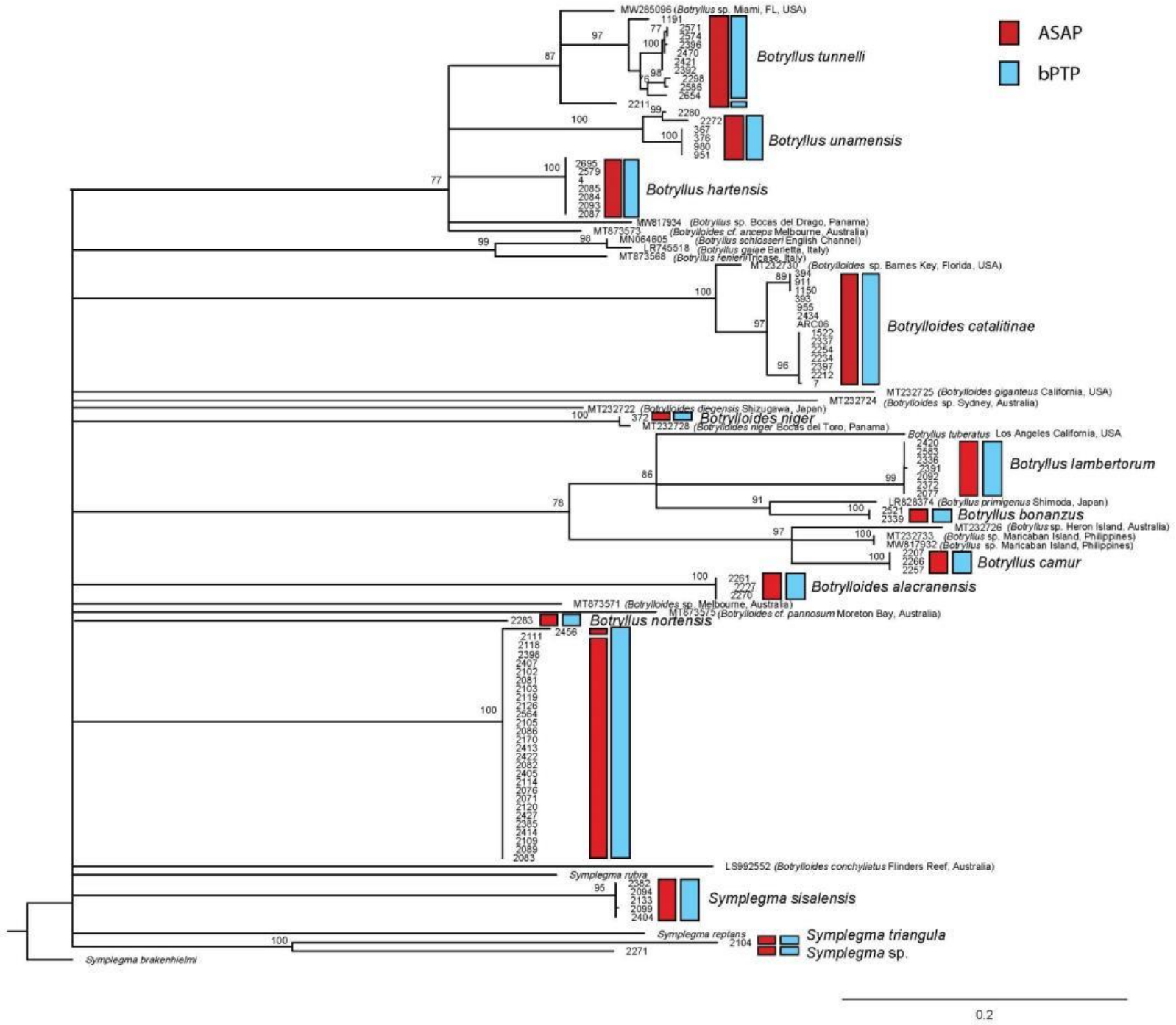


Fig. 31 Árbol de máxima verosimilitud de secuencias recogidas en este estudio junto con secuencias relacionadas en GenBank. El árbol se construyó con RAxML HPC BlackBox 27 en CIPRES (Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research) Science Gateway v. 3.3 28 (nodos con menos del 75% de compatibilidad con bootstrap colapsados)

Observaciones Taxonómicas

Dos de nuestras especies tenían una identidad del 98-100% con las especies existentes en el GenBank, y se identificaron como *B. niger* y *B. humilis*, identificación confirmada más tarde por caracteres morfológicos. Ninguna de las especies restantes tenía coincidencias cercanas con ninguna secuencia en GenBank, ni sus morfologías coincidían con ninguna descripción existente en la literatura, y se han descrito aquí.

Género *Botryllus*

Las principales características morfológicas de *Botryllus* son: la formación habitual de sistemas circulares u ovalados de los zooides alrededor de la cloaca en la colonia, la forma cilíndrica del estómago con un largo ciego pilórico y el ovario colocado dorsal o anterior al testículo (cuando hay gónadas presentes). Se cuenta con registro de 33 especies válidas en todo el mundo[37], de las cuales, *B. planus*, *B. primigenus*, *B. pumilus*, *B. schlosseri*, *B. tabori* y *B. tuberatus* son especies reportadas en el Océano Atlántico. *Botrylloides magnicoecus* también tiene un ciego grande y un estómago cilíndrico a pesar de su posición actual en el género *Botrylloides*[38], y por lo tanto debe considerarse entre las especies de *Botryllus* del Atlántico. Más allá de las especies atlánticas, hay otros dos *Botrylloides* que tienen un estómago pequeño con un ciego grande y también deberían incluirse en una discusión sobre *Botryllus*: *B. conchyliatus* Ekins, 2019 y *B. tyreus* Herdman, 1886. Dos de las nuevas especies descritas en el presente documento tienen los ciegos curvados muy largos, como en *B. conchyliatus*, *B. magnicoecus* y *B. tyreus*. Hay una secuencia mtCOI disponible para *B. conchyliatus*, y no coincide con ninguna de las secuencias del sur del Golfo de México. Además, tanto *B. conchyliatus* y *B. tyreus* tienen más de 14 filas de estigmas[39,40], y ninguna de las especies del sur del Golfo de México tiene más de 14 filas (Tabla 14). *Botryllus hartensis* sp. nov. se diferencia *de B. magnicoecus* por el mayor número de estigmas en una fila (12-13 contra 10), un estómago con 8 pliegues (en lugar de 9), una punta del ciego ligeramente hinchada y un ano en la fila 4-5 de estigmas (en lugar de 8) (Tabla 14). *B. tunnelli* sp. nov. difiere de *B. magnicoecus* por el mayor número de estigmas en una fila (15 contra 10), la segunda fila dorsalmente incompleta, un estómago con 8 pliegues (en lugar

de 9), una punta del ciego ligeramente hinchada y un ano en la fila 3-5 de estigmas (en lugar de 8). *B. unamensis* se diferencia de *B. magnicoecus* porque los sistemas de zooides son circulares en lugar de serpenteantes, la segunda fila de estigmas no llega a la lámina dorsal y hay un mayor número de estigmas por media fila. *B. magnicoecus* fue reportado previamente en el sur del Golfo de México en el arrecife Bajo 10[41]; sin embargo, solo se encontró una colonia con 15 zooides y la mayoría de las características concuerdan con *B. tunnelli* sp. nov.: 8-9 filas de estigmas, 12-14 estigmas por media fila (DL4v3v3v4E), estómago con 8-9 pliegues y ciego pilórico casi del tamaño del estómago con una punta hinchada y grande. Sin embargo, el tamaño de los zooides (hasta 3 mm), el número de tentáculos orales (solo se observaron 7-9 tentáculos pequeños de un tamaño) y el color de los zooides (la región anterior de los zooides tiene pigmento marrón (véase la Figura 4 en Palomino-Alvarez *et. al.*[41]), difieren de *B. tunnelli*.

Botryllus planus es otra especie con un ciego muy largo y curvo. Se registró en Bermudas, Florida y Curazao por Van Name[42,43]. La principal diferencia entre esta especie y *B. hartensis* sp. nov. y *B. tunnelli* sp. nov. es el mayor número de filas de estigmas (11-13 frente a 8-9) y la posición posterior del ano que es sorprendentemente anterior en ambas especies nuevas. Las muestras registradas por Monniot[44] en Guadalupe difieren tanto en el color de la colonia viva, la incompletitud de la segunda fila de estigmas, menos filas de estigmas y pliegues estomacales, y su identificación debe revisarse (Tabla 12).

Tabla 12 Diferencias morfológicas de B. planus registradas por Van Name (1924 y1945) y Monniot (1983) en el Atlántico

	Van Name (1924, 1945)	**Monniot (1972 y 1983)**
Color de la colonia	Oscura	Beige oscuro
2da fila de estigmatas	Completa	Incompleta
Filas de estigmatas	11-13	8
Pliegues en el estómago	9-10	7-9

Botryllus primigenus y *B. tuberatus* son especies descritas originalmente del Océano Pacífico[35,45] que tienen zooides pequeños con pocas filas de estigmas (4-5) como las nuevas especies *B. bonanzus* y *B. lambertorum*. En el árbol filogenético, *B. bonanzus* y una secuencia identificada como *B. primigenus* son grupos hermanos, y de hecho ambas especies tienen

sistemas circulares de pocos zooides con un ciego corto, pero el ciego está doblado en el primero y recto en el segundo. Además, *B. bonanzus* tiene solo 13 estigmas en cada media fila con la segunda fila dorsalmente incompleta, mientras que *B. primigenio* tiene 18, y todos completos[45]. *Botryllus lambertorum* se diferencia de las otras especies de este clado por el mayor número de zooides por sistema, el menor número de estigmas por media hilera y un gran ciego curvo (Tabla 14). Aunque en un clado hermano al clado que se acaba de discutir, *B. camur* un ciego corto y curvo, pero no dilatado en la punta. *B. tuberatus* se ha encontrado a nivel mundial, incluso en el Caribe, la costa atlántica de Brasil, Mozambique, India y en todo el Pacífico Occidental, y es probable que otras especies que tienen cuatro filas de estigmas hayan sido llamadas incorrectamente *B. tuberatus*[46] y esta descripción de la especie debería revisarse.

Botryllus nortensis tiene el siguiente grupo único de características: una colonia negra con sistemas alargados de zooides, un mayor número de estigmas en cada media fila (18-20), la segunda fila con muy pocos estigmas dorsales entre el primer vaso dorsal y la lámina dorsal, y un ciego pequeño y curvo con una punta redonda (Tabla 14).

Monniot[2] describió *Botryllus humilis* a partir de material de Nueva Caledonia, y afirmó que esta nueva especie se parecía a las colonias del Atlántico Occidental Tropical (Guadalupe[44]), pero dado que esas colonias se identificaron bajo *B. magnicoecus* y la duda sobre esta identificación, prefirió crear una nueva especie para el material de Nueva Caledonia. La especie se ha encontrado posteriormente en otros sitios en Nueva Caledonia[8] y más recientemente en Israel (como *B. anceps*[34]). Las muestras mexicanas coinciden con ambas descripciones[8,34], con la excepción de que en Nueva Caledonia los zooides son un poco más largos y tienen 10-11 filas de estigmas[8], mientras que los zooides israelíes[34] y mexicanos tienen 8-9 filas. Los zooides israelíes tienen de 10 a 11 pliegues estomacales, mientras que los zooides mexicanos y de Nueva Caledonia tienen de 8 a 9. Las manchas pigmentadas características en la lengua auricular y en ambos lados del sifón oral aparecen en las tres poblaciones.

Brunetti[34] identificó erróneamente a las muestras israelíes como *Botrylloides anceps* (Herdman 1891) y sinonimizó a *Botryllus humilis* con esta especie sin explicación, aunque existen claras diferencias entre esas especies. *Botrylloides anceps* ha sido descrito por Herdman en 1891[47] de una manera muy inusual, utilizando caracteres en una clave de

identificación. Según su relato, pertenecía al género *Sarcobotrylloides* caracterizado por colonias gruesas con túnica gelatinosa y bastante sólida, sistemas largos o elípticos que forman líneas ramificadas y anastomosantes, zooides cilíndricos y densos, abdomen posterior a la faringe y gónadas en ambos lados cerca del extremo posterior del cuerpo. *Sarcobotryloides anceps* sería una especie de Australia con 16 tentáculos orales y un ciego (no descrito). Comparando *B. anceps* con *B. humilis*, observamos que *B. anceps* tiene colores brillantes (púrpura, rosa, amarillo y blanco) y colonias gruesas (~3 cm), a veces cónicas con un pedúnculo, mientras que *B. humilis* tiene colonias de colores pálidos que no son tan gruesas. En *B. anceps*, los zooides tienen 16 tentáculos orales, 10-12 filas de estigmas, todos completos con 11-14 estigmas en media fila y un ciego isodiamétrico curvo largo[3,38,48], mientras que en *B. humilis* los zooides tienen 12 tentáculos orales, 10-11 filas de estigmas, el segundo incompleto, con 15-16 estigmas en media fila y un ciego que se dobla en ángulo recto punta hinchada[49]. Adicionalmente, las descripciones de *B. anceps* de Australia nunca mencionan las manchas pigmentadas en la lengua auricular y los sifones orales, presentes en *B. humilis.*

Botrylloides anceps también ha sido confundido con *B. magnicoecus* por Kott[50], quien clasificó a todos los *Botrylloides* y *Botryllus*, con ciego largo y curvo de Australia como *Botrylloides magnicoecus* (Hartmeyer, 1912), que se describió originalmente en Sudáfrica. Más tarde, sinonimizó *B. anceps* con esta especie[3], aunque también hay claras diferencias entre estas especies en el número de tentáculos orales, filas de estigmas, estigmas en media fila y forma de tripa. Brewin[51] revisó el holotipo de *B. magnicoecus* y confirmó que las descripciones de Kott de muestras australianas no coincidían con él y sugirió que deberían asignarse a una especie diferente. Creemos que las descripciones de Kott coinciden con las descripciones originales de *B. anceps* y también son coherentes con las descripciones de las poblaciones de Nueva Zelanda de Brewin[39] (como *B. magnicoecus*), lo que sugiere que Australia y Nueva Zelanda se encuentran en el posible rango geográfico de *B. anceps* y que las poblaciones asignadas a esta especie de otras regiones deberían revisarse.

Otra especie de botrillinido con la misma forma de ciego (en ángulo recto con la punta hinchada) que en *B. humilis* es *B. tabori* de Brasil[52]. Las muestras mexicanas difieren de esta especie que no tiene las manchas pigmentadas oscuras en la lengua auricular y el sifón oral,

tiene menos tentáculos orales (8), estigmas en media fila (12) y una segunda fila completa de estigmas.

La distribución disyuntiva actual de *B. humilis* sugiere que es una especie transportable. El tipo de especie se recolectó en un puerto, las muestras israelíes se recolectaron en un puerto deportivo y en otro lugar no descrito, y las muestras mexicanas se recolectaron en ARMS (aunque se ubicaron en arrecifes de coral naturales), lo que es una evidencia más de que la especie está involucrada en la bioinvasión, pero en este punto, no podemos decidir el estado de la población mexicana, ya sea introducida o nativa.

Género *Botrylloides*

En contraste con las especies de *Botryllus*, los siguientes caracteres son típicos de los *Botrylloides*: la presencia de sistemas alargados, un estómago triangular con los extremos cardíacos de los pliegues dilatados y un pequeño ciego pilórico. A nivel mundial se tiene registro de 21 especies válidas de este género[36], seis de ellas presentes en el Atlántico[17,41]: *Botrylloides aureus* (Sars, 1851), *B. giganteus* (Pérès, 1949), *B. leachii* (Savigny, 1816), *B. magnicoecus* (Hartmeyer, 1912), *B. niger* Herdman, 1886, y *B. violaceus* Oka, 1927. Entre ellos, *B. aureus* y *B. magnicoecus* no tiene secuencias de códigos de barras en GenBank, y las secuencias de códigos de barras de nuestras nuevas especies no coincidían con ninguna de las especies en GenBank. *Botryloides aureus* es una especie de agua fría, y sospechamos que B*. magnicoecus* es en realidad un *Botryllus*, como se discutió anteriormente.

Botrylloides catalitinae fue la especie más común entre los *Botrylloides*, encontrada en los arrecifes de Alacranes y Cayo Arcas, pero también apareció en placas de PVC de ARMS. La principal característica para distinguir las colonias vivas de esta especie es el color gris general con parches blancos alargados y parches amarillos circulares alrededor de las cloacas. Los caracteres internos principales son la segunda fila incompleta de estigmas y los pliegues estomacales no bien marcados a lo largo de toda la longitud del estómago con dilataciones alargadas conspicuas en el extremo cardíaco.

El único carácter marcado de *B. alacranensis* es el color verde de las colonias vivas que se vuelven de color rojo ladrillo después de la conservación en formalina. Los zooides tienen la longitud habitual de ~1,5 mm, con 8 tentáculos orales, 11-12 filas de estigmas, todos

completos con 15-17 estigmas por media fila y un estómago con 8-9 pliegues con un ciego pequeño. No se han encontrado gónadas y éstas podrían presentar otros caracteres distintivos.

Aunque no pudimos incluir la secuencia única de *B. ampullarius* en el análisis de delimitación de especies, la consideramos una especie válida debido a la organización poco común de la colonia con sistemas circulares con 6-7 zooides por sistema solo con una gran cantidad de ampollas vasculares. El principal carácter interno para distinguir esta especie es la posición anterior del ano, en la 6ª fila de estigmatas.

Género *Symplegma*

Symplegma es un género que contiene únicamente colonias en el que cada zooide tiene su propia abertura auricular en la superficie de la colonia; los zooides están conectados por una red desarrollada de vasos sanguíneos con ampollas en el margen de la colonia. Existen 11 especies válidas[36], de las cuales solo tres se encuentran en el océano Atlántico: *S. brankenhielmi*, *S. rubra* y *S. viride*[17]. Aunque la localidad tipo de *S. brakenhielmi* es Veracruz, muy cerca de nuestros sitios de estudio en el Golfo de México, esta especie no apareció en nuestras muestras y tampoco en un estudio previo en la región[41].

Symplegma papillata sp. nov. las principales características diagnósticas son la presencia de papilas triangulares en la región peritubercular y el estómago con solo seis pliegues, dos de ellos más cortos que los otros. Todas las demás especies atlánticas tienen nueve o más pliegues (Tabla 13). *Symplegma sisalensis* sp. nov. fue el simplegma más frecuente en nuestras muestras. Se asemeja a *S. rubra* en el color de las colonias vivas. Las principales diferencias son la tendencia a un mayor número de pliegues en la pared del estómago y dos conexiones entre el ciego y el asa intestinal, en lugar de tres en el primero. *Symplegma* sp. se delimitó en el análisis molecular por una sola secuencia y la muestra no presentó gónadas. El color de los zooides, que son oscuros con un parche de color contrastante entre los sifones, se asemeja a *S. viride*, aunque los zooides en nuestra muestra son un poco más pequeños que en *S. viride*, y el número de las otras estructuras se encuentra en el extremo mínimo del rango para esta última especie, por lo que no podemos descartar la posibilidad de que nuestra muestra sea *S. viride*. Recientemente Streit et al. (2021)[33] registra a *S. viride*

en Puerto Rico, pero su secuencia es muy diferente a la nuestra, así como la apariencia de la colonia, lo que sugiere la necesidad de una mayor recolección y estudio de este género en el Golfo de México y el Caribe.

Tabla 13 Clave tabular de especies de *Symplegma* del Mar Atlántico

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Ref.
***Symplegma brakenhielmi* (Michaelsen, 1904)**	B, Bl, W	?	1.6 - 2.8	12-24	V	9-13	4-5	14-15	2	43,44, ,58, 59
***Symplegma rubra* Monniot, 1972**	O, M, Pu, R, Y	U	1.5-2.4	15-24	T	12 - 13	8	12-13	3	44,59,60
***Symplegma viride* Herdman, 1886**	B, Dg, Br, Y, O	Dg, G	1.8 - 2.2	12	?	10	5 - 6	4527 0	3	44,60
***Symplegma sisalensis* sp. nov.**	M	Ph	2.07	16	T	12	?	10-17	2	
***Symplegma* sp.**	Pu, W	U	1.4	12	V	9	4-5	9 - 10	1	
***Symplegma papillata* sp. nov.**	U, Y	Y	2.4	12	V, P	10-11	?	6	1	

1. Colonia viva: B. Negro; Bl. Azulado; Br. Cafe; M. Magenta; O. Naranja; Pu. Morado; R. Rosa; U. Sin color; Y. Amarilla, W. Blanca.
2. Colonia preservada: P. Morado; Dg. Verde oscuro; G. Verdoso; U. Sin color; Ph. Melocotón; Y. Amarillo; B Cafe; T. Translúcido; R. Rojo.
3. Tamaño del zooide (mm)
4. Número de tentáculos orales
5. Área peritubercular: P. con proyecciones; T. Triangular con la región anterior delimitada por el surco perifaríngeo.; V. El surco perifaríngeo forma una V profunda **6. Número de filas de estigmatas**
7. Nivel (fila de estigmas) en el que el primer vaso dorsal izquierdo toca la lámina dorsal
8. Número de pliegues en el estómago
9. Número de conexiones tisulares entre el ciego pilórico y el asa intestinal

Tabla 14 Clave de identificación tabular de especies de Botryllus y Botrylloides del Mar Atlántico

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Ref.
Botryllus planus **(Van Name, 1902)**	E	Bl, D, P, Y	P, B	?	1.5-1.7	8	11-13	15	9-10	L	C, T	9	42, 43
Botryllus tabori **Rodrigues, 1962**	E	Ro	Y	5-28	1.0-1.5	8-10	9	12	9	L	B	4	51, 52
Botryllus nortensis **sp. nov.**	E	D	B	?	1.2	10	9	16-18	8	S	C, T	8-9	
Botryllus humilis **Monniot, 1988**	E, C	G, V	V	?	1.5-2.0	12	8-11	14-16	8-9	L	B, T	6-7	49
Botryllus primigenus **Oka, 1928**	C	Bl, P, D	?	5-9	1.0	10	4	18	?	S	S, T	3	45
Botryllus tuberatus **Ritter & Forsyth, 1917**	C	Bl		3-10	0.8	16	4	14	7	S	B	3	35
Botryllus bonanzus **sp. nov.**	C	?	R, B	3-4	0.8	10	4	13	7-8	L	B, T	3-4	
Botryllus lambertorum **sp. nov.**	C	B, Y, W	B, Y, W	9-14	0.8	10-12	4	11-12	7	L	C, T	4	
Botryllus camur **sp. nov.**	C	D, O	B	?	1.0	6	13-14	13-14	8	S, L	C	3-4	
Botryllus hartensis **sp. nov.**	C	P	Rd, B	?	1.1	8	8-9	12-13	8	L	C, T	4-5	
Botryllus unamensis **sp. nov.**	C	Rd	B	10-12	1.2	8-9	9-10	14-15	8	L	C	6-8	
Botryllus tunnelli **sp. nov.**	C	B, Y	?	?	1.2	8	8-9	15	8	L	C, T	3-5	
Botrylus schlosseri **(Pallas, 1766)**	C	D, Rd	D	3-20	1.5	8-16	8	16	7-10	S	S, T	7-8	3, 19, 43
Botryllus pumilus **(Monniot, 2016)**	C	?	U	?	1.7-1.8	?	12-13	~16	9	L	B, T	?	53
Botrylloides ampullarius **sp. nov**	C	B, Y	B, D, Bl	6-12	1.5	8	9-10	15	8	S	S, T	6	
Botrylloides magnicoecus **(Hartmeyer, 1912)**	E	B	B	?	1.2-1.4	8-12	9	10	9	L	C	8	37
Botrylloides alacranensis **sp. nov**	E	Gr	R	?	1.5-1.6	8	11-12	15-17	8-9	S	S, T	9	
Botrylloides catalitinae **sp. nov**	E	G, Y, W	D, B	?	1.5-1.9	8	10-12	14-15	8-9	S	S	11	
Botrylloides niger **Herdman, 188**	E	DP, O, W	D	12	1.5-2.0	4	10-11	15	8-9	S	S, T	8	42, 43
Botrylloides leachii **(Savigny, 1816)**	E	Rd, Y, W	?		1.5-3.0	8-16	9-15	10-16	9-11	S	S, T	3-10	54, 55
Botrylloides violaceus **Oka, 1927**	E	B, O, Y, Gs	?	?	2-3	8	10-14	14-16	8-9	S, L	B, T	7	3,56
Botrylloides giganteus **(Pérès, 1949)**	E, I	B, Rd,R, Vi	B, Rd	?	2-4	18-30	12-23	11-15	9	S	S	7-11	52,57
Botrylloides aureus **Sars, 1851**	E, I	?	P, R, D	?	3	16	11-15	18-20	8	S	S, T	6	43, 54

1. Sistemas C. “Schlosseri”: Circular u oval; E. "Leachii": elongada o con filas dobles, I. Irregular

2. Color de la colonia viva: B. Cáfe; C. Crema-Perlada; D. Oscura; Gs. Verdosa; G. Gris; Gr. Verde; P. Morada; Rd. Rojo; R. Naranja rojizo; Ro. Rosa; Vi. Violeta; Y. Amarillo; V. Variable, W. Blanco.

3. Color de la colonia preservada: P. Morado; B. Café; Bl. Negro; G. Verdoso; Y. Amarillo; D. Oscuro U. Sin color; R. Rojo.

4. Número de zooides por sistema

5. Tamaño del zooide (mm)

6. Número de tentáculos orales

7. Número de filas de estigmata

8. Número de estigmata por lado en la línea media9. Número de pliegues en la pared del estomago

10. Tamaño del caecum: L. Largo (> 3/4 de la longitud del estómago); S. Corto (< ½ la longitud del estómago).

11. Forma del Caecum: B. Doblado; C. Curveado; St. Recto; T. punta hinchada

12. Fila de estigmatas a nivel del ano

Conclusiones

En la presente investigación se examinaron un total de 110 muestras recolectadas en 24 sitios de siete arrecifes de coral del sur del Golfo de México y mar Caribe Mexicano mediante citocromo c oxidasa, así como análisis morfológicos detallados. La delimitación de la secuenciación de códigos de barras reveló doce especies pertenecientes a los géneros *Botryllus* y *Botrylloides*, además de tres del género *Symplegma* de la familia Styelidae. De las doce especies de *Botryllus* y *Botrylloides* dos especies fueron identificadas como *Botrylloides niger* y *Botryllus humilis*; esta última corresponde al primer registro para el Golfo de México. Las 10 especies restantes de *Botryllus* y *Botrylloides* y dos especies del género *Symplegma* no se encontraron descritas en la biblipgrafía y no tienen coincidencias cercanas en GenBank. Una especie de *Symplegma* no se identificó como una especie existente y los caracteres descritos no son suficientes para la identificación de una nueva especie. Se describieron doce nuevas especies, siete en *Botryllus*: *B. bonanzus sp. nov, B. camur sp. nov., B. hartensis sp. nov., B. lambertorum sp. nov., B. nortensis sp. nov., B. tunnelli sp. nov., y B. unamensis sp. nov*., tres en *Botrylloides*: *B. alacranensis sp. nov., B. ampullarius sp. nov., B. catalitinae sp. nov.,* y dos en *Simplegma: S. papillata sp. nov., y S. sisalensis sp. nov*. El presente trabajo representa el primer esfuerzo en describir detalladamente la diversidad existente de ascidias de los géneros *Botryllus* y *Botrylloides* y *Symplegma* de la costa Atlántica Mexicana, además de aportar la primer clave detallada de especies pertenecientes a estos géneros del Atlántico.

Literatura citada

1. Shenkar N, Swalla BJ. Global diversity of Ascidiacea. PLoS One [Internet]. 2011 Jan [cited 2014 Jul 9];6(6):e20657. Available from: http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3119061&tool=pmcentrez&rendertype=abstract

2. Monniot CF, Monniot F, Laboute P. Coral Reef Ascidians of New Caledonia. ORSTOM. 1991. 251 p.

3. Kott P. The Australian Ascidiacea Part 1, Phlebobranchia and Stolidobranchia. Mem Queensl Museum. 1985;23.

4. Scelzo M, Alié A, Pagnotta S, Lejeune C, Henry P, Gilletta L, et al. Novel budding mode in Polyandrocarpa zorritensis: a model for comparative studies on asexual development and whole body regeneration. Evodevo [Internet]. 2019;10(1):7. Available from: https://doi.org/10.1186/s13227-019-0121-x

5. Epelbaum A, Therriault TW, Paulson A, Pearce CM. Botryllid tunicates: Culture techniques and experimental procedures. Aquat Invasions. 2009;

6. Lambert CC, Lambert G. Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. Mar Biol. 1998;130(4).

7. Yan T, Han SS, Wang JJ, Lin HS, Cao WH. An overview of fouling ascidians. Shengtai Xuebao/ Acta Ecol Sin. 2017;37(20).

8. Monniot C. Ascidies de Nouvelle-Calédonie. 10. Stolidobranches (suite). Bull du Muséum Natl d'Histoire Nat Paris. 1991;13:3–37.

9. Nydam ML, Lemmon AR, Cherry JR, Kortyna ML, Clancy DL, Hernandez C, et al. Phylogenomic and morphological relationships among the botryllid ascidians (Subphylum Tunicata, Class Ascidiacea, Family Styelidae). Sci Rep. 2021;11(1).

10. Saito Y, Okuyama M. Studies on Japanese Botryllid Ascidians. IV. A New Species of the Genus Botryllus with a Unique Colony Shape, from the Vicinity of Shimoda. Zoolog Sci. 2003;

11. Bock DG, Macisaac HJ, Cristescu ME. Multilocus genetic analyses differentiate between widespread and spatially restricted cryptic species in a model ascidian. Proc R Soc B Biol Sci. 2012;

12. Salonna M, Gasparini F, Huchon D, Montesanto F, Haddas-Sasson M, Ekins M, et al. An elongated COI fragment to discriminate botryllid species and as an improved ascidian DNA barcode. Sci Rep. 2021;11(1).

13. Gutierrez S, Brown FD. Vascular budding in Symplegma brakenhielmi and the evolution of coloniality in styelid ascidians. Dev Biol. 2017;423(2).

14. Boyd HC, Weissman IL, Saito Y. Morphologic and Genetic Verification That Monterey Botryllus and Woods Hole Botryllus are the Same Species . Biol Bull. 1990;

15. Rinkevich B, Shlemberg Z, Lilker-levav T, Goren M, Fishelson L. Life history characteristics of Botrylloides (Tunicata) populations in Akko bay, Mediterranean coast of Israel. Isr J Zool. 1993;39:197–212.

16. Monniot C, Monniot F. Clé mondiale des genres d'ascidies. Vol. 113, Archives de Zoologie Expérimentable et Générale. 1972. p. 311–67.

17. Rocha RM da, Zanata TB, Moreno TR. Keys for the identification of families and genera of Atlantic shallow water ascidians. Biota Neotrop. 2012;12(1):269–303.

18. Stefaniak L, Lambert G, Gittenberger A, Zhang H, Lin S, Whitlatch RB. Genetic conspecificity of the worldwide populations of Didemnum vexillum Kott, 2002. Aquat Invasions. 2009;4(1).

19. Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol Mar Biol Biotechnol. 1994;3(5).

20. Brunetti R, Manni L, Mastrototaro F, Gissi C, Gasparini F. Fixation, description and DNA barcode of a neotype for Botryllus schlosseri (Pallas, 1766) (Tunicata, Ascidiacea). Zootaxa. 2017;4353(1).

21. Iannelli F, Griggio F, Pesole G, Gissi C. The mitochondrial genome of Phallusia mammillata and Phallusia fumigata (Tunicata, Ascidiacea): High genome plasticity at intra-genus level. BMC Evol Biol. 2007;7(1).

22. Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Mol Biol Evol. 2018;35(6).

23. Stamatakis A. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics. 2014;30(9).

24. Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: 2010 Gateway Computing Environments Workshop, GCE 2010. 2010.

25. Ronquist F, Huelsenbeck JP. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics. 2003;19(12).

26. Puillandre N, Brouillet S, Achaz G. ASAP: assemble species by automatic partitioning. Mol Ecol Resour. 2021;21(2).

27. Zhang J, Kapli P, Pavlidis P, Stamatakis A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. Bioinformatics. 2013;29(22).

28. Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. Mol Ecol. 2012;21(8).

29. Ducasse J, Ung V, Lecointre G, Miralles A. LIMES: A tool for comparing species partition. Bioinformatics. 2020;36(7).

30. Pons J, Barraclough TG, Gomez-Zurita J, Cardoso A, Duran DP, Hazell S, et al. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed

insects. Syst Biol. 2006;55(4).

31. Jukes T H & Cantor C R. Evolution of the protein molecules. In Mammalian protein metabolism. Munro, H.N. (ed.). New York Acad Press. 1969;

32. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J Mol Evol. 1980;16(2).

33. Streit OT, Lambert G, Erwin PM, López-Legentil S. Diversity and abundance of native and non-native ascidians in Puerto Rican harbors and marinas. Mar Pollut Bull. 2021;167.

34. Sheets EA, Cohen CS, Ruiz GM, da Rocha RM. Investigating the widespread introduction of a tropical marine fouling species. Ecol Evol. 2016;6(8).

35. Brunetti R. Botryllid species ({Tunicata}, {Ascidiacea}) from the {Mediterranean} coast of {Israel}, with some considerations on the systematics of {Botryllinae}. Zootaxa. 2009;

36. Ritter WE, Forsyth RH. Ascidian of the littoral zone of southern California. Univ California, Publ, Zool. 1917;16:439–512.

37. Shenkar N, Gittenberger A, Lambert G, Rius M, Moreira Da Rocha R, Swalla B, et al. Ascidiacea World Database. Botryllus Gaertner, 1774, and Botrylloides Milne Edwards, 1841. Accessed through: World Register of Marine Species [Internet]. 2021. Available from: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=103529 on 2021-03-05

38. Brunetti R. Redescription of Botrylloides magnicoecum (Hartmeyer, 1912) based on the analysis of the type (Tunicata, Ascidiacea, Styelidae, Botryllinae). Bolletino Mus Stn Nat Venezia. 2010;61:45–8.

39. Rocha RM, Salonna M, Griggio F, Ekins M, Lambert G, Mastrototaro F, et al. The power of combined molecular and morphological analyses for the genus Botrylloides: identification of a potentially global invasive ascidian and description of a new species. Syst Biodivers. 2019;17(5).

40. Tokioka T. Pacific Tunicata of the United States National Museum. Bull United States Natl Museum. 1967;(251).

41. Palomino-Alvarez LA, Rocha RM, Simões N. Checklist of ascidians (chordata, tunicata) from the southern gulf of Mexico. Zookeys. 2019;2019(832):1–33.

42. Van Name WG. Ascidians from Curacao. Bijdr.t d Dierkd. 1924;23:23–32.

43. Van Name WG. The North and South American Ascidians. Bull. Am. Mus. Nat. Hist.; 1945. 1–520 p.

44. Monniot C. Ascidies littorales de Guadeloupe. 4. Styelidae. Bull du Museum Natl d'Histoire Nat Paris. 1983;5, A(2):423–56.

45. Oka A. Uber eine merkwurdige Botryllus-Art, B. primigenus nov. sp. Proc Imp Acad Tokyo. 1928;6:303–5.

46. Rocha RM da, Kremer LP. Introduced ascidians in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. Rev Bras Zool. 2005;22(4).

47. Herdman WA. A Revised Classification of the Tunicata, with Definitions of the Orders, Suborders, Families, Subfamilies, and Genera, and Analytical Keys to the Species. J Linn Soc London, Zool. 1891;23(148).

48. Herdman WA. Descriptive catalogue of the tunicata in the Australian Museum Sydney N.S.W. Austr Mus Sydney Catal. 1899;17:1–139.

49. Monniot C. Ascidies de Nouvelle-Calédonie. 4. Styelidae (suite). Bull du Muséum Natl d'Histoire Nat Paris. 1988;10(2):163–96.

50. Kott P. The ascidians of Australia. 1. Stolidobranchiata Lahille and Phlebobranchiata Lahille. Aust J mar Freshw Res. 1952;3:205–335.

51. Brewin BJ. Ascidians of New Zealand. Part 6. Ascidians of the Hauraki Gulf. Part II. Trans Roy Soc NZ. 1951;79(1):104–13.

52. Rodrigues SDA. Algumas Ascídias do litoral sul do Brasil. Bol da Fac Filos Ciências e Let Univ São Paulo Zool. 1962;24(24).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

En el presente trabajo de investigación, se abordaron tres aspectos clave relacionados con la biodiversidad de ascidias en el Golfo de México y el Mar Caribe mexicano**.** En primera instancia, se analizó la diversidad de ascidias en diferentes escalas espaciales, detectándose que la mayor diversidad se encuentra en los arrecifes del Banco de Campeche y el Sistema Arrecifal Mesoamericano. Al mismo tiempo, se identificó un mayor efecto en la composición de la diversidad a escalas espaciales más pequeñas, donde intervienen procesos como la heterogeneidad ambiental, estrategias reproductivas, ciclos de vida, biología, fisiología y anatomía de reproductores y larvas, patrones de reclutamiento e interacciones biológicas. Posteriormente, se evaluó el potencial de las Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS) para describir la diversidad críptica de los arrecifes de coral, analizando la riqueza, diversidad taxonómica y asentamiento de especies en estas estructuras. Finalmente, se amplió el conocimiento sobre la diversidad de ascidias en la región al registrar 103 especies, incluyendo 10 nuevos registros para el Golfo de México y 42 nuevos registros para el Caribe mexicano. Es especialmente importante la descripción de 13 nuevas especies de la familia Styelidae, con la posibilidad de aumentar esta cifra en hasta 15 especies adicionales, que están en estudio, pero que por el momento rebasan los objetivos de este trabajo.

Como ya se mencionó, los arrecifes de coral han sido objeto tanto de impactos naturales como de impactos causados por actividades humanas[10]. A nivel mundial, más de dos tercios de los arrecifes de coral se han perdido debido a las actividades humanas, y del tercio restante, el 70% al 90% podrían desaparecer en los próximos 15 años. Por primera vez en la historia de la humanidad, la funcionalidad de todo un ecosistema que sustenta a millones de especies, los medios de vida de mil millones de personas, disminuye daños esperados por tormentas (más de $ 4 mil millones USD), mantiene al menos el 25% de todas las especies marinas y representa el 0.2% del fondo marino, podría perderse a causa del impacto antrópico[106]. Es por ello, que hoy en día, es imperante no solo dirigir esfuerzos para caracterizar la diversidad de las especies que los habitan, sino también comprender como estas especies se distribuyen y cuales son

aquellos procesos ecológicos que generan estos patrones. Es decir, es necesario conocer las unidades que conforman un sistema (diversidad de especies) para comprender cuales, cuantas, y donde se distribuyen (patrones de diversidad) y con ello comprender la realidad observada resultante de una combinación de procesos espaciotemporales.

Comprender este conjunto sistematizado de conocimientos nos ayudará a realizar procesos de conservación, priorización, repoblación y restauración efectivos que nos permitan proteger a los arrecifes de coral de su probable desaparición tal y como se predice. Hasta hoy, en México, la mayoría de los estudios de esta índole se concentraban únicamente en grupos taxonómicos de reconocido interés internacional para la conservación como los corales[13] y peces[14,15]. Sin embargo, un sistema arrecifal está constituido por mucho más que solo corales y peces. El presente estudio representa no solo una contribución al conocimiento de la diversidad de especies de un grupo taxonómico tan insuficientemente estudiado en México: las ascidias; sino que, además, nos amplia una perspectiva de cómo se distribuyen las especies en los arrecifes de coral del Atlántico mexicano y propone cuáles son aquellos procesos que pueden ser responsables de generar dichas variaciones espaciales.

En este sentido, y al igual que los hallazgos del presente estudio, se ha detectado que donde suele ocurrir la mayor variación en la composición y distribución de las especies en la mayoría de los ecosistemas costeros bentónicos, es a escalas espaciales pequeñas[24,107,108]. Es decir, que los procesos como lo son la oferta y disponibilidad de hábitat, las variaciones en abundancia de reclutas, micro heterogeneidad ambiental, condiciones locales del hábitat, así como las interacciones biológicas, son los procesos responsables en gran de medida de generar los patrones de distribución y diversidad de especies que podemos observar hoy en día. Pero ¿Cómo es posible emprender estudios y desarrollar técnicas con los que se analicen los procesos que actúan simultáneamente a menor escala y que al mismo tiempo se analicen los patrones de distribución de las especies?

La mayoría del conocimiento de los organismos que habitan en estos ecosistemas se había obtenido mediante procedimientos y técnicas tradicionales, que, en su mayoría, implicaban un daño al arrecife (ie. aplicación de corrientes eléctricas, dragados, vertimiento de químicos[109] entre otros). Eran costosas en tiempo y esfuerzo, tomaban en cuenta poco grupos taxonómicos y eran difíciles de comparar debido a las diferencias en el esfuerzo de muestreo[110]. Con el avance de la ciencia, el análisis de la diversidad de especies evolucionó en dos vertientes principales: técnicas moleculares[111] y técnicas basadas en censos visuales y sistemas autónomos[112]. El sistema autónomo de monitoreo arrecifal (ARMS), se había utilizado únicamente para censos taxonómicos clásicos. En el presente estudio, estos sistemas se utilizaron para realizar análisis cuantitativos y descriptivos de más del 90% de los organismos crípticos, registrándose 243 especies conocidas para la ciencia, además de detectarse diferencias tanto en la diversidad entre regiones como en el asentamiento de especies bentónicas. Gracias e ello, se demostró que este tipo de sistemas autónomos, a pesar de incrementar el procesamiento de muestras en el laboratorio, favorecen el establecimiento de individuos de especies, evitan daños al ecosistema, son capaces de recolectar distintas especies de diferentes taxa al mismo tiempo por lo que disminuye el esfuerzo de muestreo en campo. Adicionalmente, tienen el potencial de ser utilizados para analizar y comparar distintos procesos ecológicos (ie. competencia por espacio, la depredación, colonización de especies etc.) que ocurren en las comunidades que los habitan. Finalmente, el presente trabajo no solo contribuyó al conocimiento de la ecología de ascidias, si no que complementó al estado de conocimiento de la diversidad del Atlántico mexicano y zonas adyacentes de manera significativa al registrar más de 100 especies y describir 13 especies nuevas para la ciencia mediante el uso de diferentes técnicas. Reconociendo la dificultad taxonómica y el reto que implica la identificación a cualquier nivel taxonómico de las especies de ascidias, aun utilizando distintas herramientas (ie. moleculares, microscopia electrónica de barrido etc.), el esfuerzo realizado para describir y actualizar a este grupo taxonómico está aún incompleto, y es probable que nunca se termine de describir especies y analizar los procesos que aquí se esbozan. Debido a esto, y siendo aún incipiente nuestro conocimiento y comprensión de los procesos que operan en los arrecifes de coral, su fauna y que repercuten en su funcionamiento, se requieren muchos más esfuerzos en todos los temas y procesos abordados aquí.

REFERENCIAS GENERALES

1. Wells, S., Hanna, N., & Greenpeace USA. (1992). The Greenpeace book of coral reefs. Sterling Pub. Co.

2. Costanza, R., & Folke, C. (1997). Valuing ecosystem services with efficiency, fairness, and sustainability as goals. In Natures Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems.

3. Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecological Economics, 29(2). https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9

4. Brown, B. E. (1987). Worldwide death of corals-Natural cyclical events or man-made pollution? Marine Pollution Bulletin, 18(1). https://doi.org/10.1016/0025-326X(87)90649-7

5. Aronson, R. B. (2003). Causes of Coral Reef Degradation. Science, 302(5650), 1502b – 1504. https://doi.org/10.1126/science.302.5650.1502b

6. Paulay, G. (1997). Diversity and Distribution of Reef Organisms. In Life and Death of Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5995-5_14

7. Jordan-Dahlgren, E., & Rodriguez-Martinez, R. E. (2003). The Atlantic coral reefs of Mexico. In Latin American Coral Reefs. https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2

8. Santander-Monsalvo, J., Espejel, I., & Ortiz-Lozano, L. (2018). Distribution, uses, and anthropic pressures on reef ecosystems of Mexico. Ocean and Coastal Management, 165(617), 39–51. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.08.014

9. Tunnell, J. W., Chávez, E. A., Withers, K., & Earle, S. (2007). Coral reefs of the Southern Gulf of Mexico (U. S. : T. A. U. P. Corpus Christi, Texas (ed.)). Texas A&M University Press.

10. Chavez, E. A., & Hidalgo, E. (1988). Los arrecifes coralinos del Caribe noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. Anales Del Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología - UNAM, 15(1), 167–175.

11. Burke, L., & Maidens, J. (2004). Reefs at risk in the Caribbean. Washington, DC World Resources Institute.

12. Felder, D. L., & Camp, D. K. (2009). Gulf of Mexico: Origin, waters, and biota. In Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota (Vol. 1). Texas A&M University Press.

13. Jordán-Dahlgren, E. (2002). Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: Evidence of sporadic ecological connectivity? Coral Reefs, 21(2). https://doi.org/10.1007/s00338-002-0226-9

14. Nuñez-Lara, E., Arias-González, J. E., & Pérez-España, H. (2016). Multi-scale spatial and partitioning analyses of the reef- fish community composition of the Yucatan fringing reef system. Ecological Complexity.

https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.08.002

15. Núñez-Lara, E., Arias-González, J. E., & Legendre, P. (2005). Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 324(2). https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.011

16. Robertson, D. R., Perez-España, H., Lara, E. N., Itza, F. P., & Simoes, N. (2016). The fishes of Cayo Arcas (Campeche bank, Gulf of Mexico): An updated checklist. ZooKeys, 2016(640). https://doi.org/10.3897/zookeys.640.10862

17. Paddack, M. J., Reynolds, J. D., Aguilar, C., Appeldoorn, R. S., Beets, J., Burkett, E. W., Chittaro, P. M., Clarke, K., Esteves, R., Fonseca, A. C., Forrester, G. E., Friedlander, A. M., García-Sais, J., González-Sansón, G., Jordan, L. K. B., McClellan, D. B., Miller, M. W., Molloy, P. P., Mumby, P. J., … Côté, I. M. (2009). Recent Region-wide Declines in Caribbean Reef Fish Abundance. Current Biology, 19(7). https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.02.041

18. Dungan, J. L., Perry, J. N., Dale, M. R. T., Legendre, P., Fortin, M., Jakomulska, A., Miriti, M., Rosenberg, M. S., & Fortin, S. (2002). A balanced view of scale in spatial statistical analysis. 5(February), 626–640.

19. Williams, G. J., & Graham, N. A. J. (2019). Rethinking coral reef functional futures. In Functional Ecology (Vol. 33, Issue 6). https://doi.org/10.1111/1365-2435.13374

20. Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). ANALYZING BETA DIVERSITY: PARTITIONING THE SPATIAL VARIATION OF COMMUNITY COMPOSITION DATA. Ecological Monographs, 75(4), 434–450.

21. Talbot, F. H., & Goldman, B. (1972). A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes of One Tree Island, Great Barrier Reef System. Proc. 1st Int. Symp. Coral Reefs, 425–443.

22. Levin, S. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology, 73(6), 1943–1967.

23. Huston, M. A. (1999). Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. Oikos, 86(3). https://doi.org/10.2307/3546645

24. Guerra-Castro, E., Conde, J., & Cruz-Motta, J. (2016). Scales of spatial variation in tropical benthic assemblages and their ecological relevance: epibionts on Caribbean mangrove roots as a model system. Marine Ecology Progress Series, 548, 97–110. https://doi.org/10.3354/meps11693

25. Underwood, A. J. (1995). Ecological research and (and research into) environmental management. Ecological Applications, 5(1), 232–247. https://doi.org/10.2307/1942066

26. Levin, S. A. (2014). 16. Challenges in the Development of a Theory of Community and Ecosystem Structure and Function. In Perspectives in Ecological Theory.

https://doi.org/10.1515/9781400860180.242

27. Wiens, J. A., Rotenberry, J. T., & Van Horne, B. (1986). A lesson in the limitations of field experiments shrubsteppe birds and habitat alteration. Ecology, 67(2). https://doi.org/10.2307/1938579

28. Weinberg, S. (1978). The minimal area problem in invertebrate communities of Mediterranean rocky substrata. Marine Biology, 49(1). https://doi.org/10.1007/BF00390728

29. Ginsburg, R. N. (1983). Geological and biological roles of cavities in coral reefs. In D. J. (Ed.), Perspectives on Coral Reefs (Australian, pp. 148–153).

30. Reaka, M. L. (1987). Adult-juvenile interactions in benthic reef crustaceans. Bulletin of Marine Science, 41(2), 108-134 (27).

31. Richter, C., Wunsch, M., Rasheed, M., Kötter, I., & Badran, M. I. (2001). Endoscopic exploration of Red Sea coral reefs reveals dense populations of cavity-dwelling sponges. Nature. https://doi.org/10.1038/35099547

32. Scheffers, S. R., De Goeij, J., Van Duyl, F. C., & Bak, R. P. M. (2003). The cave-profiler: A simple tool to describe the 3-D structure of inaccessible coral reef cavities. Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/s00338-003-0285-6

33. Coen, L. D. (1988). Herbivory by Caribbean majid crabs: feeding ecology and plant susceptibility. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 122(3), 257–276. https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90127-X

34. Rothans, T. C., & Miller, A. C. (1991). A link between biologically imported particulate organic nutrients and the detritus food web in reef communities. Marine Biology, 110, 145–150. https://doi.org/10.1007/BF01313101

35. Lawrence, A., Heenan, A., Levine, A., Haddaway, N. R., Powell, F., Wedding, L., Roche, R., Lawrence, P., Szostek, C., Ford, H., Southworth, L., Pilly, S. S., Richardson, L. E., & Williams, G. J. (2021). Spatial and temporal scales of coral reef fish ecological research and management: a systematic map protocol. Environmental Evidence, 10(1). https://doi.org/10.1186/s13750-021-00217-z

36. Monroy-Velázquez, L. V., Rodríguez-Martínez, R. E., Blanchon, P., & Alvarez, F. (2020). The use of artificial substrate units to improve inventories of cryptic crustacean species on Caribbean coral reefs. PeerJ, 8, e10389. https://doi.org/10.7717/peerj.10389

37. Pearman, J. K., Leray, M., Villalobos, R., Machida, R. J., Berumen, M. L., Knowlton, N., & Carvalho, S. (2018). Cross-shelf investigation of coral reef cryptic benthic organisms reveals diversity patterns of the hidden majority. Scientific Reports. https://doi.org/10.1038/s41598-018-26332-5

38. Danovaro, R., Carugati, L., Berzano, M., Cahill, A. E., Carvalho, S., Chenuil, A., Corinaldesi, C., Cristina, S., David, R., Dell'Anno, A., Dzhembekova, N., Garcés, E., Gasol, J. M., Goela, P., Féral, J. P., Ferrera, I., Forster, R. M., Kurekin, A. A., Rastelli, E., … Borja, A. (2016). Implementing and innovating marine monitoring

approaches for assessing marine environmental status. In Frontiers in Marine Science. https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00213

39. Monroy-Velázquez, L., Rodríguez-Martínez, R., Blanchon, P., & Alvarez, F. (2020). The use of artificial substrate units to improve inventories of cryptic crustacean species on Caribbean coral reefs. PeerJ, 1–16. https://doi.org/10.7717/peerj.10389

40. Fairfull, S. J. L., & Harriott, V. J. (1999). Succession, space, and coral recruitment in a subtropical fouling community. Marine and Freshwater Research. https://doi.org/10.1071/MF97267

41. lewis, J. B. (1974). The settlement behaviour of planulae larvae of the hermatypic coral Favia fragum (Esper). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. https://doi.org/10.1016/0022-0981(74)90042-2

42. Richmond, R. H. (1985). Variations in the population biology of Pocillopora damicornis across the Pacific. Proceedings of The Fifth International Coral Reef Congress., 6, Paper B.

43. Obst, M., Exter, K., Allcock, A. L., Arvanitidis, C., Axberg, A., Bustamante, M., Cancio, I., Carreira-Flores, D., Chatzinikolaou, E., Chatzigeorgiou, G., Chrismas, N., Clark, M. S., Comtet, T., Dailianis, T., Davies, N., Deneudt, K., de Cerio, O. D., Fortič, A., Gerovasileiou, V., … Pavloudi, C. (2020). A Marine Biodiversity Observation Network for Genetic Monitoring of Hard-Bottom Communities (ARMS-MBON). Frontiers in Marine Science, 7(572680), 1–9. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.572680

44. Pearman, J. K., Anlauf, H., Irigoien, X., & Carvalho, S. (2016). Please mind the gap - Visual census and cryptic biodiversity assessment at central Red Sea coral reefs. Marine Environmental Research, 118, 20–30. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.04.011

45. Burke, L., Reytar, K., Spalding, M., & Perry, A. (2011). Reefs at Risk Revisited. In Defenders (Vol. 74, Issue 3). World Resources Institute.

46. Ardila, N. E., Navas, G. R., & Reyes, J. O. (2002). Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. In Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia. INVEMAR Ministerio de Medio Ambiente. La serie Libros rojos de especies amenazadas de Colombia.

47. Glynn, P. W., & Enochs, I. C. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. In Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_18

48. Odum, H. T., & Odum, E. P. (1955). Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetok Atoll. Ecological Monographs, 25(3). https://doi.org/10.2307/1943285

49. Chong-Seng, K. M., Mannering, T. D., Pratchett, M. S., Bellwood, D. R., & Graham, N. A. J. (2012). The influence of coral reef benthic condition on associated fish

assemblages. PLoS ONE, 7(8). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042167

50. Segelken-Voigt, A., Bracher, A., Dorschel, B., Gutt, J., Huneke, W., Link, H., & Piepenburg, D. (2016). Spatial distribution patterns of ascidians (Ascidiacea: Tunicata) on the continental shelves off the northern Antarctic Peninsula. Polar Biology, 39(5). https://doi.org/10.1007/s00300-016-1909-y

51. Lambert, G. (2005). Ecology and natural history of the protochordates. Canadian Journal of Zoology, 83(Herdman 1882), 34–50. https://doi.org/10.1139/z04-156

52. Shmuel, Y., & Shenkar, N. (2017). Reproductive cycle and ecology of the tropical ascidian Halocynthia spinosa in the Red Sea. Marine Biology, 164(6). https://doi.org/10.1007/s00227-017-3179-9

53. Whitlatch, R. B., & Osman, R. W. (2009). Post-settlement predation on ascidian recruits: Predator responses to changing prey density. Aquatic Invasions, 4(1), 121–131. https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.1.13

54. Castriota, L., Falautano, M., Finoia, M. G., Campo, D., Scarabello, M. P., & Andaloro, F. (2010). Temporal variations in the diet of pearly razorfish Xyrichtys novacula (Osteichthyes: Labridae). Journal of Fish Biology, 76(7). https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02599.x

55. Pérez-Portela, R., & Turon, X. (2007). Prey preferences of the polyclad flatworm Prostheceraeus roseus among Mediterranean species of the ascidian genus Pycnoclavella. Hydrobiologia, 592(1). https://doi.org/10.1007/s10750-007-0807-2

56. Carballo, J. L., & Naranjo, S. (2002). Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. Marine Pollution Bulletin, 44(7), 605–610. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00295-8

57. Kombiadou, K. D., Krestenitis, Y. N., Antoniadou, C., & Chintiroglou, C. (2010). Mathematical investigation of the applicability of benthic ascidians as biological filters in coastal areas. Journal of Marine Environmental Engineering, 9(2).

58. Rimondino, C., Torre, L., Sahade, R., & Tatián, M. (2015). Sessile macro-epibiotic community of solitary ascidians, ecosystem engineers in soft substrates of Potter Cove, Antarctica. Polar Research, 34, 24338. https://doi.org/10.3402/polar.v34.24338

59. Castilla, J. C., Lagos, N. A., & Cerda, M. (2004). Marine ecosystem engineering by the alien ascidian Pyura praeputialis on a mid-intertidal rocky shore. Marine Ecology Progress Series, 268(March), 119–130. https://doi.org/10.3354/meps268119

60. Pacheco, A. S., & Andrade, D. G. (2020). Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. Marine Biodiversity, 50(1). https://doi.org/10.1007/s12526-019-01033-y

61. Olson, R. R. (1985). The Consequences of Short-Distance Larval Dispersal in a Sessile

Marine Invertebrate. Ecological Society of America, 66(1), 30–39.

62. Vasseaur, P. (1977). Cryptic sessile communities in various coral formations on reef flats in Tukar vicinity (Madagascar). Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp, Miami, Vol. 1 (Biology), 95–100.

63. Shenkar, N., & Swalla, B. J. (2011). Global diversity of Ascidiacea. PloS One, 6(6), e20657. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020657

64. Palomino-Alvarez, L. A., Rocha, R. M., & Simões, N. (2019). Checklist of ascidians (Chordata, Tunicata) from the southern Gulf of Mexico. ZooKeys, 2019(832), 1–33. https://doi.org/10.3897/zookeys.832.31712

65. Khan, K. B., Praba, L., & Abdul Jaffar Ali, H. (2020). Biological identification of ascidians from Vizhinjam Bay, southwest Coast of India using CO1 gene sequences. Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis, 31(5). https://doi.org/10.1080/24701394.2020.1772248

66. Smith, K. F., Cahill, P. L., & Fidler, A. E. (2010). First record of the solitary ascidian Ciona savignyi Herdman, 1882 in the Southern Hemisphere. Aquatic Invasions, 5(4). https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.4.05

67. Van Name, W. G. (1902). The ascidians of the Bermuda Islands. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 11, 325–412.

68. Van Name, W. G. (1921). Ascidians of the West Indian region and Southeastern United States. Bulletin American Museum of Natural History, 1(729), 283–490.

69. van Name, W. G. (1924). Ascidians from Curaçao. Bijdragen Tot de Dierkunde, 23(1), 23–32. https://doi.org/10.1163/26660644-02301003

70. Van Name, W. G. (1930). The ascidians of Porto Rico and the Virgin Islands. Trans. N.Y. Acad. Sci., 10.

71. Van Name, W. G. (1945). The North and South American Ascidians. Bulletin of The American Museum of Natural History, 84, 520.

72. Monniot, C., & Monniot, F. (1987). Abundance and distribution of tunicates on the northern continental slope of the Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science, 41(1), 36–44.

73. Monniot, F. (1983). Ascidies littorales de Guadeloupe. Bull.Mus.Natn.Hist.Nat., 2, 413–422.

74. Monniot, C., & Monniot, F. (1987). Les Ascidies de Polynese francaise. Memoires Du Museum National D´Histoire Naturelle, Paris., (A) 136, 1–155.

75. Millar, R. (1962). Some Ascidians from Caribbean. Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbena Islands, 59, 61–77.

76. Millar, R. H., & Goodbody, I. (1974). New species of Ascidians from the West Indies. Studies Fauna Curacao, 45, 142–161.

77. Goodbody, I. (1984). Ascidians from Caribbean Shallow Water Localities. Studies on

the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands, LXVII, 1–16.

78. Goodbody, I. (1984). The Ascidian Fauna of Two Contrasting Lagoons in the Netherlands Antilles: Piscadera Baai, Curaçao and the Lac of Bonaire. Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbena Islands, 67(202), 21–61.

79. Goodbody, I. (1993). The ascidian fauna of a Jamaican lagoon: Thirty years of change. In Rev. Biol. Trop., Suplemento (Vol. 41, Issue 1).

80. Goodbody, I. (1994). The Tropical Western Atlantic Perophoridae (Ascidiacea): I. The genus Perophora. Bulletin of Marine Science, 55(1), 176–192.

81. Goodbody, I. (1995). Ascidian communities in Southern Belize -a problem in diversity and conservation. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 5(September), 355–358. https://doi.org/10.1002/aqc.3270050407

82. Goodbody, I. (1996). Pycnoclavella Belizeana, a new species of ascidian from the Caribbean. Bulletin of Marine Science, 58(2), 590–597.

83. Goodbody, I. (2000). Diversity and distribution of Ascidians (Tunicata) in the Pelican Cays, Belize. In University of the West Indies (pp. 303–326). https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

84. Goodbody, I. (2003). The ascidian fauna of Port Royal, Jamaica I. Harbor and mangrove dwelling species. Bulletin of Marine Science, 73(2), 457–476.

85. Goodbody, I. (2004). Diversity and distribution of ascidians (tunicata) at Twin Cays, Belize. Atoll Research Bulletin, 509–530, 1–16. https://doi.org/10.5479/si.00775630.524.1

86. Van Name, W. G. (1954). The tunicata of the Gulf of Mexico. In Its Origin,Waters, and Marine Life (Gulf of Me, pp. 381–405). https://doi.org/10.1037/11766-016

87. Lambert, G., Faulkes, Z., Lambert, C. C., & L., S. (2005). Ascidians of south padre island, texas, with a key to species. Texas Journal of Science, 57(3), 251–262.

88. Cole, L. L., & Lambert, G. (2009). Felder&Camp_GulfOfMexico_Biodiversity_FULL. In Gulf of Mexico. Origins, Waters and Biota2 (pp. 1209–1215).

89. Vieira Fortaleza, M. T. (2010). Contribuição para o conhecimiento das Ascidias do Golfo do México coletadas durante cruzeiros “Hourglass” (1965-1967) [UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ]. In Univerdidade Federal do Ceará. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

90. Fortaleza, M. T. V., & Da Cruz Lotufo, T. M. (2018). Polyclinidae (Ascidiacea: Aplousobranchia) from the Gulf of Mexico, collected during the “Hourglass” cruises (1965-1967). In Zootaxa (Vol. 4422, Issue 4). https://doi.org/10.11646/zootaxa.4422.4.4

91. Palomino-Alvarez, L. A. (2017). Ascidias (Tunicata: Ascidiacea) de zonas costeras del sur del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.

92. Tovar-Hernández, M. A., De Leon, A., & García, M. E. (2022). New records of two

invasive ascidians in the Gulf of California (Tunicata: Ascidacea), with additional records from Veracruz, Mexico. GEOMARE ZOOLOGICA2, 4(2), 27–37.

93. Hernández-Zanuy, A., Carballo, J. L., García-Cagide, A., Naranjo, S. A., & Esquivel, M. (2007). Distribución y abundancia de la ascidia Ecteinaascidia turbinata (Ascidiacea: Perophoridae) en Cuba. Revista de Biologia Tropical, 55(1), 247–254. c:%5CBIBLIOGRAFIA%5CARTIGOS PDF%5CPDFs Download%5CAscidiacea%5CEcologia%5CZanuy et al 2007 Distrib Ect turbinata.pdf

94. Rodríguez-Martínez, R. E., Jordán-Garza, A. G., Baker, D. M., & Jordán-Dahlgren, E. (2012). Competitive interactions between corals and Tridemnum solidum on Mexican Caribbean reefs. Coral Reefs, 31(2), 571–577. https://doi.org/10.1007/s00338-011-0871-y

95. Olguin-Uribe, G., Abou-Mansour, E., Boulander, A., Débard, H., Francisco, C., & Combaut, G. (1997). 6-bromoindole-3-carbaldehyde, from an Acinetobacter Sp. Bacterium associated with the ascidian Stomozoa murrayi. Journal of Chemical Ecology, 23(11). https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006663.28348.03

96. Davis, A R., Wright, A. E. (1989). Interspecific differences in fouling of two congeneric ascidians (Eudistoma olivaceum and E. capsulatum): is surface acidity an effective defense? Marine Biology, 102, 491–497.

97. Coppari, M. (2015). The importance of benthic suspension feeders in the biogeochemical cycles: active and passive suspension feeders in coralligeneos community [Universitat Autònoma de Barcelona]. In Universitat Autònoma de Barcelona. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

98. Armsworthy, S. L., MacDonald, B. A., & Ward, J. E. (2001). Feeding activity, absorption efficiency and suspension feeding processes in the ascidian, Halocynthia pyriformis (Stolidobranchia: Ascidiacea): Responses to variations in diet quantity and quality. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 260(1), 41–69. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00238-6

99. Canete, J. I., & Rocha, R. M. (2013). Modiolarca lateralis (Pteryomorphia: Mytilidae): bivalve associated to six species of ascidians from Bocas del Toro, Panama. Latin American Journal of Aquatic Research, 41(5), 1030–1035. https://doi.org/10.3856/vol41-issue5-fulltext-25

100. Lindquist, N., Hay, M. E., & Fenical, W. (1992). Defense of ascidians and their conspicuous larvae: Adult vs. larval chemical defenses. Ecological Monographs, 62(4). https://doi.org/10.2307/2937316

101. Dybern, B. I. (1969). Distribution and ecology of ascidians in Kviturdvik-pollen and Vagsbopollen on the west coast of Norway. Sarsia, 37, 21–40.

102. Gulliksen, B. (1973). The vertical distribution and habitat of the ascidians in Borgenfjorden, North-Tröndelag, Norway. Sarsia, 52(1). https://doi.org/10.1080/00364827.1973.10411229

103. Goodbody, I. (2000). Diversity and distribution of ascidians (Tunicata) in the Pelican Cays, Belize. Atoll Research Bulletin, 466–480. https://doi.org/10.5479/si.00775630.480.

104. Carballo, J. L. (2000). Distribución de Ecteinascidia turbinata (Ascidiacea: Perophoridae) en los manglares de la Península de Yucatán, México. Revista de Biología Tropical, 48(2–3), 365–369.

105. Hernández-Zanuy, A. C., & Carballo, J. L. (2001). Distribution and abundance of ascidian assemblages in Caribbean reef zones of the Golfo de Batabanó (Cuba). Coral Reefs, 20, 159–162.

106. Platform, C. R. & D. A. (2023). The window to save the corals is closing. https://cordap.org/

107. Fraschetti, S., Terlizzi, A., & Benedetti-cecchi, L. (2005). Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores : evidence of relevant scales of variation. 296, 13–29.

108. Palomino-Alvarez, L. A., Vital X, G., Y., S.-M. N., Castillo-Cupul, R., Ugalde, D., Cervantes-Campero, G., Muciño-Reyes, M., Homá-Canché, P., Hernández-Díaz, Y. Q., Sotelo, R., García-González, M., Avedaño-Peláez, Y. A., Hernández, A., Paz-Ríos, C. E., Lizaola, J. M., García-Venegas, M., Dávila-Jiménez, Y., Ortigosa, D., Hidalgo, G., … Guerra-Castro, J. E. (2021). Checklist of cryptbiont assemblages in coral reef of two subregions of the Great Caribbean Sea using ARMS. [Data Set]. Zenodo. https://doi.org/doi.org/10.5281/zenodo.4741379

109. Costello, M. J., Basher, Z., McLeod, L., Asaad, I., Claus, S., Vandepitte, L., Yasuhara, M., Gislason, H., Edwards, M., Appeltans, W., Enevoldsen, H., Edgar, G. J., Miloslavich, P., De Monte, S., Pinto, I. S., Obura, D., & Bates, A. E. (2017). Methods for the Study of Marine Biodiversity. In The GEO Handbook on Biodiversity Observation Networks. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27288-7_6

110. Azovsky, A. I. (2011). Species-area and species-sampling effort relationships: Disentangling the effects. Ecography, 34, 18–30. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06288.x

111. Bourlat, S. J., Borja, A., Gilbert, J., Taylor, M. I., Davies, N., Weisberg, S. B., Griffith, J. F., Lettieri, T., Field, D., Benzie, J., Glöckner, F. O., Rodríguez-Ezpeleta, N., Faith, D. P., Bean, T. P., & Obst, M. (2013). Genomics in marine monitoring: New opportunities for assessing marine health status. Marine Pollution Bulletin. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.05.042

112. She, J., Allen, I., Buch, E., Crise, A., Johannessen, J. A., Le Traon, P. Y., Lips, U., Nolan, G., Pinardi, N., Reißmann, J. H., Siddorn, J., Stanev, E., & Wehde, H. (2016). Developing European operational oceanography for Blue Growth, climate change adaptation and mitigation, and ecosystem-based management. Ocean Science, 12, 953–976. https://doi.org/10.5194/os-12-953-2016

ANEXO I. Registro de especies de ascidias en los arrecifes de coral del sur del Golfo de México y Mar Caribe

Especies	Sur del Golfo de México									Mar Caribe			
	SAV					BCY				SAM			
	H	IV	Ca	EM	Bl	CA	Ma	Al	BN	PM	Cz	Ak	Mh
Orden Aplousobranchia Lahille, 1886													
Familia Clavelinidae Forbes & Hanley, 1848													
Género *Clavelina* Savigny, 1816													
1. *Clavelina* aff *lepadiformis* (Müller, 1776)								●					
2. *Clavelina oblonga* Herdman, 1880													
3. *Clavelina picta* (Verrill, 1900)						●		●					
4. Clavelina sp. 1						●							
Familia Diazonidae Seeliger, 1906													
Género *Rhopalaea* Philippi, 1843													
5. *Rhopalaea abdominalis* (Sluiter, 1898)										●	●		
Familia Didemnidae Giard, 1872													
6. *Didemnidae* sp. 1						●		●					
7. *Didemnidae* sp. 2						●							
8. *Didemnidae* sp. 3						●							
9. *Didemnidae* sp. 4		●											
10. *Didemnidae* sp. 5										●			
11. *Didemnidae* sp. 6													●
12. *Didemnidae* sp. 7													●
13. *Didemnidae* sp. 8								●		●			
Género *Diplosoma* Macdonald, 1859													
14. *Diplosoma* sp. 1					●	●							
15. *Diplosoma* sp. 2						●							
16. *Diplosoma* sp. 3					●	●							
17. *Diplosoma* aff *listerianum* (Milne Edwards, 1841)								●					
Género Lissoclinum Verrill, 1871													
18. *Lissoclinum* sp. 1						●							
19. *Lissoclinum* sp. 2			●			●							
Género Polysyncraton Nott, 1892													
20. *Polysyncraton* sp. 1						●							
Género Tridemnum Della Valle, 1881													
21. *Tridemnum cyanophorum* Lafargue & Duclau1, 1979											●		
22. *Tridemnum savignii* (Herdman, 1886)						●				●	●		
23. *Tridemnum solidum* (Van Name, 1902)									●				
24. *Tridemnum palmae* Monniot F, 1984						●							
25. *Tridemnum hians* Monniot, 1983						●							
26. Tridemnum sp. 2			●							●			
27. Tridemnum sp. 3			●										●
28. Tridemnum sp. 4											●		
Familia Euherdmaniidae Ritter, 1904													
Género *Euherdmania* Ritter, 1904													

Especies	Sur del Golfo de México									Mar Caribe			
	SAV					BCY				SAM			
	H	IV	Ca	EM	Bl	CA	Ma	Al	BN	PM	Cz	Ak	Mh
29. *Euherdmania vitrea* Millar, 1961							●						
30. *Euherdmania* sp.								●					
Familia Holozoidae Berrill, 1950													
Género *Distaplia* Della Valle, 1881													
31. *Distaplia bermudensis* Van Name, 1902								●					
32. *Distaplia* sp. 1						●							
33. *Distaplia* sp. 2						●							
34. *Distaplia* sp. 3		●						●	●				
Familia Polycitoridae Michaelsen, 1904													
35. *Polycitoridae* sp. 1						●				●			
Género *Cystodytes* Drasche, 1884													
36. *Cystodytes roseolus* Hartmeyer, 1912											●		
37. *Cystodytes dellechiajei* (Della Valle, 1877)	●					●		●		●	●		●
Género *Eudistoma* Caullery, 1909													
38. *Eudistoma amanitum* Viera and Rocha 2018			●			●	●		●	●		●	●
39. *Eudistoma clarum* (Van Name, 1902)							●			●			
40. *Eudistoma hepaticum* (Van Name, 1921)							●						
41. *Eudistoma obscuratum* (Van Name, 1902)	●					●				●			
42. *Eudistoma* aff *obscuratum* (Van Name, 1902)		●		●	●								
43. *Eudistoma recifense* Millar, 1977							●						
44. *Eudistoma* sp.									●				
Género Polycitor Renier, 1804													
45. *Polycitor* sp. 1												●	
Familia Polyclinidae Milne Edwards, 1841													
46. *Polyclinidae* sp. 1					●	●							
Género *Aplidiopsis* Lahille, 1890													
47. *Aplidiopsis* sp. 1						●							
Género *Polyclinum* Savigny, 1816													
48. *Polyclinum constellatum* Savigny, 1816								●					
49. *Polyclinum* sp. 1						●				●	●		
Género *Synoicum* Phipps, 1774													
50. *Synoicum* sp. 1						●							
Familia Stomozoidae Kott, 1990													
Género *Stomozoa* Kott, 1957													
51. *Stomozoa roseola* (Millar, 1955)		●	●		●		●			●			
Orden Phlebobranchia Lahille, 1886													
Familia Ascidiidae Herdman, 1882													
Género *Ascidia* Linnaeus, 1767													
52. *Ascidia panamensis* Bonnet & Rocha, 2011		●			●	●	●	●					●
53. *Ascidia* aff *viridina* Paiva et al., 2015						●			●		●		
54. *Ascidia* sp. 1						●		●	●				

Especies	Sur del Golfo de México									Mar Caribe			
	SAV					BCY				SAM			
	H	IV	Ca	EM	Bl	CA	Ma	Al	BN	PM	Cz	Ak	Mh
55. *Ascidia* sp. 2					●	●							
56. *Ascidia* sp. 3						●							
57. *Ascidia* sp. 4					●				●				
Género *Phallusia* Savigny, 1816													
58. *Phallusia nigra* Savigny, 1816	●	●		●	●								
Familia Cionidae Lahille, 1887													
Género *Ciona* Fleming, 1822													
59. *Ciona* sp.										●			
Familia Corellidae Lahille, 1888													
Género *Corella* Alder & Hancock, 1870													
60. *Corella minuta* Traustedt, 1882						●		●				●	
Familia Perophoridae Giard, 1872													
61. *Perophoridae* sp. 1											●	●	
Género Ecteinascidia Herdman, 1880													
62. *Ecteinascidia minuta* Berrill, 1932												●	
63. *Ecteinascidia styeloides* (Traustedt, 1882)						●				●	●		
64. *Ecteinascidia* sp. 1												●	
65. *Ecteinascidia* sp. 2											●		
66. *Ecteinascidia* sp. 3											●		
67. *Ecteinascidia turbinata* Herdman, 1880						●	●	●		●			●
Género *Perophora* Wiegmann, 1835													
68. *Perophora* sp. 1									●				
Orden Stolidobranchia Lahille, 1886													
Familia Styelidae Sluiter, 1895													
69. *Styelidae* sp. 1						●							
70. *Styelidae* sp. 3						●							
71. *Styelidae* sp. 4						●							
Género Botrylloides Milne Edwards, 1841													
72. *Botrylloides diegensis* Ritter & Forsyth, 1917						●							
73. *Botrylloides* cf *anceps* (Herdman, 1891)						●					●		
74. *Botrylloides niger* Herdman, 1886						●	●			●			
75. *Botrylloides catalitinae* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022						●		●					
76. *Botrylloides alacranensis* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022								●	●				
Género Botryllus Gaertner, 1774													
77. *Botryllus camur* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022								●	●				
78. *Botryllus nortensis* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022									●				
79. *Botryllus* sp. 1					●								
80. *Botryllus* cf *schlosseri* (Pallas, 1766)									●				

Especies	Sur del Golfo de México									Mar Caribe			
	SAV					BCY				SAM			
	H	IV	Ca	EM	Bl	CA	Ma	Al	BN	PM	Cz	Ak	Mh
81. *Botryllus* sp. 2					●								
82. *Botryllus* sp. 3											●		
83. *Botryllus unamensis* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022						●			●				
Género *Eusynstyela* Michaelsen, 1904													
84. *Eusynstyela* sp. 1								●					
85. *Eusynstyela* aff *tincta* (Van Name, 1902)			●					●		●			
Género *Polyandrocarpa* Michaelsen, 1904													
86. *Polyandrocarpa* aff *arianae* Monniot F., 2016												●	
87. *Polyandrocarpa anguinea* (Sluiter, 1898)						●							
Género Polycarpa Heller, 1877													
88. *Polycarpa cartilaginea* (Sluiter, 1898)						●							
89. *Polycarpa spongiabilis* Traustedt, 1883												●	
90. *Polycarpa* aff *spongiabilis* Traustedt, 1883		●										●	
91. *Polycarpa* sp. 1						●							
92. *Polycarpa* sp. 2						●							
93. *Polycarpa* sp. 3	●												
Género *Symplegma* Herdman, 1886													
94. *Symplegma papillata* Palomino-Alvarez, Nydam, Rocha & Simões, 2022									●				
95. *Symplegma viride* Herdman, 1886									●			●	
Familia Pyuridae Hartmeyer, 1908													
Género *Microcosmus* Heller, 1877													
96. *Microcosmus exasperatus* Heller, 1878						●							●
Género Pyura Molina, 1782													
97. *Pyura beta* Skinner, Rocha & Counts, 2019	●	●	●	●		●	●		●	●			●
98. *Pyura carmanae* Rocha & Counts 2019												●	
99. *Pyura longispina* Rocha & Counts 2019		●						●					
100. *Pyura lopezlegentilae* Rocha & Counts 2019									●				
101. *Pyura vannamei* Monniot C., 1994					●	●			●				
102. *Pyura* aff *vittata* (Stimpson, 1852)												●	
103. *Pyura vittata* (Stimpson, 1852)					●			●					
104. *Pyura* sp. 1						●							
105. *Pyura* sp. 2								●					

ANEXO II Ensamble, anclaje y retiro de estructuras autónomas de monitero arrecifal (ARMS)

Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS, NOAA)

Manual de procesamiento I

Ensamble, anclaje y retiro de estructuras autónomas de monitero arrecifal (ARMS)

Contenido

Material por estructura 2
Preparación del material 3
Ensamble 4
Anclaje 5
Retiro 7

Material por estructura

Ensamble

- 9 placas nivel de PVC de 22.5 cm x 22.5 cm y 6.3 mm de grosor
- 1 placa base de PVC de 45 cm x 35 cm y 12.7 mm de grosor
- 8 espaciadores cortos de PVC de 14 cm x 2 cm y 12.7mm de grosor
- 4 espaciadores largos de PVC de 30 cm x 2 cm y 12.7 mm de grosor
- 16 espaciadores pequeños de PVC de 2 cm x 2 cm y 12.7 mm de grosor
- 4 tuercas de seguridad INOX de ¼ de pulgada
- 4 tuercas NOX de ¼ de pulgada
- 1 desatornillador de tuercas de ¼ de pulgada
- 1 llave española de ¼ de pulgada
- 4 varillas enroscadas INOX de ¼ de pulga de hasta 30 cm aproximadamente (el tamaño puede ser variable dependiente del grosor de las placas y/o adaptaciones del material)
- Etiqueta plastificada con contacto en caso de perdida
- Papel lija de grano grueso
- Fibra lava trastes
- Jabón neutro o libre de sustratos
- Cinchos grandes
- Cinchos pequeños

Anclaje

- 3 lastres (plomo para buceo) 4 libras
- Mazo de 4 libras
- 4 estacas INOX de 45 cm largo y ¾ de pulgada con terminación en punta y argolla triangular de 5 cm por lado.
- GPS
- Navaja
- Boya de señalización

Retiro

- 1 caja plástica de uso rudo 11 galones (27 cm de largo x 27 cm de alto x 40 cm ancho)
- 1 cubeta
- 1 bomba de aireación portátiles
- 2 pilas tipo D
- Mangueras plásticas para bomba de aireación
- Piedra difusora de acuario (se sugiere de gran tamaño)
- Canasta o gaveta de plástico de tamaño aproximado de 38 x 30 x 23 cm forrada en su interior con tela tipo tergal (Se debe de asegurar que la canasta cubra totalmente todas las placas nivel)
- 2 tensores elásticos
- 1 mazo

Preparación del material

Una vez recolectado todo el material, es necesario quitar excesos (rebaba) en cada placa y separadores y perforar con un taladro 4 orificios con diámetro de 5/16 de pulgada (el material no debe de quedar ajustado a la varilla para evitar el forzamiento al retirar las placas, Fig. 1A), así como lavar las placas con jabón neutro o libre de fosfatos (para remover cualquier químico o sustancia adherida que pudiera limitar la colonización de las especies. Y finalmente, para aumentar las posibilidades de reclutamiento y simular el hábitat es necesario lijar las placas nivel por ambos lados en diferentes sentidos (Fig.1B-C).

Fig. 1 Tratamiento de placas de reclutamiento de PVC A) Orificios en los extremos de cada placa nivel. B-C) Proceso de lijado manual de cada placa por ambos lados

Ensamble

1. Se colocan las varillas INOX en cada orificio de la placa base con las tuercas de seguridad enroscadas, de tal manera que cada tuerca se ubique en la parte posterior de la placa base.
2. Cada estructura consta con cuatro niveles con espacios abiertos y cuatro niveles con espacios cerrados, por lo que la separación de las placas será alternada con el empleo de los espaciadores.
3. Al finalizar la colocación de las placas por orden es necesario estrechar (apretar) todas las placas con las tuercas, para lograr esto último es necesario usar la llave inglesa en cada tuerca sosteniendo con el desatornillador las tuercas de seguridad por abajo. La colocación de cada etiqueta plastificada será en la placa base con un cincho (Fig. 2).

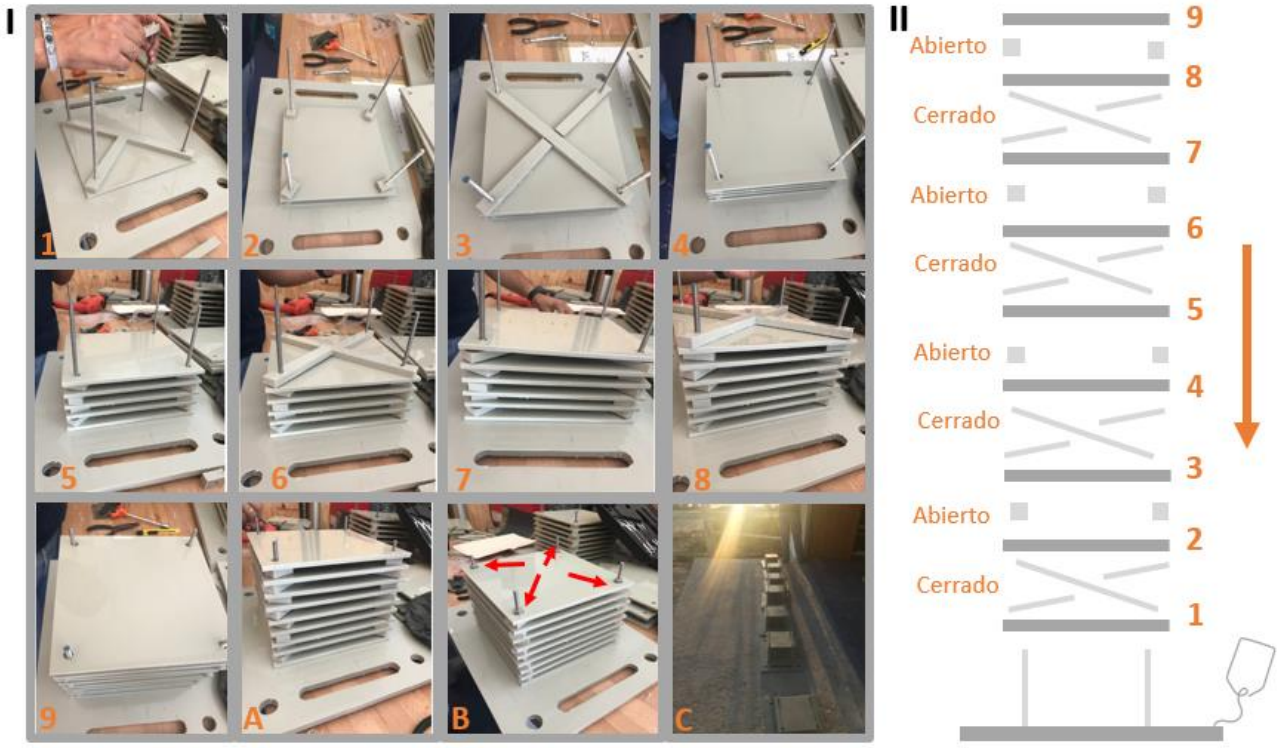


Fig. 2 Orden de ensamble de ARMS. I 1-9) Colocación de niveles con espacios cerrados con separadores largos y cortos. A) Configuración completa de la estructura, B), Colocación de las tuercas para el aseguramiento de las placas y C) Total de estructuras ensambladas II Colocación de niveles con espacios abiertos y cerrados.

Anclaje

1. Posterior al armado de cada estructura y debido a que él material tiene una flotabilidad positiva, es necesario colocar 2 lastres (uno en cada lado, Fig. 3) sujetados con cinchos grandes (es importante el tamaño grande de los cinchos para la fácil recuperación del lastre bajo el agua).

Fig. 3 Colocación de los lastres para proporcionar peso y asegurar el hundimiento e inmovilidad bajo el agua

2. Una vez arribado al sitio de anclaje, es necesario realizar una búsqueda preliminar en el arrecife de zonas cercanas y con sustrato disponible y viable para anclar cada estructura (es recomendable que un buzo realice la búsqueda de lugares denominados “laja”, donde no existe acumulación de arena y el sustrato es viable para fijar cada estaca, Fig. 4).

Fig. 4 Búsqueda y prueba del sustrato ideal para anclaje de estructuras cercano al arrecife

3. Posterior a elección del sitio de anclaje se dispone cada estructura y fijan manualmente con estacas (es importante la colocación de las estacas de forma angular para minimizar las posibilidades de la remoción de las estacas por forzamiento físico del agua) hasta asegurar el hundimiento hasta la argolla (Fig.5).

Fig. 5 Colocación angular de las estacas para el anclaje de cada estructura bajo el agua

4. Una vez colocada cada estructura para asegurar que se encuentre fija, se trata de levantar con fuerza, si la estructura tiene movilidad y se levanta con facilidad es necesario elegir otro sitio de anclaje. Finalmente, con una navaja se retira cada cincho para la recuperación de cada lastre y se lanza la boya de señalización anclada a un lastre para la toma de las coordenadas GPS en la lancha, recuperándose la misma boya desde la lancha (Fig. 6).

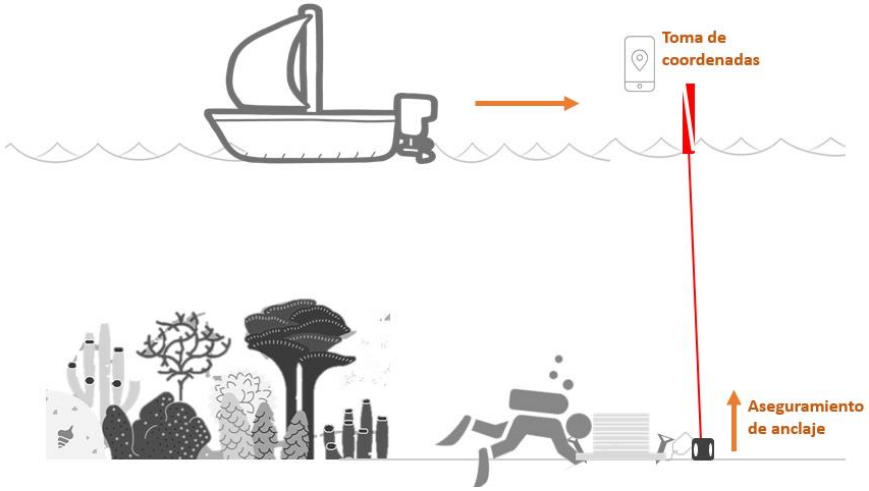


Fig. 6 Aseguramiento de un anclaje correcto y toma de coordenadas geográficas de las estructuras

Retiro

1. Transcurrido el tiempo, y antes de la recuperación de las estructuras, es necesario llenar a ¾ de su capacidad la caja de uso rudo para colocar las estructuras una vez que han sido extraídas fuera del agua.

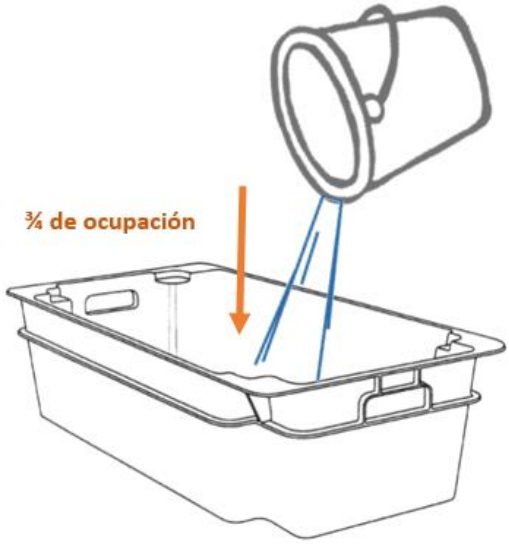


Fig. 7 Vertimiento de agua marina a ¾ de capacidad del contenedor por estrucutura

2. Bajo el agua, se colocan la canasta sobre la estructura para asegurar recolectar la fauna móvil e inmediatamente se remueven las primeras dos estacas (Fig. 8).

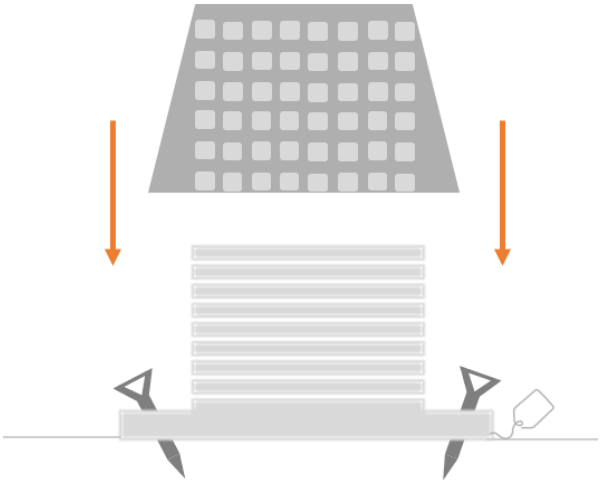


Fig. 8 Colocación de la canasta sobre la estructura

3. Para desanclar cada estructura es necesario romper la tensión con el sustrato con la estaca, es decir embatir lateralmente cada estaca con el mazo y/o girar la argolla sobre su propio eje (este procedimiento se repite por cada estaca). Es recomendable que este procedimiento se realice con ayuda de dos personas, ya que mientras una persona asegura la canasta antes de colocar los tensores, la otra comienza con el retiro de las placas. En cuanto la estructura se encuentre libre de las primeras dos estacas se colocan los tensores elásticos cubriendo cada lado la estructura y “apretando” la estructura (Fig. 9).

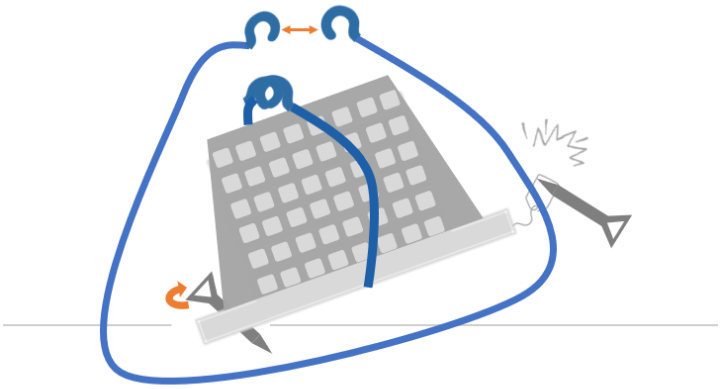


Fig. 9 Retiro de estacas y colocación de tensores estáticos para impedir la salida de la fauna móvil

4. Posterior a asegurar la estructura se traslada cuidadosamente a la embarcación (es recomendable el empleo de guantes debido a organismos urticantes en la placa base) asegurándose durante el ascenso de la correcta posición de la canasta y recuperación de las estacas (Fig. 10)

Fig. 10 Retiro de estructura de manera vertical bajo el agua y recuperación de las estacas de anclaje

5. Una vez realizado el ascenso es necesario la colocación inmediata de la estructura de manera invertida en la caja, lo anterior para asegurar el cubrimiento total de agua en las placas nivel y finalmente la colocación de las bombas de aeración (se recomienda una pequeña perforación de la tapa del contenedor para el paso de la maguera de aeración para su traslado al lugar de procesamiento.

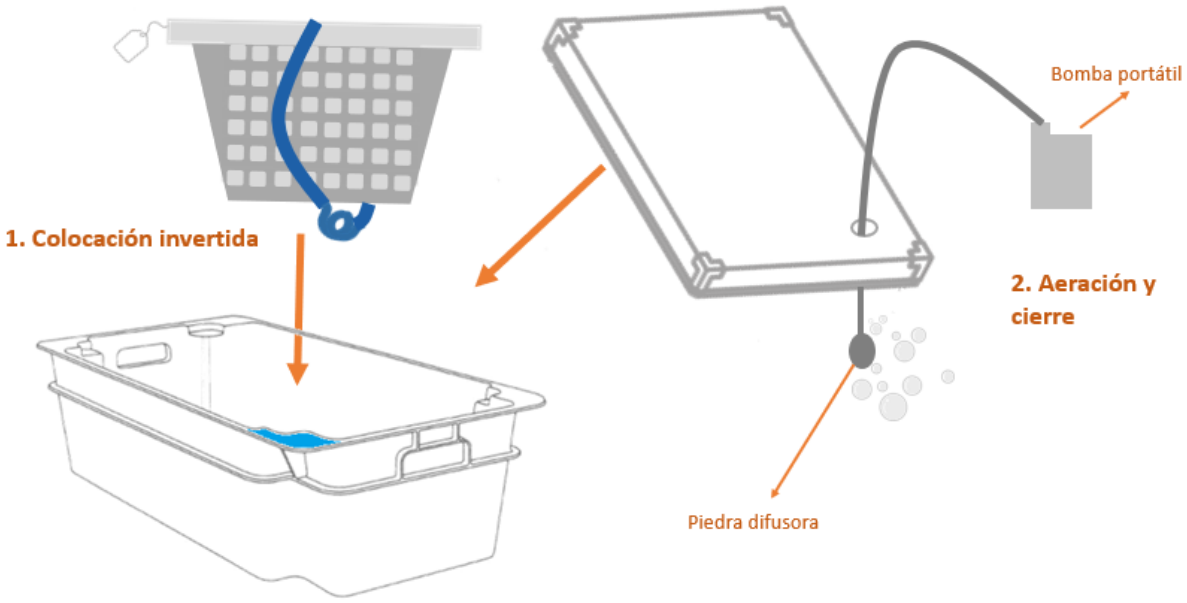


Fig. 11 Colocación de la estructura en el contenedor inmediatamente después de su extracción bajo el agua y colocación de bombas de aireación en la lancha

ANEXO III Manual de procesamiento de fauna marina bentónica

Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS)

Manual de procesamiento de fauna marina bentónica

¿Qué son las ARMS?

Las estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) son recolectores 3D estandarizados de vida marina. Consisten placas apiladas que imitan la complejidad de la estructura del fondo marino, especialmente los arrecifes de coral, que son difíciles de muestrear sin destruir el hábitat natural.

¿Para que sirven las ARMS?

Estas estructuras tienen como objetivo estandarizar la evaluación y el monitoreo de la biodiversidad marina para documentar comunidades marinas en todo el mundo.

"Las ARMS actúan como estaciones meteorológicas biológicas que se despliegan por un período de tiempo, luego, un equipo de expertos las recupera y desarma para observar el reclutamiento de especies locales y analizar la diversidad y así permitir a los investigadores comparar un lugar con otro o cómo un lugar cambia con el tiempo".

¿Por qué son importantes las colecciones cientificas?

AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY

Las colecciones proporcionan la evidencia de la que los científicos obtienen el conocimiento científico, incluido el conocimiento que se aplica directamente a los problemas críticos que enfrenta nuestra sociedad, como:

1. Documentar la diversidad biológica y cultural en una época de destrucción ambiental sin precedentes
2. Desarrollar un conocimiento básico de los efectos del cambio climático y otras amenazas ambientales.
3. Monitorear los cambios en los recursos marinos

Además, fungen como bibliotecas de **biodiversidad** ya que ayudan a establecer la identidad de las especies.

¿En que consiste este manual?

Con el objetivo de analizar la biodiversidad de los arrecifes de coral, específicamente de la fauna marina bentónica, este manual fue realizado por un grupo de expertos taxonómos para guiar el adecuado tratamiento y preservación de organismos asociados a estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) y así para su inclusión en colecciones científicas.

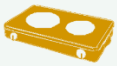
Contenido

¿Qué son las ARMS? 2
¿Por qué son importantes las colecciones cientificas? 2
Material 6
Catálogo de material 9
Catálogo de solventes 10
Preparación y toma de fotografías 11
Separación de fauna sésil y móvil 12
Toma de fotografías de placas (fauna sésil) 13
Procesamiento de fauna marina bentónica 14
Phyla Artrópoda 14
Superorden Eucarida 14
Superorden Peracarida 16
Phyla Mollusca 17
Phyla Echinodermata 19
Phyla Anellida 21
Clase Polychaeta 21
Phyla Platyhelminthes 22
Phyla Bryozoa 23
Phyla Cnidaria 25
Clase Hidrozoa 25
Clase Anthozoa 26
Phyla Porifera 28
Phyla Chordata 29
Clase Ascidiacea 29
BITACORA FAUNA MARINA ASOCIADA A ARMS 31
Especialistas 32

Material

	• 15 a 20 bandejas blancas rectangulares por ARMS de 5 litros de capacidad 43,5 cm x 28,5 cm x 8 cm (por cada ARMS)
	• 1 desatornillador de tuercas de ¼ de pulgada
	• 1 llave española de ¼ de pulgada
	• Cámara fotográfica, de preferencia cámara réflex para una buena calidad de fotografía
	• Lente estándar para cámara réflex (18-55mm)
	• Lente macro para cámara réflex (opcional)
	• Tripié
	• Flash (opcional)
	• Etiquetas para placas* de papel piedra y/o papel vegetal con codificación que indique la localidad (lugar de donde proviene la estructura), número de ARMS (si hay más de una estructura por procesar), número de placa (1-9) y la orientación (cara y contracara). Ejemplo: Yuc_ARMS1_P1_CA
	• Etiquetas de muestras de papel piedra (con numeración 01 al 50, dependiendo la cantidad de muestras por ARMS) con los siguientes códigos de cada estructura y por muestra: LUGAR-AÑO_#ARMS_001 (Ejemplo: Yuc2020_ARMS2_001)
	• Bitácoras (Anexas)
	• Guantes de nitrilo
	• 4-5 Lámparas de luz blanca
	• Piceta con formaldehído al 4% con agua marina
	• Piceta con formaldehído al 7-10% con agua marina
	• Piceta con etanol 96%

- Piceta con etanol 70%
- 50 ml de solución saturada de mentol en cristales y etanol al 96°
- 100 g de cloruro de sodio disuelto en 1 litro de agua marina
- 100 g de cloruro o sulfato de magnesio disuelto en 1 litro de agua marina
- 40 litros de agua marina
- 2 Aguja de disección
- Gurbias INOX
- Tamiz con apertura de malla de 500 µm (Se recomienda el uso de tamiz para pruebas físicas INOX)
- 4 plomos de pesca de 4 oz / 113 g o cualquier material suficientemente pesado para sumergir las placas para la toma de fotografías y evitar reflejos
- Contendedores de almacenamiento para muestras (es preferible utilizar contenedores de vidrio de 1 a 8 onzas para el almacenamiento de los especímenes en colecciones, aproximadamente 200 unidades)
- 100 viales para muestras moleculares
- 10 ml de aceite de clavo o eugenol diluido en 100 ml de agua marina
- 10 Pinzas de relojero
- 3-4 pinceles de punta fina y cerda suave
- 30 cajas Petri de 60 90 y 100 mm
- 21.5 x 28 cm de papel filtro (sin grosor específico)
- 2 Bisturí
- Dispositivo de respaldo de datos (disco duro, memorias)
- 1 Martillo

	• 1 litro Hipoclorito de sodio al 10% (Cloro comercial) y/o 1 litro de ácido bórico al 0.5%
	• Solución Bouin (Ver procedimiento de obtención: https://mmegias.webs.uvigo.es/6-tecnicas/protocolos/s-fijador-bouin.php
	• 10 abatelenguas
	• 10 ligas
	• 1 gotero
	• 2 Tijeras
	• Parrilla de calentamiento

Catálogo de material

Bandejas blancas (15-20)

Desatornillador de tuercas ¼ (1)

Llave española ¼ (1)

Cámara réflex (1)

Lente estándar y macro (1c/u))

Lámpara de luz blanca (4-5)

Tripié (1)

Pinceles punta fina (3-4)

Agujas de disección (2)

Gurbias (2)

Tamiz (1)

Plomo de pesca (4)

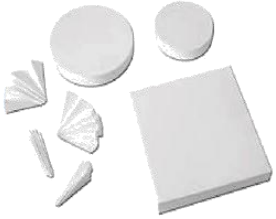
Contendedores de almacenamiento (100)

Viales para muestras molecular (100)

Pinzas de relojero

Cajas Petri (30)

Papel filtro



Bisturí (2)

Martillo (1)

Gotero (1)

Tijeras (2)

Picetas (5)

Abatelenguas (10)

Ligas (10)

Parrilla de calentamiento (1)

Catálogo de solventes

Solución saturada de mentol

mentol en cristales +

50 ml etanol 96° +

gotero

10 ml eugenol +

Agua marina

100 g sulfato de magnesio +

Agua marina (1 litro)

100 g cloruro de sodio +

Agua marina (1 litro)

Solución Bouin

Hipoclorito de sodio 10%

Preparación y toma de fotografías

Una vez recolectadas las estructuras y trasladadas al laboratorio con bombas de aireación, es necesario trasladar al menos 40 litros de agua marina filtrada o del sitio de recolecta por separado para cada ARMS a procesar. El resguardo de las estructuras deberá ser en lugares templados y con bombas de aireación en todo momento (se recomienda el proceso inmediato y/o hasta 24 horas como máximo después de la recuperación de las estructuras del medio natural).

Se colocarán nueve bandejas consecutivamente con las etiquetas de cada placa (Cara y Contracara) y con dos a tres litros de agua marina suficiente para cubrir cada una de las placas. Se preparan dos bandejas extras para procesamiento de fauna móvil Cloruro de sodio (equinodermos y moluscos) y aceite de clavo (crustáceos). Una vez que los tensores y la canasta fueron removidos (se recomienda examinar la canasta en busca de fauna móvil), las ARMS serán desarmadas y las placas colocadas en cada bandeja correspondientes a cada etiqueta con suficiente agua marina para cubrirla (**Fig. 1**).

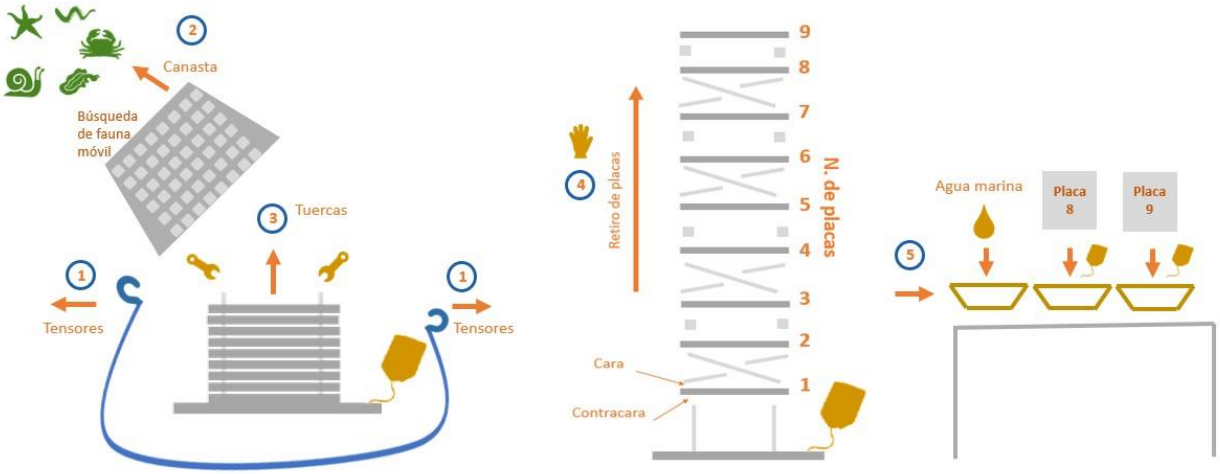


Fig. 1 Procedimiento para la preparación de placas y separación de fauna. 1) Retiro de tensores, 2) Retiro de canasta protectora y recolecta de fauna móvil 3) Remoción de tuercas con llave española, 4) Retiro de placas con numeración y orientación (se recomienda el uso de guantes) 5) Colocación de placas en bandejas con agua marina.

Separación de fauna sésil y móvil

Inmediatamente después de la colocación ordenada de cada una de las placas se procede con la separación cuidadosa de la fauna móvil tanto de cada bandeja como del contenedor y canasta (Se recomienda el uso de lamparás de luz blanca para su fácil observación). Una vez finalizado la toma de fotografías se procede con la separación de la fauna sésil e inmediatamente después se procede con la filtración con el tamiz del agua marina de cada una de las bandejas, así como del contenedor transportador de la ARMS y se preserva en etanol al 70% (**Fig. 2**).

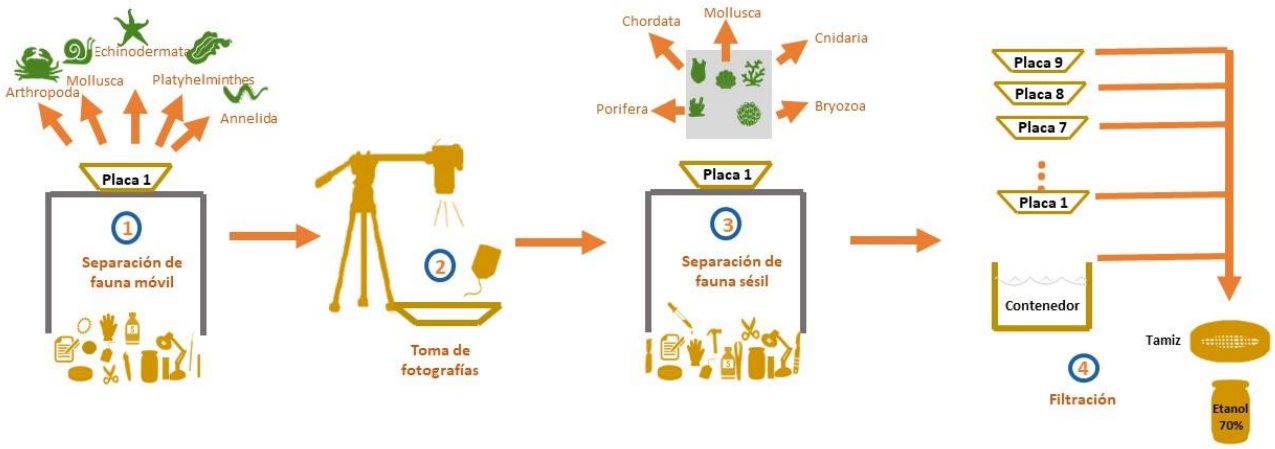


Fig. 2 Seguimiento de actividades para el procesamiento de placas de reclutamiento y fauna marina. 1) Separación de organismos móviles con ayuda de lámparas, 2) Toma de fotografía de placas por ambos lados para organismos sésiles 3) Separación de fauna sésil con ayuda de lámparas.

Toma de fotografías de placas (fauna sésil)

En una superficie plana se colocará cada una de las bandejas con las placas debajo de la cámara con lente 18-55 mm colocada en el tripié con temporalizador (para disminuir la sensibilidad de movimiento) y debido a que las cada placa tiene flotabilidad positiva, se colocarán los plomos de pesca en cada extremo de la placa para evitar reflejos, y a su vez, favorecer la tensión natural de los organismos sobre la placa (Se recomienda usar flash vinculados a la cámara en cada lado de la placa para disminuir las sombras y aumentar la nitidez, así como el modo manual de la cámara para ajustar el tamaño de grano y la apertura). Se tomarán de dos a tres fotografías por placa de cada lado, asegurando que la primera fotografía contenga la etiqueta al centro (**Fig. 3**). Una vez realizado el registro fotográfico de todas las placas se deberá hacer el respaldo de las fotografías originales en dispositivos de almacenamiento (se sugiere realizar el etiquetado por fotografía de la correspondencia de cada placa, orientación y ARMS) y se procede con la separación de la fauna sésil en las placas por lado (es importante anotar el número de placa y orientación de donde provienen los especímenes sésiles).

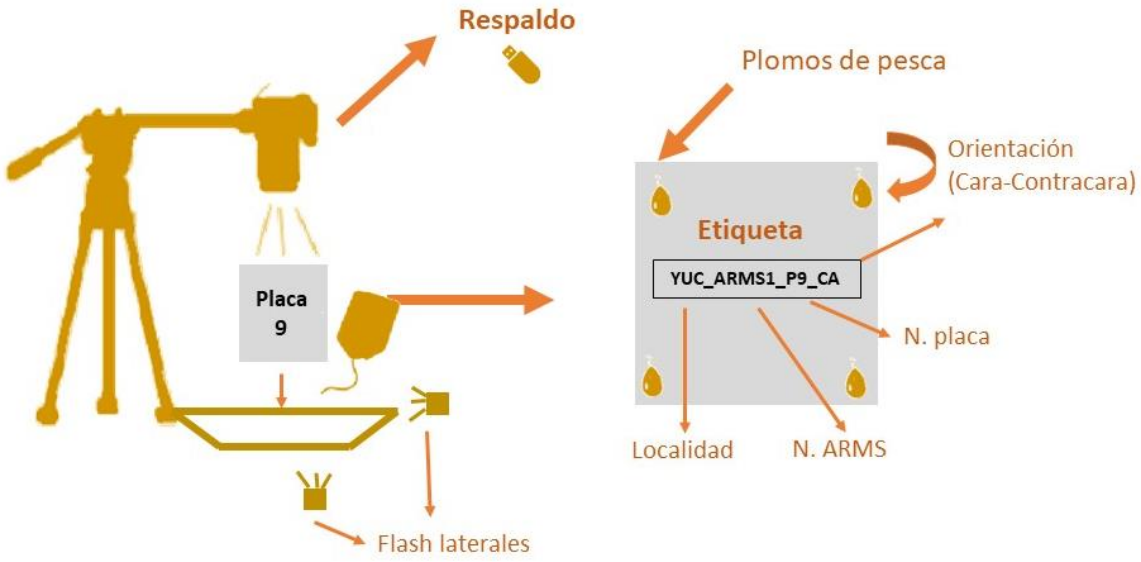


Fig. 3 Arreglo de las herramientas para la toma de fotografías de las placas de ARMS. Posición del tripié respecto a las placas y posición en los extremos de los plomos de pesca para el hundimiento de las placas y orientación del etiquetado para identificación de las fotografías.

Procesamiento de fauna marina bentónica

Phyla Arthropoda

Superorden Eucarida

Es necesario separar entre cangrejos, camarones y estomatópodos cuidadosamente con pinzas de relojero para evitar el desprendimiento de estructuras. Cada individuo será sumergido en aceite de clavo diluido en agua marina hasta lograr su adormecimiento (20 min).

En el caso de los cangrejos ermitaños, una vez anestesiados es necesario sostener cuidadosamente por los pereiópodos (pinzas y patas) con las pinzas finas y jalar lentamente en el sentido del crecimiento de la concha hasta extraer el cefalotórax y volver a sostener por el medio de cuerpo (evitando dañar los pereiópodos) hasta sacar por completo el abdomen del cangrejo (para facilitar el proceso, los organismos pueden ser congelados después de la anestesia). Se recomienda fotografiar cada ejemplar en fresco para preservar color natural y con su respectiva etiqueta.

En el caso de los cangrejos se deben fotografiar en posición dorsal y ventral; para los camarones y estomatópodos en posición dorsal y lateral. Todos los especímenes deberán ser preservados en contenedores con etanol al 70% y tomar un periópodo para estudios moleculares en etanol al 96% (**Fig. 4**).

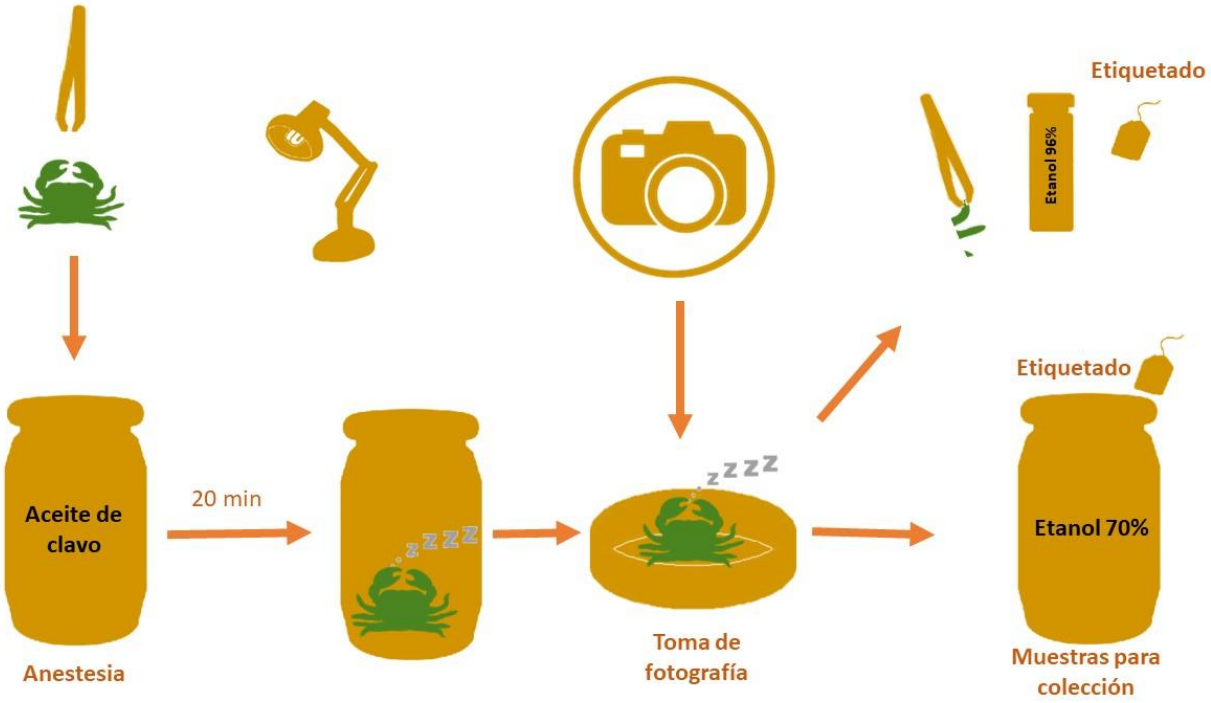


Fig. 4 Secuencia de procesamiento para la incorporación de ejemplares a colecciones científicas y toma de muestra para estudios moleculares de cangrejos, camarones y estomatópodos.

Superorden Peracarida

Durante el proceso de filtrado con el tamiz de apertura de malla de 500 µm, tanto del contenedor de la estructura como de las bandejas de cada placa se recuperan organismos de mayor tamaño del tamiz con ayuda de una piceta con etanol al 70% y pinzas de relojero (con cuidado para no dañar los organismos ya que pierden artejos con facilidad) para finalmente almacenar en contenedores en etanol al 70% (Los organismos de menor tamaño se obtendrán de la separación del filtrado general) (**Fig. 5**).

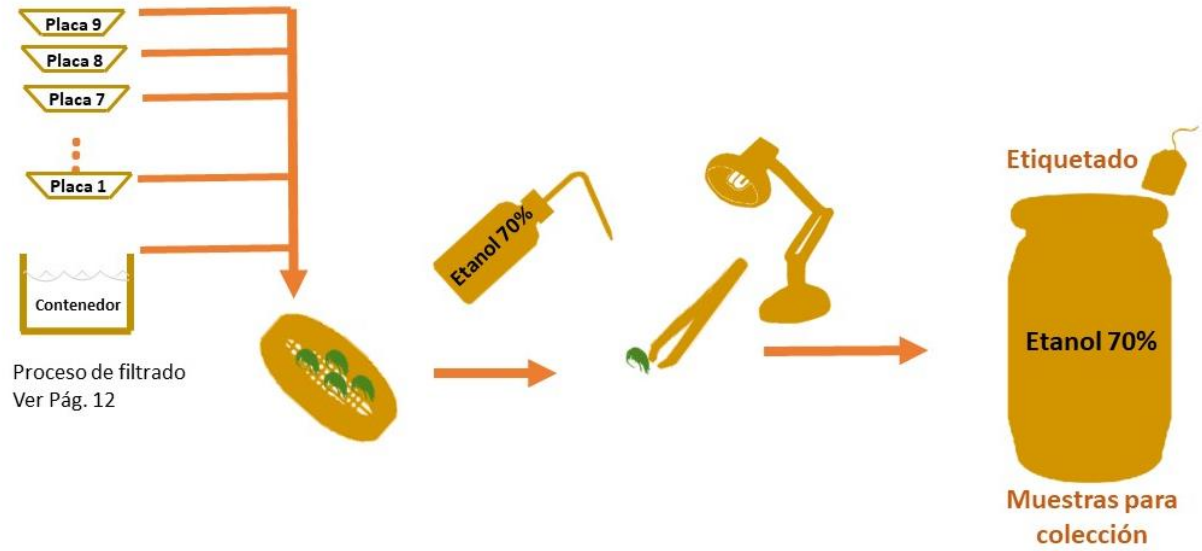


Fig. 5 Proceso de separación de muestras de peracáridos mediante la filtración de agua de las bandejas y del contenedor de ARMS

Antes de ser relajados para su preservación, las babosas marinas, la parte blanda de los gasterópodos (cabeza y pie), el manto de los bivalvos (para las especies que lo tengan), las placas y el cinturón de los quitones deben de ser fotografiados con macro o cámara fotográfica adaptada a una lupa de disección para registrar los colores originales que serán importantes para su identificación.

La relajación para todos estos grupos consiste en sumergirlos por completo en agua de mar con cloruro de magnesio al 10% durante mínimo 40 min. Los gasterópodos con opérculo o los bivalvos que estén cerrados requerirán de más tiempo, ya que al principio estarán tan cerrados que no permitirán el contacto con el cloruro de magnesio. El tiempo dependerá del tamaño del organismo, animales más grandes requerirán más tiempo. Para confirmar la relajación, se puede tocar cuidadosamente la parte blanda de los animales hasta que no haya reacción al estímulo táctil.

Posterior al proceso de relajación, todos los individuos se preservan en contenedores con etanol al 70% y se agrupan por especies o morfotipos. En el caso de quitones de más de 10 mm, es necesario fijarlos cuidadosamente sobre abate lenguas sostenidos con ligas delgadas para su correcto estiramiento. Los quitones de menos de 10 mm se colocan en contenedores pequeños como tapas, se les ejerce presión mientras se les coloca etanol (70%) (10-15 segundos) para asegurar que se preserve “estirado” y, finalmente, se trasladan al contenedor. Las babosas marinas se “deslizan" cuidadosamente por una de las paredes del contenedor. Para estudios moleculares se sugiere preservar a organismos enteros en etanol al 96%. (**Fig. 6**).

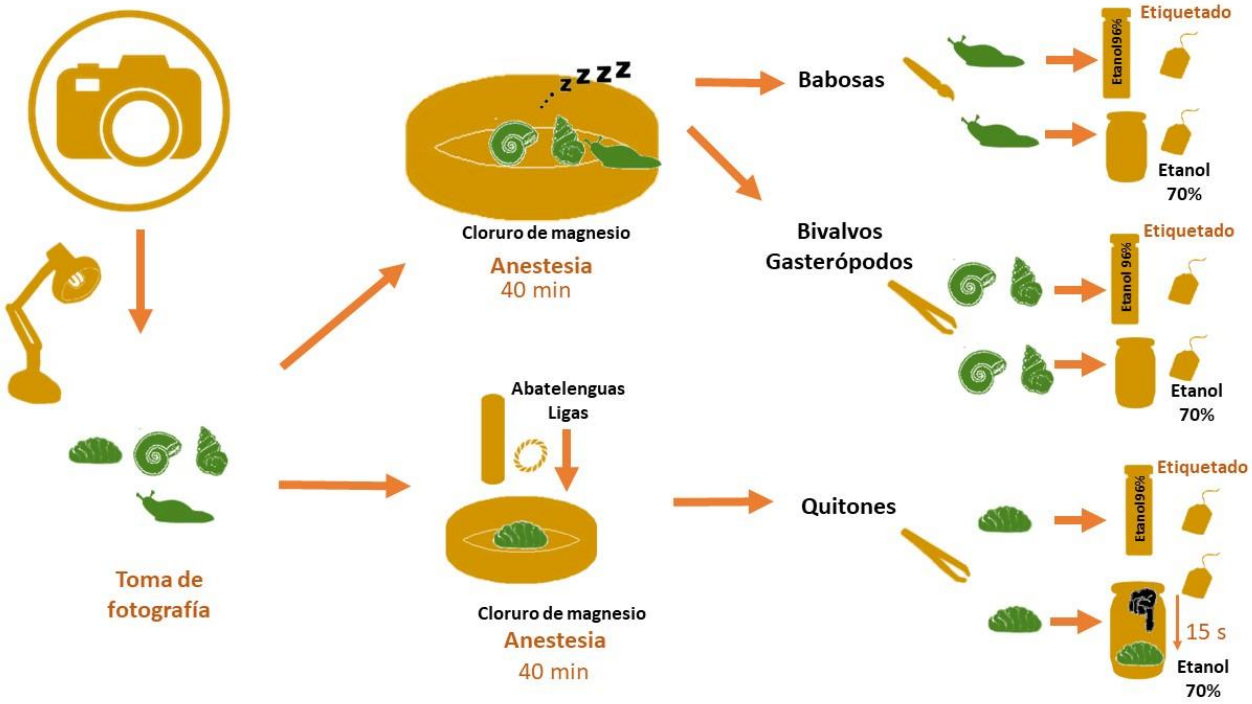


Fig. 6 Secuencia de procesamiento de moluscos por clase para obtención de muestras para estudios moleculares y preservación de especímenes para colecciones científicas.

Phyla Echinodermata

La mayoría de los equinodermos pueden manipularse en contacto directo y los individuos pequeños con pinzas finas. Para la manipulación de los erizos se requiere precaución al manipular erizos de mar con espinas afiladas, ya que las espinas y los pedicelarios de algunas especies son tóxicas. Los ofiuros y crinoides delicados deben manipularse con cautela para evitar la autotomía (fragmentación, pérdida de brazos, evisceración) y siempre el manejo deberá ser cerca del centro del cuerpo (no manipular desde las puntas de los brazos o los autotomizarán).

Es necesario relajar a los organismos para evitar la autotomía, la contracción de los tentáculos (pepinos de mar) y pies ambulacrales (ofiuros, estrellas de mar) con cloruro o sulfato de magnesio o con agua fría (con hielo). Se colocan los ejemplares en una concentración isotónica de agua de mar y cloruro o sulfato de magnesio y se cubren para evitar cualquier entrada de luz durante el periodo de anestesia durante 15 a 45 minutos y cuando los especímenes no presenten movimiento. Es recomendable la toma de fotografías macro o al microscopio con coloraciones in vivo (antes de la preservación), lo cual facilitará la identificación taxonómica. Una vez anestesiados, es necesario que los ofiuros sean colocados en una posición que les permita un adecuado almacenamiento y posterior observación de estructuras de importancia taxonómica, de tal forma se acomodan en una posición "cometa" (se sujeta el disco con gentileza y deslízalo sobre una cama delgada de etanol al 70% y con la ayuda de una aguja de disección se acomodan los brazos hacia la dirección opuesta, en un solo sentido). Es importante considerar que estos ejemplares quedarán rígidos y no será posible modificar su posición.

Para los pepinos de mar, es necesario sumergirlos en etanol al 70% sujetándolos de la boca para evitar que contraigan sus tentáculos al contacto con el líquido de preservación. En cuanto a los erizos y las estrellas de mar después de su anestesia se colocan directamente en etanol al 70%. Para estudios moleculares se sugiere preservar a organismos enteros en etanol al 96% (**Fig. 7**).

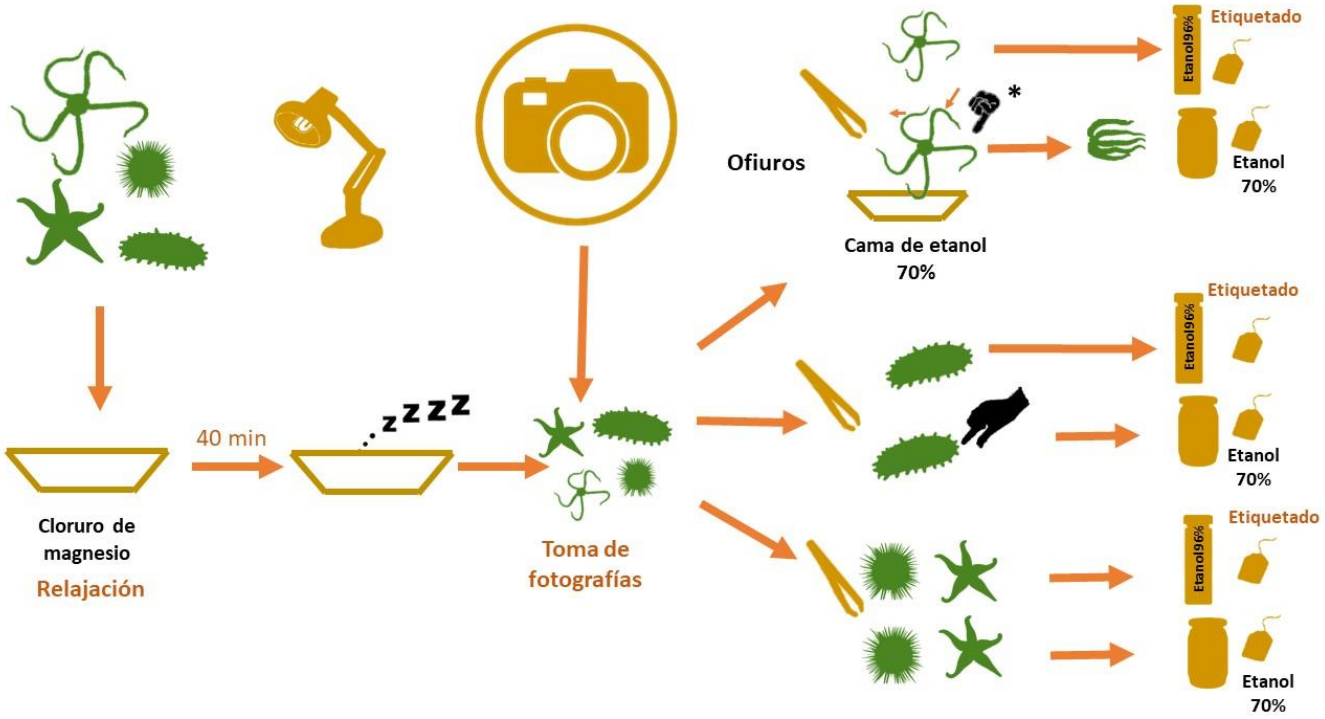


*Fig. 7 Procesamiento para la relajación y preservación de equinodermos por clase. *Nótese la posición adecuada de "cometa" de un ofiuro para su preservación y almacenamiento.*

Clase Polychaeta

Separar los organismos y colocarlos cuidadosamente en contenedores con agua marina a baja temperatura (16°C al menos 30 minutos para favorecer la relajación de los ejemplares y con ello la eversión de su probóscide, la extensión de parápodos y estructuras anteriores. Se recomienda la observación y toma de fotografías de los organismos vivos anotando datos de su coloración. Una vez relajados (los organismos presentarán movimientos ralentizados) y con la ayuda de pinzas finas (sin apretarlos, evitando que se dañen o desprendan fragmentos como palpos, cirros o quetas) se coloca cada espécimen o especímenes de la misma especie con su respectiva etiqueta en formaldehído al 4% para fijar los tejidos. A partir de 24 horas de fijación se sustituirá el preservante por etanol al 70%. El material que se requiera para análisis molecular (Se recomienda preservar un organismo entero o una pequeña parte de la porción final del individuo) se preservará directamente en etanol al 96%, sin fijación en formol (**Fig. 8**).

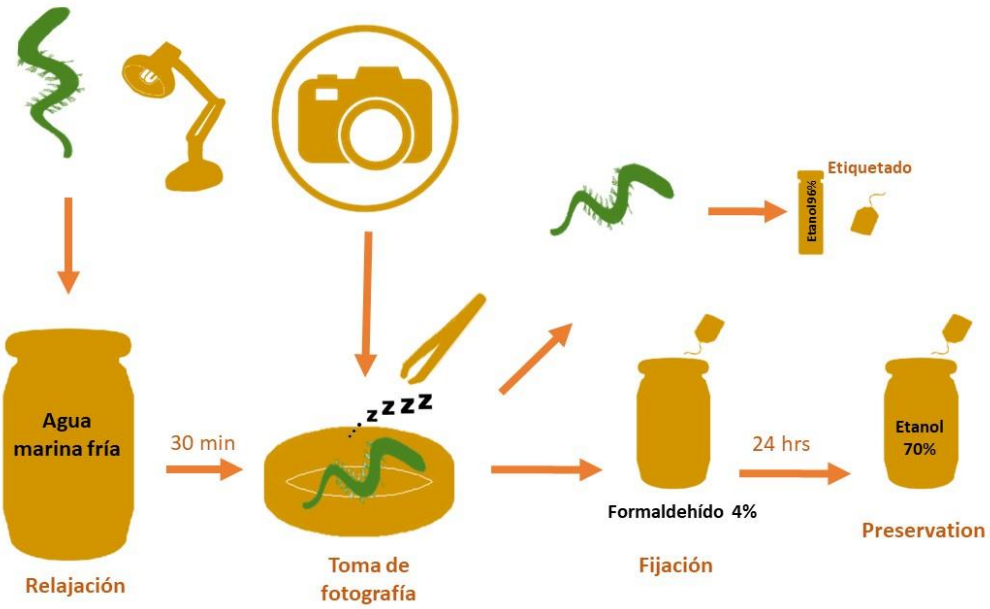


Fig. 8 Secuencia de procesamiento de poliquetos marinos para su preservación e incorporación a colecciones científicas y estudios moleculares.

Posteriormente a la toma de fotografías de los individuos para el registro de su coloración es necesario relajar al organismos colocandolos en agua marina a 4°C durante al menos 15 minutos y tomar un pequeño fragmento del organismo para su inclusión en etanol al 96%. Al mismo tiempo es necesario congelar formaldehído al 4% con agua marina a la mitad de la capacidad de una caja petri hasta el punto de solidifcación.

Se sumerge un trozo de papel filtro en agua marina y se coloca al organismo cuidadosamente con un pincel (este pincel únicamente deberá ser utilizado para agua marina, ya que se utilizará otro pincel para el siguiente paso). Esperar pacientemente con el papel sumergido hasta que el policlado se arrastré a él y quedé totalmente estirado y se coloca el trozo de papel con el animal sobre la placa de formol congelado y con un pincel diferente extender al organismo cuidadosamente en caso de contracción. Dejar de 3 a 5 horas en formol y finalmente con una pinza de relojero se extrae cuidadosamente en un contenedor con etanol al 70% para su conservación y procesos de histología (**Fig. 9**).

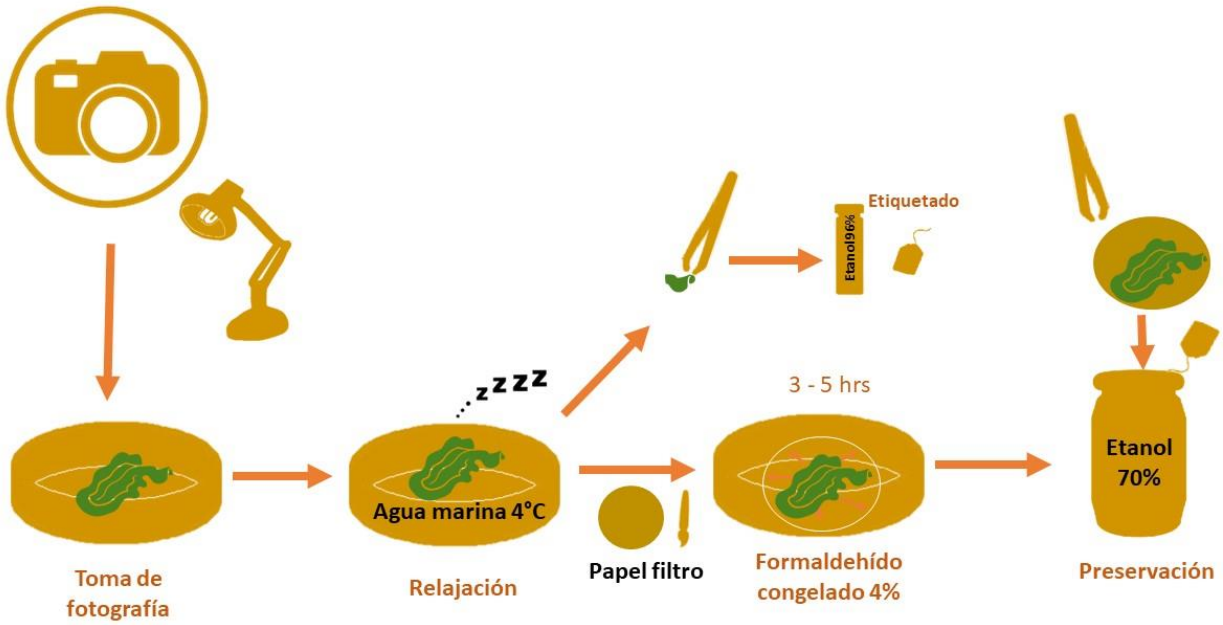


Fig. 9 Secuencia de procesamiento para la preservación de gusanos planos .

Phyla Bryozoa

Para separar las colonias de briozoos es necesario separar dos fracciones de cada colonia con la finalidad de obtener muestras para estudios moleculares mediante la toma del tejido vivo y la otra para la preservación de las estructuras morfológico-anatómicas de las colonias que serán observadas posteriormente con la ayuda de fotografías de Microscopia Electrónica de Barrido (MEB).

Para los briozoos incrustantes las colonias son retiradas con ayuda de gurbias, aplicando presión por debajo de la colonia para obtener una fracción de 5 a 10 centímetros (generalmente las colonias pertenecientes a las mismas especies comparten el mismo color presentando crecimientos radiales) y en el caso de las colonias arborescentes, estás son retiradas con ayuda de unas pinzas finas y preservadas directamente en etanol al 96%.

Para la observación de estructuras morfológico-anatómicas, una de las fracciones separadas por morfotipos de especie se colocará en una bandeja para su secado a temperatura ambiente por 30 minutos. Mientras la colonia pasa por proceso de secado es necesario hervir 1 litro de agua corriente, y una vez que el agua se encuentre en el punto de ebullición se añadirá 200 ml de hipoclorito de sodio al 10% y se dejará hervir por cinco minutos más. Posteriormente se la fracción de la colonia y se dejará hervir por 3 minutos para después ser retirada y enjugada con agua corriente y se dejará secar por 24 horas (**Fig. 10**).

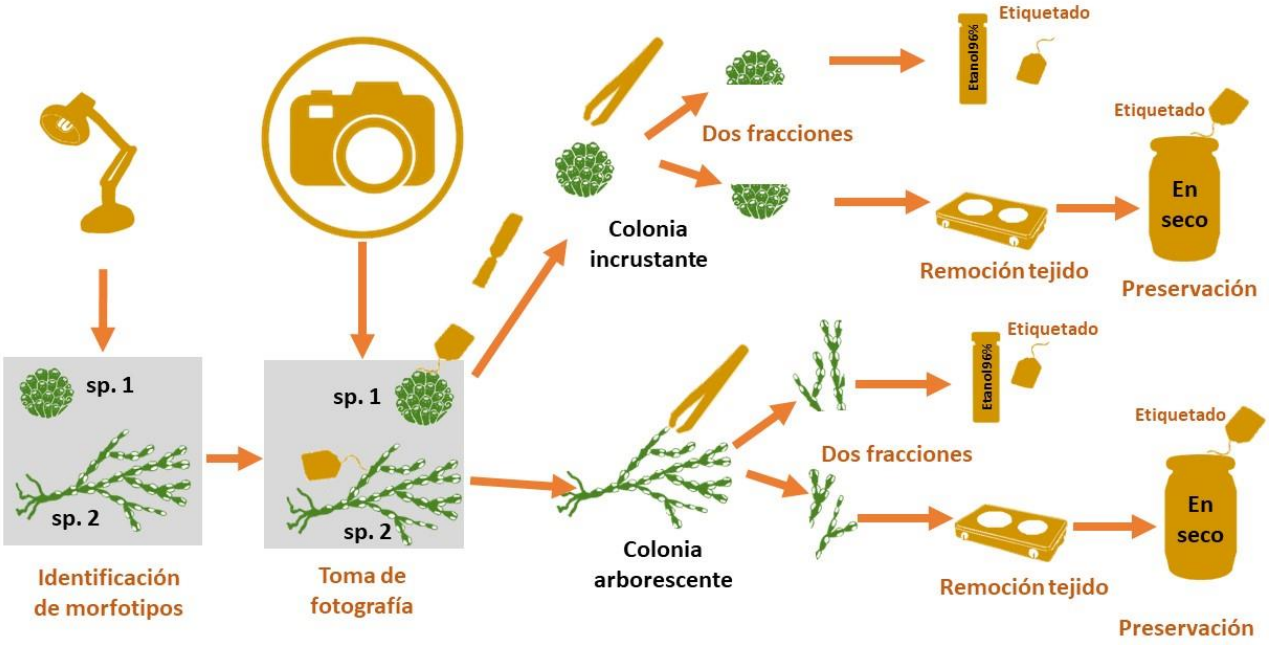


Fig. 10 Secuencia de procedimientos para la preservación de briozoos de colonias incrustantes y arborescentes.

Clase Hidrozoa

Es necesaria la relajación de cada espécimen mediante la incorporación progresiva y en lapsos de tiempo de 2 a 3 minutos de gotas de etanol al 70% en un recipiente con agua marina hasta lograr la inmovilidad de los zooides, o bien, almacenar a 4°C cada muestra de 2 a 3 horas. Posterior al proceso de relajación se divide cada colonia en dos fracciones y se preservan directamente en formaldehído al 4% y en etanol al 96% (**Fig. 11**).

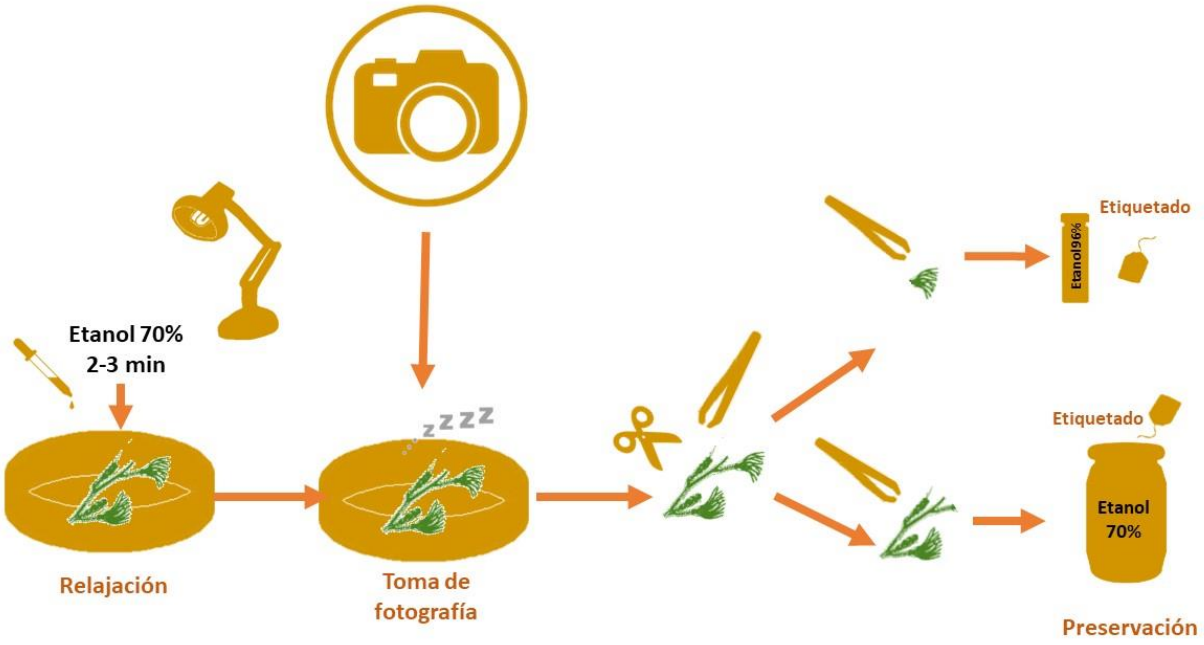


Fig. 11 Procesamiento para la relajación y preservación de hidrozoo. Se recomienda el uso de lámparas para la observación y discriminación entre especies.

Clase Anthozoa

Para los corales, se separan los organismos de las placas cuidadosamente con gurbias, y de requerir presión extra se utiliza cuidadosamente un martillo y gurbias evitando dañar el esqueleto. Para realizar análisis moleculares e histología se toman muestras de tejido y una parte se enjuaga con agua corriente y se almacena en contenedores con etanol al 96% y la otra parte se descalcifica con recambios diarios de solución Bouin por 3 días y finalmente se fijan en formaldehido al 4%. Para la observación de estructuras duras, es necesario la remoción del tejido, para ello, se coloca cada muestra en hipoclorito de sodio al 10% (cloro comercial) y/o ácido bórico al 0.5% de 7 a 8 horas. Posteriormente se realiza un secado de cada muestra en horno a 120ºC durante dos días (**Fig. 12**).

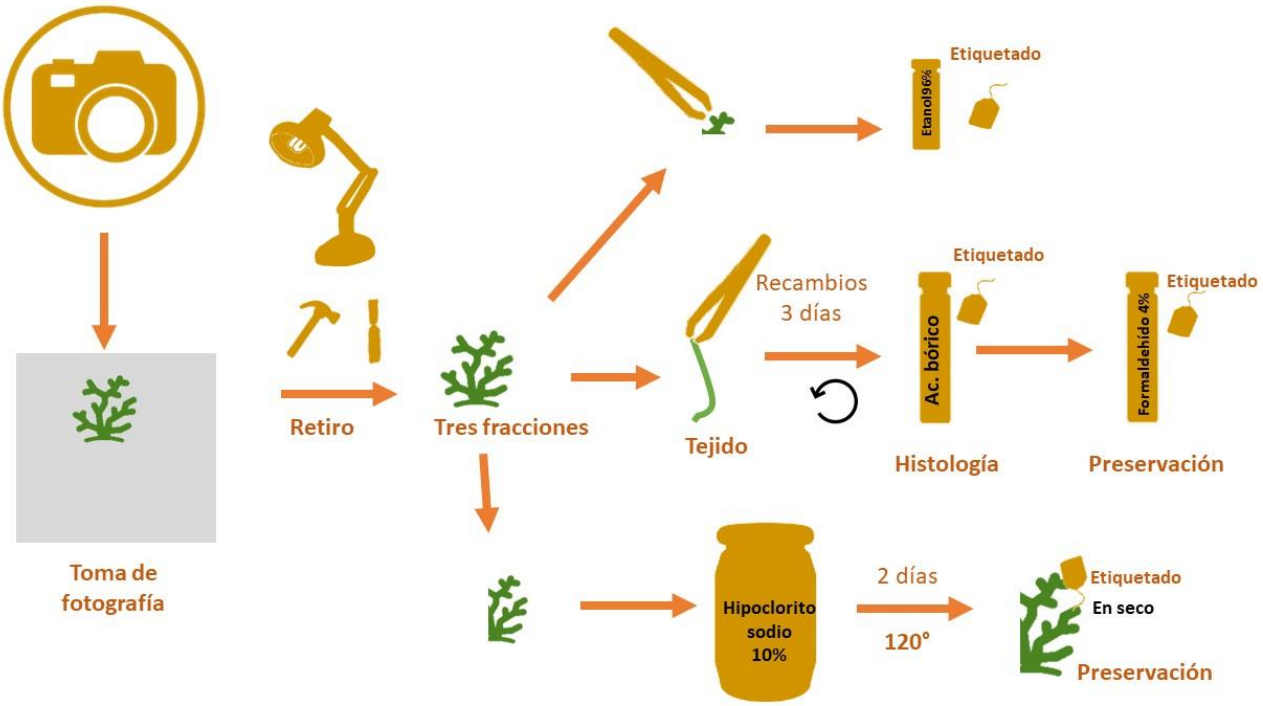


Fig. 12 Secuencia de procesamiento para la obtención de muestras y tejido para la identificación de corales.

En el caso de anémonas es importante tomar fotografías macro in vivo de la anatomía externa de los especímenes, poniendo énfasis en el registro de su coloración, medidas, tamaño aproximado, forma de la columna, disco oral, tentáculos, disco pedal, boca, y cualquier otra estructura adicional que pueda observarse a simple vista (puntos, verrugas o vesículas en la columna, etc.). Posteriormente se separan de las placas cuidadosamente con la ayuda de gurbias para desprender a las anémonas desde su base o disco pedal y los especímenes se relajan con cloruro de magnesio o 3-4 gotas de mentol en agua de mar hasta que el organismo no responda al estímulo táctil.

Antes de fijar a los especímenes deben tomarse dos muestras de tejido (3 mm aproximadamente) preferentemente de disco pedal o tentáculos, e incluirse en pequeños contenedores con etanol 96%, y preservarse a 4°C. El resto del espécimen debe fijarse con formaldehído al 7-10% por al menos durante 2 meses, antes de ser cambiados a etanol al 70% para su preservación (**Fig. 13**).

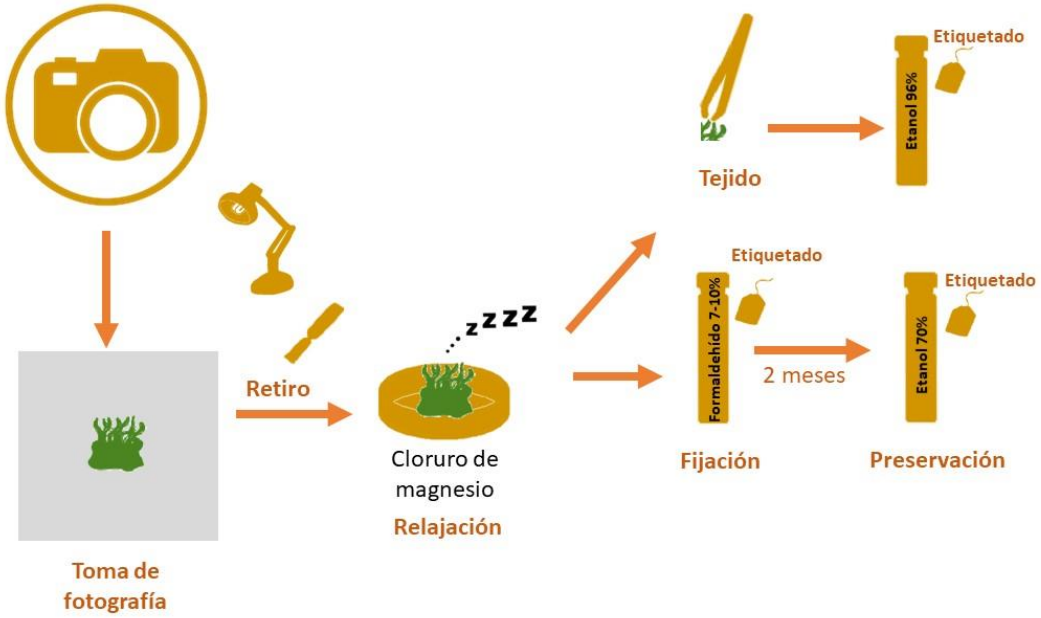


Fig. 13 Secuencia de procesamiento para la preservación de anemonas marinas.

Phyla Porifera

Para los especímenes de esponjas es necesario identificar morfotipos por placa y realizar la toma de fotografías (ejemplar con el número de etiqueta) de cada uno, donde se aprecien mejor sus características como color y tipo de superficie las cuales son importantes para su identificación taxonómica. Para la extracción de los ejemplares es necesaria una gurbia o bisturí y preservar directamente en contenedores con etanol al 96% (**Fig. 14**).

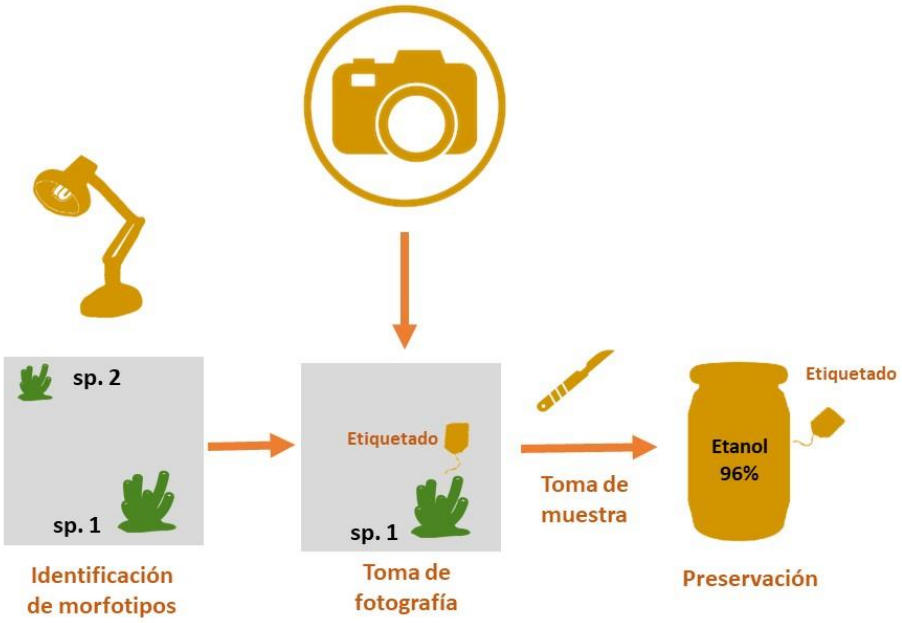


Fig. 14 Procesamiento de esponjas en placas de reclutamiento.

Phyla Chordata

SubPhyla Tunicata
Clase Ascidiacea

Es necesario identificar todos los morfotipos diferentes de ascidias, así como las variaciones en la coloración para realizar la toma de fotografías macro para la ayuda en la identificación taxonómica (en el caso de las colonias prestar especial atención a la organización de los zooides y patrones de color en la colonia y anotar la proveniencia de cada ejemplar: número de placa y orientación, así como la coloración) y colocar gotas de una solución saturada de mentol directamente en cada espécimen (dejar reposar 15 a 20 minutos). Cuando los organismos se encuentren completamente anestesiados (esto se comprueba al tener contacto directo con los organismos y no se observa la retracción de los sifones) se procede con la separación ayudada con gubias de las colonias y de organismos solitarios, una parte se preserva en contenedores con formaldehido al 4% y una fracción pequeña (pocos zooides de la colonia y un pequeño trozo de sifón de organismos individuales) en viales con alcohol al 96% (**Fig. 15**).

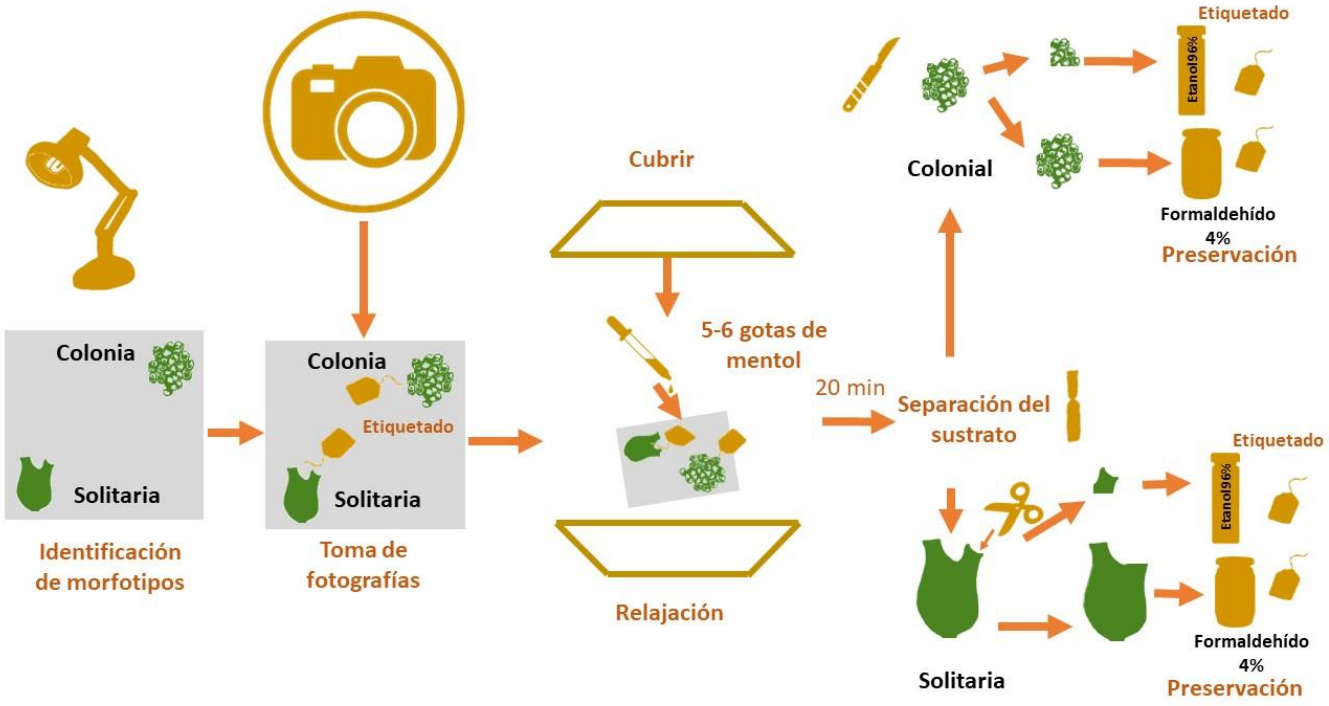


Fig. 15 Secuencia de procesamiento para la relajación y preservación de ascidias coloniales y solitarias.

Bitácora de fauna marina bentónica asociada a ARMS

Fecha: _____ Localidad: _____

Código	Orientación de la placa	Phyla	Preservación	Color	# de ind. o colonias	Observaciones generales

Coordinación

- **M. en C. Lilian Abigaid Palomino Alvarez**

lily.drgalvar91@gmail.com

- **Dr. F. Nuno Días Marqués Simoes**

ns@ciencias.unam.mx

- **Dra. María Patricia Guadarrama Chávez**

pguadarrama@ciencias.unam.mx

- **Dr. Edlín Guerra Castro**

edlin.guerra@enesmerida.unam.mx

Especialistas

Phyla Artrópoda

-Dr. Carlos Paz Ríos
Anfípodos

cepaz@ecosur.edu.mx

-M. en C. Gabriel Cervantes
Crustáceos

gabriel.cervantes.c@gmail.com

-M. en C. María del Refugio Muciño Reyes
Anfípodos

biolmucino@gmail.com

-Biól. Pedro Homa Canche
Crustáceos

pedrohoma28@gmail.com

Phyla Mollusca

-Biól. Raúl Castillo Cupul
Moluscos

rulocastillo33@gmail.com

-M. en C. Xochitl Vital
Moluscos

vital@ciencias.unam.mx

- Dra. Jazmin Deneb Ortigosa
Moluscos

deneb.ortigosa@ciencias.unam.mx

- M. en C. Nancy Y. Suarez Mozo
Moluscos

nancyyolimarbio@gmail.com

Phyla Echinodermata

-M. en C. Quetzalli Hernández
Equinodermos

quetzalli.hernandez@ciencias.unam.mx

-Dra. Rosa Carmen Sotelo
Equinodermos

rosacarmensotelocasas@gmail.com

Phyla Anellida

-M. en C. Yasmín Dávila
Poliquetos

yasg@ciencias.unam.mx

-Dra. Gema Hidalgo
Poliquetos

gema.hidalgo@ccgs.mx

Phyla Bryozoa

Biól. MaryJose García

Briozoos

maryjosegarciaglez@gmail.com

Phyla Platyhelminthes

-Biól. Alejandro Hernández

Policlados

arka-9999@hotmail.com

Phyla Cnidaria

-Biól. Jose Luis Tello

Cnidarios

jltm66@hotmail.com

-Dr. Ricardo González-Muñoz

Anémonas

rgonzalez@mdp.edu.ar

Phyla Porifera

-M. en C. Diana Ugalde

Esponjas

diana.ugalde@ciencias.unam.mx

Phyla Chordata

M. en C. Lilian Palomino Alvarez

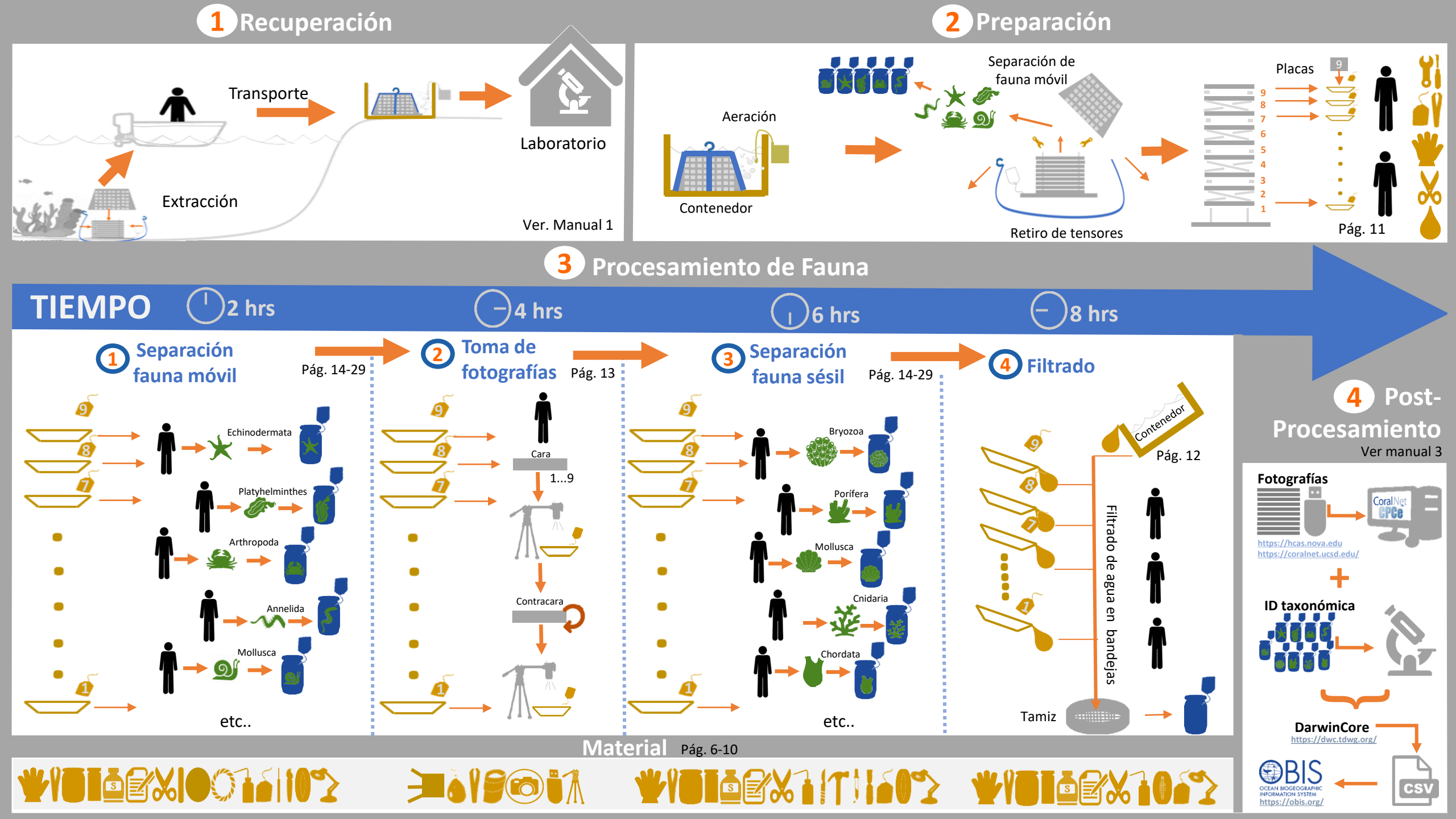
Ascidias

lily.drgalvar91@gmail.com

Dra. Rosana Rocha

Ascidias

rmrocha@ufpr.br


1 Recuperación
Transporte
Extracción
Laboratorio
Ver. Manual 1
2 Preparación
Aeración
Contenedor
Separación de fauna móvil
Retiro de tensores
Placas
Pág. 11
3 Procesamiento de Fauna
TIEMPO
2 hrs
4 hrs
6 hrs
8 hrs
1 Separación fauna móvil
Pág. 14-29
Echinodermata
Platyhelminthes
Arthropoda
Annelida
Mollusca
etc..
2 Toma de fotografías
Pág. 13
Cara
1...9
Contracara
3 Separación fauna sésil
Pág. 14-29
Bryozoa
Porífera
Mollusca
Cnidaria
Chordata
etc..
4 Filtrado
Contenedor
Pág. 12
Filtrado de agua en bandejas
Tamiz
4 Post-Procesamiento
Ver manual 3
Fotografías
https://hcas.nova.edu
https://coralnet.ucsd.edu/
ID taxonómica
DarwinCore
https://dwc.tdwg.org/
OBIS
OCEAN BIOGEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEM
https://obis.org/
csv
Material
Pág. 6-10

ANEXO IV Manual de conteo de abundancia

Estructuras Autónomas de Monitoreo Arrecifal (ARMS, NOAA)

Manual de procesamiento III

Conteo de abundancia por método de punto de intersección

Coral Point Count

Coordinación:

Dr. Nuno Simes
ns@ciencias.unam.mx
Dr. Edlin Guera Castro
edlinguerra@gmail.com
M. en C. Lilian Palomino Alvarez
lily.alvarez@me.com

https://www.bdmy.org.mx

Contenido

Instalación de programa 2
Preparación del material fotografico 3
Uso de CPCe (punto de intercepción) 4

Creación de códigos 4
Arreglo de puntos de intercepción y carga de imágenes 5
Colocación de códigos sobre los puntos 7
Conversión de archivos .cpc a excel 9

Instalación de programa

Los métodos fotográficos y de video se usan con frecuencia para aumentar la eficiencia de los esfuerzos de monitoreo de los arrecifes de coral (Kohler y Gill 2006)*, y específicamente el método de punto de intersección (Krebs, 199)** considera la abundancia relativa de cada especie o nivel taxonómico considerado en las placas de reclutamiento y aunque este método no establece una cuantificación absoluta de las especies (p. ej. volumen, área, biomasa, individuos); esta forma de cuantificación permitirá producir una sola matriz de datos en una única escala de medición (puntos) para todas las especies, conservando la estimación en abundancia relativa.

El programa Coral Point Count con extensiones de Excel (CPCe) automatiza, facilita y acelera el proceso de análisis de conteo de puntos mediante la secuencia automática de imagen de cuadro con códigos de especificados (también puede realizar la calibración de imágenes y cálculo de área plana y longitud de entidades bentónicas), a su vez genera hojas de cálculo de análisis en Microsoft Excel basado en los suministrados (abundancia relativa, media, desviación estándar, error estándar y el cálculo del índice de diversidad de Shannon-Weaver por código).

Para la descarga del programa es necesario la autorización previa por parte del servidor mediante el envío de la solicitud el acceso y descarga para el programa al correo **johnmatt@nova.edu** indicando el estatus en el que se encuentran (estudiante o profesor) y para el uso destinado del programa. Se realizó la solicitud del programa para el análisis de las placas de reclutamiento de ARMS en el Golfo de México, BDMY y se podrá acceder a la descarga del programa mediante el acceso a la dirección URL: **http://www.nova.edu/ocean/cpce/downloads/index.html**

Y el uso de las credenciales:
Username: cpceuser
Password: cpce

Se recomienda una versión actualizada de Microsoft Office y al término de la instalación y descarga del programa el reinicio de la computadora.

*Kohler K. E. and Gill S. M. Gill 2006 Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. Computers & Geosciences 32: 1259–1269 pp.
**Krebs CJ. 1999. Ecological Methodology. Addison-Wesley Longman, United States of America.

Preparación del material fotografico

Previo a la utilización de programa es necesario el acomodo del material fotográfico digital mediante el uso de carpetas en orden de Localidad, N. de ARMS, Placas y orientación y **conservando siempre la carpeta original de descarga del dispositivo,** así como el respaldo del contenido en la carpeta de Dropbox compartido (Fig. 1).

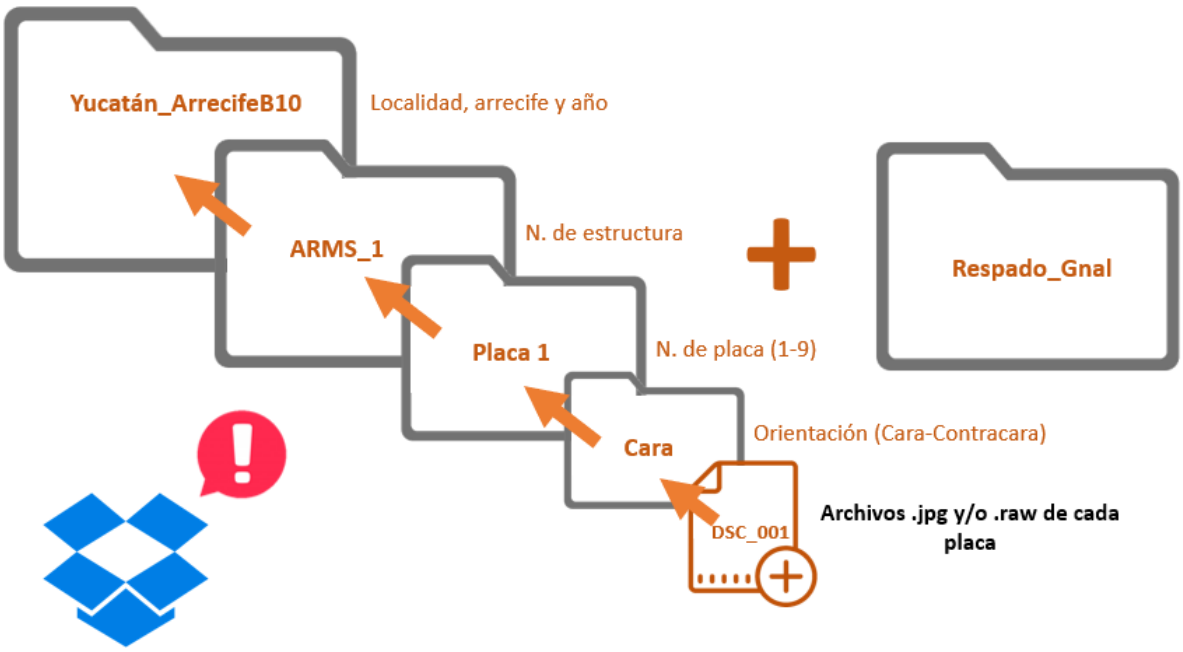


Fig. 1 Anidamiento de carpetas de la toma de fotografías de placas de reclutamiento de estructuras autónomas de monitoreo arrecifal ARMS-BDMY. Es importante el respaldo del material en la nube

Uso de CPCe (punto de intercepción)

Creación de códigos

Una vez realizado el acomodo de fotografías e instalación del software, es necesario un análisis preliminar de las placas para el cálculo de los Phylum y especies bentónicas sésiles para la creación de los códigos, lo anterior con la determinación taxonómica (número de especies diferentes) de los Phylum bentónicos sésiles: Bryozoa, Cnidaria, Porífera, Chordata (Ascidiacea), Polychaeta y algas**. El nivel de la resolución taxonómica puede ser de género a especie.** En cuanto se determine el número de especies por Phylum se asignarán códigos para nivel de Phylum y especie en formato .txt, los códigos deberán contener información eficiente que referencien la espcies del Phylum (documento .txt ejemplo adjunto, Fig. 2).

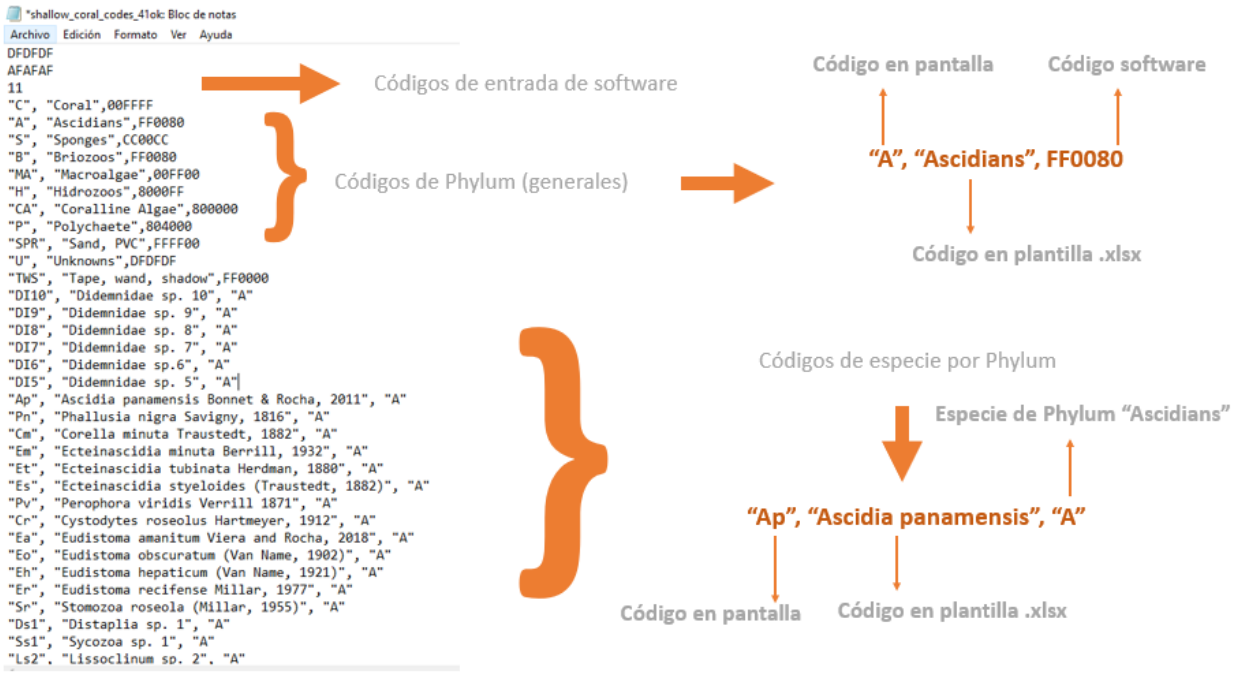


Fig. 2 Arreglo de codificación de ingreso a CPCe para especies de fauna marina bentónica sésil

Es importante considerar el código “SPR” con dos clases de conteos: “Sand” (puntos sin registro de fauna con dominancia de arena) y “PVC” (espacios desnudos sin ningún tipo de incrustación, espacios ocupados por los espaciadores) así como “U” para organismos u objetos desconocidos en placas (Fig. 3).

Fig. 3 Ejemplo de reclutamiento de fauna marina bentónica sésil estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS) en el Golfo de México

Finalizado el anexo de los códigos por especie o Phylum, es necesario corroborar que él .txt. sea leído por el software mediante la selección **Utilities > Code file checker** y la selección de archivo (el software es sensible a mayúsculas y espacios), si el archivo es aceptado el programa no marcará ningún error.

Arreglo de puntos de intercepción y carga de imágenes

Para comenzar el conteo de los puntos asignados es necesario trabajar individualmente cada imagen y **se recomienda respaldar el avance de puntos**, ya que el programa es sensible a errores de código, cerrando el programa sin guardas cambios previos.
Para la selección de la imagen se realiza mediante la selección de **File>Open>Raw imagen**, donde se abrirá el buscador para la búsqueda de la imagen seleccionada en las carpetas previamente organizadas (Fig. 4).

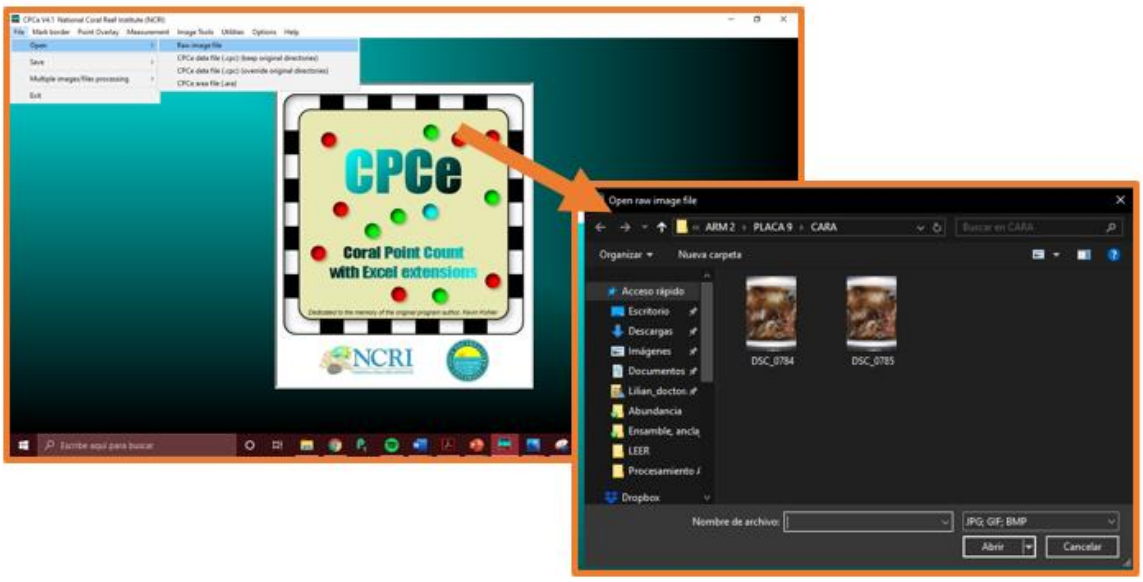


Fig. 4 Ventanas de selección para la búsqueda de la imagen a procesar

En cuanto la selección de la imagen haya finalizado se abrirá una ventana para especificar los bordes de los puntos y/o para usar la imagen completa (esta selección dependerá de la toma de fotografía la cuál la placa abarque toda la fotografía o parte de ella). En el caso del ejemplo, se especificarán los bordes que incluyan la placa con el puntero arrastrándolo a lo largo de la imagen en un cuadrado (Fig. 5).

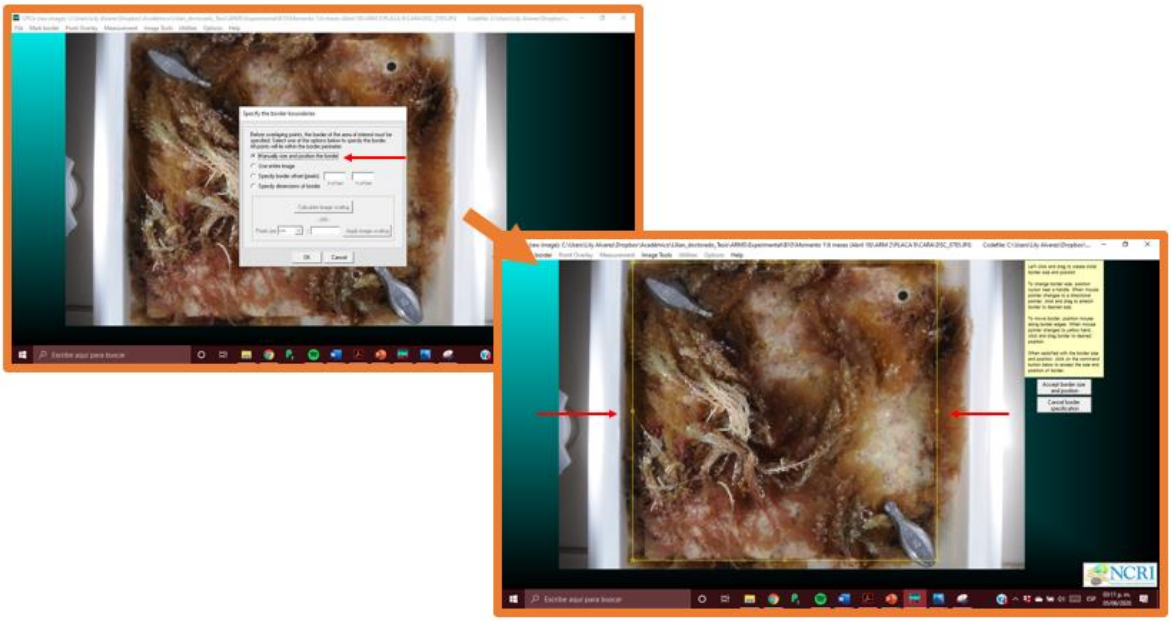


Fig. 5 Ejemplo de la selección de borde sobre fotografía de placas de reclutamiento de estructuras autónomas de monitoreo arrecifal (ARMS).

Inmediatamente posterior a la selección de borde (dar clic en “accept border size and position”) se tendrá que especificar el tipo y número de arreglo de los puntos (aleatorio, aleatorio estratificado, uniforme por columna y fila) y el número de puntos por placa (se recomienda un punto por cada cm) y dependiendo el tamaño de la placa se emplearán 15 x 15 o 20 x 20 puntos (Fig. 6). En cuanto se acepte la selección automáticamente se abrirá una ventana para el completar información del proyecto (no es necesario rellenar esta selección) y en seguida los puntos sobre la placa.

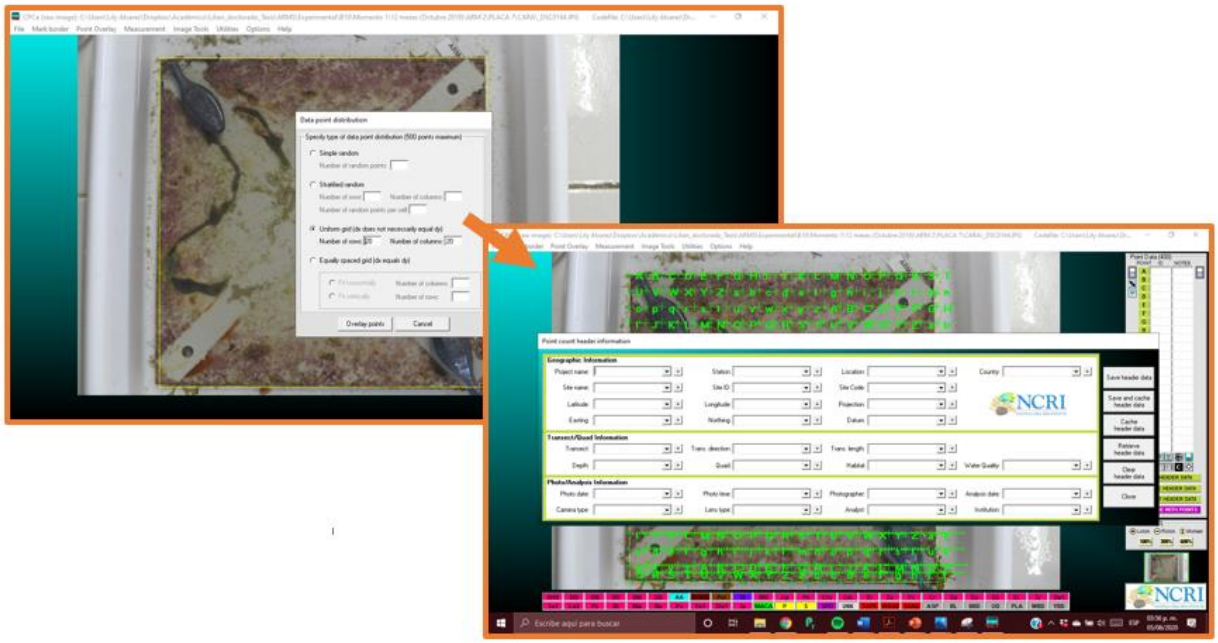


Fig. 6 Selección de tipo y número de puntos sobre placas de reclutamiento de ARMS

Colocación de códigos sobre los puntos

Después de la configuración del número de puntos y orientación, automáticamente se colocarán los puntos sobre las placas y en el borde inferior los códigos añadidos clasificados por colores para su fácil identificación dependiendo del Phylum, las columnas del lado derecho “ID” deberá ser rellenada con los códigos de acuerdo con cada punto (Fig. 7).

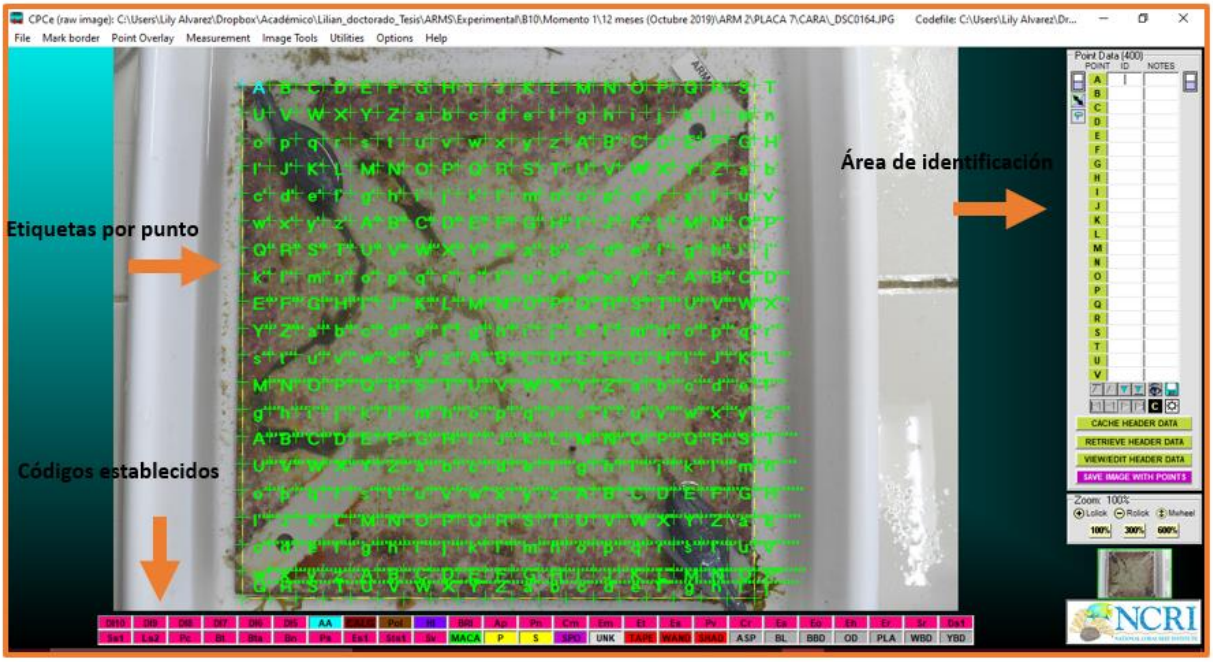


Fig. 7 Configuración de ventana para la identificación de especies por Phylum mediante método de intercepción con puntos uniformes

Para facilitar la observación de la imagen se pueden ocultar las etiquetas de cada punto con “isolation mode”, la cual muestra únicamente la etiqueta que será rellenada y basta con un click izquierdo para el acercamiento.

Fig. 8 Selección de insolate mode

Para el vertimiento de la información puede realizarse mediante la selección directa del puntero de cada código (basta con colocar el puntero sobre cada código para mostrar el nombre completo de la especie o bien, con la escritura directa en el área de ID (Fig. 9).

Fig. 9 Colocación del puntero sobre el código para mostrar nombre completo del código

Conversión de archivos .cpc a excel

Finalizado el proceso de llenado de códigos de cada imagen de placas, y/o cada cierto número de puntos, es necesario respaldar los códigos en formato. cpc. Al realizar la sección el programa detectará si hay algún punto sin información, de haber finalizado el conteo, se deberá regresar al panel de conteo y apagar la función “insolate mode” para detectar aquellos puntos incompletos (color verde), si es el respaldo periódico de seguridad se ignorará el aviso y en cada respaldo se sobrescribirá sobre el archivo (Fig. 10). El nombre del archivo deberá tener la información de la localidad, número de ARMS, placa y orientación (Ej. **YUC_ARMS5_P1_CA**) y deberán almacenarse en una sola carpeta.

Fig. 10 Almacenamiento de códigos sobre placas e inspección de puntos sin información

Para la conversión de la abundancia y la incidencia de puntos por especies de cada placa se deberá realizar mediante la selección **File > Save > to cpc file(s) to Excel**. En esta ventana se buscará la ubicación de la carpeta que contenga todos los archivos y se seleccionarán el conjunto de archivos a convertir (es decir que aparecerán en un solo documento en Excel). Es necesaria la colocación de la conversión en una nueva hoja de Excel y seleccionar “place each cpc file in its own transect”, para colocar las abundancias e incidencias de los phylum por placa y correr el paso de los puntos (Fig. 11).

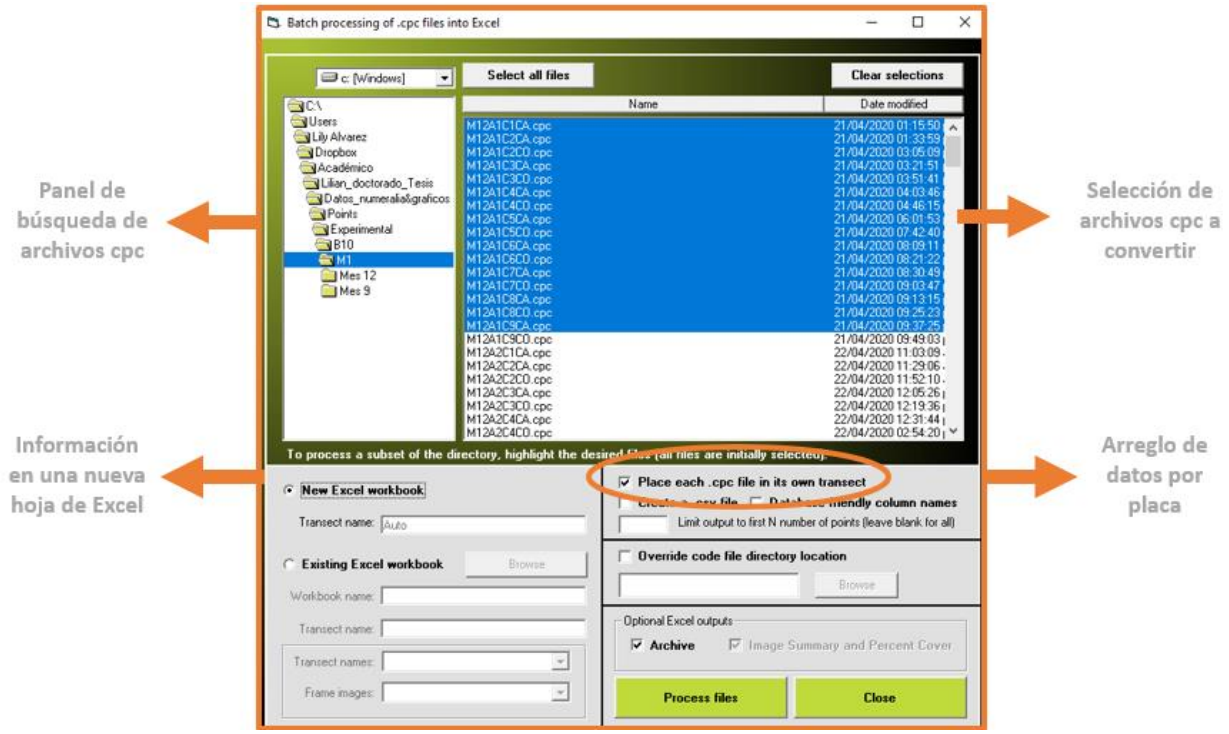
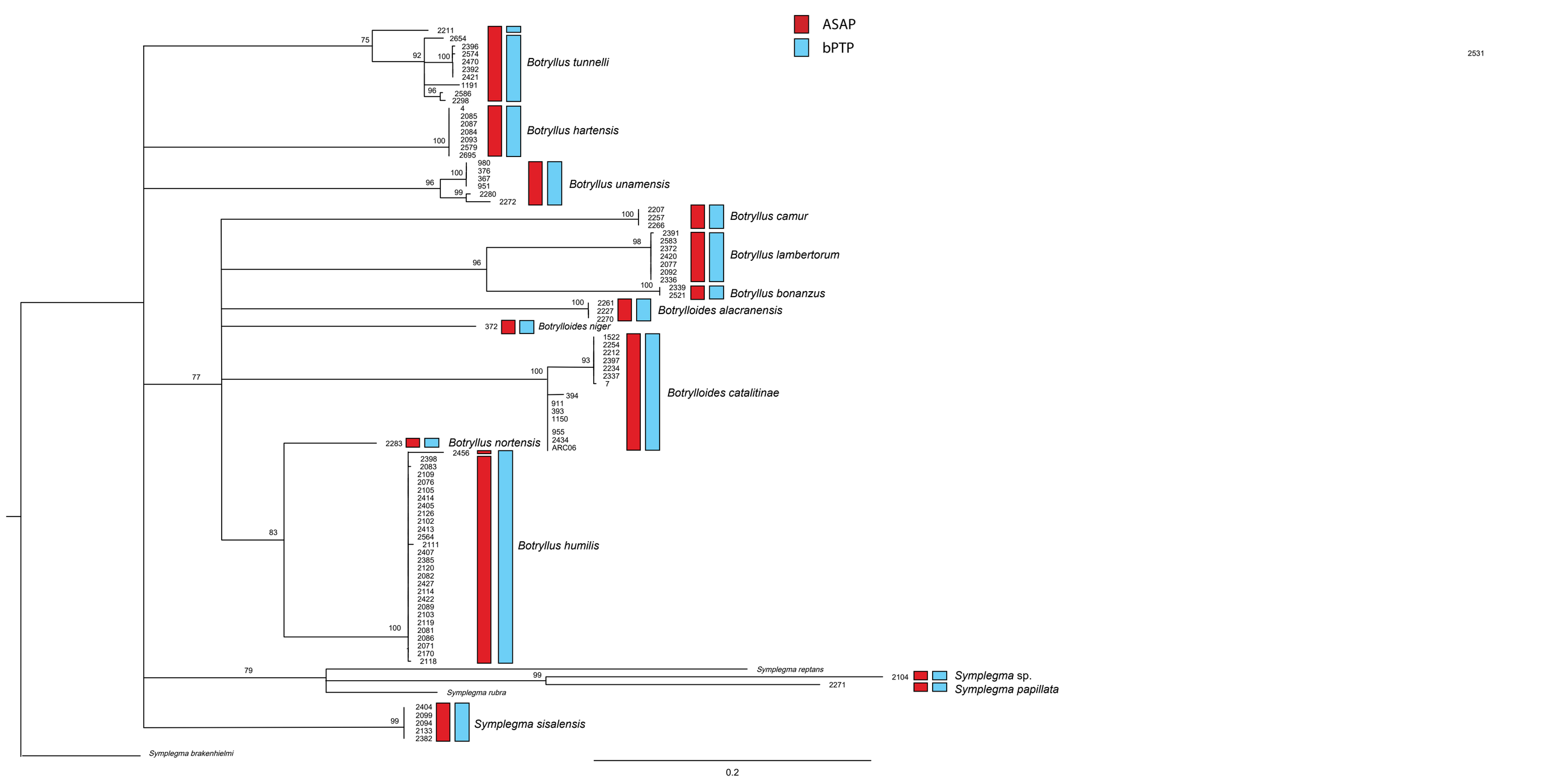


Fig. 11 Panel de conversión de archivos. cpc a Excel

En cuánto el proceso finalice (esta parte puede demorar de 1 a 2 horas dependiendo de la capacidad RAM de la computadora y del número de archivos a convertir) se deberá guardar el archivo Excel con la localidad y estructura y placas (Ej. **YUC_ARMS1_P1-9**).

ANEXO V Delimitación de especies


ASAP
bPTP
2531
Botryllus tunnelli
Botryllus hartensis
Botryllus unamensis
Botryllus camur
Botryllus lambertorum
Botryllus bonanzus
Botrylloides alacranensis
Botrylloides niger
Botrylloides catalitinae
Botryllus nortensis
Botryllus humilis
Symplegma reptans
Symplegma rubra
Symplegma sisalensis
Symplegma brakenhielmi
Symplegma sp.
Symplegma papillata
0.2

PUBLICACIONES

ZooKeys 832: 1–33 (2019)
doi: 10.3897/zookeys.832.31712
http://zookeys.pensoft.net

CHECKLIST

A peer-reviewed open-access journal
ZooKeys
Launched to accelerate biodiversity research

Checklist of ascidians (Chordata, Tunicata) from the southern Gulf of Mexico

Lilian A. Palomino-Alvarez[1], Rosana Moreira Rocha[2], Nuno Simões[1,3,4]

1 *Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico* **2** *Zoology Department, Universidade Federal do Paraná – UFPR, CP 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brazil* **3** *Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera Laboratorios Nacionales, CONACYT, Mexico City, Mexico* **4** *International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University, Corpus Christi, Texas, USA*

Corresponding author: *Nuno Simões* (ns@ciencias.unam.mx)

Academic editor: *T. Lotufo* | Received 17 November 2018 | Accepted 10 February 2019 | Published 19 March 2019

http://zoobank.org/961F1299-F1A3-4327-94B3-15609F6F5A65

Citation: Palomino-Alvarez LA, Rocha RM, Simões N (2019) Checklist of ascidians (Chordata, Tunicata) from the southern Gulf of Mexico. ZooKeys 832: 1–33. https://doi.org/10.3897/zookeys.832.31712

Abstract

This study is the first inventory of ascidians from shallow waters (0–25 m) of coastal and reef habitats in the southern Gulf of Mexico where ascidian diversity is poorly known. Sampled environments in 14 locations (38 sites) with 134 samples collected from 2015 to 2017 included coral reefs, coastal lagoons, mangroves, seagrass, ports, and artificial platforms. The 31 identified species comprise 19 genera and 13 families. Ten species are newly reported in the Gulf of Mexico: *Ascidia panamensis* Bonnet & Rocha, 2011; *Ecteinascidia styeloides* (Traustedt, 1882); *Cystodytes roseolus* Hartmeyer, 1912; *Eudistoma* aff. *amanitum* Paiva & Rocha, 2018; *Eudistoma recifense* Millar, 1977; *Euherdmania fasciculata* Monniot, 1983; *Euherdmania* aff. *vitrea* Millar, 1961; *Polycarpa cartilaginea* (Sluiter, 1885); *Botrylloides magnicoecum* (Hartmeyer, 1912) and *Didemnum granulatum* Tokioka, 1954. Two new species will be described separately (*Clavelina* sp. and *Pyura* sp.). This study provides the first records for 26 species ascidians for the region as well as describes increased distributions of ten Atlantic species. Thus, our data provide a starting point for future ecological, experimental and taxonomic studies of ascidians of the Gulf of Mexico.

Keywords

Ascidiacea, biodiversity, Gulf of Mexico, Yucatán

Copyright *Lilian A. Palomino-Alvarez et al.* This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

REPORT

COMMUNITY ECOLOGY

Predator control of marine communities increases with temperature across 115 degrees of latitude

Gail V. Ashton[1]*, Amy L. Freestone[1,2,3], J. Emmett Duffy[4], Mark E. Torchin[3,5], Brent J. Sewall[2], Brianna Tracy[1,6], Mariano Albano[7], Andrew H. Altieri[3,8], Luciana Altvater[9], Rolando Bastida-Zavala[10], Alejandro Bortolus[11], Antonio Brante[12,13], Viviana Bravo[3], Norah Brown[14,15], Alejandro H. Buschmann[16], Edward Buskey[17], Rosita Calderón Barrera[18], Brian Cheng[19], Rachel Collin[3], Ricardo Coutinho[9], Luis De Gracia[12,13], Gustavo M. Dias[20], Claudio DiBacco[21], Augusto A. V. Flores[22], Maria Angélica Haddad[23], Zvi Hoffman[24], Bruno Ibañez Erquiaga[25], Dean Janiak[26], Analí Jiménez Campeán[27,28], Inti Keith[18], Jean-Charles Leclerc[29,30], Orlando Pedro Lecompte-Pérez[31], Guilherme Ortigara Longo[32], Helena Matthews-Cascon[33], Cynthia H. McKenzie[34], Jessica Miller[35], Martín Munizaga[36,37,38], Lais P. D. Naval-Xavier[9], Sergio A. Navarrete[39], Carlos Otálora[31], Lilian A. Palomino-Alvarez[40,41], Maria Gabriela Palomo[42], Chris Patrick[43], Cormack Pegau[44], Sandra V. Pereda[16], Rosana M. Rocha[23], Carlos Rumbold[45], Carlos Sánchez[24], Adolfo Sanjuan-Muñoz[31], Carmen Schlöder[3], Evangelina Schwindt[46], Janina Seemann[3,47], Alan Shanks[48], Nuno Simoes[41,49,50], Luis Skinner[51], Nancy Yolimar Suárez-Mozo[40,41], Martin Thiel[36,37,38], Nelson Valdivia[30,52], Ximena Velez-Zuazo[53], Edson A. Vieira[32], Bruno Vildoso[54], Ingo S. Wehrtmann[55], Matt Whalen[4,14,56], Lynn Wilbur[57], Gregory M. Ruiz[1]*

Early naturalists suggested that predation intensity increases toward the tropics, affecting fundamental ecological and evolutionary processes by latitude, but empirical support is still limited. Several studies have measured consumption rates across latitude at large scales, with variable results. Moreover, how predation affects prey community composition at such geographic scales remains unknown. Using standardized experiments that spanned 115° of latitude, at 36 nearshore sites along both coasts of the Americas, we found that marine predators have both higher consumption rates and consistently stronger impacts on biomass and species composition of marine invertebrate communities in warmer tropical waters, likely owing to fish predators. Our results provide robust support for a temperature-dependent gradient in interaction strength and have potential implications for how marine ecosystems will respond to ocean warming.

The strength of species interactions, such as predation and competition, is thought to peak at low tropical latitudes and decline toward the poles (*1*). Such geographic variation in interaction strength is invoked frequently as both a major cause and consequence of the latitudinal diversity gradient, one of the most robust patterns of life on Earth (*2*–*5*). However, studies available to date across large spatial scales and multiple habitats provide conflicting support for increased predation intensity in the tropics and have been mostly limited to measuring rates of prey loss. For example, predation intensity (consumption rate) on seeds (*6*) and terrestrial insect mimics (*7*) was greater in the tropics than at higher latitudes. By contrast, attacks on open ocean long-line fishing hooks baited with natural prey peaked at mid-latitudes instead of the tropics (*8*), as did consumption of squid baits in shallow coastal waters (*9*).

Currently, it remains largely unknown whether global gradients in predation intensity produce associated gradients in the magnitude of effects on prey communities, especially across latitudes. Such a gradient in community-level effects is likely to have profound consequences for patterns of biodiversity (*10*), ecosystem function (*11*, *12*), and resilience to global change (*13*). Although some studies have found evidence for stronger effects of predation on community composition at tropical versus temperate sites, primarily in shallow-water marine benthic habitats (*14*–*17*), these were restricted to spatial scales of 20° to 45° latitude and usually along single coastlines. Other regional-scale studies in similar marine habitats did not detect this latitudinal pattern in community effects of predators (*18*, *19*). Where latitudinal trends in predation intensity and impact have been observed at regional spatial scales, a number of environmental factors that follow a latitudinal gradient have been proposed as drivers of this pattern, including time since glaciation, lack of freezing winters, day length, and temperature (*20*). Ambient temperature is likely important because it strongly influences metabolic rates and underpins organism functioning and the ecology of populations, communities, and ecosystems (*21*). Although temperature generally declines with latitude, the relationship varies among regions (Fig. 1). Thus, including in situ temperature as an independent predictor could help to explain the mixed results from previous studies. Clarifying the relationship between predation intensity, impacts on prey communities, and temperature could also facilitate prediction of community response to future ocean warming.

We tested whether intensity of predation and its community-level effects decrease from tropical to subpolar latitudes in coastal marine ecosystems. Specifically, we assessed the impact of fish and other large, mobile predators on sessile marine invertebrate communities. We used standardized and replicated experiments at *36* nearshore sites across 115° of latitude, along both Pacific and Atlantic coasts of the Americas (Fig. 1 and table S1). We conducted three complementary experiments to test whether predation intensity and top-down control of prey communities vary consistently along latitudinal and temperature gradients in both hemispheres. We focused on coastal subtidal communities of sessile invertebrates on hard substrates for multiple reasons. These communities are widely distributed throughout the world and are especially conducive to experiments, responding rapidly to manipulation and allowing for robust tests of general ecological processes (*3*, *22*). There is also evidence that top-down control is stronger in the tropics than in temperate regions for these hard-substrate communities at some regional scales (*14*–*16*, *18*, *23*). We expanded on this past work to test with high replication whether results are consistent on an extensive geographic scale, across the Americas in two oceans (*24*).

Our experiments measured three separate components of predation: (i) consumption of a standard bait as a measure of predation intensity, (ii) effects of sustained predation on the development of benthic community composition and biomass over 3 months, and (iii) the effects of short-term predation on already developed benthic communities (table S2) (*24*). The three complementary predation measures were colocated in space and time at each site. To compare predator consumption rates on a broadly palatable prey for the first component, we used dried squid as a standardized bait at all sites and recorded bait loss after 1 hour as a measure of predation intensity (*25*). For the second and third components, we allowed natural communities to develop on standardized substrates for 3 months (*15*) and manipulated predator access at different time points in community assembly, to evaluate the effect of predation on composition and biomass of sessile invertebrate communities (*24*). Cages were designed and used in both experiments to selectively exclude and evaluate effects of large (>1 cm) mobile predators, especially fishes, which are major consumers of benthic invertebrate prey in shallow subtidal habitats and can affect their community composition (*14*–*18*, *23*). The second component contrasted communities developed continuously under caged versus uncaged control conditions for

Downloaded from https://www.science.org at San Francisco State University on June 09, 2022

diversity

MDPI

Article

Evaluation of the Use of Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) for Describing the Species Diversity of Two Coral Reefs in the Yucatan Peninsula, Mexico

Lilian A. Palomino-Alvarez [1,2], Xochitl G. Vital [2,3], Raúl E. Castillo-Cupul [4], Nancy Y. Suárez-Mozo [1,2], Diana Ugalde [1,2], Gabriel Cervantes-Campero [2], María R. Muciño-Reyes [2,3], Pedro Homá-Canché [4], Yoalli Quetzalli Hernández-Díaz [2], Rosa Sotelo-Casas [2], Maryjose García-González [1,2], Yhutsin A. Avedaño-Peláez [5], Alejandro Hernández-González [1,2], Carlos E. Paz-Ríos [6], Jose M. Lizaola-Guillermo [7], Magdalena García-Venegas [7], Yasmin Dávila-Jiménez [2], Deneb Ortigosa [8], Gema Hidalgo [9,10], José L. Tello-Musi [11], Mariana Rivera-Higueras [12], Rigoberto Moreno Mendoza [13], Mary K. Wicksten [14], Rosana M. Rocha [15], Leandro Vieira [16], María Berenit Mendoza-Garfias [17], Nuno Simões [2,9,18] and Edlin J. Guerra-Castro [9,19,*]

1 Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, Ciudad de México 04510, Mexico; lily.drgalvar91@gmail.com (L.A.P.-A.); nancyyolimarbio@gmail.com (N.Y.S.-M.); diana.ugalde@ciencias.unam.mx (D.U.); maryjosegarciaglez@gmail.com (M.G.-G.); arka-9999@hotmail.com (A.H.-G.)
2 Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-Sisal), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (FC, UNAM), Sisal 97356, Mexico; vital@ciencias.unam.mx (X.G.V.); gabriel.cervantes.c@gmail.com (G.C.-C.); biolmucino@gmail.com (M.R.M.-R.); quetzalli.hernandez@ciencias.unam.mx (Y.Q.H.-D.); rosacarmensotelocasas@gmail.com (R.S.-C.); yasg@ciencias.unam.mx (Y.D.-J.); ns@ciencias.unam.mx (N.S.)
3 Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, Mexico
4 KALANBIO A. C., Research for Conservation. Calle 27 #76 int.4, Mérida 97125, Mexico; rulocastillo33@gmail.com (R.E.C.-C.); pedrohoma28@gmail.com (P.H.-C.)
5 Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel, Oaxaca 70902, Mexico; yaap1005@gmail.com
6 Instituto de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México, Campus VI, Universidad Autónoma de Campeche (EPOMEX-UAC), Campeche 24029, Mexico; carlepaz@uacam.mx
7 Departamento de Biología Marina, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán, Km. 15.5 Carretera a Xmatkuil, Apartado Postal 116, Mérida 97315, Mexico; joselizaola.bm@gmail.com (J.M.L.-G.); venegas.mag98@gmail.com (M.G.-V.)
8 Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Apartado Postal 70-153, Ciudad de México 04510, Mexico; deneb.ortigosa@ciencias.unam.mx
9 Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera (LANRESC), Laboratorios Nacionales, CONACYT, Sisal 97356, Mexico; gema.hidalgo@ccgs.mx
10 Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad A.C., Villahermosa 86080, Mexico
11 Laboratorio de Zoología UNAM, FES Iztacala, Avenida de los Barrios No. 1, Colonia Los Reyes Ixtacala, Tlalnepantla 54090, Mexico; jltm@unam.mx
12 Marine Science Institute, The University of Texas, 750 Channel View Drive, Port Aransas, TX 78373, USA; m.rivera-higueras@utexas.edu
13 Programa de Doctorado en Ciencias con Mención en Biodiversidad y Biorecursos, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Alonso de Ribera, Concepción 2850, Chile; rmoreno@doctorado.ucsc.cl
14 Department of Biology, Texas A&M University, College Station, TX 77843-3258, USA; m-wicksten@tamu.edu
15 Zoology Department, Universidade Federal do Paraná, UFPR, CP 19020, Curitiba 81531-980, Brazil; rmrocha@ufpr.br
16 Centro de Biociências, Laboratório de Estudos de Bryozoa (LAEBry), Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife 50670-901, Brazil; leandromanzoni@gmail.com
17 Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad 1 LaNaBio, IBUNAM, Ciudad de México 04510, Mexico; berenit@ib.unam.mx
18 International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A and M University-Corpus Christi, Corpus Christi, TX 78412, USA
19 Departamento de Sistemas y Procesos Naturales, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida, Universidad Nacional Autónoma de México, Mérida 97357, Mexico

check for updates

Citation: Palomino-Alvarez, L.A.; Vital, X.G.; Castillo-Cupul, R.E.; Suárez-Mozo, N.Y.; Ugalde, D.; Cervantes-Campero, G.; Muciño-Reyes, M.R.; Homá-Canché, P.; Hernández-Díaz, Y.Q.; Sotelo-Casas, R.; et al. Evaluation of the Use of Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) for Describing the Species Diversity of Two Coral Reefs in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Diversity* **2021**, *13*, 579. https://doi.org/10.3390/d13110579

Academic Editors: Ku'ulei Rodgers and Michael Wink

Received: 8 October 2021
Accepted: 5 November 2021
Published: 12 November 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

diversity

MDPI

Article

New *Botrylloides*, *Botryllus*, and *Symplegma* (Ascidiacea: Styelidae) in Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea

Lilian A. Palomino-Alvarez [1,2], Marie L. Nydam [3,*], Rosana M. Rocha [4] and Nuno Simões [2,5,6]

1 Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Ciudad de México C.P. 04510, Mexico
2 Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-Sisal), Facultad de Ciencias Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Ciudad de México C.P. 04510, Mexico
3 Math and Science Program, Soka University of America, 1 University Drive, Aliso Viejo, CA 92656, USA
4 Zoology Department, Universidade Federal do Paraná—UFPR, CP 19020, Curitiba CEP 81531-980, Brazil
5 Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera (LANRESC), Laboratorios Nacionales, CONACYT, Sisal 97356, Mexico
6 International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, 42 Texas A&M University–Corpus Christi, Corpus Christi, TX 78412, USA
* Correspondence: mnydam@soka.edu

Abstract: Compound styelid ascidians are distributed in all marine environments and usually exhibit high morphological plasticity and complexity. In particular, *Botrylloides*, *Botryllus*, and *Symplegma* species show high morphological variations leading to confusion in traditional taxonomy assignments and to ambiguity in species delineation. Fewer than 20 species in these genera are registered in the Atlantic region. Here we surveyed the coral reefs of the southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea, barcoded a total of 110 samples collected in seven reefs in 24 sites using mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (or 1), as well as performed a detailed morphological study. Species delimitation analyses of barcoding sequencing revealed twelve botryllid species and three *Symplegma* species. Two of the botryllid species were identified as *Botrylloides niger* and *Botryllus humilis*; the latter is the first record for the Gulf of México. The remaining 10 botryllid species and the two *Symplegma* species are not currently described in the literature and have no close matches in GenBank. One of the *Symplegma* samples could not be identified as an existing species and current characters do not support the description of a new species. Here we describe twelve new species, seven in *Botryllus*: *B. bonanzus* sp. nov, *B. camur* sp. nov., *B. hartensis* sp. nov., *B. lambertorum* sp. nov., *B. nortensis* sp. nov., *B. tunnelli* sp. nov., and *B. unamensis* sp. nov., three in *Botrylloides*: *B. alacranensis* sp. nov., *B. ampullarius* sp. nov., *B. catalitinae* sp. nov., and two in *Symplegma*: *S. papillata* sp. nov., and *S. sisalensis* sp. nov. We also present a tabular identification key of *Botryllus*, *Botrylloides* and *Symplegma* Atlantic species.

Keywords: ascidians; colonial species; biodiversity; cryptic fauna; Yucatán Peninsula; *Botrylloides niger*; *Botryllus humilis*

check for updates

Citation: Palomino-Alvarez, L.A.; Nydam, M.L.; Rocha, R.M.; Simões, N. New *Botrylloides*, *Botryllus*, and *Symplegma* (Ascidiacea: Styelidae) in Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea. *Diversity* **2022**, *14*, 977. https://doi.org/10.3390/d14110977

Academic Editor: Michael Wink

Received: 28 September 2022
Accepted: 2 November 2022
Published: 14 November 2022

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Copyright: © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

1. Introduction

Stolidobranchia is the second most diverse order, with 1206 species (Aplousobranchia: ~1500 species and Phlebobranchia: ~336 species) in Class Ascidiacea [1] with high morphological plasticity and complexity among its species. The family Styelidae is particularly interesting because it contains more than 500 valid species with growth forms either solitary or colonial [2,3]. The colonial forms differ significantly in appearance due to differences in the organization of the zooids, whether or not zooids are embedded in a common tunic, and characteristics of the tunic. Three different types of budding (vasal, peribranchial, and vascular) also contribute to the diversity within colonial Styelidae [4]. Three genera

Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom

cambridge.org/mbi

Marine Record

Cite this article: Puente-Tapia FA, Ortigosa D, Vital XG, Palomino-Alvarez LA (2023). First record of a benthic ctenophore in the Mexican Atlantic: *Vallicula multiformis* (Platyctenida, Coeloplanidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **103**, e47, 1–5. https://doi.org/10.1017/S0025315423000401

Received: 14 January 2023
Revised: 25 May 2023
Accepted: 14 June 2023

Keywords:
ARMS; Caribbean Sea; comb jellies; Gulf of Mexico; platyctenids

Corresponding author:
Lilian A. Palomino-Alvarez;
Email: lily.drgalvar91@gmail.com

© The Author(s), 2023. Published by Cambridge University Press on behalf of Marine Biological Association of the United Kingdom. This is an Open Access article, distributed under the terms of the Creative Commons Attribution licence (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted re-use, distribution and reproduction, provided the original article is properly cited.

First record of a benthic ctenophore in the Mexican Atlantic: *Vallicula multiformis* (Platyctenida, Coeloplanidae)

Francisco Alejandro Puente-Tapia[1], Deneb Ortigosa[2,3], Xochitl G. Vital[4,5] and Lilian Abigaid Palomino-Alvarez[4,6]

[1]Gabinete de Zooplancton, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (INIDEP-CONICET), Mar del Plata, Argentina; [2]Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IB, UNAM), Ciudad de México, México; [3]Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera (LANRESC), sin domicilio físico, México; [4]Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-Sisal), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (FC, UNAM), Yucatán, México; [5]Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México and [6]Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (PCML, UNAM), Ciudad de México, México

Abstract

Ctenophores are one of the least known invertebrate phyla in Mexico, especially the benthic forms in which studies are incomplete and infrequent, lacking information about their ecology and diversity. As part of the environmental monitoring project 'Biodiversidad Marina de Yucatán' conducted in the southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea, the benthic ctenophore *Vallicula multiformis* (Coeloplanidae) was identified in association with green algae in the southern Gulf of Mexico, and on an autonomous reef monitoring structure in the Mexican Caribbean Sea. This finding represents the first record of the occurrence of a benthic ctenophore species in Mexican waters. We provide morphological characteristics of *V. multiformis* in both reef areas. Recording this species increases the known number of Mexican ctenophore fauna from 33 to 34 taxa and represents baseline information for the continuous study of the ecology and diversity of benthic ctenophores in Mexico.

Introduction

Ctenophora are a small and well-defined group of planktonic and benthic predators, they can be found exclusively in most marine habitats, from polar to tropical, inshore to offshore and from near the surface to the deep sea and benthic environments (Mianzan *et al.*, 2009; Mills, 2010). They are sometimes called 'comb jellies' because they have a jelly-like appearance and distinctive comb rows or cilia plates (ctenes) used for locomotion (Tamm, 2014). Comb jellies, except those in the family Beroidae (Carré and Carré, 1989), have two opposed and fast ductile tentacles for catching and delivering prey to their digestive tract (von Byern *et al.*, 2010). Nevertheless, some of this and other morphological characteristics are absent in benthic ctenophores; most have lost the ctene rows as adults (as an adaptation to bottom condition) and, thus, the ability to swim in the adult phase (Mianzan, 1999; Oliveira and Migotto, 2007). These ctenophores are planktonic organisms and have ctene rows only as larvae. After their planktonic larvae settle down, the often brightly coloured benthic adults resemble nudibranchs or flatworms instead of ctenophores (Mills and Haddock, 2007; Mills, 2010). Benthic ctenophores have branched tentacles similar to those of cydippid species. This feature often allows observers to recognize these organisms as ctenophores (Mills, 2010). The highly flattened and modified body are some of the features that differentiate benthic ctenophores from 'typical' planktonic forms (Mills and Haddock, 2007; Oliveira and Migotto, 2007).

According to Mills (1998–present), there are approximately 200 species of Ctenophora, of which 50 species are benthic forms. Benthic ctenophores belong to the order Platyctenida, also known as platyctenes, and live on the bottom or as epibionts on other organisms such as algae or animals (Mills, 1998–present). This order has five families, of which Coeloplanidae is the largest with two genera: *Coeloplana* with 33 species and *Vallicula* that only includes the conspicuous species of *V. multiformis* Rankin, 1956 (Mills, 1998–present). Morphological identification of coeloplanid species is challenging because of their flexible shapes (Alamaru *et al.*, 2017). However, *V. multiformis* can be easily distinguished by the following characters: the anchor-shaped tentacle sheath, the blind ends of the canals near to the body margins and the presence of an oral groove connecting the base of the tentacle sheaths with the mount (Rankin, 1956). Its spatial distribution includes the Atlantic, Northeastern Pacific and Northern Indian waters where it has been observed on different substrates, including biotic and abiotic (Mills and Haddock, 2007; Miyake *et al.*, 2019), predominantly in a sessile state, however, the species has also shown floating and crawling behaviour (Rankin, 1956).

A total of 33 ctenophore taxa have been identified in Mexican waters, of which seven have been recorded recently in the Mexican Caribbean Sea, and 12 taxa in jurisdictional waters of the Gulf of Mexico (see Puente-Tapia *et al.*, 2021). This ctenophore diversity is represented

Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom

cambridge.org/mbi

Marine Record

Cite this article: Vital XG, Palomino-Alvarez LA, Ortigosa D, Guerra-Castro EJ, Simões N (2023). Sea slugs (Gastropoda: Heterobranchia) associated with Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) in southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **103**, e50, 1–14. https://doi.org/10.1017/S0025315423000334

Received: 27 October 2022
Revised: 11 March 2023
Accepted: 13 May 2023

Keywords:
coral reefs; cryptic species; diversity; Mollusca; western Atlantic

Corresponding author:
Nuno Simões;
Email: ns@ciencias.unam.mx

© The Author(s), 2023. Published by Cambridge University Press on behalf of Marine Biological Association of the United Kingdom. This is an Open Access article, distributed under the terms of the Creative Commons Attribution licence (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted re-use, distribution and reproduction, provided the original article is properly cited.

Sea slugs (Gastropoda: Heterobranchia) associated with Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) in southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean Sea

Xochitl G. Vital[1,2], Lilian A. Palomino-Alvarez[2,3], Deneb Ortigosa[4,5], Edlin J. Guerra-Castro[5,6] and Nuno Simões[2,5,7]

[1]Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, Mexico; [2]Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Sisal, Yucatán, Mexico; [3]Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico; [4]Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico; [5]Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera, CONACYT, Ciudad de México, Mexico; [6]Departamento de Sistemas y Procesos Naturales, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida, Universidad Nacional Autónoma de México, Mérida, Yucatán, Mexico and [7]Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University–Corpus Christi, Corpus Christi, TX, USA

Abstract

Cryptic species in coral reefs, such as sea slugs, represent an important portion of their biodiversity, which is usually underestimated. Autonomous Reef Monitoring Structures (ARMS) have been implemented to estimate cryptic diversity in coral reefs. Therefore, this research aimed to contribute to the southern Gulf of Mexico (GM) and the Caribbean Sea (CAR) coral reefs' sea slugs' diversity and distribution using ARMS as a collection method. Fifty-eight ARMS were placed at three coral reefs in the GM and CAR, recovered after 1–2 years and then, disassembled at the laboratory. Plates were individually placed in trays with seawater, where we searched for sea slugs. A total of 242 organisms were found belonging to 31 species; 20 of them were identified to the species level, while 11 were determined up to genus or family. More than half of the species (19) were found in Bajo de 10 (GM), while 15 species were found in the CAR localities. Unlike previous studies, we assessed sea slugs' diversity exclusively by an indirect sampling method. In this work, we found 9.4% of the sea slug diversity recorded in the Caribbean, and we report four determined species for the first time in the country. New records of species, and even one family for the GM stress the gap of information that we still need to fulfil in the area. We recognize ARMS as a useful tool to find juvenile, cryptic and rare species of sea slugs, as well as to standardize their quantification and record their diversity.

Introduction

Invertebrates in coral reefs represent a critical ecological role in biodiversity because they can be engaged in intricate relationships, impacting the reef integrity and structure (Glynn and Enochs, 2011). To know these complex interactions and how they can affect the coral reefs, we need more information regarding invertebrates, including describing their diversity. Diversity in these ecosystems has been measured mostly with well-studied (e.g. corals) or visible macrofauna, but few studies address small invertebrates, which are harder to find, and whose taxonomy is less known (Plaisance *et al.*, 2011). The biodiversity associated with coral reefs is usually miscalculated because numerous areas are poorly studied or sampled, and most of the reef species are cryptic, small-sized organisms living in holes or cracks, sometimes being nocturnal and/or well camouflaged in their habitat, then unnoticed (Glynn and Enochs, 2011).

Cryptic species in coral reefs, such as sea slugs, represent an important portion of reef biodiversity (Plaisance *et al.*, 2011; Jensen, 2013). Describing the diversity of sea slugs is difficult since their recording and identification require experience in collecting techniques, and a trained eye to locate them, as they are very small and well-camouflaged (Jensen, 2013; Goodheart *et al.*, 2016). Worldwide, most of the recorded species of sea slugs are located in coral reefs of the Indo-Pacific Ocean, where it is estimated that 15–40% of the species are still undescribed (Gosliner *et al.*, 2018). In the Gulf of Mexico (GM) and the Caribbean Sea (CAR), *circa* 350 species are present (Valdés *et al.*, 2006; García and Bertsch, 2009; Rosenberg *et al.*, 2009; Redfern, 2013); the Caribbean is considered one of the richest regions regarding sea slugs (García and Bertsch, 2009). Many species complex have been described recently in the region and divided into new species for different groups of sea slugs (e.g. Ornelas-Gatdula *et al.*, 2012; Krug *et al.*, 2016; Ghanimi *et al.*, 2020; García-Méndez *et al.*, 2022). Records in the Mexican Atlantic coast are mostly from the southern GM (Campeche

frontiers | Frontiers in Ecology and Evolution

TYPE Original Research
PUBLISHED 04 December 2023
DOI 10.3389/fevo.2023.1214191

Check for updates

OPEN ACCESS

EDITED BY
Paolo Sordino,
Anton Dohrn Zoological Station Naples, Italy

REVIEWED BY
Tony De Tomaso,
University of California, Santa Barbara, United States
Paul Simion,
University of Namur, Belgium
David Osca,
University of Las Palmas de Gran Canaria, Spain

*CORRESPONDENCE
Marie L. Nydam
mnydam@soka.edu

RECEIVED 11 May 2023
ACCEPTED 09 November 2023
PUBLISHED 04 December 2023

CITATION
Nydam ML, Lemmon AR, Lemmon EM, Ziegler K, Cohen CS, Palomino-Alvarez LA and Gissi C (2023) Phylogenomics and systematics of botryllid ascidians, and implications for the evolution of allorecognition.
Front. Ecol. Evol. 11:1214191.
doi: 10.3389/fevo.2023.1214191

COPYRIGHT
© 2023 Nydam, Lemmon, Lemmon, Ziegler, Cohen, Palomino-Alvarez and Gissi. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Phylogenomics and systematics of botryllid ascidians, and implications for the evolution of allorecognition

Marie L. Nydam[1]*, Alan R. Lemmon[2], Emily M. Lemmon[3], Kevin Ziegler[3], C. Sarah Cohen[4], Lilian A. Palomino-Alvarez[5,6] and Carmela Gissi[7,8,9]

[1]Life Sciences Concentration, Soka University of America, Aliso Viejo, CA, United States, [2]Department of Scientific Computing, Florida State University, Tallahassee, FL, United States, [3]Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL, United States, [4]Biology Department and Estuary and Ocean Science Center, San Francisco State University, Tiburon, CA, United States, [5]Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico, [6]Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-Sisal), Facultad de Ciencias Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico, [7]Department of Biosciences, Biotechnologies and Environment, University of Bari "Aldo Moro", Bari, Italy, [8]Institute of Biomembranes, Bioenergetics and Molecular Biotechnologies (IBIOM), Consiglio Nazionale delle Ricerche, Bari, Italy, [9]Consorzio Nazionale Interuniversitario per le Scienze del Mare (CoNISMa), Roma, Italy

Allorecognition, the ability of an organism to distinguish kin from non-kin, or self from non-self, has been studied extensively in a group of invertebrate chordates, the colonial ascidians called botryllids (Subphylum Tunicata, Class Ascidiacea, Family Styelidae). When two conspecific botryllid colonies come in contact, there are two potential outcomes to an allorecognition reaction: fusion or rejection. The rejection outcome of allorecognition varies by species, and has been classified by type (referred to as R-Type). R-Type is defined according to how far the fusion process progresses before the rejection begins, since the rejection reaction appears as an interference of the fusion process. Here, we map the evolution of R-Types onto an extended and robust phylogeny of the botryllids. In this study, we have reconstructed the largest phylogenomic tree of botryllids, including 97 samples and more than 40 different species, and mapped on it nine of the 13 species for which the R-Type is known. Based on the R-Type known in a single outgroup species (*Symplegma reptans*), we infer that at least R-Type B and E-like could be ancestral to the *Botrylloides/Botryllus* group. However, the application of ancestral character state reconstructions does not provide conclusive results since several clades show more than one equiparsimonious R-Type state. Notably, all R-Type A species are clustered together and certainly evolved later than other R-Types. Our phylogenomic tree has been built on 177 nuclear loci and nearly all clades are well supported. Moreover, our phylogenetic analyses also take into account the results of species delimitation analyses based on the mitochondrial COI gene and of careful morphological analyses of the samples. The implementation of this integrated taxonomic approach, combining morphological as well as nuclear and mitochondrial data, has allowed the description of six new species, and the identification of a number of putative unnamed taxa. Thus, our results also demonstrate the existence of an unexplored hidden diversity within botryllids.

KEYWORDS

***Botryllus*, *Botrylloides*, ascidian, allorecognition, histocompatibility, rejection**

CAPITULO DE LIBROS

ECOLOGÍA Y EL ANTROPOCENO EN EL ARRECIFE VERDE:

UN ELEMENTO DEL COMPLEJO ARRECIFAL VERACRUZANO

JORGE LUIS HERNÁNDEZ AGUILERA
VIRGILIO ARENAS FUENTES
(coordinadores)

Quehacer científico y tecnológico
Universidad Veracruzana

. 12 .

ASCIDIAS

Lilian Abigaid Palomino-Álvarez,[1] *José Luis Tello Musi*[1]

Los invertebrados marinos forman un grupo taxonómico muy amplio y variado que, si bien tiene mucha importancia ecológica para el buen estado ambiental de los ecosistemas, es muy poco conocido y sufre una gran presión por diferentes actividades humanas. Dentro de los invertebrados marinos de encuentra el subphylum de los Tunicados (Canon *et al.*, 2016), representado por organismos exclusivamente marinos, repartidos por todos los mares (desde los trópicos hasta los polos), y en profundidades desde la franja litoral hasta las trincheras hadales (Sanamyan y Sanamyan, 2006). Los individuos de este grupo son triblásticos, celomados, deuterostomados y con simetría bilateral; y al pertenecer al phylum de los Cordados, poseen al menos en alguna etapa de su ciclo de vida notocorda, tubo neural dorsal y faringe (hendiduras faríngeas).

Los tunicados o urocordados comprenden tres clases: Appendicularia, Thaliacea y Ascidiacea (Margulis *et al.*, 1998) y se encuentran dentro de los dos grupos ecológicos importantes según su etapa adulta: pelágicos y bentónicos (Millar, 1971). En el caso de la clase Ascidiacea, la etapa adulta se desarrolla específicamente en el bentos; se encuentran, principalmente, distribuidos a lo largo de las costas rocosas (Figura 1), raíces de mangles, formaciones coralinas y bancos de moluscos, generalmente bivalvos (Carballo-Pérez y Díaz, 2011). Las ascidias constituyen dentro de los cordados marinos uno de los grupos más conspicuos, dominantes en cuanto a riqueza de especies (Lambert, 2005) y de amplia distribución a nivel global. Se conocen alrededor de 3,000 especies (Shenkar y Swalla, 2011) y dos tipos principales: ascidias solitarias y coloniales. Estos ani-

[1] Universidad Nacional Autónoma de México. lily.drgalvar91@gmail.com

MATERIAL DE DIFUSIÓN

Ascidians distribution and diversity patterns

in the coral reefs of the south of the Gulf of México and the Mexican Caribbean Sea

***Lilian A. Palomino-Alvarez*, Edlin Guerra Castro[2], Rosana Rocha Moreira[3] and Nuno Simoes[4],**

1. PhD Student, Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Naciona Autónoma de México. Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico.
2. Professor full time, Departamento de Ecología y Conservación, Escuela Nacional de Estudios Superiores, Undiad Mérida, National Autonomous Universidad Naciona Autónoma de México.
3. Profesor full time. Zoology Department, Universidade Federal do Paraná – UFPR, CP 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brazil, cLaboratorio Nacional de Resiliencia Costera Laboratorios Nacionales, CONACYT, Mexico City, Mexico.
4. Professor full time Unidad Académica Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Naciona Autónoma de México. Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico. Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera, CONACYT, Mexico City, Mexico and International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University–Corpus Christi, Texas, U. S. A.

*** Presenting Author: lily.alvarez@me.com**

BDMY BioDiversidad Marina de Yucatán

Texas A&M University Corpus Christi | HARTE Research Institute for Gulf of Mexico Studies

Harte Charitable Foundation

Introduction

According to previous studies on marine fauna distribution patterns in GMx and Caribbean Sea (Jordán 2002, Nuñez-Lara et al., 2005, Arias-González et al., 2008, Williams et al., 2015), it can be predicted that the diversity of ascidians will be greater in the Mesoamerican Reef System (SAM) with respect to the reefs of the Banco de Campeche (ABC) and the Veracruz Reef System (SAV).

That is to say: **γ SAM> γ ABC ≥ γ SAV.**

Methods

Quadrants and scales

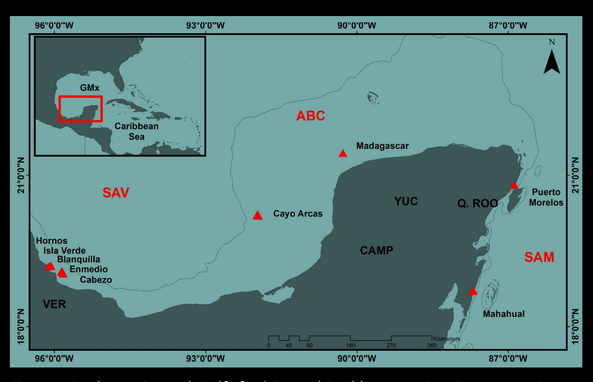


Figure 1. Study area in south Gulf of México and Caribbean sea. SAV (Veracruzan System Reef), ABC (Bajos de Campeche Reefs) and SAM (Mesoamerican System Reef).

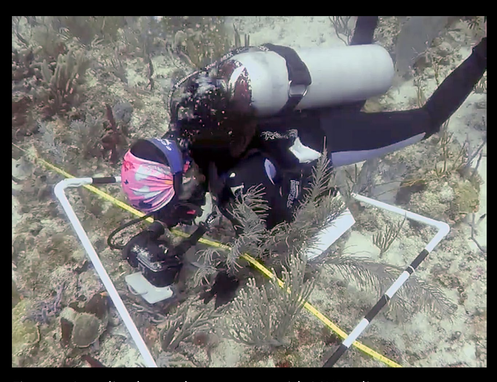


Figure 2. Sampling by quadrant 1m x 1 m with SCUBA dive.

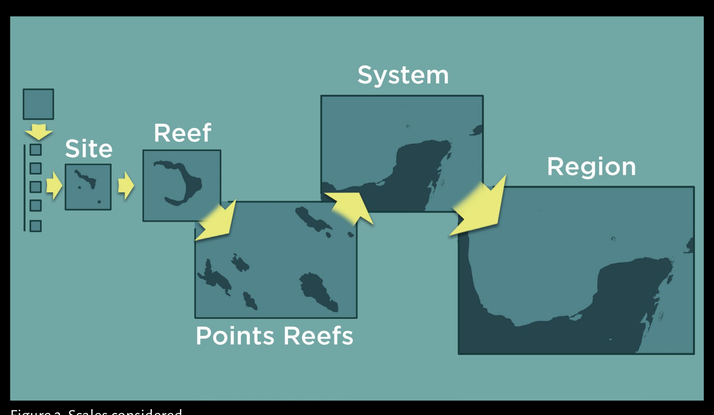


Figure 3. Scales considered.

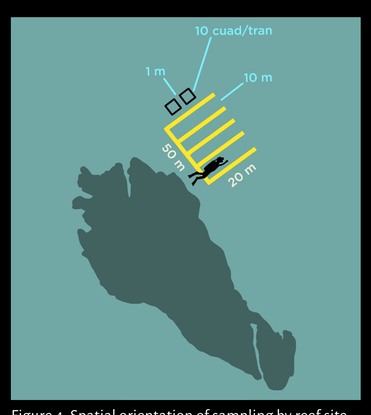


Figure 4. Spatial orientation of sampling by reef site.

Results

A total of **1397** quadrants **42** sampling in **9** reefs, were surveyed in **3** different coral reefs systems of **GMx** and **CS.**

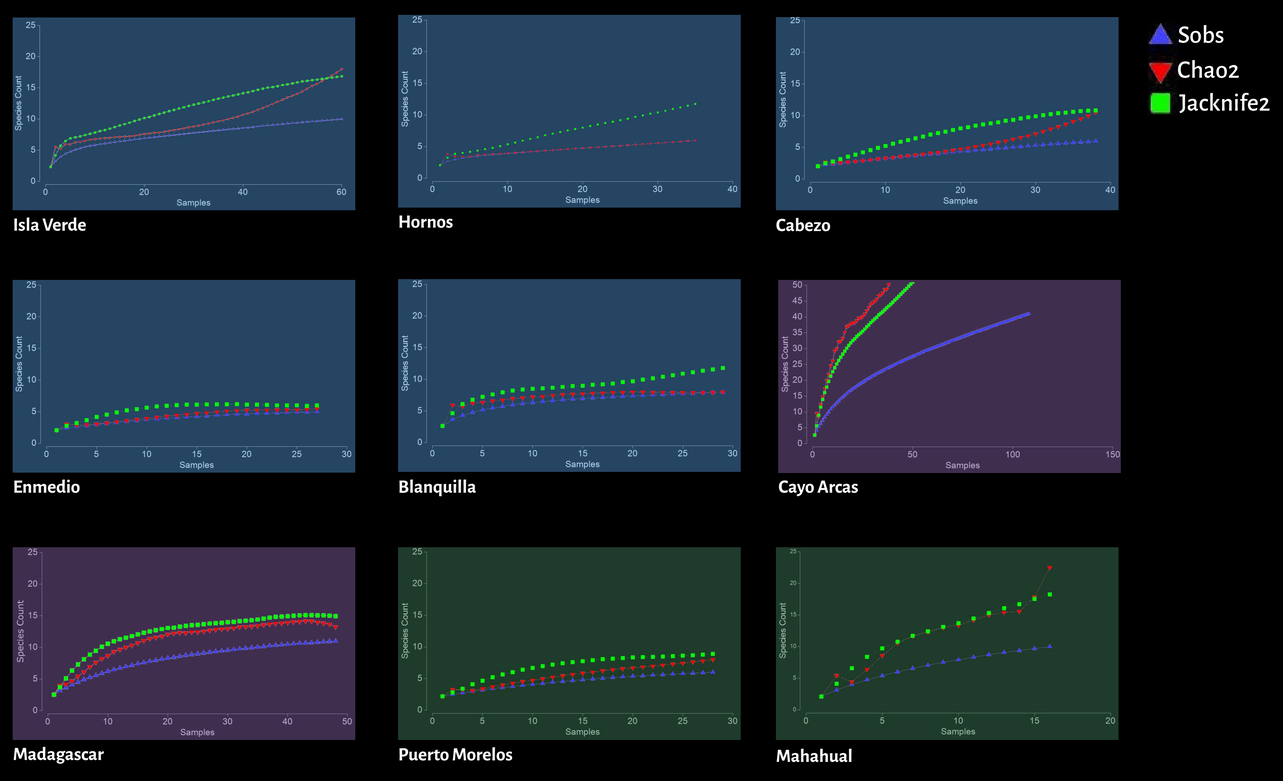
Sampling effort									
	SAV					ABC		SAM	
	Verde	Hornos	Cabezo	Blanquilla	En medio	Cayo Arcas	Madagascar	Puerto Morelos	Mahahual
Sites	5	2	4	2	2	17	3	1	6
Quadrants	150	90	90	50	60	610	77	50	1900

A total of **63 species** of the **class Ascidiacea** contained in **12 families** and **21 genera** were determined (without considering the family Didemnidae: identification process).

Diversity:

Reefs Bajos de Campeche

a total of 45 species of ascidians, the SAV system presented 18 species and SAM system only 13. The reef with the highest number of species observed was **Cayo Arcas** Reef, followed by Madagascar and Mahahual reefs; Isla Verde, Blanquilla, Cabezo; Puerto Morelos and Hornos; and finally, En medio.



Multivariate analysis: Grouping between reefs of the same system SAV (Isla Verde, Blanquilla y Enmedio) and

Cayo Arcas with 95% of disimilarity.

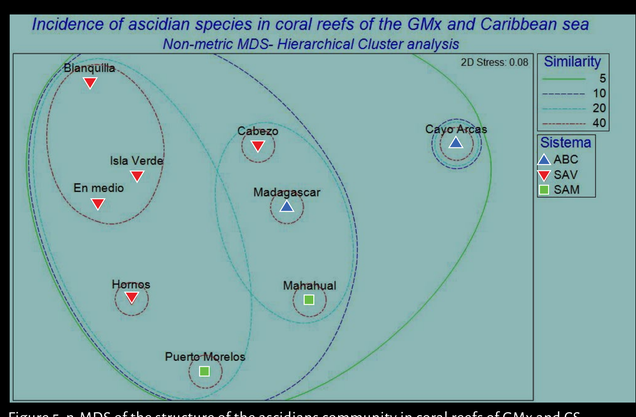


Figure 5. n-MDS of the structure of the ascidians community in coral reefs of GMx and CS.

4 Hard Substrate were recognized: **live coral** (soft and hard) with records of higher ocurrence, pedaling coral pieces of different sizes (fauna attached) below), dead coral (progressive or complete death) and coral pavement (consolidated material on the floor usually covered by algae or sand). **Pedaling coral reef substratum** with more species.

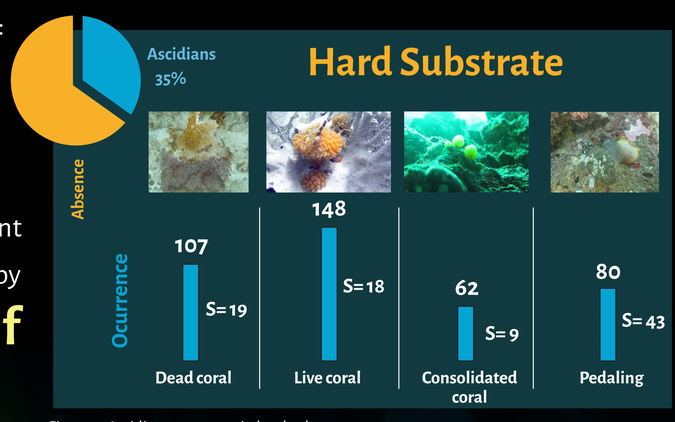


Figure 6. Ascidians ocurrence in hard substrate.

Conclusions

1. A total of **9 reefs sampled in Gulf of Mexico and Caribbean Sea in 42 sites**
2. **63 species in 12 families and 21 genera of the three orders of ascidians.**
3. **ABC represent the system reef most diverse and with more occurrence ascidians** species in GMx.
4. **Cayo Arcas** as the reef with more ascidians species. .
5. **Disimilarity in the composition and incidence of species in Cayo Arcas.**
6. **Live coral** are the substrate with more incidence of and **pedaling** with the most species attached.

www.bdmy.org.mx

Literature

Anderson, M. J., and J. Santana-Garc Anderson, M. J., and J. Santana-Garcon. 2015. Measures of precision for dissimilarity-based multivariate analysis of ecological communities. Ecology Letters 18:66-73.on. 2015. Measures of precision for dissimilarity-based multivariate analysis of ecological communities. Ecology Letters 18:66-73.

Borcard, D. et al., 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology, 85(7), pp.1826–1832.

Gray, J. S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 150, 23-49.

Williams, S M. et al., 2015. Hierarchical spatial patterns in Caribbean reef benthic assemblages. Journal of Biogeography, 42(7), pp.1327–1335.

Experimental evaluation of the relevance of spatio-temporal variations in the recruitment of cryptic ascidians of coral reefs in the south of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea in autonomus reef monitoring structures (ARMS).

***Lilian A. Palomino-Alvarez*, Edlin Guerra Castro[2], Rosana Rocha Moreira[3] and Nuno Simoes[4]**

1. PhD Student, Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Naciona Autónoma de México. Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico.
2. Professor full time, Departamento de Ecología y Conservación, Escuela Nacional de Estudios Superiores, Undiad Mérida, National Autonomous Universidad Naciona Autónoma de México.
3. Profesor full time. Zoology Department, Universidade Federal do Paraná – UFPR, CP 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brazil, cLaboratorio Nacional de Resiliencia Costera Laboratorios Nacionales, CONACYT, Mexico City, Mexico.
4. Professor full time Unidad Académica Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Naciona Autónoma de México. Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico. Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera, CONACYT, Mexico City, Mexico and International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University–Corpus Christi, Texas, U. S. A.

Introduction

The processes that contribute most to the variation in the distribution patterns of marine benthic species operate at smaller scales of a few meters and hundreds of kilometers (Fraschetti *et al*., 2005, Guerra-Castro *et al*., 2016) and that the availability of habitat and temporal variations in recruits allow explaining different types of **succession** in substrates separated by just a few meters, and such interaction of small spatio-temporal processes is independent of regional processes (Guerra-Castro *et al*., 2018).

In this study, models that could explain spatial variation at a few meters scale are evaluated, considering the effect of the regions on species of ascidians in the south GMx of Mexico and the Mexican Caribbean Sea on autonomous structures of reef monitoring (ARM) through sampling trimesters over 18 months.

Methods

Preliminary patterns of recruitment differences between regions: 4 structures per region for 1 year

recruitment differences over time between regions: 2 regions; 12 ARMs per region, with the recovery of 3 ARMs over 4 sequential time periods, according to the following experimental model:

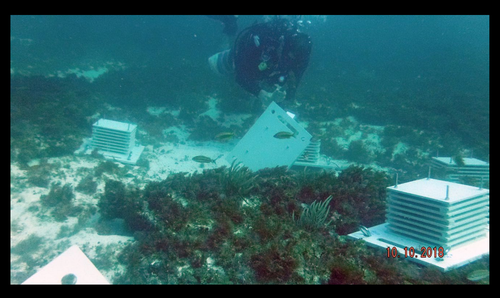


Figure 1. Anchor of ARMS in botton sea of coral reef using SCUBA dive

Experimental model to recruitment of ascidians species per site

Extraction: 3 months
Total time: 3 months

Moment 1			Moment 2		
Extraction	**ARMS**	**Time in water**	**Extraction**	**ARMS**	**Time in water**
0	12	0			
3	9	3			
3	6	6			
3	3	9			
3	0	12			
			0	12	0
			3	9	3
			3	6	6
			3	3	9
			3	0	12

Total ARMS: 48
Total plates: 432

Figure 2. Experimental model of temporal recruitment in GMx and CS.

The relative abundance: point-intercept method (Krebs 1999) with the software CPCe v4.1 (Coral Point Count with Excel extension v4.1) (Kohler & Gill 2006).

Multivariate methods:
nMDS and similarity percentages (SIMPER,Clarke 1993) and ANOSIM test with PRIMER V7.

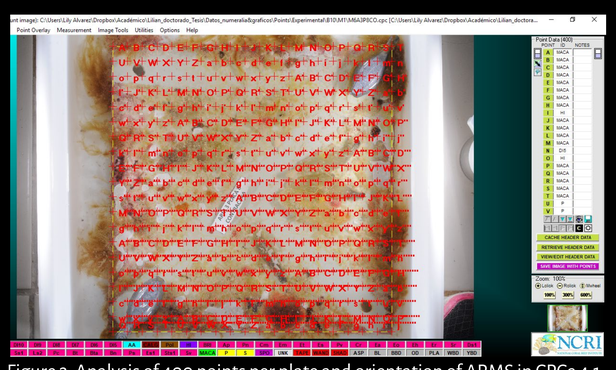


Figure 3. Analysis of 400 points per plate and orientation of ARMS in CPCe 4.1

Results

A total of **101,121 points of intersection** was recorded in **10 ARMS** and **32 species of ascidians** for **GMx** and **CS.**

Figure 4. Species of ascidians in recruitment plates. *Didemnidae* sp., *Symplegma* sp., *Distaplia* sp., *Botryllus* sp.

Regional recruitment

Seven Taxa (Corals, Hidrozoa, Ascidians, Porifera, Briozooa, Algae and Polychaete) **that include 32 cryptic ascidian species in the GMx (25) and CS (21), with 14 species shared.**

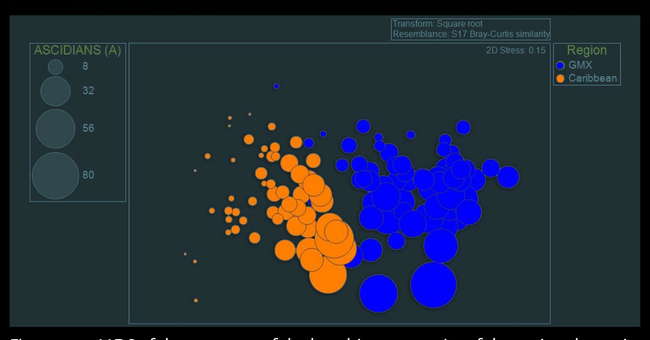


Figure 5. n-MDS of the structure of the benthic community of the regional recruitment (GMx and Caribbean sea) and percent of ascidians incidence per plate after one year deployment.

For the level of taxa, multivariate analyses present **significative differences in the regional recruitment between GMx and CS.** (R: 0.415. significance level: 0.1%, ANOSIM) and presence of up to 80% of ascidians per plates.

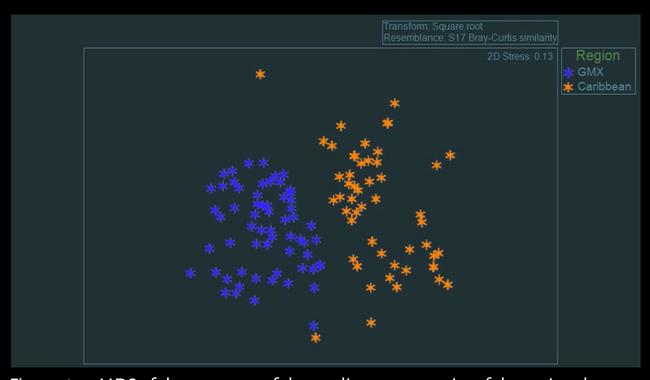


Figure 6. n-MDS of the structure of the ascdians community of the regional recruitment (GMx and Caribbean sea).

Analysis of structure of specific community of ascidians we determinate an **96.24% average dissimilarity between sites** (SIMPER) and until a 22% average similarity between **ARMS.**

Species that contribute to disimilarity between regions (GMx and CS):

Polycarpa spongiabilis Traustedt 1883	**16%**
Botryllus tuberatus Ritter & Forsyth, 1917	**12%**

Temporal recruitment GMx

Seven Taxa (Coral, Ascidians, Porifera, Briozooa, Algae, Hidrozoa and Polychaete) that include

24 cryptic ascidians species in GMx:

-Three month ARms deployment - 21 spp.
-Six month ARMs deployment - 17 spp.
-15 species shared between periods.

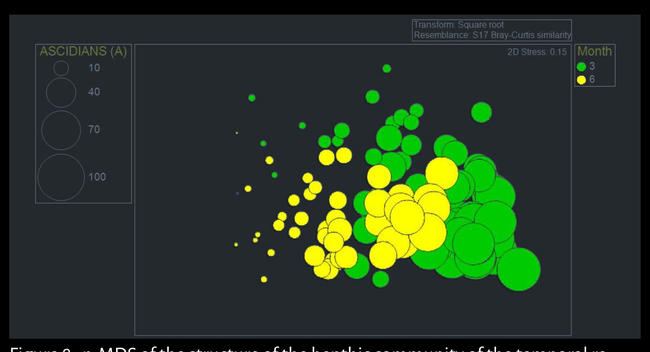


Figure 8. n-MDS of the structure of the benthic community of the temporal recruitment (GMx; 3 and 6 months) and percent of ascidians incidence per plate.

Figure 7. Species of ascidians in recruitment plates. *Eusynstyela* sp., *Polycarpa* sp, and *Ascidia* sp.

For the level of taxa there are **significative differences in the composition of the benthonic community between three and six months of recruitments** (R: 0.159 significance level: 0.1%, ANOSIM) and presence total of ascidians per plates (100%).

Figure 9. n-MDS of the structure of the ascdians community of the of the temporal recruitment (GMx; 3 and 6 months)

An average dissimilarity of 76% between periods (SIMPER): the species that contribute and until a 36% average similarity between ARMS (by period)

Species that contribute in average dissimilarity between periods:

Botryllus tuberatus Ritter & Forsyth, 1917	**23%**
Perophora viridis Verril 1871	**16%**
Didemnidae sp. 5	**15%**
Botrylloides* aff *tabori Rodrigues, 1962	**11%**

Conclusions

1. **10 ARMS/90 plates and a total of 101,121 points intersection points** recorded.
2. **32 ascidians species determined in GMx and CS.**
3. **ARMS** of one-year recruitment:or the **Significant community structure difference between regions.**
4. **ARMS** of 3- and 6-months **recruitment in GMx: Significant community structure difference between periods .**
5. **Ascidiofauna** represents up to 80% coberture per plates in the regional and temporal recruitment.

Literature

Fraschetti S, Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L. 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. Mar Ecol Prog Ser 296:13

Guerra-Castro EJ, Conde JE, Cruz-Motta JJ. 2016. Scales of spatial variation in tropical benthic assemblages and their ecological relevance: epibionts on Caribbean mangrove roots as a model system. Mar Ecol Prog Ser 548:97-110 doi:https://doi.org/10.3354/meps11693

Guerra-Castro, E. J., and J. J. Cruz-Motta. 2018. Colonization and succession as drivers of small-scale spatial variability in epibionts on mangrove roots in the Southern Caribbean. Marine Ecology Progress Series 588:15-27.

www.bdmy.org.mx

Additional notes and records of the ascidian symbiotic shrimp *Ascidonia miserabilis* (Holthuis, 1951) (Caridea: Palaemonidae) in the southern Gulf of Mexico

Lilian A. Palomino-Alvarez[2,1], Julio Duarte[1], Nuno Simões[1,3,4]

1) Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico.
2) Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal (UMDI-SISAL), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de abrigo s/n, Sisal, CP 97356 Yucatán, Mexico.
3) Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera Laboratorios Nacionales, CONACYT, Mexico City, Mexico.
4) International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University–Corpus Christi, Corpus Christi, Texas, USA.

Introduction

Associations of shrimps with different groups of benthonic invertebrates such as sponges (Duffy 1992; 2003; Chak & Duffy 2017), **corals** (Spotte et al. 1994; Williams & Bunkley-Williams 2000; Vargas-Castillo 2000), **echinoderms** (Bruce 1980; Bruce & Zmarzly 1983; Criales 1984), **mollusks** (Criales 1984; Spotte 1996), and **ascidians** (Fransen 2002; 2006; Pachelle et al. 2012; de Gier & Fransen 2018) have been reported. In the Palaemonidae family, the *Ascidonia* genus (Fransen, 2002) includes a variety of small shrimps that live inside the branchial basket of several species of solitary ascidians, especially those in the **Ascidiacea class** (Baeza & Díaz-Valdés 2011). So, caridean srhimps are adapted to a symbiotic lifestyle, which provides them with shelter, mating spaces and is also involved in their feeding processes (Bauer 2004; Baeza & Díaz-Valdés 2011)(Thiel & Baeza 2001).

Methods

Sampled reef systems are located on the Yucatan Peninsula continental shelf, in the southern Gulf of Mexico:

1. **Arrecife Alacranes** is located 120 km off the northern coast of the state of Yucatan.
2. **Cayo Arenas** and **Cayo Arcas** reefs are respectively located 170 and 160 km off the western coast of the Yucatan Peninsula (Fig. 1).

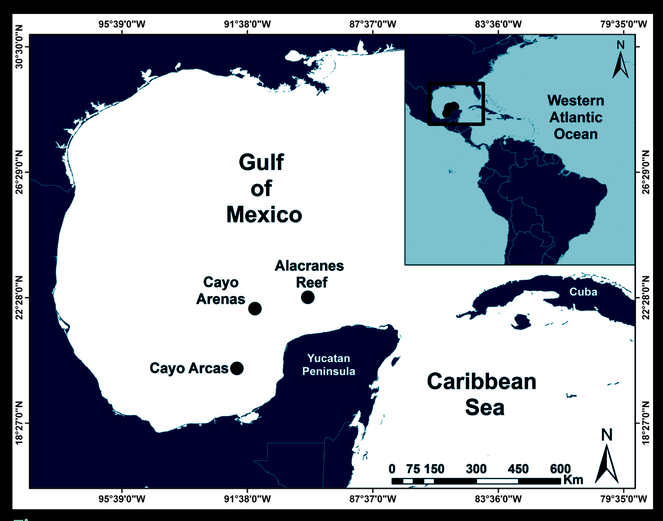


Fig.1

All the *A. miserabilis* specimens were found in solitary ascidians collected with the aid of a self-contained underwater breathing apparatus (SCUBA). Extraction of shrimps was made following the Monniot & Monniot (1972) standard for solitary ascidian dissection, through ventral cuts on the tunic and body of each specimen. Shrimps were, ovigerous females were separated to measure (egs.) and count (egn.) the number of embryos.
All *A. miserabilis* specimens were deposited in the **Colección de Crustáceos de Yucatán** (YUC-CC-255-11); in turn, ascidians were deposited at the **Colección de Ascidias del Golfo de México (CAGoM).**

http://bdmy.org.mx/colecciones-cientificas/

Results

A total of 169 solitary ascidians were inspected. The ascidians belonged to four families, seven genus, and 15 species (Table 1). Only 21 *Ascidonia miserabilis* (Holthuis 1951) palaemonid shrimps were found in the pharynx of the **Ascidia class.**

Ascidian host		Number of ascidians reviewed	Number of shrimps present
Family	Species		
Ascidiidae	*Ascidia panamensis*	82	15
	Ascidia sp.1	9	4
	Ascidia sp.2	4	2
	Ascidia sp.3	5	0
	Ascidia sp.4	1	0
	Phallusia nigra	3	0
Corellidae	*Corella minuta*	3	0
Pyuridae	*Microcosmus exasperatus*	7	0
	Pyura sp.1	2	0
	Pyura sp.2	26	0
	Pyura vittata	1	0
Styelidae	*Polycarpa cartilaginea*	13	0
	Polycarpa sp.1	9	0
	Polycarpa spongiabilis	3	0
	Styela canopus	1	0
Total individuals		169	21

Table 1.

Host

All previous records of *Ascidonia miserabilis* specimens in the West Atlantic have been associated with ascidians of the genus *Ascidia*, and more specifically to *Ascidia interrupta* Heller, 1878 (Fransen 2002; 2006). Pachelle *et al.* (2012) pointed at the presence of *Ascidonia miserabilis* in a semi-transparent ascidian (with a 4-5 cm long body and a greyish color with a size, shape, and ecology similar to the ones of *A. interrupta*, which they identified as an *A. aff. interrupta* due to the presence/absence of some morphological features that could not be identified at the species level). This is the first record of *Ascidia panamensis* as a host.

Selection of the host

Behaviors leading to the recognition and location of the host are vital for the life history of crustaceans and other symbionts (Ambrosio & Brooks 2011). One of the factors that could influence both the presence and size of *A. miserabilis* in only the *Ascidia* genus is its relation to the **morphological characteristics** of the genus, and even the order of ascidians, since they are **cryptic organisms** adhered under rocks or crevices where they undergo modifications in body length and tunic shape (Bonnet & Rocha 2011). Pachelle *et al.* (2012) have corroborated that the shape of the pharynx influences the presence of *A. miserabilis.* Here we must note that Ascidia belongs to the Phlebobranchia order, which lacks folds inside the lumen of the pharynx, and therefore leaves a space to be colonized by the shrimp.

Given that Fransen (2006) mentions that *Ascidonia flavomaculata* (Heller, 1864) is associated with several ascidian species in the Cionidae and Ascidiidae families (both in the Phlebobranchia order); Baeza & Díaz-Valdés, (2011) report *Ascidonia flavomaculata* (Heller, 1864) in *Ascidia mentula* Müller, 1776; Santana-Moreno *et al.* (2013) report *A. miserabilis* in *Ascidia* sp; and the present study records the presence of *A. miserabilis* in *Ascidia* sp 1., *Ascidia* sp. 2, and *Ascidia panamensis* (Bonnet & Rocha 2011), and since solitary ascidians belonging to other families and order were identified in the same habitat during collection, species in the *Ascidonia* genus probably have an affinity for symbiosis with ascidians in the Phlebobranchia order.

Figura 3. Ascidia sp. organismos sujeto al sustrato por su parte lateral bajo corales muertos o rocas.

Figura 3. Ascidia sp. organismos sujeto al sustrato por su parte lateral bajo corales muertos o rocas.

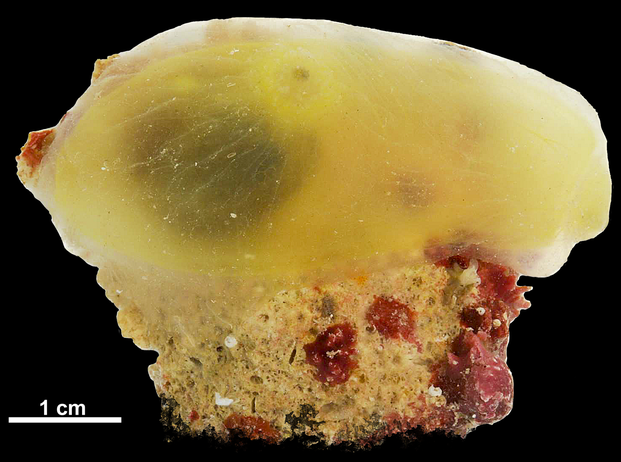


Figura 3. Ascidia sp. organismos sujeto al sustrato por su parte lateral bajo corales muertos o rocas.

Figura 4. Ascidonia miserabilis dentro de Ascidia sp. nov. Organismos encontrado en la faringe.

Ascidonia miserabilis

Conclusions

A total of 21 *Ascidonia miserabilis* individuals were registered associated with ascidians *Ascidia* sp 1., *Ascidia* sp. 2 and *Ascidia panamensis* (Bonnet & Rocha, 2011) in the southern Gulf of Mexico. Current observations confirm the preference of *A. miserabilis* for the *Ascidia* genus as hosts and we suggest that the preference of *Ascidonia miserabilis* for the *Ascidia* genus might come from the kind of habitat of cryptic ascidians, from other ascidians already presenting symbiosis with other organisms (availability of the host), and from the morphology of the tunic and pharynx of organisms in this order.

Literatura

Baeza, J.A. (2007) The origins of symbiosis as a lifestyle in marine crabs (genus Petrolisthes) from the eastern Pacific: Does interspecific competition play a role? Revista de biología marina y oceanografía 42, 7–21.
Baeza, J.A. & Díaz-Valdés, M. (2011) The symbiotic shrimp Ascidonia flavomaculata lives solitarily in the tunicate Ascidia mentula: implications for its mating system. Invertebrate Biology 130, 351–361.
Chace, F.A. (1972) The Shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expedition with a Summary of the West Indian Shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Institution Press, Washington DC.
Fransen, C.H.J.. (2008) 81 Crustaceana C. H. J. M. Fransen, 2002. Taxonomy, phylogeny, historical biogeography, and historical ecology of the genus Pontonia Latreille (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae). Available from: http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/10.1163/156854008784513483.
Martín A. & Díaz Y. J. (2005) Crustáceos Peracáridos de la Región Atlántica de Venezuela: Biodiversidad y Taxonomía.
Santana-Moreno, L.D., Grave, S. De & Simões, N. (2013) New records of caridean shrimps (Decapoda : Caridea) from shallow water along the northern Yucatan peninsula coasts of México. 21.
Thiel, M. (2000) Population and reproductive biology of two sibling amphipod species from ascidians and sponges. Marine Biology 137, 661–674.
Wicksten, M.K. (2005) Decapod crustaceans of the Flower Gardens Banks National Marine Sanctuary. Gulf of Mexico Science 23, 30–37.

Acknowledgments

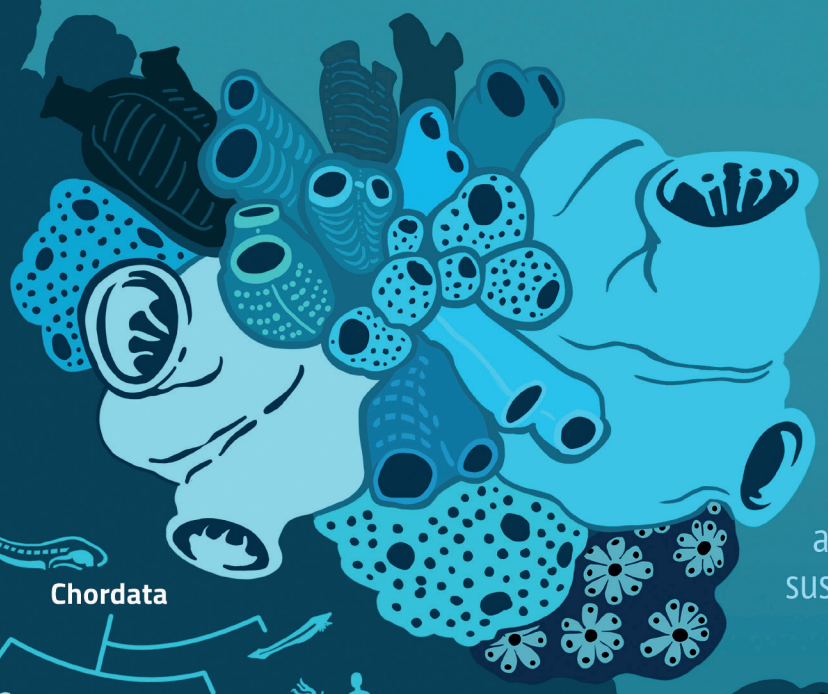
We are grateful for the financial support provided by the Harte Charitable Foundation, through the Harte Research Institute (Biodiversity of the southern Gulf of Mexico) and by the CONABIO NE018 Project (Update of the knowledge of the diversity of shallow water benthic marine invertebrate species (<50m) from the South of the Gulf of Mexico). The samples were collected under the collection permit N. PPF / DGOPA-295/17, issued by Mexico's State Secretaria de Agricultura, Ganaderia, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentacion (SAGARPA). JD and LAPA received CONACYT scholarships 629396 and 406348-reg576478 respectively.

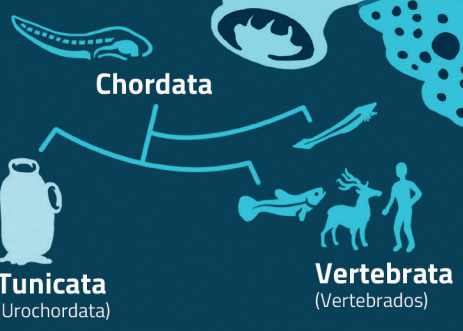
www.bdmy.org.mx

Ascidias

"las flautas de mar"

son animales que viven adheridos al fondo por lo que se pueden encontrar asociados en cualquier sustrato duro.





Están muy emparentados a nosotros, ya que pertenecen al filo de los **Cordados** en el subfilo de los **Tunicados**, así como los **Vertebrados.**

Algunos pequeños camarones viven dentro de ellas.

Filtran el agua

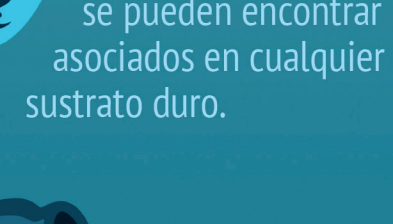
Gracias a su faringe perforada obtienen su alimento y oxigeno del agua circundante.

Hay dos tipos de ascidias:

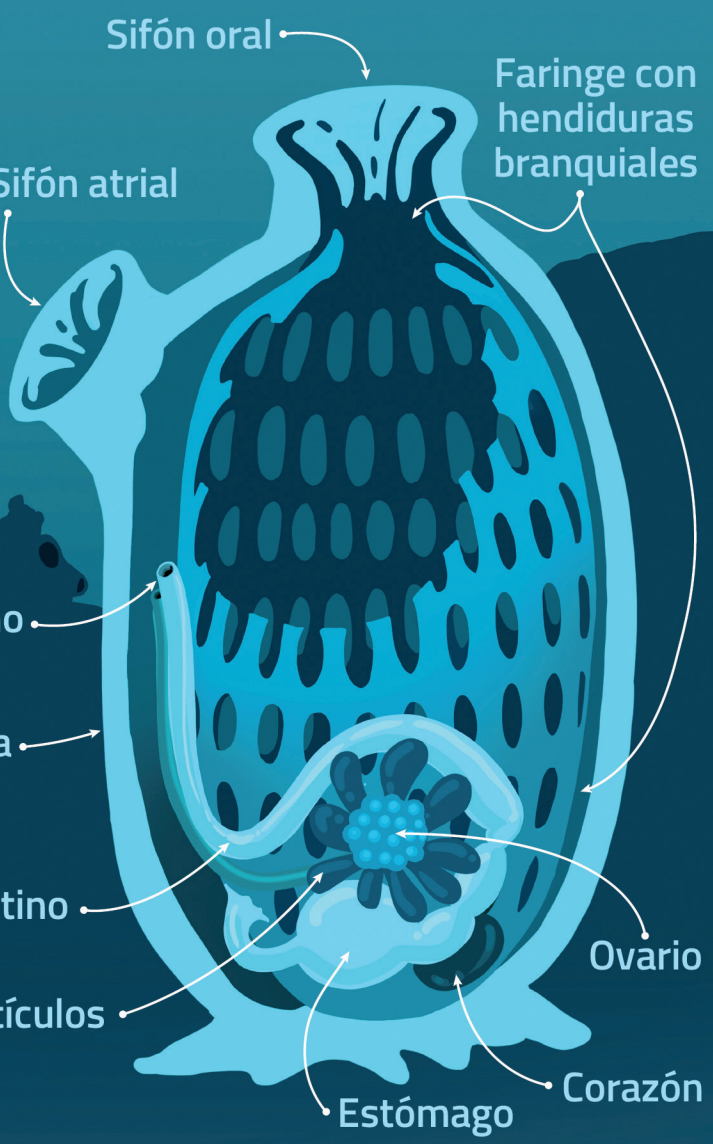
solitarias

Es un solo individuo con forma de papa y dos sifones, en un sifón entra el agua y sale por el otro.

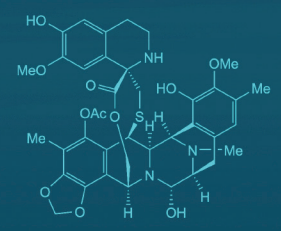
coloniales



Varios individuos brotan de otros y se mantienen juntos para vivir bajo un mismo "techo" o túnica que los protege.



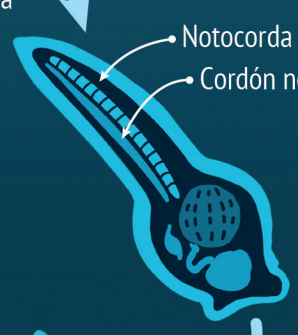
De las **ascidias** se extraen algunos compuestos químicos:



la especie *Ecteinascidia turbinata* produce el compuesto **Ecteinascidin 743**, que ha demostrado ser efectivo en el combate de ciertos canceres malignos.

Ciclo de vida

Cuando la larva crece, se fija en el fondo y comienza su metamorfosis hacia el estado adulto, cuando empiezan a filtrar el agua, crecer y reproducirse.



En países como **Chile, Japón, Corea y Francia** forman parte de su gastronomía.

+3,000 especies

viven en ambientes marinos, desde las costas hasta ambientes abisales.

Sus principales depredadores son: **moluscos, planarias y cangrejos** y forman parte de la dieta de **tortugas y peces.**

Coordinación:
Diana Ugalde y Nuno Simões

Asesoría y contenido:
Rosana Rocha Moreira
Lilian Palomino Alvarez

Diseño e ilustración:
Alberto Guerra

BDMY BioDiversidad Marina de Yucatán
Texas A&M University Corpus Christi | HARTE Research Institute for Gulf of Mexico Studies
Harte Charitable Foundation
CONABIO Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

PARTICIPACIONES Y ASISTENCIAS

• “VI Simposio Nacional de Herramientas de Biotecnología para una Agricultura Sustentable”, Coautoría del trabajo Caracterización del metabolismo de especies terrestres y marinas de México La Red de Cuerpos Académicos y Grupos de Investigación del 13 al 15 de octubre de 2021.
• “Conferencia La investigación-acción proceso fundamental en la formación docente”. en el marco de la Cuarta Jornada de Formación Docente, llevada a cabo el día 25 de junio de 2021.
• “XXII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología y la XV International Meeting of the Mexican Society of Planktology A. C.” en modalidad virtual. Coautoría del trabajo “BIODIVERSIDAD DE CTENÓFOROS DE LOS MARES MEXICANOS” octubre 2021.
• Evaluador en el “1er EXPO-IDEAS, CDMX QUANTUM CUAT´S divulgación científica, ATOMIC ZAR, por medio de EXPO-IDEAS Michoacán a través de la asociación civil LOMBARDÍA JOVEN A.C.” , septiembre 2020.
• “4º Congreso Latinoamericano de Equinodermos” coautoría en el trabajo “Equinodermos asociados a ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures, Estructuras Artificiales de Monitoreo Arrecifal) colocados en la península de Yucatán” , sede Sisal, Yucatán del 10 al 15 de noviembre de 2020.
• Participación en la Semana Mundial de los Arrecifes de Coral con la ponencia “¿El Arca de Noé está en el Banco de Campeche? La diversidad de Cayo Arcas y su relación con otros arrecifes de coral.” https://www.youtube.com/watch?v=yK7o7SGu5HA&t=1s. Julio 2020
• Participación en la mesa de diagnóstico para la conservación y rehabilitación de los socio-ecosistemas marino-costeros con la temática “Estructuras artificiales de monitoreo de fauna marina, ARMS y PANAMEX UNAM” , sede Sisal, Yucatán del 10 al 8 de noviembre de 2019.