



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

**Instituto de Investigaciones sobre los Recursos
Naturales**

Efecto de la disponibilidad de sustrato en los ensamblajes de esponjas perforadoras de las comunidades arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México.

TESIS

**PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA INTEGRATIVA**

PRESENTA:

Biól. Carlos Alberto Emmanuel García Madrigal

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Héctor Hugo Nava Bravo

COMITÉ TUTORAL:

Dra. Alma Lilia Fuentes Farías

Dr. José Luis Carballo Cenizo

Dr. Omar Domínguez Domínguez

Dr. Luis H. Escalera Vázquez



Morelia, Michoacán, agosto 2017.

Dedicatoria

Quiero dedicar esta tesis a mi Familia, quienes han sido los motores en cada una de mis metas y no dejan de apoyarme, siempre han estado en las buenas y en las malas, en especial mis Padres Víctor Andrés García Díaz y Guadalupe Madrigal Hernández los seres que me dieron la vida después del CREADOR.

Agradecimientos

A mis Padres y al Creador por brindarme la oportunidad de venir a este mundo, guiándome en todo momento, por nunca dudar y confiar siempre en mí. También les agradezco el amor y cariño que me han dado, además el tiempo que han invertido en mi educación.

A mis hermanas Aura, Gaby y Amor quienes han sido mis mejores compañeras desde que nací, brindándome siempre su cariño, siendo mis cómplices en travesuras y locuras.

A Fany quien ha sido mi mejor amiga, cómplice y consejera, durante esta aventura de mi vida que ha sido estudiar un posgrado y que me gustaría que fuera por siempre.

Al Instituto de Investigaciones Sobre los Recursos Naturales y a la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por darme la oportunidad de estudiar una Maestría que tanto deseaba.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por todos los apoyos económicos otorgados que me permitieron estudiar un Posgrado.

A mi director de tesis Dr. Héctor Nava, quien sin conocerme confió en mí y me compartió uno de sus proyectos para concretar mis estudios de maestría, además del tiempo que dedico para concluir mi trabajo de investigación.

A todos los profesores que compartieron sus conocimientos y experiencias durante mis estudios de posgrado.

A todos mis compañeros de maestría quienes compartieron el sufrimiento y alegría de los “tortúrales” de cada semestre, en los exámenes y en las súper prácticas de campo.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	Pág. 3
2. ANTECEDENTES.....	Pág. 5
3. HIPÓTESIS.....	Pág. 7
4. OBJETIVOS.....	Pág. 8
4.1 Objetivo general.....	Pág. 8
4.2 Objetivos particulares.....	Pág. 8
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	Pág. 9
6. MATERIALES YMÉTODOS.....	Pág.10
6.1 Diseño de muestreo.....	Pág.10
6.2 Registro de parámetros ambientales.....	Pág.11
6.3 Cobertura de los componentes del sustrato.....	Pág.12
6.4 Abundancia de esponjas perforadoras.....	Pág.13
6.5 Análisis de datos ambientales y biológicos.....	Pág.14
7. RESULTADOS.....	Pág.15
7.1 Parámetros ambientales.....	Pág.15
7.2 Cobertura de los componentes del sustrato.....	Pág.18
7.3 Conformación de los ensambles de las esponjas perforadoras en cada sitio arrecifal y en cada sustrato.....	Pág.20
7.4 Variación de la abundancia de esponjas perforadoras por sitio arrecifal y por sustrato.....	Pág.23
7.5 Variación espacial de la estructura del ensamblaje de esponjas perforadoras.....	Pág.27
7.6 Relación de las características ambientales con la estructura de organización del ensamble de esponjas perforadoras.....	Pág.33
8. DISCUSIÓN.....	Pág.35
8.1 Estado de conservación de los sitios arrecifales.....	Pág.35
8.2 Estructura del ensamble de esponjas perforadoras de cada sitio arrecifal.....	Pág.36
8.3 Relación sustrato coral muerto y esponjas perforadoras.....	Pág.37
9. CONCLUSIONES.....	Pág.41
10. LITERATURA.....	Pág.42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación de los sitios arrecifales estudiados de Zihuatanejo Guerrero, México.....	Pág.10
Figura 2. Tasa de sedimentación resuspensión promedio ($\text{kg m}^{-2}\text{día}^{-1}$) registrada en cinco sitios arrecifales.....	Pág.16
Figura 3. Temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$) de la columna de agua registrada en cinco sitios arrecifales.....	Pág.17
Figura 4. Luminancia promedio (Lux) de la columna de agua registrada en cinco sitios arrecifales	Pág.17
Figura 5. Transparencia promedio de la columna de agua en metros (m) registrada en cinco sitios arrecifales	Pág.18
Figura 6. Análisis de componentes principales (ACP) de los sustratos.....	Pág.19
Figura 7. Porcentaje de cobertura de los diferentes componentes del sustrato e índice de mortalidad coralina en cinco sitios arrecifales.....	Pág.20
Figura 8. Abundancia (%) de esponjas en el coral muerto anclado (CMA) y en el escombros coralino (ESC) en los cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo Guerrero, México.....	Pág.22
Figura 9. Variación de la abundancia de esponjas perforadoras (%) promediada a) por sitio y b) por sustrato.....	Pág.23
Figura 10. Abundancia promedio (%), columnas, eje principal Y) y riqueza de especies (S, círculos, eje secundario Y) de esponjas perforadoras.....	Pág.24
Figura 11. a) Análisis de clasificación Clúster y b) análisis bidimensional de ordenación NMDS ("Non-metric Multidimensional scaling") basado en la abundancia de las especies de esponjas perforadoras registrada en el sustrato de coral muerto.....	Pág.29
Figura 12. a) Análisis de clasificación Clúster y b) análisis bidimensional de ordenación NMDS ("Non-metric Multidimensional scaling") basado en la abundancia de las especies de esponjas perforadoras registrada en el sustrato escombros coralino	Pág.32

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Eigenvalores del ACP de la cobertura de sustrato.....	Pág.19
Tabla 2. Frecuencia de invasión promedio (%) de las esponjas perforadoras en los cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México en sustrato coral muerto anclado (CMA) y escombros coralino (ESC).....	Pág.25
Tabla 3. Análisis SIMPER para coral muerto anclado (CMA).....	Pág.28
Tabla 4. Análisis SIMPER para escombros coralino (ESC).....	Pág.31
Tabla 5. Correlaciones de Spearman entre las variables abióticas y biológicas.....	Pág.34
Tabla 6. Combinación de variables que muestran la mayor correlación entre variables ambientales y estructura de la comunidad.....	Pág.34

RESUMEN

El desarrollo arrecifal se relaciona estrechamente con el proceso de bioerosión, el cual consiste en la transformación del sustrato calcáreo en sedimento y carbonato de calcio que permanece disuelto en la columna de agua para que los organismos calcificantes lo depositen en el arrecife. Las esponjas perforadoras son un grupo especializado que influye notablemente en el proceso de bioerosión. Entre los distintos tipos de sustrato calcáreo disponibles en los arrecifes de coral, los esqueletos de los corales muertos suelen ser los preferidos por estas esponjas. En este sentido, el objetivo del presente estudio fue caracterizar la estructura del ensamble de esponjas perforadoras y determinar su relación con la disponibilidad de sustrato coralino muerto. Para esto, se estudió la abundancia y diversidad de estas esponjas en el escombros coralino y en el coral muerto anclado de cinco arrecifes de Zihuatanejo, Guerrero y su relación con el grado de deterioro de los arrecifes, incluida la disponibilidad de sustrato coralino muerto. 12 especies de esponjas perforadoras pertenecientes a cuatro géneros: *Cliona*, *Pione Thoosa* y *Siphonodictyon* fueron encontradas. Caleta de Chon fue la localidad en la que se registró la mayor abundancia de esponjas, con un 84.6% y Playa Riscalillo fue la de menor abundancia, con un 58.0%. *Cliona vermifera* fue la especie más abundante en el escombros coralino de las cinco comunidades, sobre todo en Islote Zacatoso, en Playa Las Gatas y en Playa Riscalillo, donde estuvo presente hasta en un 60.0% de las muestras. En el coral muerto anclado su mayor frecuencia se registró en Caleta de Chon y en Playa Manzanillo encontrándose hasta en un 48.0% de las muestras. El análisis BIO-ENV mostró una correlación significativa entre la cobertura de coral muerto anclado y la estructura de la comunidad ($r=0.624$). Aunque la abundancia y la diversidad de esponjas perforadoras han sido relacionadas con el grado de perturbación de los arrecifes por efectos antropogénicos y fenómenos naturales, los resultados del presente estudio sugieren que la disponibilidad de coral muerto anclado es un factor clave para el desarrollo del ensamble de esponjas perforadoras.

Palabras clave: Esponjas perforadoras, bioerosión, arrecifes, sustrato y El Niño.

ABSTRACT

Coral Reef development is closely related with the bioerosion process. It consists in the transformation of calcareous substratum into sediments and dissolved material in water column, available for calcifier organisms. Boring sponges constitute a specialized taxa with high contribution to the bioerosion process. Among different calcareous substrata available in coral reefs, boring sponge larvae seems to prefer the skeletons of dead corals for colonization. In this sense, major objective of this study was to characterize the structure of boring sponge assemblages and to evaluate its correlation with the availability of dead corals and the conservation state of coral reefs. Twelve boring sponge species belonging to four genera: *Cliona*, *Pione*, *Thoosa* y *Siphonodictyon* were found. Caleta de Chon recorded the highest abundance of boring sponges (84.6%) and Playa Riscalillo recorded the lower abundance (58.0%). *Cliona vermifera* was the most abundant sponge in coral rubble, mainly at Islote Zacatoso, Playa Las Gatas and Playa Riscalillo, where this species was present in 60.0% of all samples. In dead corals, highest sponge abundance was recorded at Caleta de Chon and Playa Manzanillo, reaching 48.0% of samples. BIO-ENV analysis showed a significant correlation between the coverage of dead corals and the boring sponge assemblage ($r=0.624$). Although diversity and abundance of boring sponges was related with the level of conservation state of coral reefs impacted by natural and anthropogenic impacts, results from the present study suggest that availability of dead corals is a key factor in the development of boring sponge assemblages.

1. INTRODUCCIÓN

En los arrecifes coralinos, la erosión biológica (bioerosión) es un proceso que contribuye a transformar el sustrato calcáreo en sedimentos y carbonato de calcio (Neumann 1966, Rützler 1975), el cual queda disuelto en la columna de agua y disponible para los corales hermatípicos (Neumann 1966, Nava y Carballo 2008). En condiciones naturales estables, la bioerosión es un mecanismo que está en equilibrio con la calcificación (Scoffin *et al.* 1980, Perry *et al.* 2008, Enochs *et al.* 2015). No obstante, algunos estudios recientes han sugerido que la bioerosión podría intensificarse bajo condiciones que perjudiquen el estado de salud de los corales arrecifales (Tribollet *et al.* 2009, Wisshak *et al.* 2013). El deterioro arrecifal debido al impacto crónico por actividades humanas, así como la alteración de los patrones oceanográficos y meteorológicos causada por el cambio climático parecen ser las principales amenazas para el equilibrio de estos ecosistemas (Glynn y Leyte-Morales 1997, Glynn *et al.* 1998, Reyes-Bonilla 2001, Carriquiry *et al.* 2001, Reyes-Bonilla *et al.* 2002, Tribollet *et al.* 2009, Wisshak *et al.* 2013). El ensamble de especies que desempeñan el papel de la bioerosión en los ambientes arrecifales incluye microorganismos, invertebrados y vertebrados (Risk y MacGeachy 1978, Glynn 1997, Wisshak y Tapanila 2008, Tribollet *et al.* 2011). Entre los invertebrados, las esponjas perforadoras son un grupo especializados en transformar el carbonato coralino en sedimentos y carbonato disuelto (Neumann 1966, Schönberg 2002, Zundeleovich *et al.* 2007, Nava y Carballo 2008). Además de ser uno de los principales grupos de bioerosionadores, ha sido observado que algunas especies de este grupo son resistentes a niveles altos de irradiancia y temperatura (Schönberg y Ortiz 2008), condiciones que pueden llegar a ser letales para los corales formadores de arrecifes.

Según los resultados de algunos estudios, algunas especies de estas esponjas muestran una alta capacidad para invadir a los corales que son afectados por cambios ambientales drásticos de temperatura, de tasas altas de sedimentación, de contaminación por materia orgánica y de lesiones físicas causadas por disturbios naturales o antropogénicos (Rützler 2002, Holmes *et al.* 2000, Schönberg y Ortiz 2008). Algunas otras especies muestran una mayor preferencia para invadir el sustrato de coral muerto (Holmes *et al.* 2000, Sheppard *et al.* 2002, Schönberg y Ortiz 2008, Schönberg *et al.* 2017). Ya que el deterioro arrecifal y la subsecuente mortalidad coralina parecen estar ocurriendo continuamente en todos los mares tropicales, se ha predicho que el papel ecológico de estas esponjas podría alterarse y promover la progresiva destrucción de los arrecifes de coral (Schönberg 2002, Carballo *et al.* 2008, Nava y Carballo 2008).

En el Pacífico mexicano, se han realizado descripciones de los ensamblajes de especies de esponjas perforadoras de algunos arrecifes de Oaxaca (Carballo *et al.* 2008) y de Guerrero (Nava y Carballo 2013) y algunos trabajos han estudiado el efecto del ambiente en los ensamblajes de estas esponjas (Carballo *et al.* 2008, Nava y Carballo 2013, Nava *et al.* 2014). Sin embargo, poco se sabe del efecto de la disponibilidad de sustrato coralino muerto, con la abundancia de esponjas perforadoras para esta zona. En este sentido, el presente trabajo pretende determinar la diversidad y la abundancia de estas esponjas perforadoras y su relación con la disponibilidad de sustrato coralino muerto, que es una característica cada vez más notoria en los arrecifes de coral de todo el mundo sujetos a la degradación ambiental y el cambio climático.

2. ANTECEDENTES

El estudio del proceso de bioerosión por esponjas perforadoras en arrecifes coralinos comenzó desde la segunda mitad del siglo pasado por Goreau y Hartman (1963). Rützler y Rieger (1973) realizaron las primeras observaciones del proceso, documentando que se lleva a cabo por células llamadas arqueocitos, que secretan sustancias ácidas para desprender partículas lenticulares del sustrato calcáreo. Posteriormente, Wilkinson (1987), Rosell y Uriz (1991), Hill (1996) y Schönberg (2006) demostraron que la tasa de bioerosión y de crecimiento de la esponja *Antosigmella varians* aumentaban conforme incrementaba la densidad de zooxantelas simbiotes en el tejido de la esponja, llegando incluso a incrementar su capacidad para competir por el sustrato con otros invertebrados (Rützler 2002, Zea y Weil 2003). Recientemente se han realizado experimentos en los que se ha expuesto a la esponja perforadora *Cliona orientalis* a condiciones de temperatura y de concentración de CO₂ superiores a las del océano, resultando en el incremento en su tasa de bioerosión (Hill y Hill 2012). Ya que estas esponjas han mostrado una mayor capacidad para tolerar condiciones ambientales letales para los corales arrecifales (Bell 2002), se espera que las condiciones futuras de incremento de CO₂, podrían favorecer la abundancia y la actividad bioerosionadora de estas esponjas, en perjuicio de los corales (Hill y Wilcox 1998, Hill y Hill 2012). La disponibilidad de sustrato coralino muerto también ha sido relacionada con la abundancia de estas esponjas (Sheppard *et al.* 2002), por lo que se ha sugerido que los futuros eventos de mortalidad de corales podrían favorecer el desarrollo de los ensamblajes de esponjas perforadoras (Schönberg y Ortiz 2008).

En los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano, el estudio del proceso de bioerosión por esponjas perforadoras tiene poco más de dos décadas (Carballo *et al.* 2004, 2008,

Nava y Carballo 2008, 2013, Nava y Ramírez-Herrera 2011, 2012, Figueroa-Camacho y Villegas-Sánchez 2013, Nava *et al.* 2014). Durante este periodo estos arrecifes han sido afectados por diversos impactos naturales y antropogénicos. Los eventos El Niño, por ejemplo, han ocasionado episodios de mortalidad masiva de corales en distintas localidades de esta región (Glynn y Leyte-Morales 1997, Glynn *et al.* 1998, Reyes-Bonilla 2001, Carriquiry *et al.* 2001, Reyes-Bonilla *et al.* 2002), mientras que la degradación debido a perturbaciones humanas también ha contribuido en el deterioro de los arrecifes, incrementando cobertura de coral muerto (Ochoa-López *et al.* 1998, Granja-Fernández y López-Pérez 2008, Nava y Ramírez-Herrera 2011, 2012). Por esta razón, se requieren estudios que aporten información para entender la relación de la abundancia del sustrato coralino muerto y el ensamble de esponjas perforadoras, lo cual es el principal objetivo de este trabajo.

3. HIPÓTESIS

El sustrato coralino muerto suele ser el sustrato más invadido por esponjas perforadoras en los arrecifes de coral del Pacífico mexicano, por lo que se espera que la disponibilidad de este sustrato tenga una relación directa positiva con la abundancia y diversidad de esponjas perforadoras en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Conocer la estructura del ensamble de esponjas perforadoras y su relación con la disponibilidad de sustrato coralino muerto, en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero.

4.2 Objetivos específicos

- Evaluar el estado de conservación de cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo Guerrero, caracterizando el ambiente y la composición del sustrato en cada uno de los sitios estudiados.
- Evaluar la estructura del ensamble de especies de esponjas perforadoras en dos tipos de sustrato coralino: coral muerto anclado (CMA) y escombros coralinos (ESC) en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero.
- Analizar las variables ambientales: temperatura, transparencia de la columna de agua, luminancia y sedimentación con la disponibilidad de sustrato coralino muerto y su relación con la estructura del ensamble de esponjas perforadoras.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en cinco arrecifes coralinos de la zona litoral de Zihuatanejo, Guerrero. Los sitios fueron: Islote Zacatoso ($17^{\circ} 39' 13.2''$ N, $101^{\circ} 37' 13.3''$ O) se encuentra fuera de la bahía, se considera un sitio conservado debido a su desarrollo saludable de corales. Playa Las Gatas ($17^{\circ} 37' 19.7''$ N, $101^{\circ} 33' 10.5''$ O) se considera como un sitio perturbado, porque en los últimos tres décadas ha recibido un alto impacto antropogénico (turismo y desarrollo urbano). Caleta de Chon ($17^{\circ} 36' 52.8''$ N, $101^{\circ} 33' 16.3''$ O) se considera un sitio poco perturbado, por efecto del cambio de uso de suelo en años recientes y desarrollo de vías de comunicación (carreteras). No obstante, presenta un buen desarrollo arrecifal y una cobertura bastante desarrollada de coral vivo. Palaya Manzanillo ($17^{\circ} 37' 11.4''$ N, $101^{\circ} 31' 27.6''$ O) y Playa Riscalillo ($17^{\circ} 37' 07''$ N, $101^{\circ} 31' 3.5''$ O) según Nava y Ramírez-Herrera (2012), presentaban una alta cobertura de coral vivo. Sin embargo, durante el muestreo se observó una alta incidencia de corales pálidos y blanqueados. Esto coincidió con el incremento de temperatura del agua del océano durante la incidencia del fenómeno El Niño de 2015 (Fig.1).

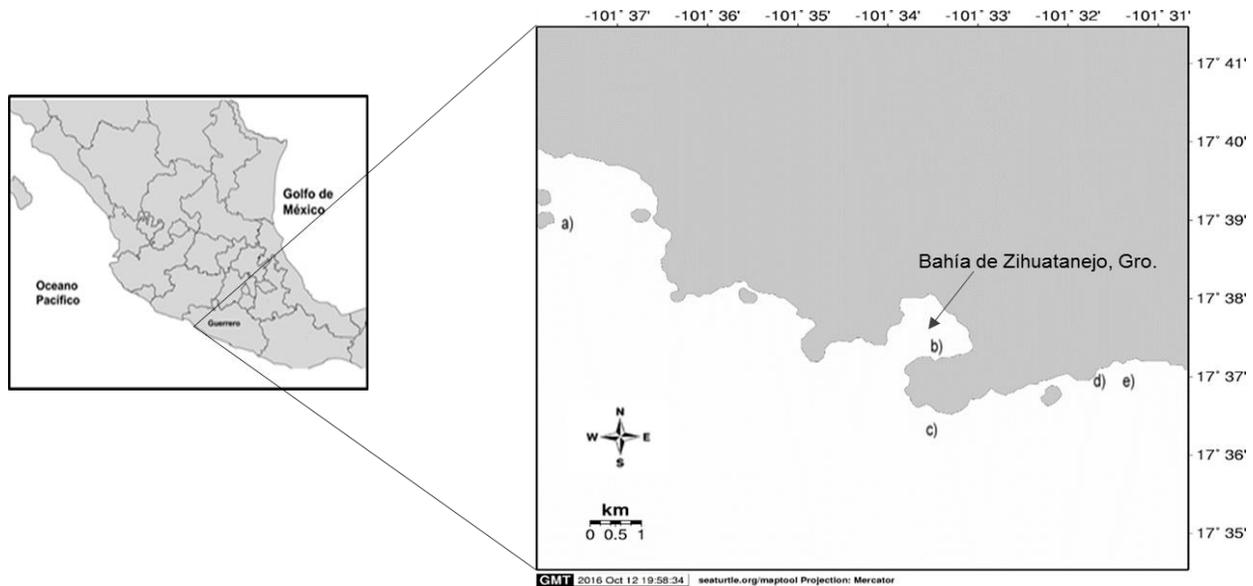


Figura 1. Mapa de la ubicación de los cinco sitios arrecifales estudiados de Zihuatanejo Guerrero, México. a) Isote Zacatoso, b) Playa Las Gatas, c) Caleta de Chon, d) Playa Manzanillo y e) Playa Riscalillo.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Diseño de muestreo

Se realizó un muestreo durante el mes de septiembre de 2015, en cinco sitios arrecifales, siendo: Isote Zacatoso, Playa Las Gatas, Caleta de Chon, Playa Manzanillo y Playa Riscalillo en Zihuatanejo, Guerrero. Se registraron parámetros ambientales como: la tasa de sedimentación/resuspensión, la transparencia de la columna de agua, la temperatura y la luminancia. Posteriormente en cada sitio se registró la cobertura de sustrato con el método transecto lineal y para registrar la abundancia de esponjas perforadoras se tomaron 25 muestras de coral de cada sustrato, coral muerto anclado y escombros coralinos.

6.2 Registro de parámetros ambientales

La tasa de sedimentación/resuspensión promedio (SED/RES, promedio \pm DS) se obtuvo mediante la instalación de seis trampas de sedimentos en cada arrecife, primeramente se clavó una varilla en el fondo de cada sitio, la cual sirvió de soporte para colocar un tubo de PVC, en el cual se sujetaron dos trampas de sedimento que consistieron en dos envases de plástico con una boca de 2.0 cm de diámetro y 1L de capacidad. Los tubos de PVC fueron instalados a una distancia de 30 metros entre cada trampa. Después de tres días fueron retiradas y posteriormente trasladadas al laboratorio para su análisis. En laboratorio se dejaron asentar las muestras, se decantaron y lavaron con agua dulce para reducir la concentración de sales, repitiendo dicho proceso dos veces. Posteriormente cada muestra se ubicó en un recipiente de aluminio y se secó en una estufa a 105°C, hasta que este alcanzó su peso constante, el cual fue registrado.

Posteriormente, con el peso seco del sedimento, por medio del área de la boca del recipiente colector y de los días de permanencia en el fondo, se calculó la tasa de sedimentación y resuspensión (SED/RES $\text{kg m}^{-2}\text{día}^{-1}$) (Moore 1972, Carballo *et al.* 1996, Bell y Barnes 2000, Maughan 2001) de cada trampa, así como el promedio para cada arrecife (promedio \pm DS) utilizando la siguiente ecuación:

Fórmula:

$$\text{SED/RES} = \text{Kg} / \text{A} \times \text{D}$$

Donde SED/RES = tasa de sedimentación/resuspensión ($\text{kg m}^{-2}\text{día}^{-1}$), Kg = peso seco del sedimento captado en las trampas (kg), A = área de la boca de la trampa de sedimento (m) y D = duración del muestreo de sedimentos (días).

La transparencia de la columna de agua se registró usando un disco de Secchi. La transparencia se expresó en metros y en total se realizaron tres mediciones diarias en cada sitio a las 12 del día y se promediaron para cada arrecife (promedio \pm DS).

La temperatura y la luminancia se registraron mediante sensores electrónicos de luz y temperatura (Onsent Hobo® modelo Pendant UA-002-64), los cuales fueron programados para registrar ambas variables durante tres días cada cinco minutos. Los sensores fueron atados en cada tubo de PVC de las trampas de sedimento y posteriormente los datos registrados fueron descargados en la computadora para calcular el promedio de la temperatura y la luminancia de cada sitio (promedio \pm DS).

6.3 Cobertura de los componentes del sustrato

Para registrar la cobertura de coral sano, coral pálido, coral blanqueado, coral muerto, escombros coralinos, roca, arena y algas filamentosas sobre coral muerto reciente se emplearon tres transectos lineales paralelos a la línea de costa. Estos consistieron en tres líneas de 20 metros de longitud, a una distancia de cinco metros entre líneas extendidas en cada uno de los arrecifes. Mediante buceo autónomo se nadó por encima de cada transecto registrando la cobertura promedio (% , promedio \pm DS) de cada uno de los componentes del sustrato, finalmente se cuantificó la cobertura de los sustratos tomando como el 100% los 20 metros de cada transecto (Nava 2004).

Usando los registros de cobertura de coral muerto (la suma de cobertura de coral muerto anclado y escombros coralinos) y vivo (cobertura de corales sanos, pálidos y blanqueados) se calculó el índice de mortalidad coralina (IMC). Este nos indica el estado de conservación del arrecife, es decir, si el arrecife se encuentra dominado por

corales vivos o muertos (Gómez *et al.* 1994, Holmes *et al.* 2000). Este índice se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{IMC} = \text{CMA} / (\text{CVA} + \text{CMA})$$

Dónde: IMC= Índice de mortalidad coralina, CMA = % de cobertura de corales muertos y CVA=% de cobertura de corales vivos. El rango del índice de mortalidad coralina oscila desde valores cercanos a 0 (el sustrato coralino está dominado por corales vivos) a 1 (el sustrato coralino está dominado por corales muertos).

6.4 Abundancia de esponjas perforadoras

Mediante buceo autónomo, en cada sitio se colectó un fragmento de la matriz arrecifal muerta (CMA) y de escombros coralinos (ESC) cada dos metros a lo largo de tres transectos de 50 metros de longitud. En total fueron colectadas 25 muestras de cada uno de los dos tipos de sustrato. Las muestras colectadas fueron fijadas en formol al 4% para transportarlas al laboratorio en bolsas debidamente etiquetadas. En el laboratorio las muestras fueron fragmentadas y observadas por medio de una lupa estereoscópica Nikon® modelo SMZ 745. En cada fragmento se buscó el tejido coanosómico de las esponjas perforadoras del cual se tomó una muestra para identificar a las esponjas perforadoras a nivel de especie usando las descripciones de Carballo *et al.* (2008). Usando un microscopio óptico Carl ZEISS®, se observaron y se midieron los espiráculos de cada esponja verificando así sus características. Con los datos obtenidos de las muestras de cada sitio se determinó la abundancia para cada una de las especies encontradas en cada uno de los sustratos. Así mismo, se determinó la riqueza de especies de esponjas perforadoras por cada sitio y por cada sustrato.

6.5 Análisis de datos ambientales y biológicos

Inicialmente se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos ambientales, mediante pruebas de Lilliefors y Levene's. Posteriormente se realizó una serie de ANOVAs de una vía para determinar si existieron diferencias significativas entre sitios en la tasa de sedimentación/resuspensión, en la transparencia del agua, en la luminancia a nivel de fondo y en la temperatura.

Para caracterizar cada sitio en base a la cobertura de sus componentes del sustrato, detectar cuales fueron similares y cuáles fueron los componentes más importantes en cada uno de estos, se utilizó el análisis de componentes principales (ACP). Los registros de cobertura fueron previamente estandarizados (media/desviación) usando distancias euclidianas para construir la matriz de partida (Clarke y Warwick 1994 y Naranjo *et al.* 1997).

Para comparar la estructura de los ensamblajes de esponjas perforadoras de los cinco arrecifes muestreados se realizaron los análisis multivariantes CLÚSTER y NMDS con los registros de abundancia hechos en el CMA y en el ESC. Inicialmente, se generó una matriz de similitud con los datos de abundancia previa transformación a raíz cuarta (Warwick y Clarke 1991), a la cual se le aplicó el índice de Bray–Curtis (Bray y Curtis 1957), el cual no considera las dobles ausencias. El análisis CLÚSTER se usó para obtener una primera clasificación de grupos y el análisis SIMPER ("Similarity Percentage") para determinar las especies principales que contribuyen a la separación entre estos grupos (Warwick *et al.* 1990, Clarke y Ainsworth 1993). También se usó el análisis NMDS ("Non-metric Multidimensional scaling") para obtener una ordenación bidimensional de los grupos, y detectar gradientes ambientales relacionados con el ensamblaje de esponjas perforadoras. El valor de estrés de Kruskal (Clarke y Ainsworth

1993) permitió determinar qué tan confiable era la interpretación de la ordenación de las réplicas:

- Estrés <0.05 : Corresponde a una representación excelente sin problemas de interpretación.
- Estrés >0.05 y <0.1 : Corresponde a una buena ordenación sin riesgos de interpretación.
- Estrés >0.1 y <0.2 : Puede mostrar una representación útil, aunque no de confianza en la interpretación de resultados para los valores más altos de este rango.
- Estrés >0.2 : Difícil de interpretar; las muestras se distribuyen al azar.

Para determinar que parámetros ambientales y que componente del sustrato tuvieron más influencia sobre la abundancia de esponjas perforadoras, se realizaron correlaciones de Spearman para datos no paramétricos (Zar 2009, Calvo 1985, Nava 2004). Posteriormente, para determinar cuál conjunto de variables ambientales y de componentes de sustrato tuvo un efecto significativo en la configuración de la estructura de los ensambles de las esponjas perforadoras se realizó un análisis BIOENV (Kruskal y Wish 1978, Clarke y Ainsworth 1993).

7. RESULTADOS

7.1 Parámetros ambientales

La tasa de sedimentación y resuspensión difirió significativamente entre sitios ($F = 37.7$, $p < 0.01$), el mayor registro fue hecho en Caleta de Chon con $3.9 \pm 0.7 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y el menor en Islote Zacatoso con $1.2 \pm 0.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Fig. 2) La temperatura difirió

entre sitios ($F = 45.5$, $p < 0.01$), Playa Riscalillo registró la temperatura más alta con 31.4 ± 0.5 °C e Islote Zacatoso la menor temperatura con 31.0 ± 0.1 °C (Fig. 3). La luminancia también presentó diferencia entre sitios ($F = 20.2$, $p < 0.1$), Playa Manzanillo mostró la luminancia más alta con 17476.7 ± 3603.3 Lux y Caleta de Chon la menor luminancia con 9181.2 ± 3085.9 Lux (Fig. 4). Finalmente, la transparencia de la columna de agua fue similar entre sitios y varió desde 6.4 ± 0.7 m registrada en Caleta de Chon hasta 7.2 ± 1.8 m registrada en Playa Riscalillo (Fig. 5).

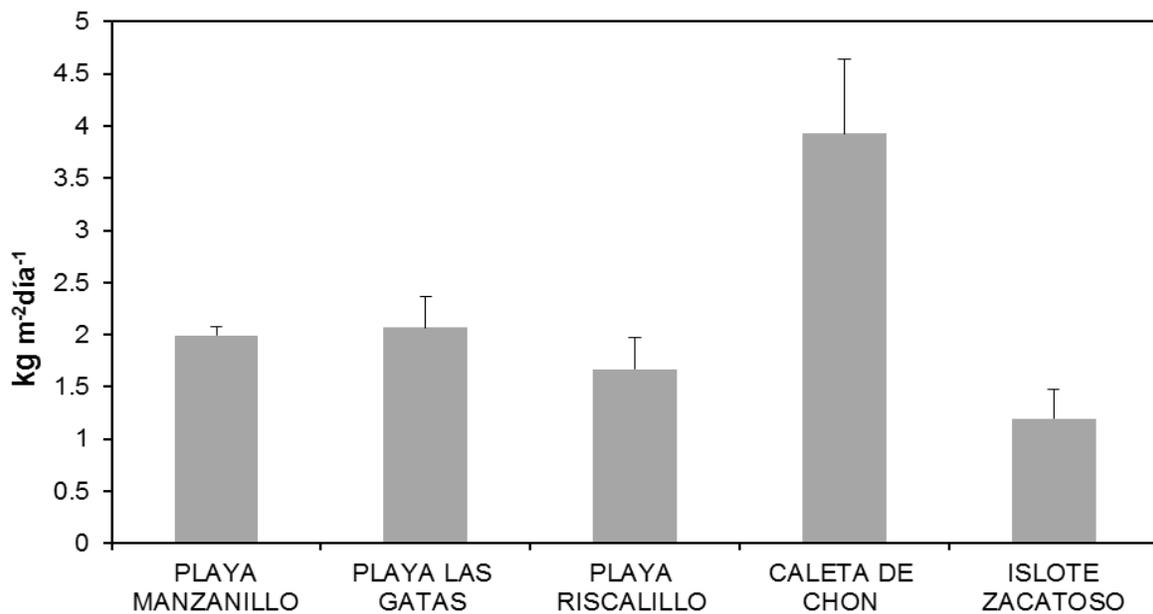


Figura 2. Tasa de sedimentación resuspensión promedio ($\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), registrada en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México durante el mes de septiembre de 2015. Las barras sobre las columnas muestran la desviación estándar.

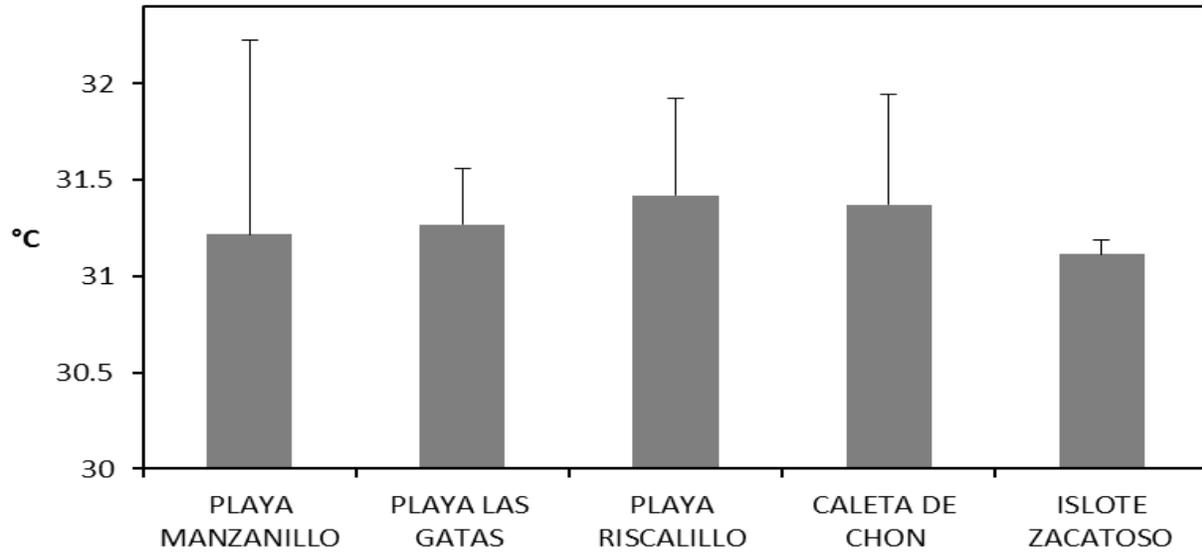


Figura 3. Temperatura promedio (°C) de la columna de agua registrada en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México durante el mes de septiembre de 2015. Las barras sobre las columnas muestran la desviación estándar.

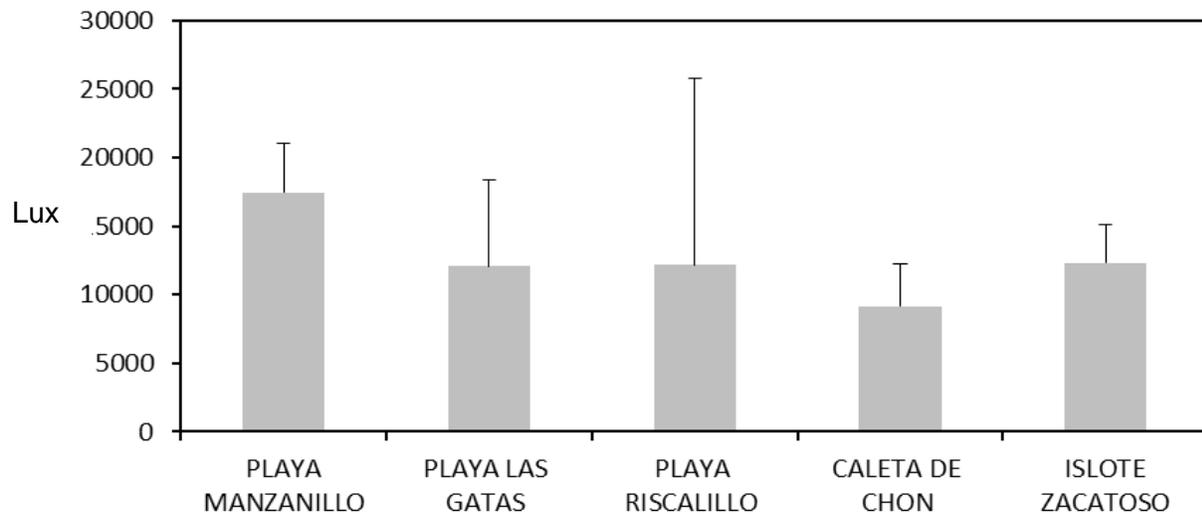


Figura 4. Luminancia promedio (Lux) de la columna de agua registrada en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México durante el mes de septiembre de 2015. Las barras sobre las columnas muestran la desviación estándar.

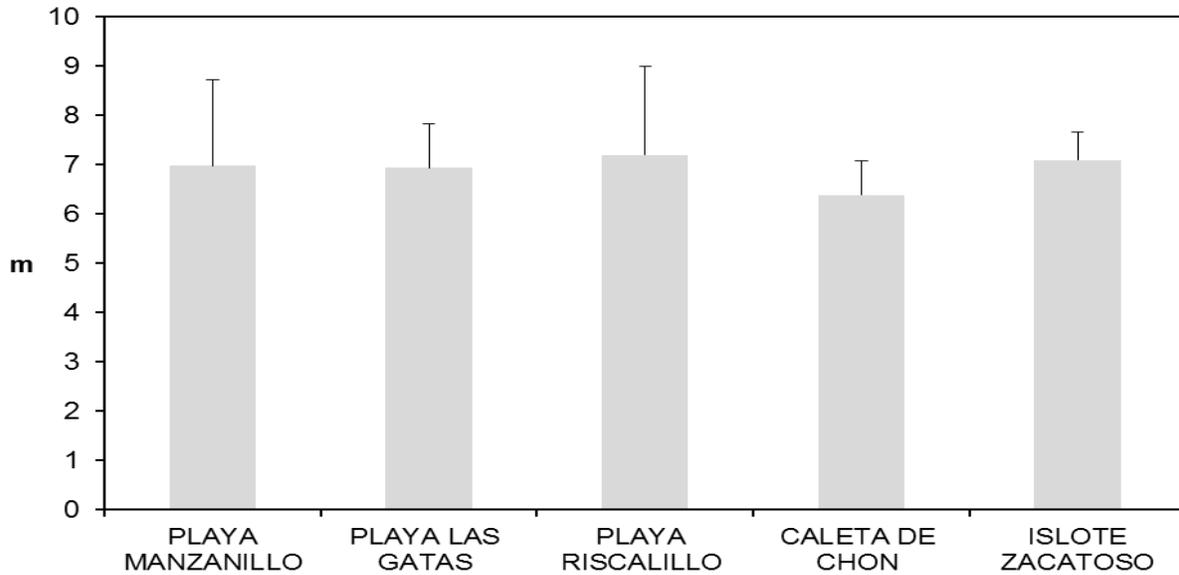


Figura 5. Transparencia promedio de la columna de agua (m) cuantificada con el disco de Secchi, registrada en los cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México, en el mes de septiembre de 2015. Las barras sobre las columnas muestran la desviación estándar.

7.2 Cobertura de los componentes del sustrato

Los dos primeros componentes del ACP explicaron el 55.9% de la variación de los datos (Tabla1). Con este análisis se observó una variación importante entre los cinco arrecifes en base a la cobertura de sus componentes del sustrato (Fig. 6). Islote Zacatoso y Caleta de Chon, por ejemplo, se caracterizaron por su alta cobertura de coral vivo (hasta $58.0 \pm 5.1\%$), de coral pálido (hasta $27.4 \pm 35.2\%$), de algas filamentosas (hasta $5.6 \pm 9.7\%$) y de escombros coralinos (hasta $7.2 \pm 4.6\%$); así como por su baja cobertura de coral blanqueado (hasta $0.3 \pm 0.5\%$), de roca (hasta $25.7 \pm 9.3\%$) y de arena (hasta $0.2 \pm 0.3\%$). Playa Las Gatas se diferenció de los demás sitios a causa de su alta cobertura de roca ($49.6 \pm 15.1\%$), de arena ($9.4 \pm 7.2\%$) y de coral blanqueado ($31.9 \pm 20.9\%$); así como de su baja cobertura de algas filamentosas ($0.1 \pm$

0.1%), de coral pálido ($1.9 \pm 2.9\%$), de corales sanos ($0.4 \pm 0.6\%$) y de escombros coralinos ($5.9 \pm 2.1\%$). Finalmente, Playa Manzanillo y Playa Riscalillo mostraron una alta cobertura de coral pálido (hasta $42.9 \pm 26.8\%$), de coral blanqueado ($28.7 \pm 13.2\%$); así como una baja cobertura de coral sano ($0.5 \pm 0.8\%$), de escombros coralinos ($13.1 \pm 11.9\%$), de roca ($10.8 \pm 7.6\%$) y de arena ($0.5 \pm 0.5\%$) (Fig. 7).

Tabla 1. Eigenvalores del ACP de la cobertura de los sustratos

Variables	CP1	CP2
CV	0.056	0.650
CB	-0.260	-0.522
CP	0.428	-0.403
CM	0.255	-0.201
EC	0.029	0.283
AF	0.251	0.109
RO	-0.596	0.051
AR	-0.512	-0.090

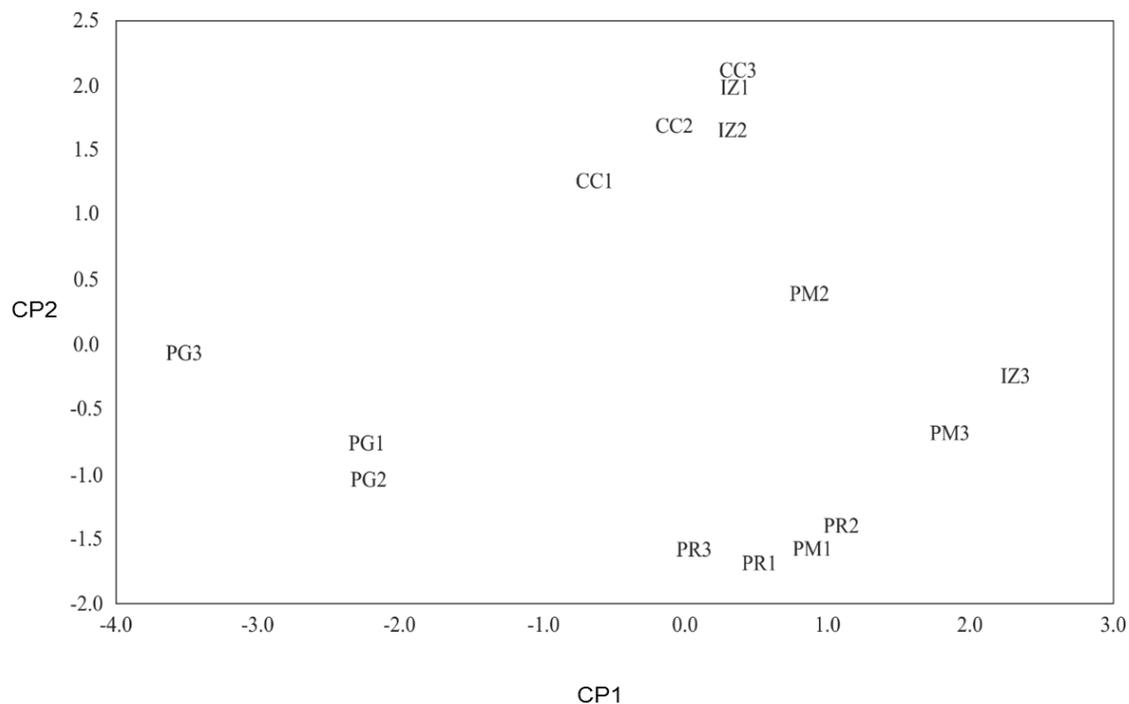


Figura 6. Análisis de componentes principales (ACP) usando los registros de cobertura de los componentes del sustrato. CP1 y CP2 explicaron el 31.1 % y el 55.9 % de la variación de los datos respectivamente. Sitios IZ= Islote Zacatoso, PG= Playa Las Gatas, CC= Caleta de Chon, PR= Playa Riscalillo y PM= Playa Manzanillo.

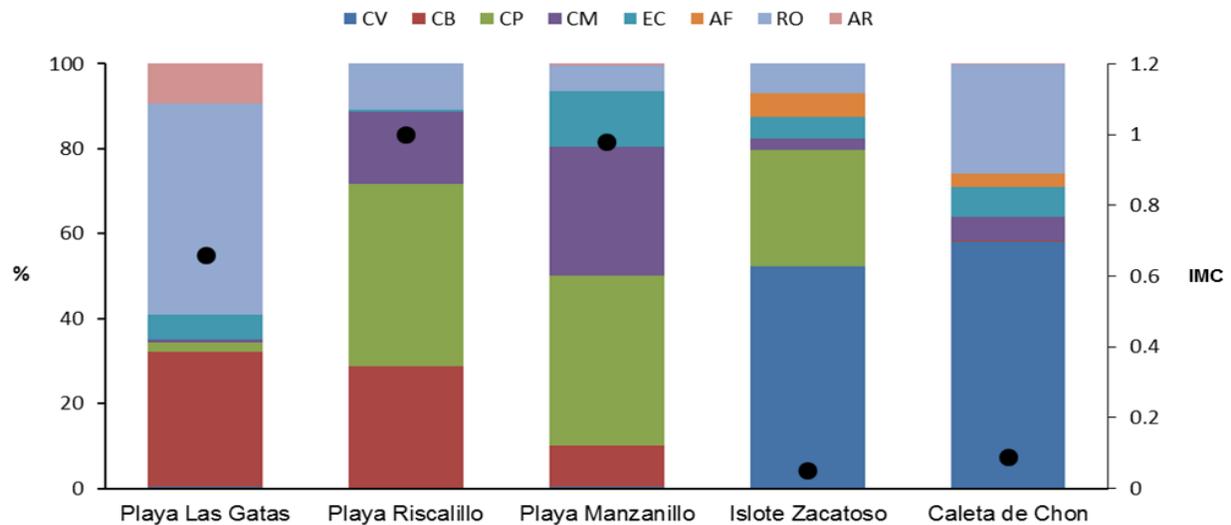


Figura 7. Cobertura acumulada (% , eje principal Y) de los diferentes componentes del sustrato e índice de mortalidad coralina (IMC, eje secundario Y) en cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo, Guerrero, México. Coral sano (CV), coral blanqueado (CB), coral pálido (CP), coral muerto (CM), escombros coralinos (EC), algas filamentosas sobre coral muerto (AF), roca (RO), arena (AR).

7.3 Conformación de los ensamblajes de las esponjas perforadoras en cada sitio arrecifal y en cada sustrato.

En un total de 750 muestras, se identificaron 12 especies de esponjas perforadoras pertenecientes a cuatro géneros: *Cliona*, *Pione*, *Siphonodictyon* y *Thoosa* (Tabla 2). En Islote Zacatoso se identificó un total de 15 especies (Fig. 10, Tabla 2). En el CMA se encontró un ensamblaje representado por ocho especies, las más importantes fueron *Cliona vermifera* ($33.3 \pm 7.6\%$), *Cliona mucronata* ($21.3 \pm 3.4\%$), *Cliona amplicavata* ($20.0 \pm 4.8\%$), *Pione carpenteri* ($10.7 \pm 2.8\%$) y *Thoosa calpulli* ($6.7 \pm 0.8\%$). En el ESC de este sitio, el ensamblaje se constituyó por siete especies, de las cuales las más importantes fueron *C. vermifera* ($60.0 \pm 6.9\%$), *C. mucronata* ($13.3 \pm 3.1\%$), *C. amplicavata* ($12.0 \pm 4.6\%$) y *T. calpulli* ($4.0 \pm 1.3\%$) (Fig. 8a, Tabla 2). En Playa Las

Gatas se identificaron 14 especies (Fig. 10). El CMA albergó un ensamble representado por seis especies y las especies principales fueron *P. carpenteri* ($24.0 \pm 5.8\%$), *C. vermifera* ($22.7 \pm 7.3\%$) y *C. mucronata* ($12 \pm 0.0\%$). En el ESC de este sitio, el ensamble se conformó por ocho especies, las más importantes fueron *P. carpenteri* ($24 \pm 5.8\%$), *C. vermifera* ($18.7 \pm 6.0\%$), *T. calpulli* ($10.7 \pm 3.4\%$) y *C. mucronata* ($9.3 \pm 3.4\%$) (Fig.8b, Tabla 2). En Caleta de Chon se identificó un total de 14 especies (Fig. 10). El CMA albergó un ensamble representado por siete especies, las esponjas principales fueron *C. vermifera* ($48.0 \pm 5.8\%$), *C. mucronata* ($33.3 \pm 6.2\%$) y *Cliona tropicalis* ($8.0 \pm 1.3\%$). En el ESC de este sitio, el ensamble se conformó por siete especies, las más importantes fueron *C. mucronata* ($28.0 \pm 3.5\%$), *C. vermifera* ($18.7 \pm 5.6\%$) *C. amplicavata* y *P. carpenteri* (ambas con $14.7 \pm 4.7, 2.0\%$) (Fig. 8c, Tabla 2). En Playa Manzanillo se identificó un total de 12 especies (Fig.10). El CMA albergó un ensamble representado por seis especies, las esponjas principales fueron *C. vermifera* ($44.0 \pm 3.5\%$) y *C. amplicavata* ($20.0 \pm 6.1\%$). En el ESC de este sitio, el ensamble se conformó por seis especies, las más importantes fueron *P. carpenteri* ($20.0 \pm 4.6\%$), *C. amplicavata* y *C. vermifera* (ambas con $16.0 \pm 9.2, 4.6\%$) (Fig. 8d, Tabla 2). Finalmente, en Playa Riscalillo se identificó un total de 17 especies (Fig.10). En el CMA se albergó un ensamble representado por nueve especies, las esponjas principales fueron *C. vermifera* ($32.0 \pm 6.1\%$), *C. amplicavata*, *C. mucronata* (ambas con $18.7 \pm 5.4, 2.0\%$) y *P. carpenteri* ($12.0 \pm 4.0\%$). En el ESC de este sitio, el ensamble se conformó por ocho especies de las cuales las más importantes fueron *C. amplicavata* ($28 \pm 4.6\%$) y *P. carpenteri* ($12.0 \pm 0.0\%$) (Fig. 8e, Tabla 2).

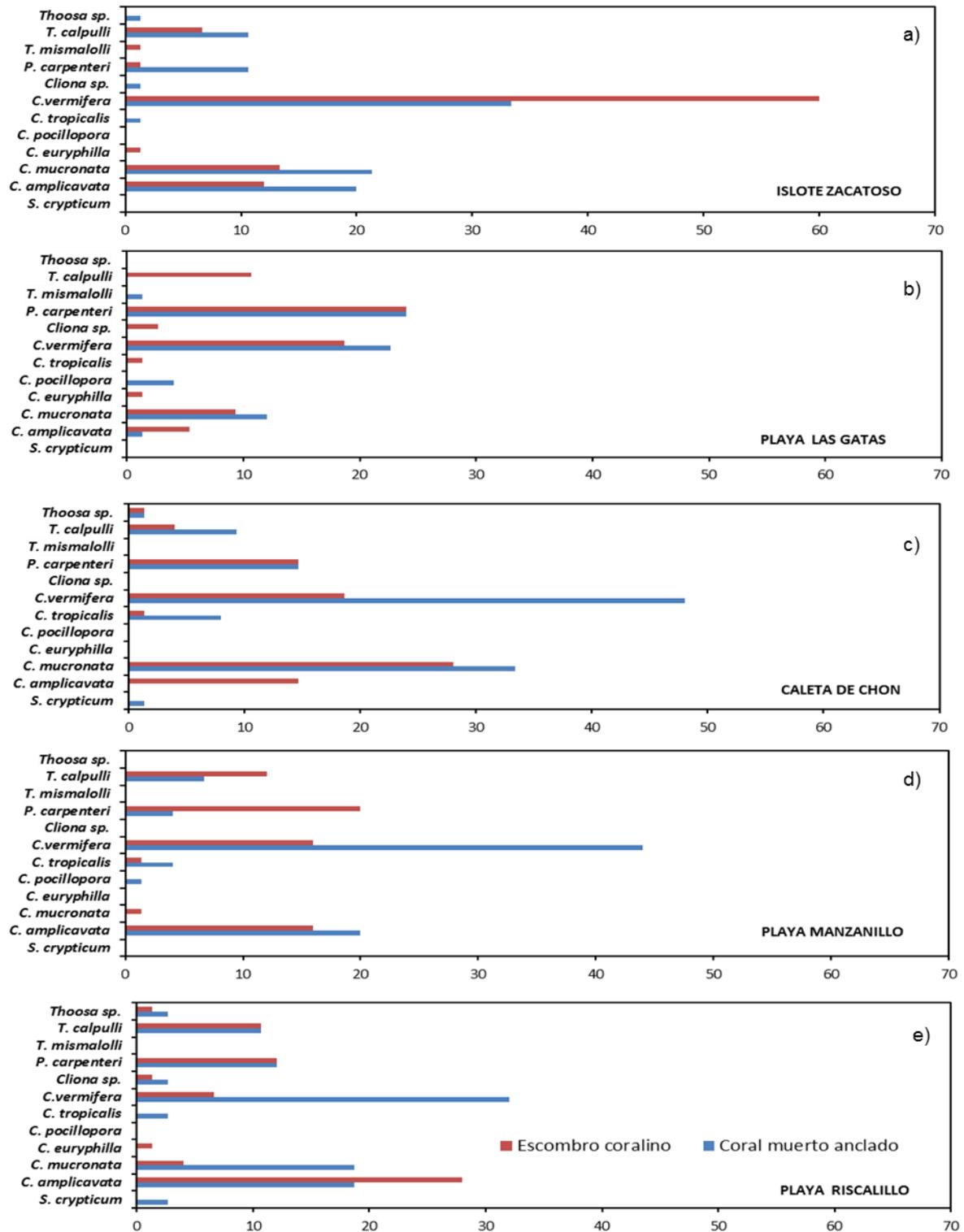


Figura 8. Abundancia (%) de esponjas en el coral muerto anclado (CMA) y en el escombros coralino (ESC) en los cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo Guerrero, México. a) Islote Zacatoso, b) Playa Las Gatas, c) Caleta de Chon, d) Playa Manzanillo y e) Playa Riscalillo.

7.4 Variación de la abundancia de esponjas perforadoras por sitio arrecifal y por sustrato.

El ANOVA mostró diferencias significativas en la abundancia de esponjas perforadoras entre los sitios ($F = 3.20$, $p < 0.05$, Fig. 9a), siendo Caleta de Chon el sitio con mayor abundancia de esponjas ($21.2 \pm 3.3\%$) y Playa Riscalillo el sitio con menor abundancia ($14.5 \pm 3.7\%$). Por otro lado, este análisis no mostró diferencias significativas en la abundancia de esponjas registradas en ambos sustratos ($F = 1.41$, $p = 0.24$, Fig. 9b), aunque en el CMA la abundancia tendió a ser más alta ($18.3 \pm 4.9\%$) que en el ESC ($16.7 \pm 3.4\%$). En cuanto a la interacción de sitio y de sustrato, tampoco se encontraron diferencias significativas ($F = 1.69$, $p = 0.19$). En este caso, la abundancia de esponjas encontradas en el CMA tendió a ser menor en Playa Las Gatas ($15.0 \pm 7.9\%$) y mayor en Caleta de Chon ($24.0 \pm 1.0\%$), mientras que en el ESC tendió a ser menor en Playa Riscalillo ($12.6 \pm 4.7\%$) y mayor en Islote Zacatoso ($20.0 \pm 1.0\%$) (Fig.10).

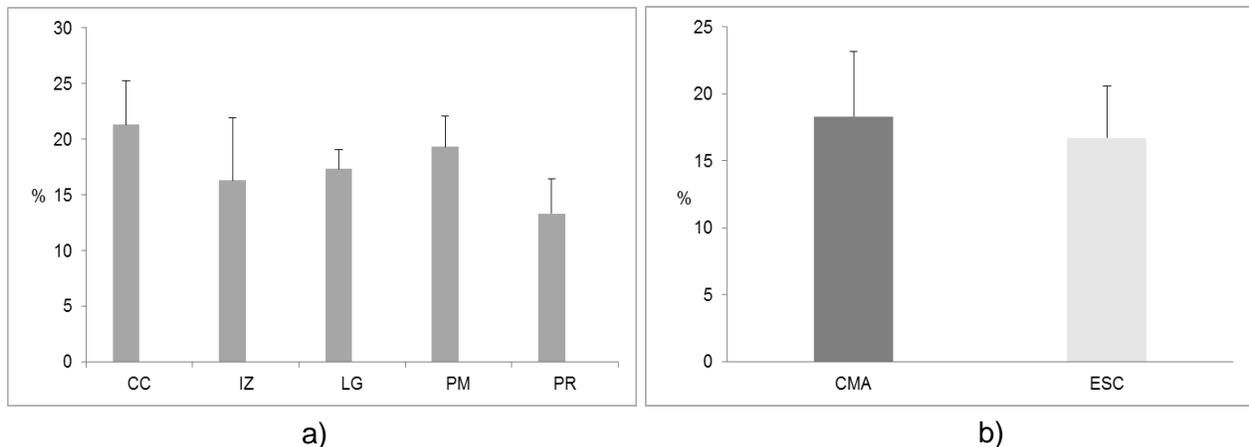


Figura 9. Variación de la abundancia de esponjas perforadoras (%) promediada a) por sitio y b) por sustrato. Sitios: Caleta de Chon (CC), Islote Zacatoso (IZ), Playa Las Gatas (PG), Playa Manzanillo (PM) y Playa Riscalillo (PR). Sustratos: coral muerto anclado (CMA) y escombros coralinos (ESC). Las barras indican la desviación estándar.

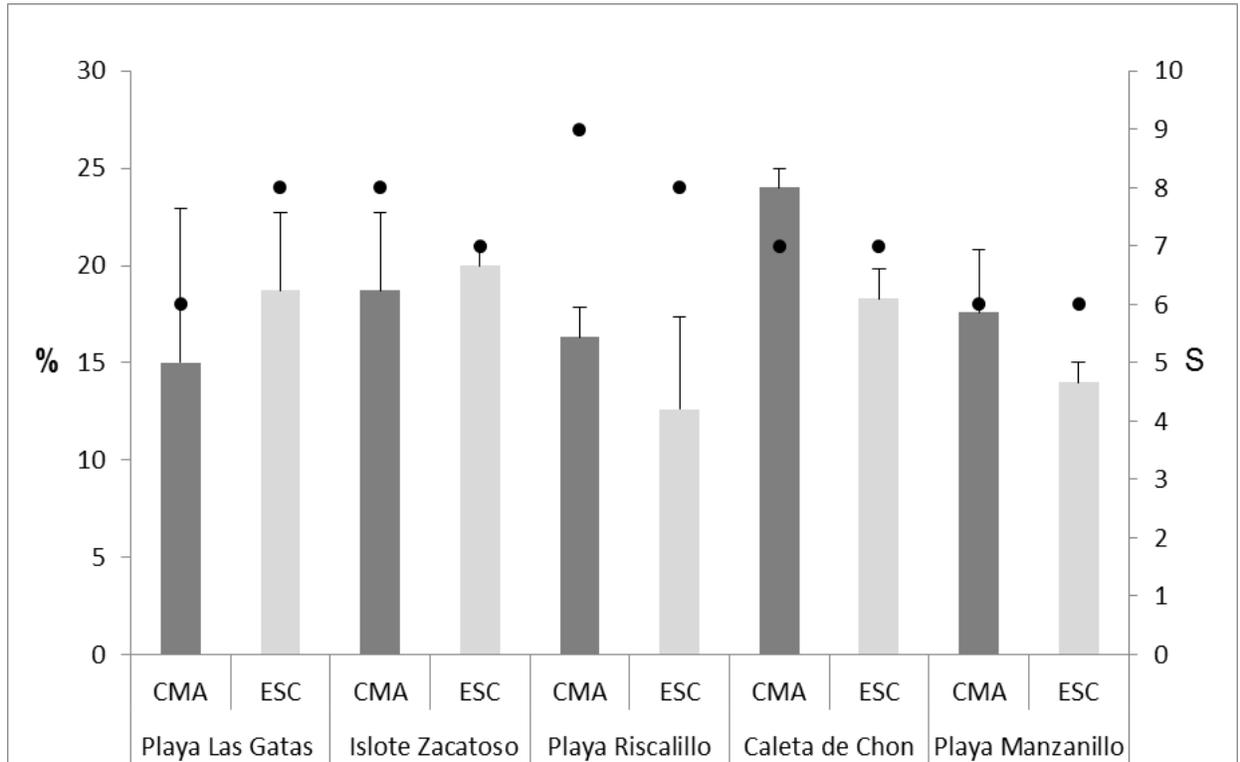


Figura 10. Abundancia promedio (% , columnas, eje principal Y) y riqueza de especies (S, círculos, eje secundario Y) de esponjas perforadoras en el coral muerto anclado (CMA) y en el escombros coralino (ESC) en los cinco sitios arrecifales de Zihuatanejo Guerrero. Las barras indican la desviación estándar.

Tabla 2. Frecuencia de invasión promedio (%) de las esponjas perforadoras en las cinco comunidades coralinas de Zihuatanejo, Guerrero, México en sustrato coral muerto anclado (CMA) y escombros coralinos (ESC). El promedio se resalta en negritas y la desviación estándar se muestra en cursivas

	Playa las Gatas						Islote Zacatoso						Playa Riscalillo					
	CMA	ESC	Total	CMA	ESC	Total	CMA	ESC	Total	CMA	ESC	Total	CMA	ESC	Total			
<i>C. ampliacavata</i>	1.3	<i>0.8</i>	5.3	<i>3.1</i>	2.2	<i>3.7</i>	20.0	<i>4.8</i>	12.0	<i>4.6</i>	10.7	<i>11.7</i>	18.7	<i>5.4</i>	28.0	<i>4.6</i>	15.6	<i>1.0</i>
<i>C. mucronata</i>	12.0	<i>0.0</i>	9.3	<i>3.4</i>	7.8	<i>3.4</i>	21.3	<i>3.4</i>	13.3	<i>3.1</i>	11.6	<i>2.7</i>	18.7	<i>2.0</i>	4.0	<i>2.3</i>	7.6	<i>5.4</i>
<i>C. euryphilla</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.7	<i>1.5</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.4	<i>1.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.4	<i>1.0</i>
<i>C. pocillopora</i>	4.0	<i>2.3</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>3.1</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>C. tropicalis</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.4	<i>1.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.4	<i>1.0</i>	2.7	<i>1.5</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.9	<i>2.1</i>
<i>C. vermifera</i>	22.7	<i>7.3</i>	18.7	<i>6.0</i>	14.9	<i>13.7</i>	33.3	<i>7.6</i>	60.0	<i>6.9</i>	31.1	<i>19.2</i>	32.0	<i>6.1</i>	6.7	<i>1.5</i>	12.9	<i>6.2</i>
<i>Cliona sp.</i>	0.0	<i>0.0</i>	2.7	<i>1.5</i>	0.9	<i>2.1</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.4	<i>1.0</i>	2.7	<i>1.5</i>	1.3	<i>0.8</i>	1.3	<i>1.8</i>
<i>P. carpenteri</i>	24.0	<i>5.8</i>	24.0	<i>5.8</i>	18.7	<i>6.2</i>	10.7	<i>2.8</i>	1.3	<i>0.8</i>	4.0	<i>3.1</i>	12.0	<i>4.0</i>	12.0	<i>0.0</i>	8.0	<i>5.3</i>
<i>S. crypticum</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	2.7	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.9	<i>1.0</i>
<i>T. mismalolli</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.4	<i>1.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.4	<i>1.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>T. calpulli</i>	0.0	<i>0.0</i>	10.7	<i>3.4</i>	4.2	<i>4.9</i>	6.7	<i>0.8</i>	4.0	<i>1.3</i>	4.9	<i>4.1</i>	5.3	<i>0.8</i>	5.3	<i>3.1</i>	3.6	<i>6.7</i>
<i>Thoosa sp.</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	5.3	<i>2.0</i>	2.7	<i>1.5</i>	1.3	<i>3.1</i>	8.0	<i>0.8</i>	6.7	<i>0.8</i>	4.9	<i>2.7</i>

Tabla 2 (continuación). Frecuencia de invasión promedio (%) de las esponjas perforadoras en las cinco comunidades coralinas de Zihuatanejo, Guerrero, México en sustrato coral muerto anclado (CMA) y escombros coralinos (ESC). El promedio se resalta en negritas y la desviación estándar se muestra en cursivas.

	Caleta de Chon						Playa Manzanillo					
	CMA		ESC		Total	CMA		ESC		Total		
<i>C. amplicavata</i>	0.0	<i>0.0</i>	14.7	<i>4.7</i>	4.9	<i>6.2</i>	20.0	<i>6.1</i>	16.0	<i>9.2</i>	12.0	<i>16.0</i>
<i>C. mucronata</i>	33.3	<i>6.2</i>	28.0	<i>3.5</i>	20.4	<i>11.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.4	<i>1.0</i>
<i>C. euryphilla</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>C. pocillopora</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.4	<i>1.0</i>
<i>C. tropicalis</i>	8.0	<i>1.3</i>	1.3	<i>0.8</i>	3.1	<i>1.0</i>	4.0	<i>1.3</i>	1.3	<i>0.8</i>	1.8	<i>2.1</i>
<i>C. vermifera</i>	48.0	<i>5.8</i>	18.7	<i>5.6</i>	22.2	<i>14.9</i>	44.0	<i>3.5</i>	16.0	<i>4.6</i>	20.0	<i>9.9</i>
<i>Cliona sp.</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>P. carpenteri</i>	14.7	<i>4.3</i>	14.7	<i>2.0</i>	9.8	<i>5.4</i>	4.0	<i>2.3</i>	20.0	<i>4.6</i>	8.0	<i>8.1</i>
<i>S. crypticum</i>	1.3	<i>0.8</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.44	<i>1.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>T. mismalolli</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>	0.0	<i>0.0</i>
<i>T. calpulli</i>	4.0	<i>0.8</i>	1.3	<i>0.8</i>	1.8	<i>2.7</i>	1.3	<i>0.0</i>	2.7	<i>1.5</i>	1.3	<i>3.1</i>
<i>Thoosa sp.</i>	6.7	<i>0.8</i>	4.0	<i>0.0</i>	3.6	<i>2.7</i>	5.3	<i>0.8</i>	9.3	<i>3.3</i>	4.9	<i>6.2</i>

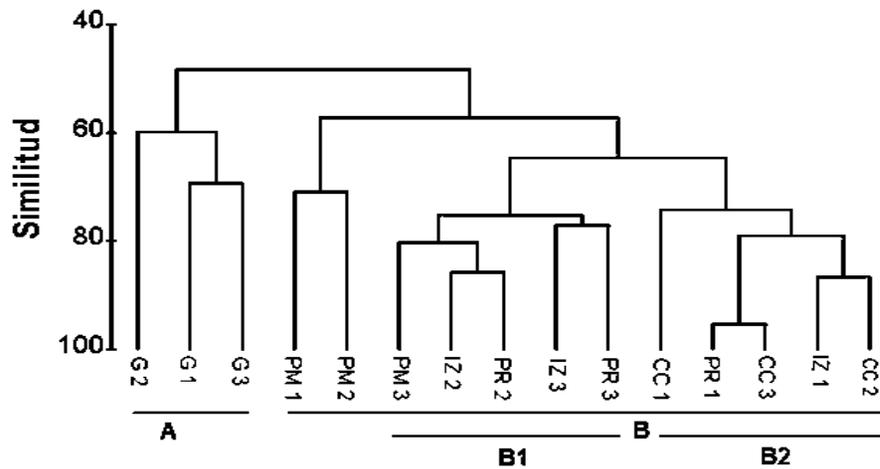
7.5 Variación espacial de la estructura del ensamblaje de esponjas perforadoras

El dendrograma obtenido con los datos de abundancia de esponjas perforadoras registradas en el coral muerto anclado presentó dos separaciones principales con una disimilitud de un 47.5% (grupo A y B) (Tabla 3 III). El grupo A, se constituyó por las réplicas del ensamble de Playa Las Gatas. Según el análisis SIMPER las especies que contribuyeron a conformar a este ensamble fueron *P. carpenteri*, *C. mucronata* y *Cliona vermifera* (con hasta un 95.57%) (Tabla 3 I) de similitud acumulada. El grupo B, que se conformó a partir de un 66.98% (Tabla 3 II) de similitud, contuvo el resto de los ensambles de las localidades. El análisis SIMPER determinó que las especies que contribuyeron en la formación de este ensamble fueron *C. vermifera*, *T. calpulli*, *C. mucronata*, *C. tropicalis*, *P. carpenteri* y *C. amplicavata* (con hasta un 97.03%) (Tabla 3 II) de la similitud acumulada.

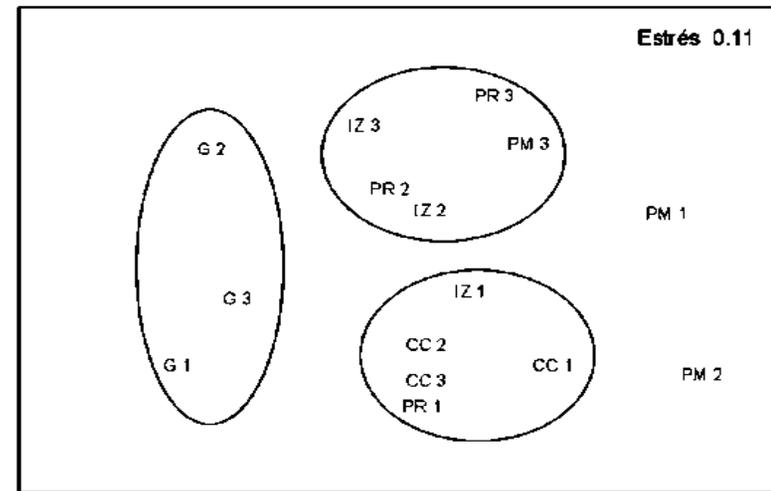
La ordenación MDS (estrés de 0.11) confirmó la agregación de los ensambles de esponjas perforadoras establecidos en el análisis de clasificación, pero la dispersión de las réplicas en este análisis también mostró que los ensambles de Playa Las Gatas, Playa Riscalillo y Playa Manzanillo fueron más heterogéneos espacialmente en comparación a los ensambles de Caleta de Chon e Islote Zacatoso (Fig.11).

Tabla 3. Análisis SIMPER basado en los registros de abundancia de esponjas encontradas en el coral muerto anclado. I) y II) Contribución de las especies de esponjas perforadoras a la formación de las agrupaciones A y B. Se ordenaron los grupos hasta el 95.57 y 97.03% de la similitud acumulada (última columna) y III) contribución de las especies de esponjas perforadoras a la disimilitud promedio entre los grupos A y B. Se ordenaron los grupos hasta el 93.23% de la disimilitud acumulada.

I. Grupo A 55.44 % similitud						
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Sim/SD	Contribución %	Contribución acumulada %	
<i>P. carpenteri</i>	5.25	26.16	4.68	47.18	47.18	
<i>C. mucronata</i>	2.25	13.55	0.88	24.45	71.63	
<i>C. vermifera</i>	6.50	13.28	0.90	23.95	95.57	
II. Grupo B 66.98 % similitud						
<i>C. vermifera</i>	9.91	21.63	3.95	32.29	32.29	
<i>T. calpulli</i>	2.36	15.42	6.72	23.03	55.32	
<i>C. mucronata</i>	5.00	11.63	1.33	17.36	72.68	
<i>C. tropicalis</i>	1.09	5.73	0.76	8.55	81.22	
<i>P. carpenteri</i>	2.55	5.63	0.77	8.41	89.63	
<i>C. amplicavata</i>	3.18	4.95	0.59	7.39	97.03	
III. Grupo A y B 47.45% disimilitud						
Especies	Grupo A Abundancia promedio	Grupo B Abundancia promedio	Disimilitud promedio	Diss/SD	Contribución %	Contribución acumulada %
<i>T. calpulli</i>	0.50	2.36	7.72	1.71	16.27	16.27
<i>C. amplicavata</i>	2.50	3.18	6.61	1.09	13.93	30.21
<i>P. carpenteri</i>	5.25	2.55	6.09	1.01	12.84	43.04
<i>C. tropicalis</i>	0.00	1.09	5.99	1.21	12.63	55.67
<i>C. vermifera</i>	6.50	9.91	5.54	0.75	11.67	67.34
<i>C. mucronata</i>	2.25	5.00	5.10	0.97	10.75	78.10
<i>C. pocillopora</i>	0.75	0.09	2.75	0.65	5.79	83.89
<i>Thoosa sp.</i>	0.00	0.36	2.55	0.74	5.37	89.26
<i>S. crypticum</i>	0.00	0.27	1.89	0.60	3.98	93.23



(a)



(b)

Figura 11. (a) Análisis de clasificación Clúster y b) análisis bidimensional de ordenación NMDS ("Non-metric Multidimensional scaling") basado en la abundancia de las especies de esponjas perforadoras registrada en el sustrato de coral muerto. Sitios: Playa las Gatas (G), Zacatoso (Z), Playa Manzanillo (PM), Caleta de Chon (CC), Playa Riscalillo (PR). El eje Y en el clúster muestra el porcentaje de similitud (%) y en la esquina superior derecha del NMDS se muestra el valor de estrés de Kruskal.

El dendrograma obtenido con los datos de abundancia de esponjas perforadoras en el escombros coralino presentó dos separaciones principales con una disimilitud de 41.14% (grupo A y B) (Tabla 4 III). El grupo A se constituyó por las réplicas del ensamble de Playa Las Gatas y Playa Manzanillo. Según el análisis SIMPER las especies que contribuyeron a conformar este ensamble fueron *P. carpenteri*, *C. vermifera*, *T. calpulli* y *C. mucronata* (con hasta un 95.33%) (Tabla 4 I) de similitud acumulada. El grupo B, que se constituyó a partir de un 66.10% (Tabla 4 II) de similitud, contuvo el resto de los ensambles de las localidades. El análisis SIMPER determinó que las especies que contribuyeron en la formación de este ensamble fueron *T. calpulli*, *C. vermifera*, *C. amplicavata*, *P. carpenteri* y *C. mucronata* (con hasta un 99.36%) (Tabla 4 II) de la similitud acumulada.

La ordenación MDS (estrés de 0.16) confirmó la agregación de los ensambles de esponjas perforadoras establecidos en el análisis de clasificación, estos fueron similares entre Playa Las Gatas y Playa Manzanillo, pero también mostró que los ensambles de Islote Zacatoso y las de Caleta de Chon fueron más heterogéneos espacialmente en comparación con los ensambles de Playa Riscalillo (Fig.12).

Tabla 4. Análisis SIMPER basado en los registros de abundancia de esponjas encontradas en el escombros coralino. I) y II) Contribución de las especies de esponjas perforadoras a la formación de las agrupaciones A y B. Se ordenaron los grupos hasta el 95.33 y 99.36% de la similitud acumulada (última columna) y III) contribución de las especies de esponjas perforadoras a la disimilitud promedio entre los grupos A y B. Se ordenaron los grupos hasta el 95.27% de la disimilitud acumulada.

I. Grupo A 54.06 % similitud

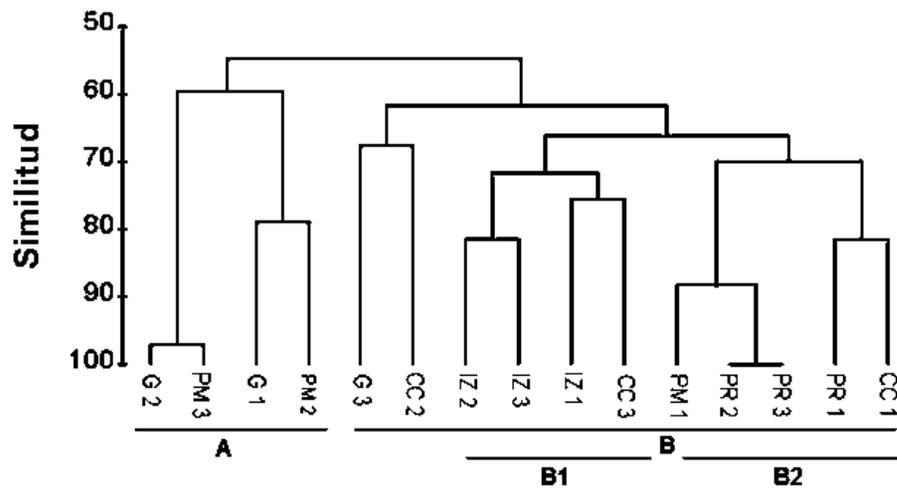
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Sim/SD	Contribución %	Contribución acumulada %
<i>P. carpenteri</i>	6.25	23.93	2.56	44.26	44.26
<i>C. vermifera</i>	5.00	12.24	0.91	22.64	66.90
<i>T. calpulli</i>	2.50	12.12	0.91	22.42	89.32
<i>C. mucronata</i>	1.75	3.25	0.41	6.01	95.33

II. Grupo B 66.10 % similitud

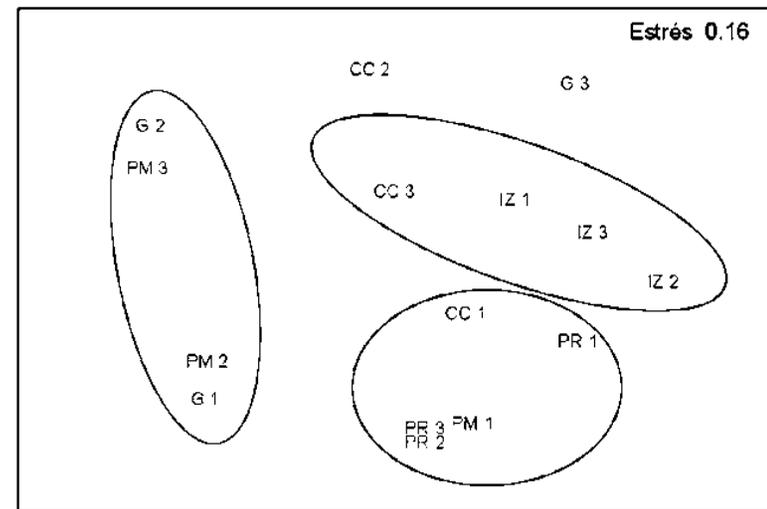
<i>T. calpulli</i>	2.09	17.44	4.79	26.39	26.39
<i>C. vermifera</i>	6.36	13.33	1.26	20.17	46.56
<i>C. amplicavata</i>	4.82	13.06	1.25	19.76	66.32
<i>P. carpenteri</i>	2.64	12.45	1.27	18.83	85.15
<i>C. mucronata</i>	3.18	9.39	0.98	14.21	99.36

III. Grupo A y B 41.14% disimilitud

Especies	Grupo A Abundancia promedio	Grupo B Abundancia promedio	Disimilitud promedio	Diss/SD	Contribución %	Contribución acumulada %
<i>C. amplicavata</i>	1.00	4.82	8.71	1.42	21.17	21.17
<i>C. mucronata</i>	1.75	3.18	6.50	1.18	15.81	36.98
<i>C. vermifera</i>	5.00	6.36	6.39	1.04	15.52	52.51
<i>P. carpenteri</i>	6.25	2.64	4.85	1.09	11.78	64.29
<i>C. tropicalis</i>	0.50	0.09	3.99	0.97	9.71	74.00
<i>T. calpulli</i>	2.50	2.09	3.52	1.10	8.55	82.55
<i>C. euryphilla</i>	0.25	0.18	2.79	0.70	6.78	89.33
<i>Cliona sp.</i>	0.50	0.09	2.44	0.64	5.93	95.27



(a)



(b)

Figura 12. (a) Análisis de clasificación Clúster y b) análisis bidimensional de ordenación NMDS ("Non-metric Multidimensional scaling") basado en la abundancia de las especies de esponjas perforadoras registrada en el sustrato de escombro coralino. Sitios: Playa las Gatas (G), Zacatoso (Z), Playa Manzanillo (PM), Caleta de Chon (CC), Playa Riscalillo (PR). El eje Y en el clúster muestra el porcentaje de similitud (%) y en la esquina superior derecha del NMDS se muestra el valor de estrés de Kruskal.

7.6 Relación de las características ambientales con la estructura de organización del ensamble de esponjas perforadoras

La temperatura se correlacionó negativamente con la cobertura de algas filamentosas y con la abundancia de *C. vermifera* ($r = -0.97$ y $r = -0.9$, respectivamente). La luminancia se correlacionó positivamente con la cobertura de escombros coralinos ($r = 0.9$). La transparencia del agua se correlacionó negativamente con la tasa de sedimentación ($r = -0.90$) y positivamente con la cobertura de coral pálido ($r = 0.90$). La abundancia de *C. vermifera* se correlacionó positivamente con la cobertura de coral vivo ($r = 0.9$) y negativamente con la cobertura de coral blanqueado ($r = -0.90$). La abundancia de *S. crypticum* se correlacionó positivamente con el coral pálido ($r = 0.90$). La abundancia de *Thoosa sp.* se correlacionó positivamente con el coral muerto ($r = 0.97$). La abundancia de *C. pociliopora* se correlacionó positivamente con el arena ($r = 0.92$). La abundancia de *C. euryphilla* se correlacionó negativamente con *C. tropicalis* y positivamente con *Cliona sp.* Y *T. calpulli* ($r = -0.89$ y $r = 0.89$, respectivamente). La abundancia de *T. mismalolli* se correlacionó positivamente con *T. calpulli* y negativamente con *C. tropicalis* y *Thoosa sp.* ($r = 0.89$ y $r = -0.89$, respectivamente) (Tabla 5).

El análisis de la relación entre las variables ambientales y la estructura de la comunidad (análisis BIOENV) mostró que el coral muerto anclado fue la variable que por sí mostró la correlación más alta con la estructura del ensamble de esponjas ($r = 0.624$). No obstante, también se obtuvieron combinaciones de hasta seis variables que se correlacionaron significativamente ($r > 0.721$). En estas combinaciones las variables ambientales de más importancia fueron la temperatura, la transparencia del agua, la tasa de sedimentación, la disponibilidad de luz, la proporción de roca y la cobertura de arena (Tabla 6)

Tabla 5. Correlaciones de Spearman entre las variables ambientales y biológicas. Se indica el valor de las correlaciones (r) encontradas con un nivel de significación $P < 0.05$.

Variables abióticas	vs	biológicas	R
Temperatura		Alga filamentosa	-0.97
Temperatura		<i>C. vermifera</i>	-0.90
Irradiancia		Escombro coralino	0.90
Transparencia		Sedimentación	-0.90
Transparencia		Coral pálido	0.90
Coral vivo		<i>C. vermifera</i>	0.90
Coral blanqueado		<i>C. vermifera</i>	-0.90
Coral pálido		<i>S. crypticum</i>	0.90
Coral muerto		<i>Thoosa sp.</i>	0.97
Arena		<i>C. pociliopora</i>	0.92
<i>C. euryphilla</i>		<i>C. tropicalis</i>	-0.89
<i>C. euryphilla</i>		<i>Cliona sp.</i>	0.89
<i>C. euryphilla</i>		<i>T. calpulli</i>	0.89
<i>T. mismalolli</i>		<i>T. calpulli</i>	0.89
<i>C. tropicalis</i>		<i>T. mismalolli</i>	-0.89
<i>T. mismalolli</i>		<i>Thoosa sp.</i>	-0.89

Tabla 6. Combinación de variables que muestran la mayor correlación con la estructura de la comunidad. A la izquierda se consideran el número de las mejores combinaciones obtenidas y a la derecha la correlación que se obtuvo. CMA= coral muerto anclado, TEMP = temperatura, TRANS = transparencia, SEDI = sedimentación/ resuspensión, R = roca, A= arena. Las combinaciones resaltadas en negritas indican la mayor correlación

K	Mejor combinación Variables	r
1	CMA	0.624
2	TEMP,A	0.745
4	TEMP,TRANS,CMA,A	0.745
4	TEMP,CMA,R, A	0.733
4	SEDI, CMA,R,A	0.733
5	TEMP, TRANS, SEDI,CMA,A	0.733
5	TEMP,SED,CMA,R, A	0.733
5	TRANS, SED,CMA,R, A	0.733
6	TEMP, TRANS, SEDI, CMA, R, A	0.733
4	TEMP, SEDI, CMA, A	0.721
4	TRANS, CMA, R, A	0.721

8. DISCUSIÓN

8.1 Estado de conservación de los sitios arrecifales

Durante el presente estudio se observaron diferencias importantes en el estado de conservación de las distintas comunidades coralinas. Según estudios previos, Islote Zacatoso y Caleta de Chon no mostraron cambios en la cobertura de los componentes del sustrato (Nava y Ramírez-Herrera 2011 y 2012, Nava *et al.* 2014) y fueron los sitios mejor conservados, con la mayor cobertura de coral sano. Los cambios más drásticos en la cobertura ocurrieron en las comunidades coralinas de Playa Las Gatas, que mostró una alta cobertura de corales blanqueados (hasta el 100% de los corales que previamente habían sido reportados como sanos), los cuales sumaron la totalidad de coral vivo y mostraron el inicio de una perturbación, en Playa Manzanillo y Playa Riscalillo mostraron un incremento en la cobertura de corales pálidos (hasta de 42.9%), corales blanqueados (hasta de 28.7%) y coral muerto (hasta de 8.0%), mostrándose como los sitios más impactados durante el presente estudio (Nava *et al.* 2014). En el caso de las comunidades coralinas de Caleta de Chon, de Islote Zacatoso y de Playa Las Gatas, estas han sido afectadas por actividades antropogénicas en la zona costera, lo que ha resultado en niveles bajos de la transparencia del agua (<7m) y en altas tasas de sedimentación (hasta un máximo de 4.2 kg m⁻² d⁻¹, para Caleta de Chon) (Figuroa-Camacho 2013, Nava y Ramírez-Herrera 2012). No obstante, se sugiere que los niveles altos en la tasa de sedimentación y la baja transparencia del agua son una condición común en el Pacífico mexicano. De

hecho, reportes previos indican una variación en la tasa de sedimentación de entre 0.7 y $>2 \text{ kgm}^{-2}\text{día}^{-1}$ (Nava y Ramírez-Herrera 2012, Figueroa-Camacho 2013, $4.2 \text{ kgm}^{-2}\text{día}^{-1}$) (Nava *et al.* 2014, Nava y Carballo 2013) y una variación de la transparencia del agua de entre 3 y 12 metros (Nava y Ramírez-Herrera 2011, Nava y Carballo 2013). Con respecto a la temperatura, esta mostró valores anormalmente altos, lo cual pareció ser causado por la ocurrencia del año El Niño 2015-16, que usualmente se relaciona con incrementos de la temperatura superficial del agua de hasta 3°C (Goreau *et al.* 2000, Glynn *et al.* 2001). Esta podría ser la principal variable explicando el pobre estado de conservación de los arrecifes estudiados, pues este fenómeno ha sido relacionado con perturbaciones en las comunidades coralinas de los océanos Pacífico e Índico desde hace más de tres décadas (Quinn *et al.* 1987, Wilkinson 2000, Glynn *et al.* 2001 y Carballo *et al.* 2013). En la región tropical del Pacífico, el incremento de temperatura ocasionado por este fenómeno ha coincidido con el blanqueamiento masivo en los corales y la mortalidad de los mismos, culminando con la pérdida de hasta el 50 al 99% de los arrecifes en esta región (Glynn 1990, Guzmán y Cortés 1992).

8.2 Estructura del ensamble de esponjas perforadoras de cada sitio arrecifal

Durante el presente estudio se registró una menor abundancia de esponjas perforadoras comparada a los registros previos para los cinco arrecifes coralinos (Nava y Ramírez-Herrera 2012, Nava y Carballo 2013, Nava *et al.* 2014).

La diversidad del ensamble de esponjas perforadoras de los arrecifes coralinos de Zihuatanejo (12 especies en total) es similar a la de otros arrecifes de esta zona del Pacífico (14 especies, Nava y Carballo 2013). El ensamble que se observó en

las cinco arrecifes fue conformado por entre seis y ocho especies de esponjas en ambos sustratos, encabezadas por *C. Vermifera*, *C. amplicavata*, *C. mucronata* y *P. carpenteri*. Investigaciones previas reportan una riqueza de 13 especies de poríferos perforadores para Caleta de Chon (Figueroa-Camacho 2013) y once para Islote Zacatoso (Villegas-Sánchez 2013), lo cual nos indica que el número de especies que conforman el ensamble en estos arrecifes coralinos se ha mantenido en el tiempo. Al igual que en estudios previos, *C. vermifera* fue la especie más abundante, tal como ha sido reportada en los arrecifes de coral del Pacífico mexicano, desde Baja California Sur hasta Oaxaca (Carballo *et al.* 2008, 2010, Nava y Carballo 2007, 2013, Nava 2008). Esto probablemente debido a su capacidad de colonizar una amplia variedad de sustratos calcáreos (Carballo *et al.* 2008, 2013, Nava y Carballo 2013) ya que presenta un amplio nicho ecológico (Carballo *et al.* 2008), aunado a su alto potencial reproductivo (Bautista-Guerrero *et al.* 2014).

8.3 Relación sustrato coral muerto y esponjas perforadoras

Se ha reportado que la muerte de los corales incrementa el sustrato calcáreo colonizable por las larvas de esponjas perforadoras (Carballo *et al.* 2013, Chaves-Fonnegra 2014). En este sentido, se ha declarado que las condiciones desfavorables que perjudican el desarrollo coralino e incluso provocan la muerte de los corales, pueden beneficiar la abundancia de las esponjas perforadoras (Rützler 2002, López-Victoria y Zea 2005, Schönberg y Ortiz 2008, Cruz-Barraza *et al.* 2011, Nava y Carballo 2013). No obstante, los presentes resultados mostraron que la abundancia de esponjas perforadoras no fue más alta en los

sitios más degradados como Playa las Gatas, Playa Manzanillo y Playa Riscalillo, en donde se registró la mayor cobertura de coral muerto y un aumento en la cobertura de coral muerto reciente (Nava *et al.* 2014). En el caso de la esponja *Cliona tenuis* del Caribe, se ha documentado que esta aumenta su abundancia rápidamente debido al reclutamiento que es promovido por la presencia de coral muerto reciente. No obstante, este aumento poblacional parece estabilizarse conforme el sustrato se consolida por la colonización de otros organismos o por la recuperación del coral (Marulanda *et al.* 2017). Algo similar parece ocurrir en sustratos como roca calcárea, escombros coralinos y coral muerto de mucho tiempo, que dificultan el asentamiento de esponjas al ser sustratos modificados (Rützler 2002, López-Victoria y Zea 2005, Chaves-Fonnegra 2014, Marulanda *et al.* 2017). En este sentido, la abundancia de esponjas fue mayor en el coral muerto anclado de los sitios mejor conservados, aunque fue más baja respecto a estudios anteriores. Por ejemplo se observó una disminución de 43.7% en la abundancia reportada previamente en Caleta de Chon (Figuroa-Camacho 2013) y de 56.6% en Islote Zacatoso para este sustrato (Villegas-Sánchez 2013). Los ensamblajes de esponjas en nuestro estudio presentaron diferencias en su estructura entre los arrecifes coralinos, aparentemente relacionado con el estado de conservación de los mismos. En el caso del coral muerto anclado, el ensamblaje de esponjas de Playa Las Gatas se distinguió de todos los demás por la alta abundancia de *P. carpenteri*, mientras que en los demás sitios destacaron *C. vermifera*, *C. mucronata* y *C. amplicavata*. En el escombros coralino, los ensamblajes de Playa Las Gatas y Playa Manzanillo se distinguieron por la presencia de *P. carpenteri* y *T. calpulli*, cuya abundancia fue mayor que en el resto de los sitios, que a su vez se

distinguieron por una mayor abundancia de *C. vermifera*, *C. amplicavata* y *C. mucronata*. Se ha sugerido que los ensamblajes de estas esponjas podrían usarse como indicadores de estrés ambiental (Nava *et al.* 2014). Especies como *Syphonodictyon crypticum*, *P. carpenteri* y *T. calpulli*, por ejemplo, muestran una mayor abundancia en sitios impactados con concentraciones altas en clorofila y niveles altos de $\delta^{13}\text{C}$ (carbono terrestre), mientras que las especies *Cliona tropicalis* y *C. mucronata* prefieren sitios con niveles altos de $\delta^{15}\text{N}$ (nitratos) y sólidos suspendidos relacionados con el impacto antropogénico. En el caso de *C. vermifera*, esta especie mostró una correlación positiva con la cobertura de corales vivos y negativa con la cobertura de corales blanqueados y con la temperatura. Aunque se ha sugerido a *C. vermifera* como una esponja con una alta capacidad reproductiva y de colonización, lo cual le otorga un alto potencial como una amenaza para los arrecifes de coral del Pacífico mexicano (Carballo *et al.* 2013, Nava y Carballo 2016, Carballo *et al.* 2017), nuestros resultados sugieren que la abundancia de esta especie en particular puede verse desfavorecida bajo las mismas condiciones que perjudican a los corales. Esto tendría repercusiones importantes en la totalidad del ensamblaje de esponjas perforadoras. Ya que esta especie supera hasta en un 32% a la especie más abundante, los cambios que ocurran en esta esponja tendrán un efecto importante en la abundancia del conjunto de especies que componen el ensamblaje, lo cual podría explicar la baja abundancia de esponjas perforadoras registrada durante nuestro estudio.

Aunque la cobertura de coral muerto no se correlacionó con la abundancia y la diversidad de esponjas perforadoras, el análisis BIOENV mostró que esta variable por sí sola se correlacionó con la estructura del ensamblaje de esponjas. Esto indica

que los cambios en la cobertura de coral muerto pueden tener un efecto importante, modelando los ensamblajes de estas esponjas. Otras variables ambientales que en conjunto se correlacionaron con el ensamblaje de esponjas perforadoras fueron la tasa de sedimentación y la temperatura del agua.

Las esponjas perforadoras realizan una función ecológica fundamental en la construcción y en el mantenimiento de la estructura arrecifal (Glynn 1997, Carballo *et al.* 2008), al conservar en equilibrio el ciclo de los carbonatos dentro de las arrecifes coralinos. Esta investigación provee información valiosa sobre la relación del proceso de bioerosión por esponjas y los factores que alteran el estado de conservación arrecifal. No obstante, se requieren más estudios que promuevan estrategias efectivas de conservación de estos ecosistemas.

9. CONCLUSIONES

1. El estado de conservación fue diferente entre los cinco arrecifes estudiados. La cobertura de coral muerto fue alta en algunos arrecifes y no coincidió con las condiciones ambientales indicadoras de impacto antropogénico registradas durante el presente estudio ni con las registradas en estudios previos, indicando que el mal estado conservación de estos arrecifes fue causado por el impacto generado por el evento El Niño 2015-16.

2. Aunque la diversidad de esponjas perforadoras fue similar a los registros previos en la zona, lo cual indica que se ha mantenido estable, la abundancia fue menor comparada con esos estudios. Tal como ocurre en otros arrecifes del Pacífico mexicano, la estructura del ensamble fue dominada por *C. vermifera*, seguida por otras especies como *C. mucronata*, *C. amplicavata* y *P. carpenteri*.

3. Aunque la abundancia de esponjas fue mayor en el coral muerto anclado, esta no fue más alta en los sitios con mayor cobertura de corales muertos, posiblemente a causa de la dominancia de *C. vermifera*, cuya abundancia parece relacionarse con las condiciones que favorecen a los corales.

La cobertura de los corales muertos no mostró correlaciones significativas con la diversidad ni con la abundancia de esponjas perforadoras. Sin embargo, los cambios en la disponibilidad de este sustrato sí parecen ejercer un efecto importante en la configuración del ensamble de estas esponjas.

10. LITERATURA

Bautista-Guerrero E., Carballo J.L., Maldonado M. 2014. Abundance and reproductive patterns of the excavating sponge *Cliona vermifera*: a threat to Pacific coral reefs? *Coral Reefs*, 33, 259–266.

Bell J. and D. K. Barnes. 2000. The distribution and prevalence of sponges in relation to environmental gradients within a temperate sea lough: inclined cliff surfaces. *Diversity and Distributions*.6: 305-323.

Bell J.J. 2002. Regeneration rates of a sublittoral demosponge. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82, 169–170.

Bray R. J. and Curtis J. L. 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.

Calvo F. 1985. *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, 2da. Edición, p 596

Carballo J. L., Naranjo S. and García G.J.C. 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series* 135: 109-122.

Carballo J.L., Cruz-Barraza J.A. and Gómez P. 2004. Taxonomy and description of clionaid sponges (Hadromerida, Clionaidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Zoological Journal of Linnean Society* 141: 353–397.

Carballo J. L. and Nava H. 2007. A comparison of sponge assemblage patterns in two adjacent rocky habitats (tropical Pacific Ocean, Mexico). *Ecoscience* 14:92-102.

Carballo J.L., Bautista-Guerrero E. and Leyte-Morales G.E. 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the Eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 356:113-122.

Carballo JL, Cruz-Barraza JA, Nava H, Bautista-Guerrero E (2008 b) *Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos importancia en los ecosistemas arrecifales del pacífico este*. (Ed) Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), Universidad Autónoma de México (UNAM), México ISBN: 978-970-9000-54-2

Carballo J.L., Bautista-Guerrero E., Nava H. y Cruz-Barraza J.A. 2010. Cambio climático y ecosistemas costeros, Bases fundamentales para la conservación de los arrecifes de coral del Pacífico este. In: A. Hernández-Zanuy, P.M. Alcolado (Eds). *La Biodiversidad en Ecosistemas Marinos y Costeros del Litoral de Iberoamérica y el Cambio Climático: I*. Red Cyted Bio div mar, La Habana, pp183-193.

Carballo J.L., E. Bautista, H. Nava, J. A. Cruz-Barraza and J. A. Chávez. 2013. Boring sponges, an increasing threat for coral reefs affected by bleaching events. *Ecology and Evolution*. doi: 10.1002/ece3.452

Carballo JL, Ovalle-Beltrán H, Yáñez B, Bautista-Guerrero E, Nava H. 2017. Assessment of the distribution of sponge chips in the sediment of East Pacific Ocean reefs. *Marine Ecology*, 38(1).

Carriquiry JD, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza F and Medina-Rosas P 2001. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*. 69(1): 237–249.

Clarke K. R. and M. Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*. 92: 205-219.

Clarke K. R. y Warwick R. M. 1994: Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology* 118: 167-176.

Cruz-Barraza J.A., Carballo J.L., Bautista-Guerrero E. and Nava H. 2011. New species of excavating sponges (Porifera: Demospongiae) on coral reefs from the Pacific Ocean of Mexico.

Chaves-Fonnegra, A., 2014. Increase of excavating sponges on Caribbean coral reefs: reproduction, dispersal and coral deterioration. Doctoral Dissertation. Nova Southeastern University, Oceanographic Center, Dania Beach: 195 pp.

Enochs IC, Manzello DP, Carlton RD, Graham DM, Ruzicka R and Colella MA (2015) Ocean acidification enhances the bioerosión of a common coral reef sponge: implications for the persistence of the Florida Reef Tract. *Bulletin of Marine Science*, 91: 271-290.

Figuroa Camacho Antonieta Gina 2013. Diversidad y abundancia de las esponjas perforadoras de la comunidad coralina de Caleta de Chon, Zihuatanejo, Guerrero (Guerrero, México). Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia Michoacán. pp 34-38

Glynn PW 1990. Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. Pages 55–126 in P. W. Glynn, ed. *Global ecological consequences of the 1982–83 El Niño– Southern Oscillation*. Elsevier Oceanogr. Ser., Amsterdam.

Glynn PW 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In *Life and Death of Coral Reefs*, pp. 69-98. Ed. By C. Birkeland. Chapman and Hall, New York, 536 pp.

Glynn y G. E. Leyte Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, west Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1033–1047.

Glynn PW 1998. El Niño-southern oscillation 1982-1983: nearshore population, community and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:309-345

Glynn PW, Maté JL, Baker AC, Calderón MO 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997–1998 El Niño-Southern Oscillation event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982–1983 event. *Bull Mar Sci* 69:79–109

Granja Fernández MR y López Pérez R.A. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1179-1187.

Gómez E.D., P.M. Aliño, H.T. Yap and W. Y. Licuanan. 1994. A Review of the Status of Philippine Reefs. Marine Science Institute, University of the Philippines. 29:62-68.

Goreau T. F., and W. D. Hartman. 1963. Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs. In Soggneas, R. F. (Ed.), *Mechanisms of Hard Tissue Destruction*. American Association and Advanced Science Publications. 75: 25-54.

Goreau, T., McClanahan, T., Hayes, R., & Strong, A. L. 2000. Conservation of coral reefs after the 1998 global bleaching event. *Conservation Biology*, 14(1), 5-15

Guzmán H. M. and Cortés R. H. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.* 40: 309–324.

Hill M. S. 1996. Symbiotic zooxantellae enhance boring and growth rates of the tropical sponge *Anthosigmella varians* forma *variens*. *Marine Biology*. 125: 649-654.

Hill M, Hill A. 2012. The magnesium inhibition and arrested phagosome hypotheses: new perspectives on the evolution and ecology of Symbiodinium symbioses. *Biological Reviews*, 87, 804–821.

Hill M, Wilcox T. 1998. Unusual mode of symbiont repopulation after bleaching in *Anthosigmella varians*: acquisition of different zooxanthellae strains. *Symbiosis*, 25, 279–289.

Holmes K., E. Edinger, H. Limmon and M. Risk. 2000. Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin*. 40: 606–617.

Kruskal J. B. and C. Wish.1978. Multidimensional scaling. Sage Publications Beverly Hills, California; p 93

López-Victoria M. and Zea S. 2005. Current trends of space occupation by encrusting excavating sponges on colombian coral reefs. *Marine Ecology* 26: 33–41.

Maughan B. C. 2001. The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 256: 59-71.

Marulanda- Gómez A., López- Vitoria M and Zea S. 2017. Current status of coral takeover by an encrusting excavating sponge in Caribbean reef. *Marine Ecology*. ISSN 0173-9565. DOI: 10.1111/maec.12379

Moore P. G.1972. Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special references to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 10: 59–80.

Naranjo S. A., Carballo J. L. y García-Gómez J. C. 1997: Relaciones entre el medio abiótico y las comunidades bentónicas marinas. Una aproximación mediante técnicas multivariantes. En: *Jornadas de Medio Ambiente, Sesión de Biología y Medio Ambiente*. Universidad de Cádiz (ed.). Universidad de Cádiz, pp. 95-143.

Nava H. 2004. Efecto de la complejidad del hábitat sobre la distribución y estructura de las poblaciones de esponjas litorales de la Bahía de Mazatlán (Sinaloa, México). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México (Unidad Académica Mazatlán). p 76

Nava H. 2008. Esponjas perforadoras de Nayarit, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-UNAM. p147

Nava H. and Carballo J. L. 2008. Chemical and mechanical bioerosión of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *The Journal of Experimental Biology* 211:2827-2831.

Nava H. and Ramírez-Herrera M.T. 2011. Government conservation policies on Mexican coastal areas. Is Top-down management working. *Revista de Biología Tropical* 59 (4): 1487-1501.

Nava H. and J. L. Carballo. 2012. Environmental factors shaping boring sponge assemblages at Mexican Pacific coral reefs. Doi: 10.1111/maec.12012

Nava H. and Ramírez-Herrera M.T. 2012. Land use changes and impact on coral communities along the Central Pacific coast of Mexico. *Environmental Earth Sciences*. 65:1095–1104.

Nava H. and Carballo J.L. 2013. Environmental factors shaping boring sponge assemblages at Mexican Pacific coral reefs. *Marine Ecology*. p11

Nava H, Ramírez-Herrera MT, Figueroa-Camacho AG and Villegas-Sánchez BM (2014) Habitat characteristics and environmental factors related to boring sponge assemblages on coral reefs near populated coastal areas on the Mexican Eastern Pacific coast. *Mar Biodiv* (2014) 44:45–54

Nava H. and Carballo J.L. 2016. Assessment of the effectiveness of natural coral fragmentation as a dispersal mechanism for coral reef-boring sponges. *Marine Ecology*. Doi: 10.1111/maec 12314

Neumann A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography* 11:92-108.

Ochoa López E, Reyes Bonilla H and Ketchum Mejía J. 1998. Daños por sedimentación a las comunidades coralinas del sur de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas*, 24(2), 233-240.

Perry CT, Spencer T and Kench P.S. 2008. Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, 27: 853-866.

Quinn, W. H., V. T. Neal and S. E. Antunez de Mayolo. 1987. El Niño occurrences over the past four and a half centuries. *J. Geophys. Res.* 92: 14,449–14,46

Reyes-Bonilla H 2001. Effects of the 1997-1998 El niño-Southern Oscillation event on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 69:251-266.

Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Leyte-Morales GE and Cupul-Magaña A.L. 2002. Effects of El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event(1997-1999) on coral reefs of the western coast of Mexico. *Coral reefs* 21: 368–372.

Risk MJ & MacGeachy JK. 1978. Aspects of bioerosion of modern Caribbean reefs. *Revista de Biología Tropical*, 16 (Supl.1): 85-105.

Rosell D. and M. J. Uriz. 1991. *Cliona viridis* (Schmidt, 1862) and *Cliona nigricans* (Schmidt, 1862) (Porifera: Hadromerida): evidence which shows they are the same species. *Ophelia*. (33): 45-53.

Rützler K. 2002. Impact of crustacean sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geologica Hispanica* 37(1):61-72.

Rützler K. and Rieger G. 1973. Sponge burrowing: fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata. *Marine Biology* 21:144-162.

Rützler K. 1975. The role of burrowing boring sponges in bioerosion *Oecologia (Berl)* 19:203-216.

Schönberg CHL 2002. Substrate effects on the bioeroding demo sponge *Cliona orientalis*. 1. bioerosion rates. *Marine Ecology* 23(4): 113-126.

Schönberg, C. H. L., 2003. Substrate effects on the bioeroding demosponge *Cliona orientalis*. 2. Substrate colonisation and tissue growth. *Marine Ecology* 24(1): 59–74.

Schönberg C. H. L. 2006. Growth and erosion of the zooxanthellate Australian bioeroding sponge *Cliona orientalis* are enhanced in light. In: *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium* (Eds. Suzuki Y., Nakamori T., Hidaka M., Kayanne H., Casareto B. E., Nadao K., Yamano H., Tsuchiya M.), p 168-174

Schönberg, C. H. L., & Ortiz, J. C. (2008, July). Is sponge bioerosion increasing. In *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* (Vol. 1, pp. 7-11).

Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925.

Scoffin TP, Stearn CW, Boucher D, Frydl P, Hawkins CM, Hunter IG, and MacGeachy JK 1980. Calcium carbonate Budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. II. Erosion, sediments and internal structure. *Bulletin of Marine Science*, 30: 475-508.

Sheppard C. R., Spalding, M., Bradshaw C. and Wilson S. 2002. Erosion vs. recovery of coral reefs after 1998 El Niño: Chagos reefs, Indian Ocean. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(1), 40-48.

Tribollet, A., Godinot, C., Atkinson, M., and Langdon, C. 2009. Effects of elevated pCO₂ on dissolution of coral carbonates by microbial euendoliths. *Global Biogeochemical Cycles*, 23: 1-7.

Tribollet, A., and Golubic, S. 2011. Reef bioerosion: agents and processes. In *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*, pp. 435-449. Ed. By Z. Dubinsky, and N. Stambler. Springer, New York p 552

Villegas Sánchez Berenice Marisela 2013. Diversidad y abundancia de las esponjas perforadoras de la comunidad coralina de Zacatosa Zihuatanejo, Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. p 20- 37

Warwick, R. M., K. R. Clarke & L. Suharsono, 1990: A statistical analysis of coral community responses to the 1982-3 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*, 8: 171-179.

Warwick R. M. and Clarke K.R. 1991: A comparison of some methods for analysis changes in benthic community structure. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 71: 225-244.

Wilkinson C. R. 1987. Significance of microbial symbionts in sponge evolution and ecology. *Symbiosis*.4:135-146.

Wilkinson CE. 2000. The 1997–98 mass coral bleaching and mortality event: 2 years on. In: Wilkinson C (ed) *Status of coral reefs of the World: 2000*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, p 21–34

Wisshak, M., and Tapalina, L. 2008. *Current Developments in Bioerosion*. Springer, Berlin, Heidelberg, p 499

Wisshak, M., Schönberg, C. H. L., Form, A., and Freiwald, A. 2013. Effects of ocean acidification and global warming on bioerosion-lessons from a clonoid sponge. *Aquatic Biology*, 19:111-127

Zea S., Weil E. 2003. Taxonomy of the Caribbean excavating sponge species complex *Cliona caribaea*-*C. aprica*-*C. langae* (Porifera, Hadromerida, Clionidae). *Caribbean Journal of Science*, 39, 348–370

Zar J.H. 2009. *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. p 718

Zundelovich A, Lazar B & Ilan M. 2007. Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges-lessons from *Pione cf. vastifica*. *J. Exp. Biol.* 210:91-9