

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está 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 o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Uso de praderas de pastos marinos artificiales para evaluar la
variabilidad espacial en el reclutamiento de esponjas marinas
en praderas de *Thalassia testudinum* en la Laguna de
Términos, Campeche**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

José Alberto Aguirre Téllez

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
José Alberto Aguirre Téllez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Lydia Betty Ladah
Codirectora de tesis

Dr. Enrique Ávila Torres
Codirector de tesis

Dra. Ma. Elena Solana Arellano

Dr. Enric Pallas Sanz



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Ccoordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Copyright © 2023, Todos los Derechos Reservados, CICESE
Prohibida su reproducción parcial o total sin la autorización por escrito del CICESE

Resumen de la tesis que presenta **José Alberto Aguirre Téllez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Uso de praderas de pastos marinos artificiales para evaluar la variabilidad espacial en el reclutamiento de esponjas marinas en praderas de *Thalassia testudinum* en la Laguna de Términos, Campeche

Resumen aprobado por:

Dra. Lydia Betty Ladah
Codirectora de tesis

Dr. Enrique Ávila Torres
Codirector de tesis

Las esponjas (Porífera) constituyen un componente importante de riqueza de especies, abundancia y biomasa, además desempeñan valiosos servicios ecosistémicos dentro de las praderas de pastos marinos, donde aprovechan del sustrato y refugio provisto por la pradera. Sin embargo, hay poco conocimiento acerca de la dinámica de sus poblaciones en estos hábitats, y especialmente acerca de su distribución espacial en la etapa postlarvaria. En este estudio se llevó a cabo un experimento manipulativo en el campo aprovechando sustratos artificiales uniformes: Unidades de Pastos Marinos Artificiales (UPAs), para determinar si el reclutamiento de larvas de esponjas variaba entre tres sitios con praderas de *Thalassia testudinum* (Laguna de Términos, Campeche) y entre tres zonas de cada pradera (zona central, zona del borde y fuera de la pradera). Las UPAs permanecieron colocadas por 85 días (junio-septiembre de 2022). Se identificaron ocho especies de esponjas, con siete sobre las UPAs y seis sobre el pasto natural. La especie más abundante fue *Haliclona implexiformis*, y estuvo presente en todos los sitios y zonas de la pradera. La riqueza de especies, abundancia y biomasa de las esponjas fueron significativamente mayor ($KW. H=6.29, p<0.05$; $KW. H=10.99, p<0.05$ y $KW. H=4.86, p<0.05$ respectivamente) en el pasto natural comparado con las UPAs. Sin embargo, estas variables en las UPAs no mostraron diferencias significativas entre las diferentes zonas dentro de cada pradera ni entre las praderas ($KW. H=2.28, p>0.05$; $ANOVA \text{ dos vías. } F=0.91, p>0.05$ y $KW. H=0.78, p<0.05$ respectivamente). Entre los factores ambientales que se midieron en este estudio la tasa de sedimentación fue identificada como la variable que mejor explica la distribución espacial del ensamblaje de esponjas que reclutaron en las praderas de pastos (BIO-ENV. $r=0.20$), lo cual pudo estar relacionado con el diferente grado de exposición al movimiento de agua de los sitios. Sorprendentemente, hubo reclutamiento en las UPAs colocadas fuera de la pradera con valores de riqueza, densidad y biomasa similares a las que se colocaron en el centro y borde de la pradera. Se concluye que las UPAs proveen un sustrato alternativo eficiente para el reclutamiento de invertebrados sésiles como las esponjas, especialmente en zonas donde no hay sustrato natural.

Palabras clave: Pasto marino artificial, *Thalassia testudinum*, esponjas marinas, reclutamiento, distribución espacial, Laguna de Términos

Abstract of the thesis presented by **José Alberto Aguirre Téllez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Use of artificial seagrass meadows to assess spatial variability in the recruitment of marine sponges in *Thalassia testudinum* meadows in Laguna de Términos, Campeche

Abstract approved by:

Dra. Lydia Betty Ladah
Codirectora de tesis

Dr. Enrique Ávila Torres
Codirector de tesis

Marine sponges (Porifera) constitute an important component of species richness, abundance, and biomass within seagrass meadow habitats, where they benefit from substrate and refuge from environmental factors. However, little is known about their population dynamics in these habitats, with a particular knowledge gap regarding the spatial distribution of their postlarval stages. Herein, a manipulative field experiment employing uniform artificial settlement substrates termed Artificial Seagrass Units (ASUs) were used to determine if the recruitment of sponge larvae varies between three sites where *Thalassia testudinum* meadows exist (in Laguna de Términos, Campeche) and three specific zones of each meadow (central meadow, meadow edge, and outside of the meadow). The ASUs were deployed for 85 days (June to September 2022). A total of eight sponge species were identified (seven on the ASUs and six on the natural grass). *Haliclona implexiformis* was the most abundant species, and it was present in all the sites and areas of the meadow. Species richness, density and biomass were significantly higher on natural seagrass blades than on ASUs (*KW. H*=6.29, *p*<0.05; *KW. H*=10.99, *p*<0.05 y *KW. H*=4.86, *p*<0.05 respectively). On the ASUs, these variables did not vary significantly (*KW. H*=2.28, *p*>0.05; *ANOVA dos vías. F*=0.91, *p*>0.05 y *KW. H*=0.78, *p*<0.05 respectivamente) between sites or areas of the seagrass meadows. Among the environmental factors that were measured in this study (temperature, salinity, hydrodynamism, and sedimentation rate), the sedimentation rate was identified as the variable that best explained the spatial distribution of the sponge assemblages that recruited in the seagrass meadows (BIO-ENV. *r*=0.20) possibly due to the different degree of exposure to water motion. Surprisingly, recruitment occurred on the ASUs deployed outside the meadow with species richness, density, and biomass values similar to those placed in the center and edge of the meadow, suggesting that the absence of sponge adults in this area is due to a lack of available hard substrate rather than limited larval dispersal. We conclude that ASUs provide an efficient alternative substrate for the study of the recruitment of sessile invertebrates such as sponges, especially in areas where no natural substrate is present.

Keywords: Artificial seagrass, *Thalassia testudinum*, Marine sponges, recruitment, spatial distribution, Laguna de Términos

Dedicatoria

Este trabajo es dedicado con mucho cariño a para mi mamá y mi papá que hasta la fecha me siguen dando muchos ánimos en todo lo que deseo realizar. Muchas gracias por siempre estar para mí, por los consejos, por escucharme y por alentarme a seguir. Los quiero mucho abuelos.

Mi Mochén de la vida, es la segunda tesis que te dedico. Gracias por apoyarme siempre, siempre en cada locura que se me mete a la cabeza, por estar conmigo a la distancia, aunque no sea para nada fácil. Gracias por darme ánimos siempre que los necesito. Este trabajo representa mucho esfuerzo y sacrificios que hemos hecho los dos como equipos. Si todos nuestros planes salen bien próximamente te dedicaré una tercera tesis. La del doctorado.

No pueden quedar sin dedicatoria mis chamacos. Este trabajo es para ti Rubis guapito. Tu cuerpecito de felino de 10 añitos ya no aguantó a que terminara la maestría para volviera poderte consentir, pero hasta allá arriba te mando muchos apapachos, mi gato hermoso, también le dedico el trabajo al Putbull más guapo de todo el universo (mi Gordo) que a pesar de haberme ido durante dos años siempre que voy de visita y me ves se te olvida que te abandono por tanto tiempo.

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el proyecto institucional no. 618 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM a cargo del Dr. Enrique Ávila Torres, con apoyo complementario del proyecto 625107, Red de Monitoreo Costero, del CICESE a cargo de la Dra. Lydia Betty Ladah.

A Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada para desarrollar de manera eficiente, en tiempo y forma de esta investigación.

Se agradece a los Técnicos Académicos José Andrés Reda Deara, Hernán Álvarez Guillén y Mario Alejandro Gómez Ponce por su apoyo en los trabajos de campo. A la Dra. Andira Guzmán Méndez por su apoyo en la confección de las UPAs utilizadas en el muestreo.

Agradezco de manera especial a mis dos codirectores (Dra. Ladah y Dr. Ávila) por la paciencia, el empuje para continuar mis pasos en el bello camino de la ciencia, por los aportes para sintetizar y hacer más entendible esta investigación y por guiarme en el proyecto de inicio a fin. A la Dra. Elena Solana y al Dr. Enric Pallas por los comentarios y sugerencias, por la paciencia durante los avances y por las facilidades que me dieron durante la duración del proyecto.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por la oportunidad de seguirme formando académicamente, al Dr. Rosales por aceptarme como estudiante de este maravilloso centro al cual le agradezco que me haya permitido continuar con mi formación profesional. Al actual coordinador (Dr. Cabral), por todo el apoyo para la realización de la estancia. A mis profes del TESH (Profe Jesús Benavídez y Aramis Florez) por el espacio que me proporcionaron para identificar mis muestras de la Laguna de Términos.

Gracias infinitas a cada uno de los investigadores que me aportaron conocimiento de mucho valor durante cada uno de los cursos que tuve la oportunidad de llevar en el primer año de la maestría.

A mis compañeros de la Estación “El Carmen” (Antony, Ángel, “Las Saras” (Sara y Fer), Lore, Deny, Jhoana, Rubén, Jaime, Brian, César, Alethia, Ever y Diana) a los investigadores que ya considero amigos (Dr. Celis, Dr. Canales, Dr. Moulalet y Naye). Siempre es un placer volver a Ciudad del Carmen y saber que tengo amistades que, aunque no vea tan seguido están ahí para hacerme sentir como en casa. Gracias también al perrito más guapo de todo Ciudad del Carmen: mi Goliath. Me siento muy

afortunado por haberlos conocido y por haber pasado buenos momentos con ustedes dentro y fuera del laboratorio y la cancha. Nos vemos próximamente para las retas de los viernes.

Muchas gracias a mis roomies (Isis, Irancito, Rubí y Brumita) por compartir esta etapa tan chida, por las carcajadas y tonterías que siempre decíamos, por los ratitos de chisme y por haber tenido una amistad tan chida. Gracias también a los vecinos de arriba (Mau, Clau y Rebe) que casi no nos veíamos estuvo padre ser vecinos y echar relajo de vez en cuando.

Gracias a todos los “Juntos, pero no revueltos” (Angelinho, Jeuinho, Ili, Dianita Cajero, Dianita López, Migue, Gil, Abby, Uli, el Eri, Bere, Lupita) por la acción dentro y fuera de la cancha en los terceros tiempos, aunque nunca campeonamos. A la bandita de las retas de los martes y jueves muchas gracias por invitarme a mover la bola.

Obviamente no podían faltar los futuros PhD. Tania Maribel, Eliasid y Abby Pañola. Gracias por el tiempo compartido, por las fiestecitas y el alojamiento alguna vez me dieron, también por las aventuras buenas y no tan buenas.

A todos gracias por compartir un poquito de su tiempo conmigo durante estos dos años, se les quiere y se les va a extrañar.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	3
1.1.1 Generalidades del Phylum Porífera.....	3
1.1.2 Reproducción, asentamiento y reclutamiento de larvas	5
1.1.3 Importancia ecológica	7
1.1.4 Uso e importancia de los compuestos bioactivos de esponjas.....	8
1.1.5 Uso de Unidades de Pastos Artificiales (UPAs)	9
1.2 Justificación	9
1.3 Hipótesis.....	10
1.4 Objetivos	10
1.4.1 Objetivo general.....	10
1.4.2 Objetivos específicos.....	10
Capítulo 2. Metodología.....	12
2.1 Área de estudio	12
2.2 Unidades experimentales.....	13
2.3 Trabajo de campo.....	13

2.3.1	Colocación de las UPAs.....	13
2.3.2	Recolección de las UPAs y de muestras de pasto natural.....	15
2.3.3	Parámetros ambientales:	16
2.4	Trabajo de laboratorio	17
2.5	Análisis de datos.....	17
Capítulo 3. Resultados		21
3.1	Condiciones ambientales	21
3.2	Especies de esponjas presentes en las UPAs y el pasto natural	24
3.3	Índices ecológicos.....	30
3.4	Correlaciones.....	30
3.5	Análisis multivariados.....	31
Capítulo 4. Discusión.....		35
4.1	Uso de Unidades de Pastos Marinos Artificiales.....	35
4.2	¿Variaron la riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas de esponjas entre las UPAs y el pasto natural?.....	37
4.3	¿Variaron la riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas de esponjas dentro y entre praderas?.....	38
Capítulo 5. Conclusiones		42
Literatura citada		44

Lista de figuras

Figura	Página
1. Ubicación de los sitios elegidos para el experimento en el litoral interno de la Isla del Carmen, Campeche.....	13
2. Estructura general de las Unidades de Pastos Artificiales (UPAs) usadas en el experimento. ..	14
3. Colecta de las UPAs. A) Uso de la malla para retener a los posibles reclutas que se hayan desprendido; B) colocación de la UPA en bolsas en bolsas plásticas con agua del sitio.....	15
4. Muestra de pasto natural (<i>T. testudinum</i>) colectada dentro de un cuadrante de 20 x 20 cm. .	16
5. (A) Temperatura y (B) salinidad promedio en los tres sitios de estudio. Las barras de error indican el error estándar.....	21
6. Porcentaje de disolución promedio como indicador del hidrodinamismo en los tres sitios de estudio. Las barras de error indican el error estándar entre los sitios. El asterisco indica que hubo diferencias significativas.....	22
7. Tasa de sedimentación promedio en los tres sitios de estudio. Las barras de error indican el error estándar. El asterisco indica que hubo diferencias significativas.	23
8. Riqueza promedio de especies/m ² (\pm error estándar) de reclutas presente en las UPAs y en el pasto natural.	25
9. Promedio de las especies de los reclutas presentes en un m ² en los tres sitios del experimento y B) las tres zonas dentro de cada sitio.	26
10. Densidad promedio (\pm error estándar) de reclutas presente en las UPAs y en el pasto natural.	27
11. A) densidad promedio de reclutas en los tres sitios y B) densidad promedio de reclutas en las tres zonas experimentales. Las líneas de cada barra representan el error estándar.	28
12. Biomasa promedio (\pm error estándar) de reclutas de esponjas presentes en las UPAs y en el pasto natural.	29
13. A) biomasa promedio de los reclutas en los tres sitios y B) biomasa promedio de los reclutas en las tres zonas. Las líneas de cada barra representan el error estándar.	29
14. Análisis de clasificación (clúster) representando los cinco grupos formados. Las letras mayúsculas (A, B y C) se refieren a los sitios y las minúsculas a las zonas experimentales (c = zona centro, b = zona borde y f = fuera de la pradera).....	31
15. Análisis nMDS representando los cinco grupos formados. Las letras mayúsculas (A, B y C) se refieren a los sitios y las minúsculas a las zonas experimentales (c = zona centro, b = zona borde y f = fuera de la pradera).	32

16. Representación gráfica del PCA. Los sitios están representados con números: 1 (sitio A), 2 (sitio B) y 3 (sitio C) y las zonas están representadas con letras C (centro), B (borde) y F (fuera)..... 34

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Promedios temporales de las variables ambientales medidas en las zonas experimentales (centro, borde y fuera) de cada sitio de estudio (A, B y C): temperatura (°C), salinidad (UPS), hidrodinamismo (% de disolución) y tasa de sedimentación (Kg/m ² /día-1).	22
2. Resumen de resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías para las variables ambientales. .	23
3. Especies de esponjas identificadas en las UPAs en cada una de las zonas y sitios del experimento. Las letras A, B y C representan los sitios y las letras c, b y f representan a las zonas centro, borde y fuera, respectivamente.	24
4. Especies presentes en las muestras del pasto natural en función de los sitios experimentales A, B y C.	24
5. Número de individuos y abundancia relativa de las especies de esponjas que reclutaron sobre las UPAs.	26
6. Tabla resumen del ANOVA de dos vías (Sitio/Zona) para la densidad de los reclutas de esponjas sobre las UPAs.	27
7. Tabla resumen del ANOVA de dos vías (Sitio/Zona) para la biomasa de los reclutas de esponjas sobre las UPAs.	28
8. Índices ecológicos de las comunidades de esponjas que se encontraron en las UPAs en cada uno de los sitios y zonas del experimento: S= riqueza específica, H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener, D' = índice de dominancia y J' = índice de equitatividad de Pielou.....	30
9. Resultados de los análisis de las correlaciones de rango de Spearman con los valores del coeficiente de correlación (r) y el valor de significancia (P) para cada una de las pruebas.....	31
10. Valores de abundancia promedio (A/P) y porcentaje de contribución de las especies a la similaridad dentro de los grupos.....	33
11. Porcentaje de contribución de las especies de esponjas a la disimilitud que hubo entre los grupos formados en el clúster.....	33

Capítulo 1. Introducción

Las esponjas marinas (Phylum Porífera) constituyen uno de los grupos de invertebrados sésiles bentónicos más biodiversos y abundantes del planeta (Batista et al., 2014; van Soest et al., 2012), y en la zona costera, se les puede encontrar en distintos tipos de hábitats, incluyendo las praderas de pastos marinos (Bell 2008; Carballo et al., 2014; Álvarez et al., 2017; van Soest et al., 2012). Las esponjas marinas desempeñan funciones ecológicas muy importantes en el ecosistema, entre las que destacan su participación en el reciclaje de nutrientes (p.ej. carbono, nitrógeno, sílice y fosforo). Tienen una alta eficiencia como filtradoras de la columna de agua donde participan en el acoplamiento bentopelágico al capturar partículas (p.ej. microalgas, virus, bacterias y materia orgánica particulada) y transformarlas en biomasa que puede ser consumida por otros componentes de las redes tróficas. Estos organismos albergan una amplia diversidad y abundancia de epi- y endobiontes (algas, plantas y animales) (Cattaneo et al., 1999; Griffiths et al., 2017).

En los hábitats de praderas de pastos marinos de las regiones tropicales y subtropicales, alrededor del mundo, las esponjas han sido frecuentemente reportadas como uno de los grupos de macroinvertebrados más conspicuos. Sin embargo, las investigaciones realizadas sobre estos organismos en este tipo de hábitat se han centrado principalmente en aspectos como la diversidad y abundancia de las esponjas (e.g. Sivaleela et al., 2013; Ávila et al. 2015a, b; Setiawan et al. 2021), el tipo de interacción biológica que establecen las esponjas con los pastos y otros productores primarios presentes en las praderas (Archer et al., 2015; Archer et al., 2021). Se ha encontrado que la interacción esponja-pasto marino puede ser muy estrecha, ya que dentro de la pradera las esponjas pueden beneficiarse al obtener refugio contra la depredación y un sustrato donde fijarse (Wulff, 2006), a cambio, el pasto marino puede obtener ciertos nutrientes (N y P) derivados del metabolismo de las esponjas, contribuyendo así a su crecimiento (Archer et al., 2015). No obstante, a pesar de la importancia de las esponjas para este tipo de hábitats costeros, los estudios acerca de sus patrones de distribución espacial y de reclutamiento son relativamente escasos (Borowitzka et al., 1990; Sivaleela et al., 2013; Ávila et al. 2015a, b).

En el Área Natural de Protección de Flora y Fauna Laguna de Trminos (Campeche, México) existen grandes extensiones de praderas de pastos marinos (conformadas por tres especies: *Syringodium filiforme*, *Halodule wrightii* y *Thalassia testudinum*) donde la especie dominante es *T. testudinum* (McGovern y Blankenhorn, 2007; May-Kú et al., 2010; Coria y Durán, 2015). Al igual que en otras regiones costeras del

mundo, la integridad de estas praderas se ha visto amenazada durante las últimas décadas por factores antropogénicos como son las descargas clandestinas de aguas residuales urbanas, sobrepesca, dragados y contaminantes de origen agrícola e industrial (Lotze et al., 2006; Halpern et al., 2008; Cloern et al., 2016). Recientemente, en las praderas de este sistema lagunar-estuarino, se han llevado a cabo estudios acerca de dinámica de poblaciones y de la estructura de la comunidad en esponjas adultas. Se ha encontrado que la distribución espacial de las especies estudiadas es heterogénea dentro y entre las praderas examinadas y que esta variabilidad es influenciada tanto por factores ambientales locales (e.g. turbidez, granulometría del sedimento superficial, régimen hidrodinámico y sedimentario) como por las características físicas de la pradera (longitud, densidad y biomasa foliar y especie de pasto dominante) (Ávila et al., 2015a, Hernández-Peña 2018).

En este sistema también se ha observado que fuera de las praderas, donde el sustrato es arenoso o lodoso, la presencia de esponjas es prácticamente nula. Se ha propuesto que eso puede deberse a la falta de un sustrato duro donde establecerse, a un incremento en la depredación en estas áreas o a una limitación en la dispersión de larvas hacia estas zonas de la laguna. Hasta la fecha, no ha habido estudios que demuestren que el asentamiento larvario de las esponjas sea homogéneo en toda el área de la pradera o si estos asentamientos se concentran en ciertas áreas.

Mediante el uso de unidades artificiales de praderas de pastos marinos (UPAs o ASUs por sus siglas en inglés de Artificial Seagrass Units) ha sido posible investigar distintos aspectos ecológicos en la macrofauna asociada a praderas de pastos marinos de diferentes regiones del mundo (Trautman y Borowitzka, 1999; Donnarumma et al., 2014; Pete et al. 2015). Las UPAs han sido utilizadas para evaluar el asentamiento de algas, invertebrados, diversidad y distribución de la comunidad epifítica sobre las hojas, y también para comparar la comunidad presente en hojas de pastos naturales y UPAs e incluso se han utilizado para evaluar el reclutamiento de peces entre praderas naturales y UPAs (Trautman y Borowitzka, 1999; Upston y Booth, 2003; Donnarumma et al., 2014). En este estudio se plantea utilizar este tipo de sustratos artificiales para comprobar si el reclutamiento de esponjas ocurre en diferentes zonas de la pradera (parte central y borde de praderas de *T. testudinum* de la Laguna de Términos) y fuera de esta. Dada la alta sensibilidad de estos organismos a los cambios en las condiciones ambientales (Carballo et al. 1996), también se comparará el reclutamiento de esponjas en estos hábitats entre praderas con distinto grado de exposición al oleaje causado por los vientos dominantes y entre pasto natural.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Generalidades del Phylum Porífera

Las esponjas marinas (Phylum Porífera) constituyen uno de los grupos de invertebrados sésiles bentónicos más biodiversos y abundantes del planeta (Batista *et al.*, 2014; van Soest *et al.*, 2012). Están considerados entre los organismos pluricelulares más primitivos y carecen de tejidos verdaderos. Están conformados por agregados celulares de diferentes tipos entre los que destacan los arqueocitos que son células totipotenciales capaces de realizar diferentes funciones de acuerdo con las necesidades de la esponja, los coanocitos que se encargan de la nutrición, excreción, respiración y de generar corrientes hacia el interior de las esponjas, los esclerocitos encargados de la formación de espículas (esqueleto), entre otras. Estos agregados celulares se diferencian en tres capas principales que delimitan a las esponjas como organismos independientes: el ectodermo que es la capa externa, el endodermo o coanodermo en donde se lleva a cabo la nutrición, excreción e intercambio de gases, y el mesohilo que es una capa ubicada entre el endodermo y el ectodermo (Brusca y Brusca, 2003; Reiswig, 2010; WoRMS, 2022).

De acuerdo con Hooper y van Soest (2002) las esponjas presentan elementos esqueléticos de origen inorgánico (carbonato de calcio y sílice) y orgánico (fibras de colágeno y espongina) que determinan su agrupación dentro de cuatro clases taxonómicas. La clase Calcárea se caracteriza por la presencia de espículas megascleras compuesta por carbonato de calcio, las cuales son biactinas, triactinas o tetractinas, presentan sistemas acuíferos de tipo asconoide, siconoide y leuconoide; son especies vivíparas con larvas de tipo anfibrástula y calcibrástula. La clase Hexactinellida comprende a las esponjas vítreas cuyos elementos espiculares están formados por megascleras y microscleras síliceas triaxónicas y hexactinas, son vivíparas y presentan larva de tipo triquimela. La clase Demospongiae es la más grande y diversa ya que representa a casi el 80% de las especies del Phylum. Las esponjas de esta clase poseen fibras de espongina o fibrillas de colágeno, espículas de sílice monoaxónicas o tetraxónicas, pero nunca triaxónicas; presentan viviparidad u oviparidad y las larvas son de tipo hoplitomella, parenquimela y disférula. Finalmente, la clase Homoscleromorpha, se considera una clase aparte después de haber estado dentro de la clase Demospongiae, donde las larvas de esta clase son de tipo cinctobástula, en caso de que haya presencia de espículas estas son síliceas tetraxónicas (Hooper y van Soest, 2002; Maldonado y Berquist, 2006).

Aunque las esponjas no poseen tejidos diferenciados, cumplen con todas las funciones de los metazoarios (*e.g.* nutrición, respiración) a través de sus células. Por ejemplo, la nutrición en las esponjas es llevada a cabo por medio de la fagocitosis, en donde las células que están involucradas directamente son los coanocitos que a través de sus flagelos generan corrientes que se filtran a través de los porocitos u ostiolas, dirigiendo el agua con partículas orgánicas (materia orgánica, protozoarios, bacterias, virus etc.) hacia sus flagelos, invaginándolas directamente dentro de la célula (Wilkinson y Garrone, 1980; Brusca y Brusca, 2003; Maldonado y Berquist, 2006). Aunque la mayoría de las especies del Phylum Porífera presentan el mismo patrón de nutrición, recientemente se ha encontrado que existen especies que adicionalmente han desarrollado una alimentación de tipo carnívora que se considera facultativa, ya que además de filtrar como lo hacen todas las esponjas estas son capaces de capturar, envolver e invaginar crustáceos dentro de su mesohilo para posteriormente digerirlos con ayuda de quitinasas que degradan las conchas y partes blandas de los cuerpos de sus presas (Godefroy *et al.*, 2019).

Al igual a la nutrición, otros procesos biológicos están vinculados a las corrientes de agua que provienen del exterior hacia los canales internos de las esponjas. Como se ha mencionado, las esponjas son un agregado de diferentes tipos celulares delimitados por una capa externa (ectodermo) en donde cada célula es responsable de todos sus procesos biológicos y en el caso de la respiración esta se da por difusión simple a través de las membranas celulares. La entrada de oxígeno está relacionada con la concentración de oxígeno dentro de las células y el ambiente y el oxígeno se moverá de una alta concentración hacia una baja concentración (Brusca y Brusca, 2003; Pletsch, 2019).

En cuanto a su reproducción, las esponjas presentan dos tipos de estrategias: la reproducción sexual que incluye la presencia de gametos, ovogénesis, espermatogénesis, fertilización y morfogénesis y, por otro lado, la reproducción asexual que se relaciona con la alta capacidad de regeneración celular (totipotencialidad). En el caso de la reproducción sexual las esponjas pueden presentar sexos separados (gonocócicas o unisexuadas) o ser hermafroditas (Baldaconi *et al.*, 2007; Maldonado y Riesgo, 2008). De acuerdo con su desarrollo embrionario pueden clasificarse como ovíparas en donde el desarrollo de la larva siempre es externo y por lo tanto la etapa larval en estas esponjas es de vida libre, en contraste, las esponjas vivíparas incuban a sus larvas en el interior del mesohilo hasta que son liberadas al medio a través de la expulsión de agua hacia el exterior (Boury-Esnault y Jamiesson, 1999; Bergquist, 2001; Ereskovsky, 2010; Ereskovsky, 2018). La reproducción asexual se da principalmente cuando las esponjas pierden fragmentos por daño mecánico o por depredación, generando la dispersión de fragmentos que darán lugar a un organismo completo posteriormente (Maldonado y Berquist, 2006; Wooster *et al.*, 2019).

Todos los poríferos son organismos acuáticos, mayormente marinos a excepción de la familia Spongillidae que está presente en ambientes de agua dulce (Gray, 1867; Manconi y Pronazzo, XXXX). El Phylum Porifera se considera cosmopolita debido a que se encuentran ampliamente distribuidas, desde el intermareal hasta la zona hadal, con presencia en ambientes tropicales incluyendo arrecifes de coral, praderas de pastos marinos y raíces de mangle. Incluso estos organismos se pueden encontrar habitando cerca de ventilas hidrotermales y zonas polares (Pansini *et al.*, 2000; Bell 2008; Carballo *et al.*, 2014; Maldonado *et al.*, 2011; Álvarez *et al.*, 2017; van Soest *et al.*, 2012; Castellanos-Pérez *et al.*, 2020).

En particular, dentro de las praderas de pastos marinos las esponjas tienen un papel importante en la dinámica ecológica filtrando materia orgánica, algas, protozoarios y bacterias de la columna de agua y convirtiéndolos en parte de su biomasa. Archer, (2015) reportó una relación muy estrecha entre la esponja marina, *Halichondria melanadocia*, y el pasto marino, *Thalassia testudinum*, en donde describió una relación en la cual esta especie de esponja se beneficia de las hojas de *T. testudinum* como superficie de asentamiento. A cambio, la esponja suministra nitrógeno y fósforo (a través de sus desechos metabólicos) que contribuyen al crecimiento de los pastos.

Dentro de los hábitats marinos donde habitan las esponjas también tienen un papel importante en los procesos del acoplamiento bentopelágico. Su papel es considerado un servicio ecosistémico crucial para el bentos marino debido a que se reciclan nutrientes pelágicos de la columna de agua y los hacen disponibles en otra forma. Por ejemplo, los nutrientes de la columna de agua que son aprovechados por las esponjas posteriormente estarán disponibles para niveles tróficos superiores reintegrando los nutrientes nuevamente a la cadena trófica (Archer, 2015; Griffiths *et al.*, 2017).

Adicionalmente a todos los procesos ecológicos en los que participan las esponjas, cabe mencionar que son una fuente importante para la bioprospección (descubrimiento, síntesis y producción de compuestos bioactivos) para la industria biotecnológica. Estos organismos tienen aplicaciones en el sector salud, generando fármacos aprobados en tratamientos como el cáncer, antibacteriales, entre otros usos. También son aprovechados por sus compuestos de antifouling en la industria portuaria y de transporte marítimo (Bakus, 1981; Boobathy *et al.*, 2016; Rodrigo *et al.*, 2018; Cruz *et al.*, 2020).

1.1.2 Reproducción, asentamiento y reclutamiento de larvas

Las larvas planctónicas de los organismos marinos requieren de tres etapas para lograr asentarse sobre

una superficie de manera exitosa tomando en cuenta que la etapa larval es la mejor oportunidad para encontrar un sitio con las condiciones aptas (disponibilidad de alimento, espacio para crecer, ventajas competitivas) para su reclutamiento y posterior etapa del ciclo de vida como adulto adherido a alguna superficie. La primera etapa es el desarrollo, que incluye la fecundación interna o externa, la expulsión de las larvas que van a formar parte del plancton hasta antes de su descenso al bentos o a alguna superficie para asentarse. La segunda etapa es conocida como prueba de idoneidad en donde la larva planctónica se acerca y aleja del sustrato en repetidas ocasiones para “probarlo” por medio de quimiorreceptores (Srinivasan, 2003) hasta encontrar un sustrato óptimo. La tercera etapa incluye el asentamiento y la metamorfosis de la larva a un estadio sésil (Underwood, 1979; Keough y Downes, 1982). Scheltema (1974) agrega una cuarta etapa (la sobrevivencia de los asentamientos) al ciclo, la cual puede durar horas, días o meses dependiendo de la presión de depredación o mortalidad natural.

Las esponjas particularmente se adhieren sobre diferentes tipos de sustratos naturales, por ejemplo, raíces de mangle, conchas, algas, pastos marinos, sobre otras esponjas, etc. (Wulff, 2006; Bell 2008; Maldonado *et al.*, 2011; Carballo *et al.*, 2014; Álvarez *et al.*, 2017; van Soest *et al.*, 2012; Castellanos *et al.*, 2020) mientras que en las profundidades pueden estar cerca de chimeneas formadas por ventilas hidrotermales (Pansini *et al.*, 2000; Yahel *et al.*, 2003). Es importante mencionar que también existen algunas especies de esponjas con adaptaciones (con estructuras espiculares que les sirven de anclaje) para vivir en fondos blandos.

Se ha observado también que las larvas de esponjas son capaces de asentarse en superficies artificiales como estructuras portuarias que incluyen escolleras, espigones, plataformas metálicas y embarcaciones y que estas estructuras también pueden incluso sustentar comunidades que son diferentes a las que se encuentran en el sustrato natural, lo que está relacionado con los colonizadores pioneros o primarios de ambos sustratos. Una colonización primaria diferente dará lugar a una colonización secundaria totalmente diferente entre sustratos naturales y artificiales debido a la diferencia del biofouling que se forma (Mineur *et al.*, 2012; Byford *et al.*, 2013; Pete *et al.*, 2015; Langhamer, 2016; Gopal *et al.*, 2019). Las estructuras en altamar y los sustratos naturales actúan como sustrato de asentamiento para las diferentes especies bentónicas considerando que estas especies tienen una fase de larval pelágica, durante la cual son transportadas por las corrientes oceánicas y durante el viaje, como se mencionó anteriormente realizan la prueba de idoneidad para fijarse a un sustrato apto (Whomersley y Picken, 2003; Zintzen, 2008; Byford *et al.*, 2013).

En la Laguna de Términos donde se encuentran parches de pastos marinos, se describió que el periodo reproductivo de la esponja *Haliclona (Reniera) implexiformis* presenta un ciclo reproductivo anual. La época reproductiva de esta especie de esponja inicia en primavera (entre los meses de abril y mayo) y termina en otoño (octubre). El periodo de reproducción sexual de esta especie se relacionó con las fluctuaciones estacionales de temperatura del agua presentando el pico de elementos reproductivos en los meses más cálidos (Ávila-García *et al.*, 2019).

1.1.3 Importancia ecológica

Las esponjas son bien conocidas por su alta capacidad para filtrar materia orgánica y organismos planctónicos (picoplancton y nanoplancton), lo que permite aumentar la claridad del agua y permitir la entrada de luz en los ambientes en donde habitan (Wulff 1994; Strimaitis, 2012). Además de lo anterior, también participan en el reciclaje de nutrientes por medio del acoplamiento bentopelágico, es decir, los nutrientes que obtuvieron después de alimentarse forman parte de la biomasa de las esponjas y a través de la depredación estos, son reincorporados a la cadena trófica desde la zona bentónica en la que se encuentran las esponjas hasta la parte pelágica. Esto es debido a que diferentes grupos de organismos que habitan la columna de agua (necton) depredan sobre ellas (Archer *et al.*, 2015). Por otro lado, en los ambientes en donde existen deficiencias de nutrientes las esponjas son consideradas como fuentes biodisponibles (transfieren nutrientes) de nitrógeno y fósforo que son importantes para el crecimiento de los productores primarios marinos (Diaz y Rützler, 2009).

Este Phylum a lo largo de su evolución han desarrollado diferentes formas de crecimiento, que van desde las formas masivas y ramificadas hasta las incrustantes (Beresi *et al.*, 2007), por lo cual pueden contribuir a la complejidad del hábitat (Navarro-Barranco *et al.*, 2016). Además de esto, las esponjas de formas masiva y ramificadas son capaces de albergar a un gran número de metazoarios de diferentes taxones (que incluyen peces pequeños e invertebrados), por lo que se les ha considerado como verdaderos hoteles vivientes o como bioingenieros del ecosistema (Padua *et al.*, 2013; Gerovasileiou, *et al.*, 2016; Briceño *et al.*, 2021).

Por otra parte, las esponjas también tienen un papel importante dentro de los ciclos biogeoquímicos. Yahel *et al.* (2003) demostró por primera vez evidencia directa de que las esponjas capturan materia orgánica disuelta (MOT o DOM por sus siglas en inglés: Dissolved Organic Matter). Como se mencionó en el párrafo anterior, las esponjas establecen relaciones con diferentes microorganismos, entre los que se encuentran

algunas cianobacterias que transforman el nitrógeno que se encuentra unido a la MOT que capturan las esponjas y lo vuelven biodisponible para el resto de los organismos que se encuentran en la columna de agua (Wilkinson *et al.*, 1999).

1.1.4 Uso e importancia de los compuestos bioactivos de esponjas

Las investigaciones sobre nuevos biomateriales a partir de organismos marinos han tomado un papel relevante dentro de la literatura científica (a partir de 1970), especialmente cuando se trata de las esponjas, ya que se ha demostrado en diferentes estudios que poseen un potencial prometedor para el desarrollo de nuevos fármacos y otros compuestos bioactivos utilizados en la industria (Thoms y Schupp, 2005a; Müller *et al.*, 2009; Boobathy *et al.*, 2016; Cruz, 2020). Las interacciones que han establecido las esponjas con bacterias, algas y muchos otros invertebrados durante millones de años han generado el desarrollo de estrategias químicas por parte de los organismos sésiles para defenderse tanto de infecciones, depredación y el asentamiento de otros organismos sobre su superficie corporal, una de las estrategias ha sido la producción de compuestos que logran evitar la depredación y el asentamiento sobre ellas (Wang, 2006). Además de los usos que las esponjas les dan a estos compuestos de manera natural también se han empezado a estudiar, como se mencionó anteriormente, con más intensidad encontrándoles diferentes usos (*e.g.* anestésicos, pesticidas, antitumorales, entre otros) en el área biotecnológica (Thoms y Schupp, 2005a; Thoms y Schupp, 2005b; Boobathy *et al.*, 2016; Rodrigo *et al.*, 2018).

Una de las principales aplicaciones que se les da actualmente a los compuestos aislados de las esponjas es el uso dentro de la farmacología como antibacteriales. Por ejemplo, se ha demostrado que se pueden obtener materiales biosintetizados a partir de nitrato de plata (AgNO_3) biorreducido por la esponja *Haliclona implexiformis* (presente y abundante en el área de estudio). Los biomateriales producidos por esta esponja presentan un fuerte efecto en la inhibición de diferentes patógenos (*e.g.* *Escherichia.coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Bacillus subtilis*, *Enterococcus fecalis*, *Pseudomonas spp*) que son causantes de enfermedades en los humanos e incluso presenta un fuerte efecto inhibitor en la bacteria *Pasteurella multocida* considerada resistente a los antibióticos convencionales y que es causante del cólera aviar (Muthiah y Stanley, 2010).

Además de los compuestos químicos aislados de diferentes especies de esponjas se ha estudiado la posibilidad de utilizar el biosílice precipitado por las esponjas para producir sus espículas como una opción

para tratar lesiones de huesos por medio de la regeneración de tejido óseo a partir de este biosílíce, debido a la ventaja de que las espículas se forman a temperatura ambiente lo que hace que este proceso sea de gran interés en la biomedicina. Existen estudios con diferentes especies de esponjas, entre las que se encuentra la especie *Tedania ignis* con la que se probó la efectividad del biosílíce para inducir la regeneración del tejido óseo en la tibia de ratones con resultados prometedores (Müller *et al.*, 2009; Cruz, 2020).

1.1.5 Uso de Unidades de Pastos Artificiales (UPAs)

Las Unidades de praderas de Pastos marinos Artificiales (UPAs o ASUs por sus siglas en inglés: Artificial Seagrass Units) son un tipo de colectores de larvas de vertebrados e invertebrados que asemejan a una parcela densa de vegetación marina. Han sido utilizadas en diferentes lugares del mundo para describir los procesos e interacciones ecológicas que se dan de manera natural en ambientes de praderas de pastos marinos. Estos estudios han tenido diferentes objetivos, por ejemplo, describir la distribución de los organismos en el centro y margen de los parches de pastos marinos naturales (Johnson y Heck, 2008), el reclutamiento de larvas y su posterior comparación con pasto natural, el papel de los pastos como refugio ante la depredación, entre otros (Bell *et al.*, 1985; Canion y Heck, 2009). También, se han utilizado para describir el papel de los pastos como refugio para grupos de vertebrados principalmente peces (Bell *et al.*, 1985) y macroinvertebrados (Silva *et al.*, 2018). Sin embargo, estos no han sido el único tipo de colectores que existen, pues también están los colectores que tratan de imitar los huecos y grietas de las paredes y el fondo marino (Milicich *et al.*, 1992).

Se ha demostrado experimentalmente que los pastos artificiales (UPAs) tienen la capacidad albergar una comunidad muy similar a las de los pastos naturales. Sin embargo, en los pastos naturales se ha observado una riqueza específica mayor a la de los pastos artificiales. Eso es debido a que los sustratos naturales tienen más tiempo de exposición para la colonización, pues los experimentos llevados a cabo con unidades artificiales tienen un tiempo específico en el sitio en el que son colocados y retirados cuando han cumplido sus objetivos (Bell *et al.*, 1895).

1.2 Justificación

Las esponjas son abundantes en las praderas de pastos marinos de la Laguna de Términos y destacan por

su papel ecológico y potencial utilización biotecnológica (Müller et al., 2009; Muthiah y Stanley, 2010). En un estudio previo se encontró que la abundancia y biomasa de los adultos es mayor en la parte central de la pradera que en el borde (Ávila et al. 2015), lo cual estuvo relacionado con un mayor régimen hidrodinámico y de sedimentación, así como una mayor cantidad de restos de conchas de moluscos en los sedimentos superficiales en esta zona de la pradera. Sin embargo, se desconoce si las diferencias encontradas entre la presencia de esponjas adultas entre las regiones de la pradera son debidas a procesos de asentamiento y reclutamiento de larvas. Por ende, se explorará este vacío en el conocimiento utilizando sustratos artificiales estandarizados para comparar reclutamiento en las diferentes regiones de la pradera.

1.3 Hipótesis

De acuerdo con un estudio previo en el que se encontró que la abundancia y biomasa de tres especies de esponjas es mayor en la parte central de la pradera que en el borde y que están ausentes en los fondos blandos adyacentes a la pradera (Ávila et al., 2015), en este estudio se espera que habrá una correspondencia con la distribución de los adultos, es decir, una mayor riqueza de especies, abundancia y biomasa de reclutas de esponjas en la zona central de la pradera con respecto al borde y al ambiente adyacente de la pradera.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar experimentalmente, mediante el uso de unidades de UPAs la variabilidad espacial (dentro y entre praderas de *Thalassia testudinum*) en el reclutamiento de esponjas marinas asociadas a hábitats de pastos marinos.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Caracterizar ambientalmente los sitios dentro y entre praderas por medio de temperatura, salinidad, turbidez, sedimentación e hidrodinamismo.

2. Cuantificar a los reclutas de larvas de esponjas presentes en las unidades de pasto marino artificial (UPAs) y en sustrato natural del pasto marinos, *T. testudinum*.
3. Comparar la riqueza de especies, abundancia y biomasa de las esponjas que se reclutan en las UPAs y en sustrato natural del pasto marinos, *T. testudinum*.
4. Evaluar la variabilidad espacial (dentro y entre praderas de *T. testudinum*) de la riqueza de especies, abundancia y biomasa de los reclutas de larvas de esponjas.
5. Correlacionar las variables ambientales con las estimaciones de reclutamiento de esponjas presentes en las UPAs.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El presente proyecto se realizó en el interior de la Laguna de Términos, Campeche, ubicada al sur del Golfo de México y en la región sureste del país (entre los 18°40'N y 91°45' W). En esta región los vientos predominantes (SE y NW) alcanzan velocidades de hasta 45 km/h y debido a la poca profundidad de esta laguna (3.5 m en promedio) tienden a influir en el fondo marino, provocando oleaje y alta resuspensión de sedimentos (Vázquez et al., 1999). Sin embargo, debido a que el efecto de la perturbación del viento sobre el ecosistema bentónico puede variar según la morfología costera (Ávila et al., 2015), se eligieron tres sitios experimentales con praderas monoespecíficas de pastos marinos (dominadas por *Thalassia testudinum* Banks ex König, 1805) (entre 0.5 y 1.0 m de profundidad) donde es común encontrar esponjas. El sitio A se ubicó cerca de la zona urbana de Ciudad del Carmen (18°38'24.07" N y 91°47'49.86" W), el cual, por no tener barreras está más expuesto al oleaje generado por los vientos.

El sitio B estuvo ubicado a 7 km del sitio A (18°42'37.21" N y 91°37'13.72") y se consideró como un sitio semiprotegido por tener una berrera de manglar en frente. El sitio C estuvo ubicado a 23 km del sitio B (18°44'31.62" N y 91°32'13.66 W) y por estar rodeado de manglares se consideró como un sitio protegido del oleaje generado por el viento. Estos sitios se encuentran distribuidos a lo largo del litoral interno de la Isla del Carmen (Fig. 1).

La Isla del Carmen presenta tres épocas climáticas contrastantes: época de lluvias (junio-octubre); nortes (octubre-febrero) con influencia de los vientos que provienen del norte acompañados de lluvias, y secas (febrero a mayo). En general, el clima de la Isla del Carmen es cálido subhúmedo de acuerdo con la clasificación de Köppen (Kottek et al., 2006). La temperatura promedio anual es de 26.7°C con registros mínimos de 18°C y máximos de 45°C, la precipitación media anual varía de 1200 a 2000 mm, y los vientos dominantes provienen de del Noreste y Sureste con una intensidad promedio de 1.4 m/seg⁻¹. En el litoral interno de la laguna, las mareas tienen un promedio de 0.5 m en altura (Yáñez-Arancibia, 1992; INE, 2007; Kuc-Castilla, et al., 2005).

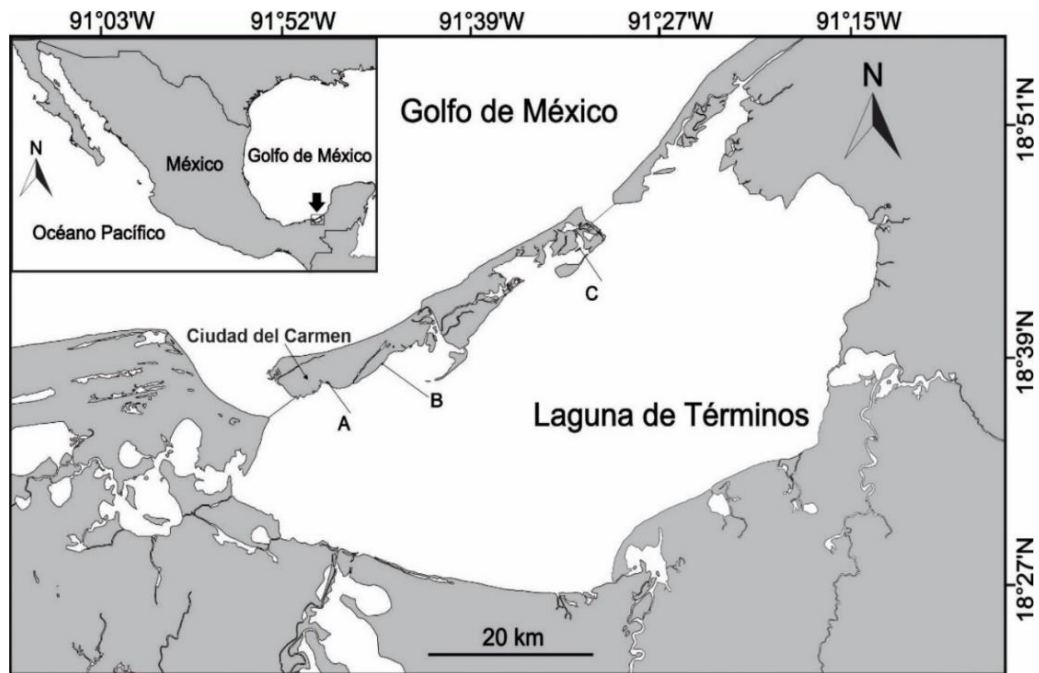


Figura 1. Ubicación de los sitios elegidos para el experimento en el litoral interno de la Isla del Carmen, Campeche.

2.2 Unidades experimentales

Las unidades de praderas de pasto marino artificial (UPAs) que se usaron en este estudio consistieron en una base de malla plástica (20 cm x 20 cm, con apertura de 1 cm) sobre la cual se sujetaron cintas de plástico (flejes) de color verde de 1.2 cm de ancho x 30 cm de longitud, para simular las hojas de *T. testudinum*. Se utilizó una densidad y longitud de cintas de acuerdo con lo reportado previamente en las praderas de esta especie de pasto para el área de estudio (Hernández-Peña 2018). En este caso, se colocaron 80 cintas en cada UPA con una longitud de 30 cm (Fig. 2). Las UPAs estaban etiquetadas con la zona de colocación (Centro, Borde, Fuera) y el sitio (A, B, o C). Para fijarlas en el sustrato se utilizó un par de ganchos de varilla de acero de 35 cm de longitud.

2.3 Trabajo de campo

2.3.1 Colocación de las UPAs

Para evaluar la variabilidad a pequeña escala espacial en la tasa de reclutamiento de esponjas (entre sitios y zonas de la pradera), en cada sitio de estudio se colocaron (por medio de buceo libre) 15 UPAs; cinco en

la zona central de la pradera, cinco en el borde de la pradera y otras cinco fuera de la pradera. Estas estructuras fueron colocadas el 30 de junio, 2022. Las UPAs quedaron posicionadas de manera paralela al borde de la pradera con una separación de 2 metros entre cada una. La distancia entre el juego de UPAs de la zona central, las del borde y fuera de la pradera fue de aproximadamente 20 metros. La colocación de las UPAs se realizó en la época del año en que aumenta la temperatura del agua, ya que se tiene conocimiento que este es el principal factor ambiental que estimula la liberación larvaria de las esponjas (Ávila-García *et al.*, 2019). Una vez colocadas, permanecieron por un periodo de 85 días (es decir, hasta el 23 de septiembre de 2022), tiempo suficiente para que las larvas que se asentaron hayan alcanzado un tamaño (> 1 cm) que facilite su identificación al momento de la revisión y cuantificación (ver método abajo).



Figura 2. Estructura general de las Unidades de Pastos Artificiales (UPAs) usadas en el experimento.

2.3.2 Recolección de las UPAs y de muestras de pasto natural

Al retirar las UPAs, se tuvo cuidado de no manipular las hojas (cintas) para evitar el desprendimiento de reclutas. Primero se retiraron los ganchos de anclaje y se cubrió la UPAs con una malla con apertura de 1 mm para retener a los reclutas que pudieran desprenderse de las UPAS (Fig. 3A). Posteriormente se colocó cada UPA con el material retenido en una bolsa de plástico previamente etiquetada (Fig. 3B) con agua del sitio para evitar la desecación de los reclutas durante el traslado al laboratorio (Laboratorio de Ecología del Bentos, Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM).



Figura 3. Colecta de las UPAs. A) Uso de la malla para retener a los posibles reclutas que se hayan desprendido; B) colocación de la UPA en bolsas en bolsas plásticas con agua del sitio.

Para evaluar la eficiencia de las UPAs para el asentamiento de reclutas de esponjas, en la zona central de cada pradera se extrajeron también tres muestras de pasto natural (*T. testudinum*), es decir 9 muestras en total. Para la extracción de estas muestras de pasto natural se utilizó un cuadrante de PVC de 20 x 20 cm (Fig. 4) y dentro de este se cortaron todas las hojas desde la base (vástago) utilizando tijeras. Este procedimiento se hizo con cuidado para evitar el desprendimiento de reclutas. El material se colocó en bolsas con agua del sitio previamente etiquetadas para su transporte al laboratorio.

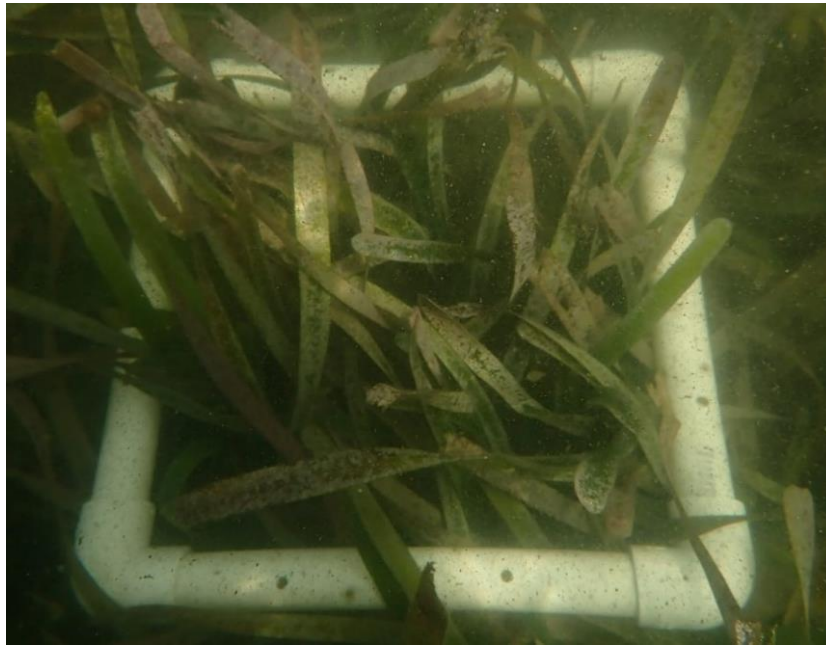


Figura 4. Muestra de pasto natural (*T. testudinum*) colectada dentro de un cuadrante de 20 x 20 cm.

2.3.3 Parámetros ambientales:

Con el fin de caracterizar las condiciones ambientales en cada zona experimental (zona central, borde y fuera de la pradera) y sitio se midió la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (UPS), tasa de sedimentación ($\text{Kg peso seco}/\text{m}^2/\text{día}^{-1}$) e hidrodinamismo ($\%$ de disolución/ día^{-1}). La temperatura del agua se midió con una sonda multiparamétrica YSI-modelo EXO2. Con esta sonda se tomaron tres lecturas consecutivas para obtener un promedio de cada zona de manera puntual para caracterizar el área de estudio. La salinidad, se midió con un refractómetro analógico MOP-9050 y también se repitieron tres lecturas para el cálculo del promedio de cada zona.

Para medir la tasa de sedimentación se utilizaron tres trampas de sedimentos de PVC con una apertura interna de 2.5 cm y una altura de 15 cm en cada zona experimental. Estas fueron colocadas al inicio del experimento (de manera vertical y con una separación de 1 m una de otra) y retiradas al final. El sedimento colectado en las trampas se lavó con agua destilada para eliminar las sales y posteriormente se pasó a una estufa (Terlab) para obtener el peso seco. La tasa de sedimentación promedio fue expresada en $\text{g}/\text{m}^2/\text{día}$ para cada uno de los sitios y las zonas.

El hidrodinamismo se calculó con base en la pérdida de peso (g) de cilindros de yeso provocado por el movimiento del agua durante un periodo de tiempo determinado. En cada zona experimental se colocaron

simultáneamente tres cilindros de yeso de 5 cm de diámetro previamente pesados (peso seco, g), ancladas a soportes verticales de PVC con cinchos de plástico cerca del fondo. Después de 5 días, se retiraron y se secaron nuevamente en una estufa a 50°C por 48 h para obtener el peso seco. Con base a la pérdida de peso, producto de la disolución del material, se calculó el porcentaje promedio de desgaste que hubo en los cilindros en cada zona y fue expresado como la tasa de disolución promedio (% de disolución/día). Este método ha sido ampliamente utilizado en el estudio de comunidades bentónicas como esponjas y ascidias (Carballo et al., 1996). Se ha sugerido que la disminución de la masa de cada cilindro está linealmente relacionada con la velocidad del agua (Muus, 1968; Komatsu y Kawai, 1992; Maldonado y Young, 1996).

2.4 Trabajo de laboratorio

Los reclutas de esponjas asentados sobre ambos lados de las hojas artificiales de pasto marino fueron cuidadosamente separados e identificados por el método morfológico tradicional (basado en las espículas presentes y su arreglo en el coanodermo y ectodermo) hasta el nivel de género o especie utilizando literatura especializada de la región y la base de datos World Porifera Database (de Voogd et al. 2022). Los reclutas en esta etapa podían observarse a simple vista ya que tenían tamaños desde 0.5 cm hasta 5 cm de longitud. Una vez identificados, los reclutas fueron cuantificados y pesados (g) para obtener para cada sitio y zona experimental los datos de riqueza promedio de especies/UPA y riqueza promedio de especies/muestra de pasto natural. Para contar con datos estandarizados y utilizarlos en los posteriores análisis estadísticos, se hizo una extrapolación del número de especies y del número de individuos presentes en estas unidades de muestreo a metro cuadrado, para obtener así la riqueza de especies/m² en UPAs y en pasto natural y la densidad de reclutas/m² en UPAs y pasto natural. También los reclutas fueron pesados en una balanza analítica para calcular la biomasa (g de peso húmedo/m²) en las UPAs y en el pasto natural.

2.5 Análisis de datos

Para determinar si las variables ambientales (temperatura, salinidad, hidrodinamismo y tasa de sedimentación) y biológicas (densidad, biomasa y riqueza de especies por m²) cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, se realizaron las pruebas Shapiro y Wilk y de Levene, respectivamente. Con la finalidad de determinar si hubo variabilidad espacial significativa (entre

sitios y zonas de la pradera) en las variables ambientales y biológicas, siempre y cuando los datos cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se realizaron varios análisis de varianza (ANOVA de una y dos vías) seguidos por la prueba de Student-Newman-Keuls como prueba a posteriori. Cuando no cumplieron con estos supuestos, se utilizó el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis seguido por la prueba de Tukey como prueba a posteriori. En el caso de la temperatura del agua se llevaron a cabo ANOVAs no paramétricos de Kruskal-Wallis. Para los datos de salinidad, tasa de sedimentación e hidrodinamismo se llevaron a cabo ANOVAs de dos vías (factor sitio: 3 niveles; factor zona: 9 niveles). Para determinar si la riqueza de especies, densidad y biomasa por m² de las especies de esponjas variaron entre el tipo de sustrato (UPAs y pasto natural) se utilizó un ANOVA de Kruskal-Wallis seguido por la prueba de comparaciones múltiples de Dunn. También se calculó la abundancia relativa (%) de las especies de esponjas presentes en las UPAs y en las muestras de pasto natural. Para determinar si los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa de los reclutas presentes en las UPAs variaron entre los sitios y las zonas experimentales se llevaron a cabo ANOVAs de dos vías. Los análisis antes mencionados se aplicaron utilizando el software SIGMAPLOT versión 12.1.

Adicionalmente, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), el índice de dominancia (D') y el índice de equitatividad de Pielou (J') con los datos de las especies de esponjas presentes en las UPAs y el pasto natural. El índice de Shannon-Wiener (1) es un índice de heterogeneidad basado en el número de especies presentes. El valor de este índice varía de 0.5 a 5, encontrando su valor normal entre 2 y 3; en donde los valores menores a 2 son sitios bajos en diversidad, por ejemplo, los desiertos, mientras que valores mayores a 3 se consideran altos en biodiversidad, tomando como ejemplos de estos a los arrecifes de coral y a las selvas tropicales que presentan una alta riqueza específica (Shannon, 1998). El índice de Shannon-Wiener (H')

$$H' = \sum_{i=1}^S [P_i * \text{Log}^2(P_i)] \quad (1)$$

donde S es el número de especies y $P_i = n_i/N$ es la proporción del número de individuos de la especie i (n_i) con respecto al total (N).

El índice de Dominancia de Simpson (2) aborda la probabilidad de que dos individuos, presentes en un mismo hábitat sean de la misma especie al ser elegidos al azar, es decir, se refiere al grado en que una especie es más numerosa que el resto de sus competidores dominando a la comunidad. Cuando el valor

se encuentra más cerca de 1, existe una mayor posibilidad de dominancia de una especie, por el contrario, cuanto el valor de este índice se acerca a 0, mayor es la biodiversidad de un hábitat (Simpson, 1949):

$$D = \frac{\sum_{i=1}^S ni(ni - 1)}{N(N - 1)} \quad (2)$$

Índice de dominancia (D) de Simpson donde S=número de especies; N=número de individuos presentes y n=número de ejemplares por especie.

El índice de equitatividad de Pielou (J') (3) mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes y el 0 señala la ausencia de uniformidad (Pielou, 1981).

$$J' = \frac{H'}{\text{Log}^2(S)} \quad (3)$$

Índice de equitatividad de Pielou donde H' =índice de Shannon-Wiener y S = riqueza de especies.

Para determinar si existe alguna correlación entre las variables ambientales (temperatura, salinidad, hidrodinamismo y tasa de sedimentación) y biológicas (abundancia, densidad y biomasa de los reclutas de esponjas) se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. El resultado de estas correlaciones se interpreta como el grado de dependencia o relación que existe entre dos variables cuantitativas y el valor de este coeficiente toma valores desde -1 a 1 en donde -1 indica una correlación negativa y 1 representa una correlación positiva (Strossmayer, 2015).

Se realizó un análisis clúster y un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para visualizar y analizar de manera gráfica a las comunidades de esponjas que reclutaron en las UPAs colocadas en las diferentes zonas y sitios experimentales, con la finalidad de agrupar los datos y encontrar las similitudes que permiten establecer grupos. En ambos análisis se utilizó una matriz de similitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957) generada a partir de los datos de abundancia de las especies de esponjas que reclutaron en las UPAs previamente transformados con raíz cuadrada. También se determinó la

contribución (%) de cada una de las especies de esponjas a la similitud y/o disimilitud dentro de los grupos formados (en el análisis clúster) por medio de un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) (Heaven y Scrosati, 2008). Para determinar qué variable o conjunto de variables ambientales explican mejor el patrón en el reclutamiento de larvas de esponjas se realizó un análisis BIO-ENV (Naranjo y Carballo, 1996) basado en las matrices de datos de abundancia de las esponjas y ambientales obtenidas en las zonas y sitios experimentales. Por otro lado, para determinar cuáles son los parámetros ambientales que caracterizan y explican la variabilidad ambiental entre las diferentes zonas y sitios experimentales, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Geenacre et al. 2002). Los análisis multivariados mencionados anteriormente se realizaron con el software estadístico PRIMER v6 (PRIMER-E Ltd. Plymouth, UK) (Hong y Zhinan, 2003).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Condiciones ambientales

La temperatura promedio registrada en el sitio A fue de $30.48 \pm 0.75^\circ\text{C}$, en el sitio B de $31.10 \pm 0.23^\circ\text{C}$ y en el sitio C de $31.13 \pm 0.20^\circ\text{C}$ (Fig. 5 A). Aunque la temperatura no varió significativamente entre sitios (KW, $H=0.43$, $p>0.05$), si varió entre las zonas experimentales (KW, $H=8.02$, $p<0.05$), siendo mayor en la zona ubicada fuera de la pradera y menor en la zona central de la pradera (Tabla 1).

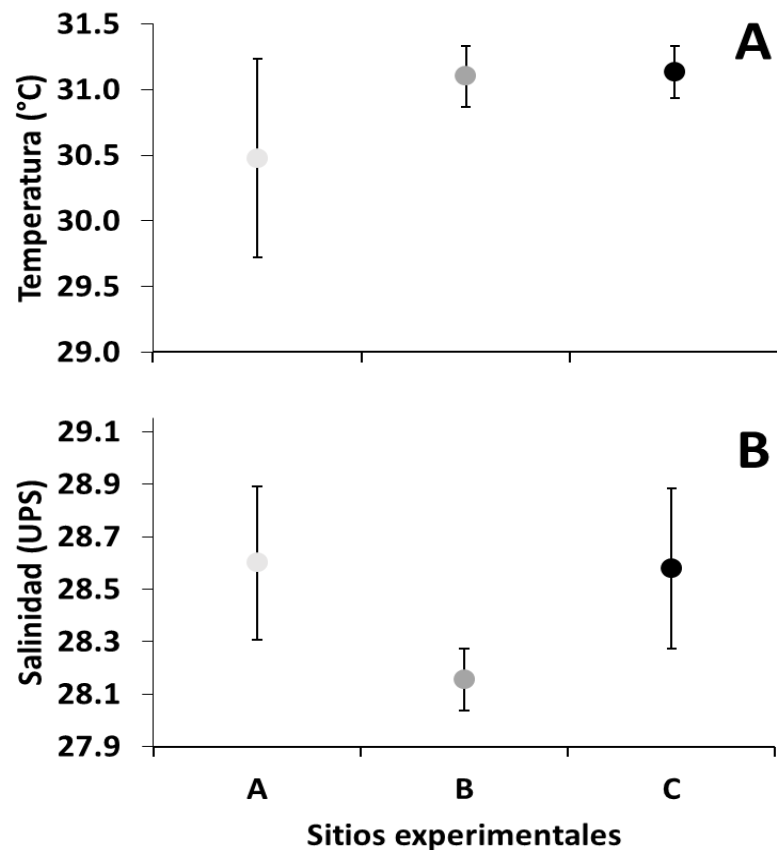


Figura 5. (A) Temperatura y (B) salinidad promedio en los tres sitios de estudio. Las barras indican el error estándar.

La salinidad promedio registrada en el sitio A fue de 28.6 ± 0.29 UPS, en el sitio B de 28.16 ± 0.12 UPS y en el sitio C de 28.58 ± 0.30 UPS. Aunque, la salinidad no varió significativamente entre sitios (ANOVA de dos vías, $F=1.80$, $p=0.19$) si varió entre las zonas experimentales (ANOVA de dos vías, $F=5.13$, $p=0.01$) (Fig. 5 B), siendo mayor la salinidad en la zona central de las praderas (Tabla 1).

En cuanto al porcentaje de disolución de los cilindros de yeso, el valor promedio registrado en el sitio A fue de $70.37 \pm 2.61\%$ de disolución, en el sitio B de $73.52 \pm 2.19\%$ de disolución y en el sitio C de $39.54 \pm 9.76\%$ de disolución. Este parámetro varió significativamente de entre sitios (ANOVA de dos vías, $F=6.27$, $p<0.009$) (Fig. 6) pero no entre las zonas experimentales (ANOVA de dos vías, $F=0.81$, $p=0.45$ (Tabla 1). El hidrodinamismo fue mayor en el sitio B.

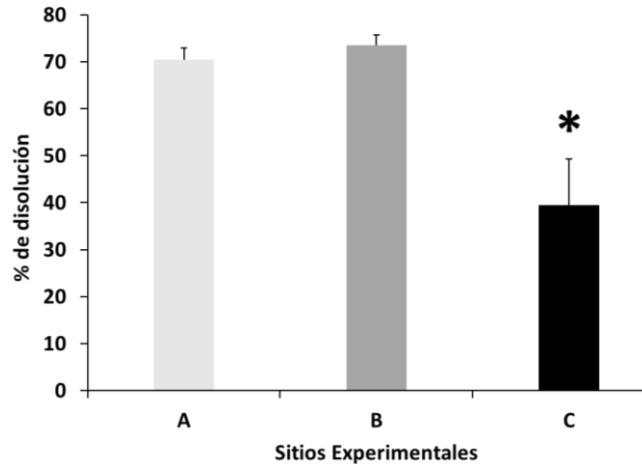


Figura 6. Porcentaje de disolución promedio como indicador del hidrodinamismo en los tres sitios de estudio. Las líneas de cada barra representan el error estándar. El asterisco indica que hubo diferencias significativas.

La tasa de sedimentación promedio registrada en el sitio A fue de 1.61 ± 0.11 Kg/m²/día, en el sitio B de 0.91 ± 0.09 Kg/m²/día y en el sitio C de 0.90 ± 0.09 Kg/m²/día (Fig7). Varió significativamente entre sitios (ANOVA de dos vías, $F=16.04$, $p<0.001$), pero no entre las zonas experimentales (ANOVA de dos vías, $F=0.59$, $p=0.56$) (Tabla 2). La tasa de sedimentación fue mayor en el sitio A que en los sitios B y C. (Fig. 7 y Tabla 2). Las interacciones entre los sitios y zonas y el resumen de las pruebas de ANOVA de dos vías para los parámetros ambientales se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Promedios temporales de las variables ambientales medidas en las zonas experimentales (centro, borde y fuera) de cada sitio de estudio (A, B y C): temperatura (°C), salinidad (UPS), hidrodinamismo (% de disolución) y tasa de sedimentación (Kg/m²/día-1).

Sitio Zona	A			B			C		
	Centro	Borde	Fuera	Centro	Borde	Fuera	Centro	Borde	Fuera
Temperatura	29.2	30.7	31.5	30.5	31.2	31.6	30.8	30.8	31.8
Salinidad	29.5	27.7	28.6	27.9	28.4	28.2	29.3	28.2	28.2
Hidrodinamismo	74.2	72.4	64.5	74.0	72.4	64.5	74.2	72.4	64.5
Sedimentación	1.57	1.41	1.84	0.78	0.95	0.99	0.86	0.99	0.84

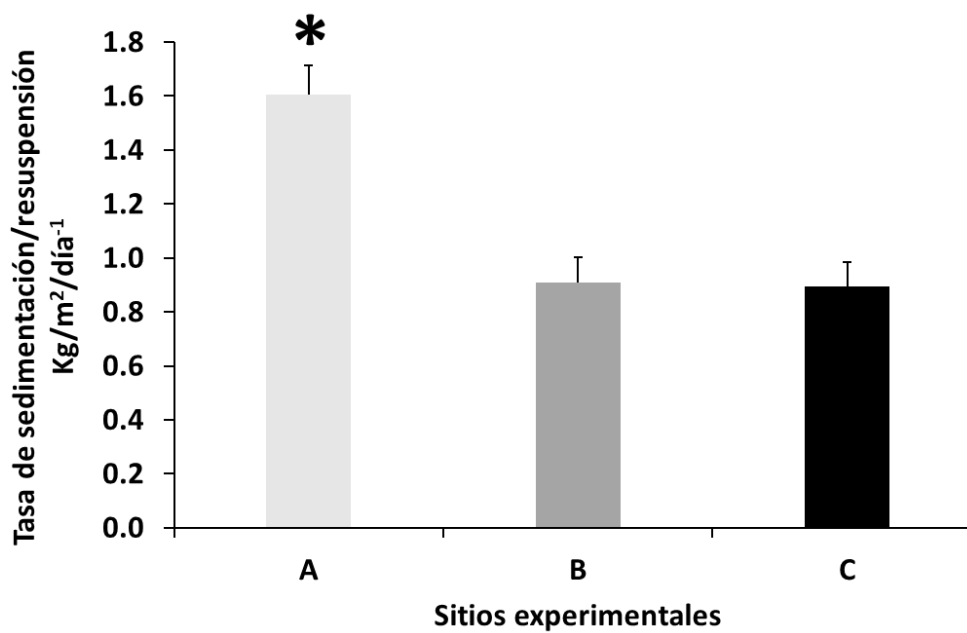


Figura 7. Tasa de sedimentación promedio en los tres sitios de estudio. Las líneas de cada barra representan el error estándar. El asterisco indica que hubo diferencias significativas.

Tabla 2. Resumen de resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías para las variables ambientales.

Salinidad	Fuente de Variación	DF	SS	MS	F	p
	Sitio	2	1.129	0.564	1.806	0.193
	Zona	2	3.209	1.604	5.133	0.017
	Sitio x Zona	4	5.022	1.256	4.017	0.017
	Residual	18	5.627	0.313		
	Total	26	14.987	0.576		
Hidrodinamismo	Sitio	2	945.908	472.954	6.278	0.009
	Zona	2	123.223	61.612	0.818	0.457
	Sitio x Zona	4	750.713	187.678	2.491	0.08
	Residual	18	1356.063	75.337		
	Total	26	3175.907	122.15		
Tasa de sedimentación	Sitio	2	2.972	1.486	16.046	<0.001
	Zona	2	0.109	0.0546	0.59	0.565
	Sitio x Zona	4	0.282	0.0706	0.762	0.564
	Residual	18	1.667	0.0926		
	Total	26	5.03	0.193		

3.2 Especies de esponjas presentes en las UPAs y el pasto natural

Se identificaron un total de siete especies de esponjas que reclutaron sobre las UPAs (Tabla 3). En el sitio B fue donde se registró el mayor número de especies (cuatro especies), seguido por el sitio A (tres especies) y el sitio C (dos especies). En la tabla antes referida se muestra la distribución que tuvieron las especies en cada una de las zonas de estudio. Cabe resaltar que solo en las UPAs colocadas en la zona central del sitio B no hubo asentamientos de larvas de esponja.

Tabla 3. Especies de esponjas identificadas en las UPAs en cada una de las zonas y sitios del experimento. Las letras A, B y C representan los sitios y las letras c, b y f representan a las zonas centro, borde y fuera, respectivamente.

Especies	Ac	Ab	Af	Bc	Bb	Bf	Cc	Cb	Cf
<i>Amorphinopsis atlantica</i>	*	*							
<i>Haliclona</i> sp.	*	*	*						
<i>Haliclona implexiformis</i>			*		*	*	*		*
<i>Chondrilla caribensis</i>					*				
<i>Halichondria melanadocia</i>					*				
<i>Dysidea etheria</i>					*				
<i>Mycale</i> cf. <i>microsigmatosa</i>							*	*	*

En las muestras de pasto natural que se colectaron en la zona central de las praderas de los sitios A, B y C se encontraron un total de seis especies de esponjas (Tabla 4). Al contrastar el listado de especies de esponjas encontradas en ambos tipos de sustrato, se encontró que compartieron el 75% del total de especies registradas en este estudio. Las especies que fueron registradas en las UPAs y no en el pasto natural fueron *M. microsigmatosa* y *C. caribensis* y la especie que fue registrada en el pasto natural y no las UPAs fue *T. ignis*.

Tabla 4. Especies presentes en las muestras del pasto natural en función de los sitios experimentales A, B y C.

Especies	Pasto Natural		
	A	B	C
<i>Amorphinopsis atlantica</i>	*		
<i>Haliclona</i> sp.		*	
<i>Haliclona implexiformis</i>		*	
<i>Halichondria melanadocia</i>		*	*
<i>Dysidea etheria</i>		*	
<i>Tedania ignis</i>	*		

El número promedio de especies de esponjas presentes en las UPAs fue de 0.54 ± 0.14 especies/UPA y de 1.67 ± 0.41 especies/muestra para el pasto natural. En general, en el sitio A la riqueza promedio de especies fue de 0.91 ± 0.16 especies/UPA, en el sitio B fue de 0.69 ± 0.31 especies/UPA y en el sitio C de 0.83 ± 0.21 especies/UPA. En el pasto natural el promedio fue de 1.33 ± 0.33 especies/muestra en el sitio A, de 3.0 ± 0.58 especies/muestra en el sitio B y de 0.67 ± 0.33 especies/muestra en el sitio C. En cuanto al número de promedio de especies presentes sobre las UPAs por zonas de la pradera se encontró que fue de 0.55 ± 0.30 especies/UPA en la zona centro, de 1.10 ± 0.58 especies/UPA en el borde y de 0.67 ± 0.45 especies/UPA fuera de la pradera.

Al calcular la riqueza de especies promedio por unidad de área (especies/m²) para las UPAs fue de 12.91 ± 3.75 especies/m², mientras que para el pasto natural el promedio fue de 41.67 ± 0.30 ind/m². Al comparar entre ambos sustratos (de la zona central en ambos casos) se encontró que la riqueza de especies/m² fue significativamente mayor (KW, $H=6.29$, $p<0.05$) en el pasto natural que en las UPAs (Fig. 8).

Al comparar la riqueza de especies registrada en las UPAs se encontró que ésta no varió significativamente entre sitios (KW, $H=2.23$, $p>0.05$) ni entre zonas (KW, $H=4.11$, $p>0.05$). Por ejemplo, para el sitio A la riqueza fue de 22.73 ± 4.07 especies/m², para el sitio B de 17.31 ± 9.08 especies/m² y para el sitio C de 20.83 ± 5.18 especies/m² (Fig. 9 A). En la zona del centro la riqueza de especies fue en promedio de 13.46 ± 3.60 especies/m², para el borde de 31.82 ± 7.61 especies/m² y fuera de la pradera de 15.38 ± 5.62 especies/m² (Fig. 9 B).

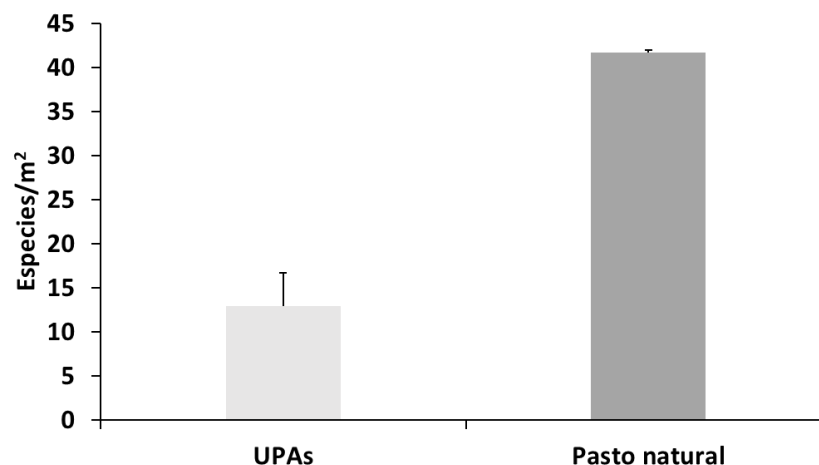


Figura 8. Riqueza de especies promedio por unidad de área (especies/m²) de reclutas presente en las UPAs y en el pasto natural. Las líneas de cada barra representan el error estándar.

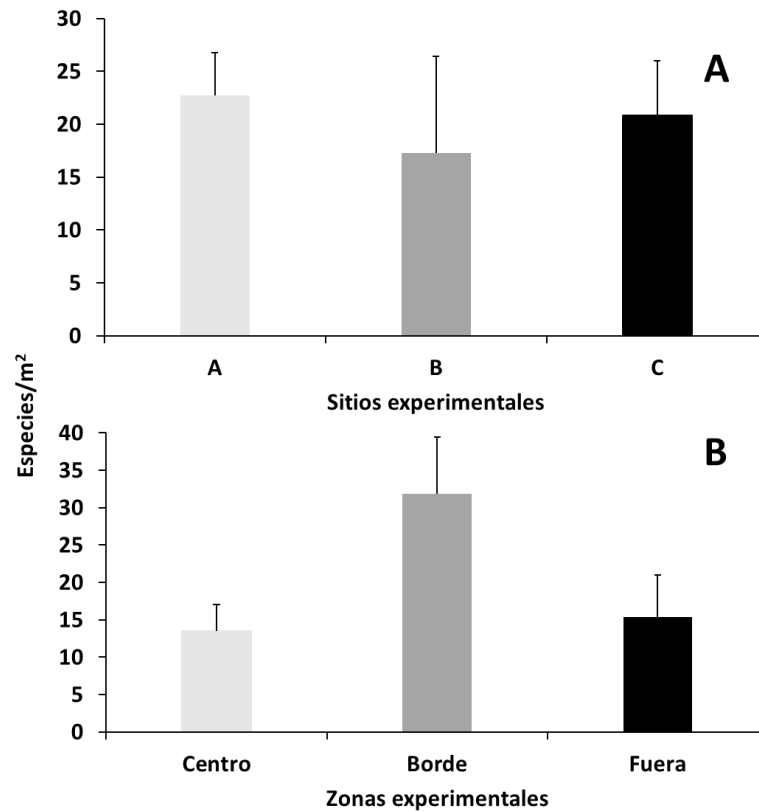


Figura 9. Promedio de las especies de los reclutas presentes en un m² en los tres sitios del experimento y B) las tres zonas dentro de cada sitio. Las líneas de cada barra representan el error estándar.

Respecto a la abundancia total y relativa de las especies de esponjas que reclutaron en las UPAs, sin considerar el sitio y la zona de la pradera, la especie *H. implexiformis* fue la más abundante, con un total de 13 individuos (40.63%), mientras que las especies *C. caribensis* y *D. etheria* fueron las menos abundantes con solo un individuo (3.13% en ambos casos). El número total de individuos de cada especie y su abundancia relativa se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Número de individuos y abundancia relativa de las especies de esponjas que reclutaron sobre las UPAs.

Especies	Número de individuos	Abundancia relativa (%)
<i>A. atlantica</i>	5	15.63
<i>Haliclona</i> sp.	4	12.50
<i>H. implexiformis</i>	13	40.63
<i>C. caribensis</i>	1	3.13
<i>H. melanadocia</i>	1	3.13
<i>D. etheria</i>	2	6.25
<i>Mycale</i> cf. <i>microsigmatosa</i>	6	18.75

La densidad de reclutas calculada para las UPAs fue de 2.98 ± 0.81 ind/m², mientras que para el pasto natural el promedio fue mayor con un valor de 12.96 ± 2.82 ind/m². Al comparar entre ambos sustratos se encontró que hubo diferencias significativas (KW, $H=10.99$, $p<0.05$) en la densidad de reclutas entre ambos tipos de sustrato (Fig. 10), siendo mayor en las muestras de pasto natural. Al evaluar la variabilidad de la densidad entre sitios y zonas de la pradera se encontró que ésta no varió significativamente (tabla X6). En el sitio A la densidad promedio de reclutas fue de 14.51 ± 6.8 ind/m², en el sitio B de 10 ± 7.6 ind/m² y en el sitio C de 15.69 ± 3.7 ind/m². La densidad promedio en la zona central fue de 12.93 ± 6.5 ind/m², en el borde de 19.44 ± 5.6 ind/m² y fuera de la pradera de 13.47 ± 4.3 ind/m² (Fig. 11 A y B).

Tabla 6. Tabla resumen del ANOVA de dos vías (Sitio/Zona) para la densidad de los reclutas de esponjas sobre las UPAs.

Fuente de Variación	DF	SS	MS	F	P
Sitio	2	54.196	27.098	0.224	0.809
Zona	2	221.557	110.778	0.914	0.471
Sitio x Zona	4	342.54	84.092	0.791	0.42
Residual	4	484.838	121.209		
Total	8	905.59	95.074		

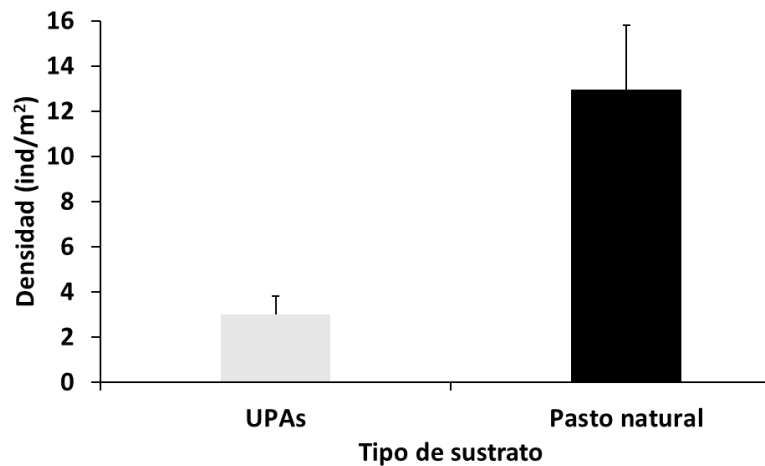


Figura 10. Densidad promedio de reclutas presentes en las UPAs y en el pasto natural. Las líneas de cada barra representan la desviación estándar.

La biomasa promedio en las UPAs fue de 86 ± 53.75 g/m² y para el pasto natural fue de 1045.83 ± 715.25 g/m² (Fig. 12). Al comparar entre ambos sustratos se encontró que hubo diferencias significativas (KW, $H=4.86$, $p<0.05$) en la biomasa de reclutas entre ambos tipos de sustrato. Al igual que la densidad, la

biomasa no varió significativamente entre sitios y entre zonas (Tabla 7). En el sitio A la biomasa promedio fue de $250.42 \pm 225.2 \text{ g/m}^2$, en el sitio B de $100.46 \pm 96.2 \text{ g/m}^2$ y en el sitio C de $267.06 \pm 129.04 \text{ g/m}^2$. En la zona central la biomasa promedio fue de $375.55 \pm 203.9 \text{ g/m}^2$, en el borde de $114.72 \pm 91.3 \text{ g/m}^2$ y fuera de la pradera de $127.33 \pm 117.6 \text{ g/m}^2$ (Fig. 13 A y B).

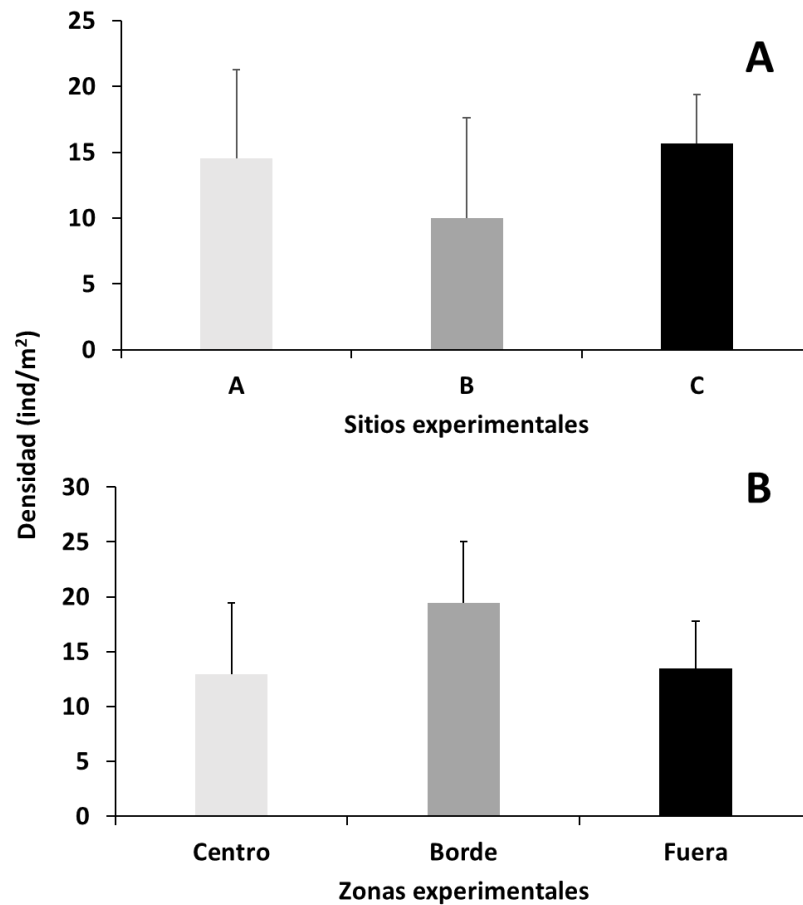


Figura 11. A) densidad promedio de reclutas en los tres sitios y B) densidad promedio de reclutas en las tres zonas experimentales. Las líneas de cada barra representan el error estándar.

Tabla 7. Tabla resumen del ANOVA de dos vías (Sitio/Zona) para la biomasa de los reclutas de esponjas sobre las UPAs.

Fuente de Variación	DF	SS	MS	F	P
Sitio	2	50518.99	25259.49	0.304	0.753
Zona	2	130132.8	65066.39	0.784	0.516
Sitio x Zona	4	152138.1	12046.24	2.913	0.172
Residual	4	331906	82976.49		
Total	8	512557.7	64069.72		

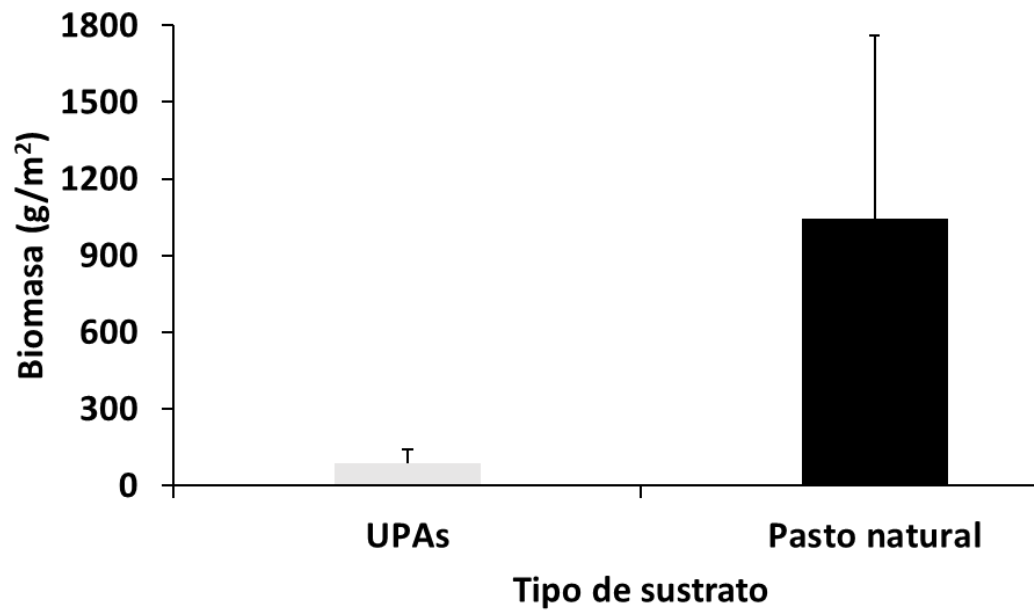


Figura 12. Biomasa promedio de reclutas de esponjas presentes en las UPAs y en el pasto natural. Las líneas de cada barra representan el error estándar.

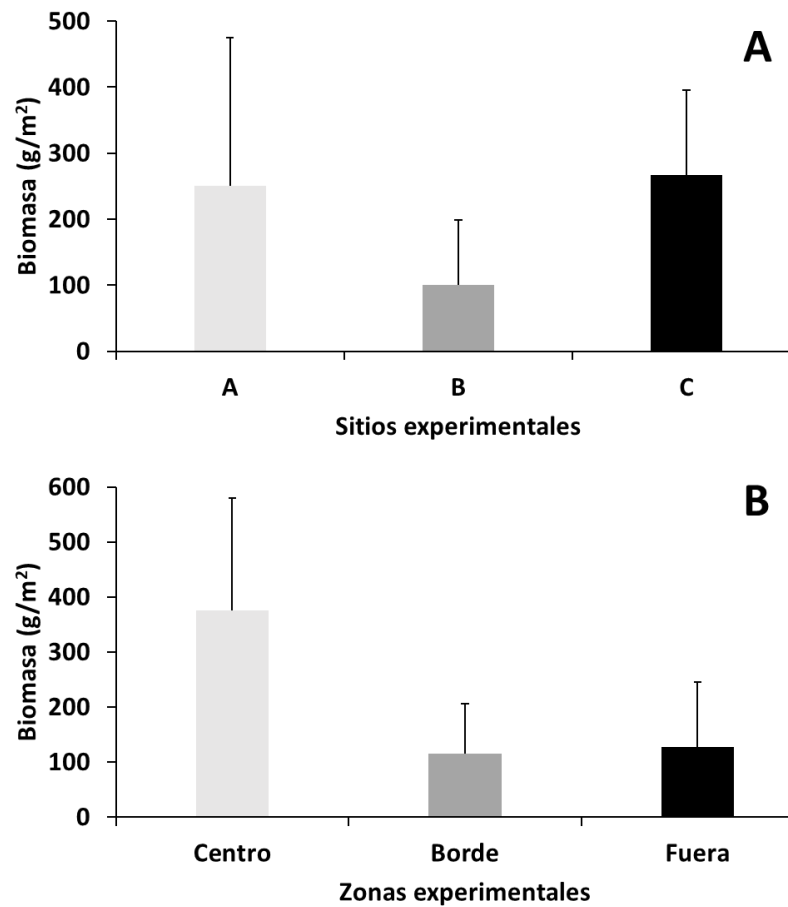


Figura 13. A) biomasa promedio de los reclutas en los tres sitios y B) biomasa promedio de los reclutas en las tres zonas. Las líneas de cada barra representan el error estándar.

3.3 Índices ecológicos

En general, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') obtenido para los reclutas de esponjas en las UPAs fue relativamente bajo en los tres sitios de estudio (Tabla 8). El valor de H' varió de 0.72 en el sitio C a 1.17 en el sitio B. En cuanto a las zonas, la diversidad fue relativamente mayor en el borde ($H'=1.96$) y más baja fuera de la pradera ($H'=0.85$) (Tabla 8). En cuanto al índice de dominancia (D'), los valores también fueron relativamente bajos en los tres sitios (Tabla 8). El valor más bajo de este índice se registró en el sitio A ($D'=0.31$) y el más alto el sitio C ($D'=0.47$). Por otro lado, al comparar entre zonas, la dominancia más baja se registró en la zona borde ($D'=0.14$) y la más alta en las UPAs colocadas fuera de la pradera ($D'=0.53$). El índice de equitatividad de Pielou (J') fue relativamente mayor en los sitios A y C (0.94 y 0.97, respectivamente) que en el sitio B (0.74). Con respecto a las zonas, este índice fue mayor en la zona central ($J'=0.92$) y menor fuera de la pradera ($J'=0.69$).

Tabla 8. Índices ecológicos de las comunidades de esponjas que se encontraron en las UPAs en cada uno de los sitios y zonas del experimento: S= riqueza específica, H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener, D' = índice de dominancia y J' = índice de equitatividad de Pielou

Sitios/Zonas	S	H'	D'	J'
Sitio A	3	1.12	0.31	0.94
Sitio B	4	1.17	0.40	0.75
Sitio C	2	0.72	0.47	0.97
Zona Centro	3	1.178	0.27	0.92
Zona Borde	7	1.967	0.14	0.91
Zona Fuera	2	0.85	0.53	0.69

3.4 Correlaciones

Se llevaron a cabo análisis de correlación de rango de Spearman para evaluar la posible relación entre las variables ambientales (temperatura, salinidad, sedimentación e hidrodinamismo) y biológicas (abundancia, densidad y biomasa) y se encontró que no hubo correlación significativa entre las variables mencionadas anteriormente (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de los análisis de las correlaciones de rango de Spearman con los valores del coeficiente de correlación (r) y el valor de significancia (P) para cada una de las pruebas.

	Abundancia		Densidad		Biomasa	
	r	P	r	P	r	P
Temperatura	0.3	0.4	-0.07	0.8	-0.15	0.67
Salinidad	0.17	0.64	0.2	0.58	0.66	0.09
Sedimentación	-0.008	0.94	0.14	0.67	0.13	0.07
Hidrodinamismo	-0.04	0.9	0.09	0.8	0.3	0.42

3.5 Análisis multivariados

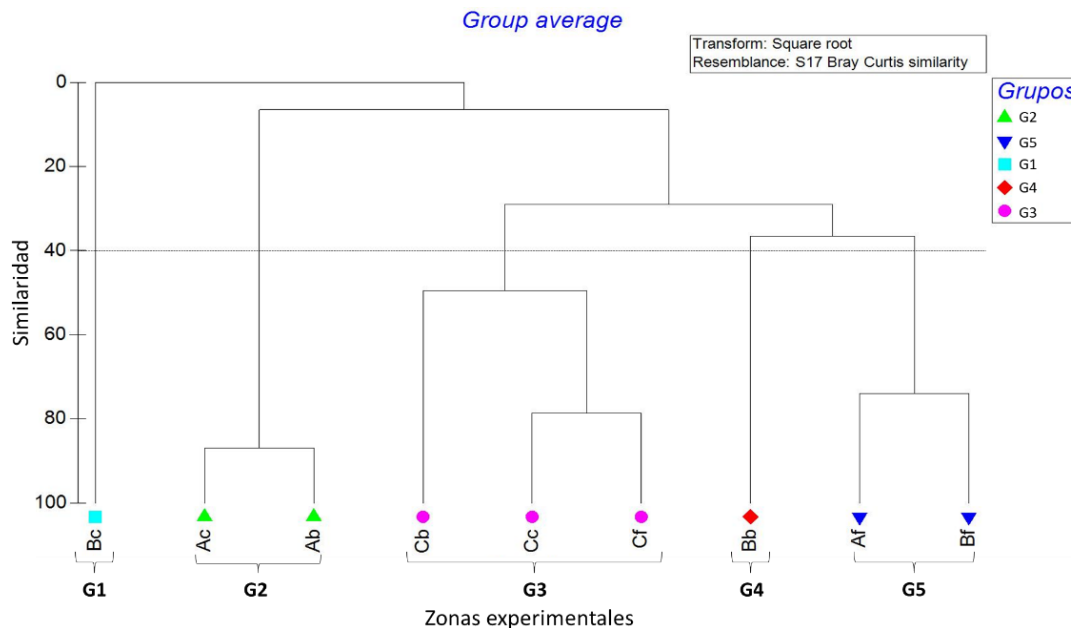


Figura 14. Análisis de clasificación (clúster) representando los cinco grupos formados. Las letras mayúsculas (A, B y C) se refieren a los sitios y las minúsculas a las zonas experimentales (c = zona centro, b = zona borde y f = fuera de la pradera).

De acuerdo con el análisis clasificación (clúster), generado a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis con los datos de abundancia de los reclutas (asentados sobre las UPAs), se detectó que las zonas experimentales quedaron agrupadas en cinco bloques a un nivel de similitud del 40%. En el grupo 1 se encuentran las especies registradas en las UPAs del sitio B de la zona centro. El grupo 2 estuvo conformado por las especies registradas en el sitio A (zona centro y zona borde). El grupo 3 estuvo conformado por las especies del sitio C (zonas borde, centro y fuera). El grupo 4 por las especies del sitio B de la zona borde y el grupo 5 por las especies de los sitios A y B de la zona ubicada fuera de la pradera (Fig. 14). La separación

de los grupos formados mediante el análisis clúster se confirmó en los resultados del análisis nMDS a un nivel de similitud del 40% y un nivel de estrés de 0 (Fig. 15).

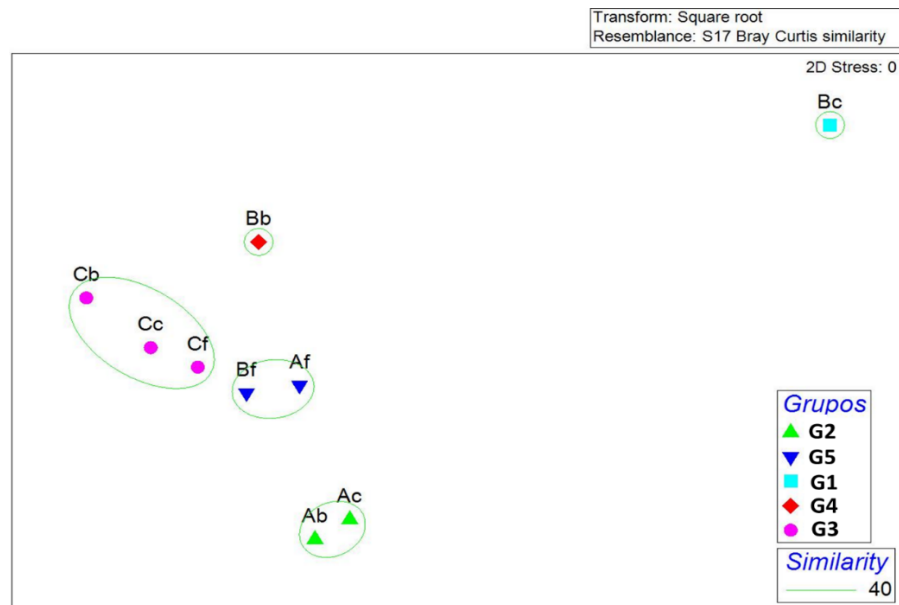


Figura 15. Análisis nMDS representando los cinco grupos formados. Las letras mayúsculas (A, B y C) se refieren a los sitios y las minúsculas a las zonas experimentales (c = zona centro, b = zona borde y f = fuera de la pradera).

De acuerdo con el análisis de similitud de porcentajes (SIMPER), se determinó el porcentaje de contribución que tuvo cada una de las especies de esponjas a la similitud registrada dentro y entre los grupos que se formaron mediante el análisis clúster. Para los grupos 1 y 4, no se muestran resultados debido a que ambos quedaron conformados solo por una zona experimental. En el grupo 2 (similitud de 86.33%) las especies que más contribuyeron a la similitud fueron *A. atlantica* (58.5%) *Haliclona* sp. (41.4%). Para el grupo 3 (similitud de 59.15%) las especies que más contribuyeron fueron *M. cf. microsigmatosa* (81.6%) y *H. implexiformis* (18.3%) y para el grupo 5 (similitud de 78.33%) fue *H. implexiformis* (100%) (Tabla 10).

Por otro lado, también se determinó el porcentaje de disimilitud entre los grupos formados y la contribución de que tuvo cada especie. En este sentido, entre los grupos 2 y 3 la disimilitud fue del 100%, para los grupos 2 y 5 del 80.66% y para los grupos 3 y 5 de 67.63%. La contribución a la disimilitud de las especies presentes en cada grupo se muestra en la tabla 11.

Mediante el análisis BIO-ENV que se utilizó para evaluar que variable o conjunto de variables ambientales son las que mejor explican la variabilidad de la abundancia de las esponjas que reclutaron sobre las UPAs,

se encontró que la tasa de sedimentación ($r=0.20$) es la variable que mejor explica el patrón de variación espacial de la abundancia de reclutas de esponjas en el área de estudio.

Tabla 10. Valores de abundancia promedio (A/P) y porcentaje de contribución de las especies a la similaridad dentro de los grupos.

Grupo	Especies	A/P	Contribución (%)
2	<i>A. atlantica</i>	1.57	58.58
	<i>Haliclona</i> sp.	1.21	41.42
3	<i>M. cf. microsigmatosa</i>	1.38	81.66
	<i>H. implexiformis</i>	1	18.34
5	<i>H. implexiformis</i>	1.41	100

Tabla 11. Porcentaje de contribución de las especies de esponjas a la disimilitud que hubo entre los grupos formados en el clúster.

Especies	Contribución (%)
Grupo 2-3	
<i>A. atlantica</i>	31.8
<i>Mycale</i> cf. <i>microsigmatosa</i>	27.06
<i>Haliclona</i> sp.	24.27
<i>H. implexiformis</i>	16.87
Grupo 2 y 5	
<i>A. atlantica</i>	41.96
<i>H. implexiformis</i>	38.02
<i>Haliclona</i> sp.	20.02
Grupo 3 y 5	
<i>Mycale</i> cf. <i>microsigmatosa</i>	49.21
<i>H. implexiformis</i>	34.55
<i>Haliclona</i> sp.	16.23
<i>Haliclona</i> sp.	16.23

Por otro lado, el análisis de componentes principales (Fig.16) muestra una separación de las zonas experimentales de acuerdo con los parámetros ambientales considerados en este estudio. En conjunto los ejes PC1 y PC2 explican el 81.6% de la variación registrada, siendo el PC1 el que explica la mayor variación (51.6%) en comparación con el PC2 (30.1%). Las variables que más aportaron a esta variación fueron la temperatura ($r=-0.664$) y el hidrodinamismo ($r=0.549$) para el PC1 y la tasa de sedimentación ($r=0.798$) y

el hidrodinamismo ($r=0.503$) para el PC2. La mayoría de las zonas experimentales se caracterizaron por tener un ambiente dominado por el hidrodinamismo y la temperatura (Fig. 16). En el caso de la zona central del sitio A, se caracterizó por tener las condiciones de mayor salinidad e hidrodinamismo y menor temperatura. En esta figura también se puede observar que la zona ubicada fuera de la pradera del sitio A queda alejada del resto de las zonas y fue la de mayor tasa de sedimentación.

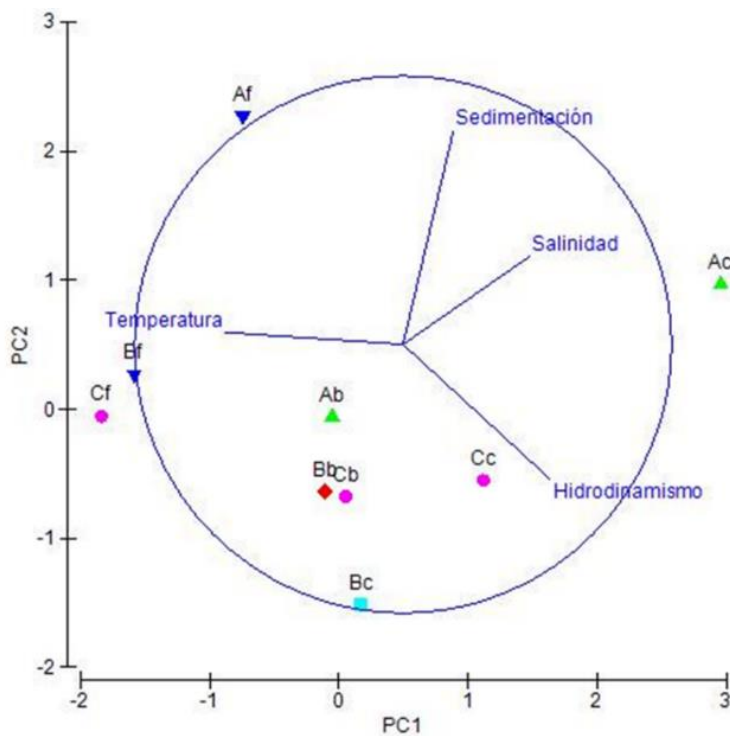


Figura 16. Representación gráfica del PCA. Los sitios están representados con números: 1 (sitio A), 2 (sitio B) y 3 (sitio C) y las zonas están representadas con letras C (centro), B (borde) y F (fuera).

Capítulo 4. Discusión

Debido a que la riqueza de especies, densidad y biomasa de los reclutas presentes en las UPAs no varió significativamente entre zonas de la pradera (centro, borde y fuera), no se pudo apoyar la hipótesis original de este trabajo, puesto que se esperaba registrar valores significativamente mayores en la zona central debido a reportes previos acerca de la distribución espacial de los adultos en praderas de *T. testudinum* del área de estudio (Ávila et al. 2015). Por ende, se sugiere que la distribución espacial de los reclutas no coincide con la de los adultos dentro de la pradera, posiblemente debido a que durante las primeras semanas de vida sésil, la distribución de los jóvenes reclutas puede ser relativamente amplia dentro de la pradera (dependiendo de la capacidad de dispersión larvaria de cada especie), pero también se sabe que durante esta etapa las esponjas y otros invertebrados sésiles presentan altas tasas de mortalidad debido a que son particularmente vulnerables a distintos factores ambientales (Maldonado y Young 1996; Hunt y Scheibling 1997). Por ejemplo, se ha sugerido que el recubrimiento por ascidias es una causa de mortalidad en juveniles del octocoral *Alcyonium siderium* y el briozoario *Bugula pacifica* y de varios miembros de la comunidad de organismos incrustantes en Long Island Sound, E.U.A (Osman y Whitlatch 1995b). Por lo que es posible que la distribución de los adultos finalmente quede restringida a ciertas zonas en las praderas de pastos marinos donde las condiciones ambientales (incluyendo la competencia por espacio y la depredación) les sean más favorables para su supervivencia (Ávila et al. 2015).

4.1 Uso de Unidades de Pastos Marinos Artificiales

En el presente estudio se utilizaron UPAs como un sustrato alternativo al pasto marino natural (*T. testudinum*) en donde generalmente ocurre reclutamiento larvario de diversos grupos de invertebrados (Canion y Heck, 2009; Lee et al., 2001, Parfitt, 2013) y vertebrados (Bell, 1985; García 2009; Shahbudin, 2011). Particularmente, se utilizaron para evaluar la variabilidad espacial (entre sitios y zonas de la pradera) en el reclutamiento larvario de esponjas marinas en praderas de *T. testudinum* de la Laguna de Términos y también como un método para comparar la eficiencia de las UPAs para captar el reclutamiento larvario de estos invertebrados con relación a lo que se registra en el pasto natural. Es importante mencionar que esta es la primera vez que se utiliza este tipo de sustrato con estos fines.

Este tipo de estructuras artificiales han sido utilizadas ampliamente en otros estudios, aunque con distintos objetivos. Por ejemplo, se ha evaluado su uso potencial como herramientas para mantener y

mejorar el estado de las praderas de pastos marinos (de diferentes especies) degradadas e incluso recuperar estos hábitats en sitios donde históricamente se registraban (van der Heide et al., 2007). A través de estudios experimentales en praderas degradadas y en fondos sin vegetación se ha demostrado que las UPAs reducen la energía hidrodinámica y promueven la precipitación de partículas en suspensión, mejorando la transparencia del agua, ayudando en la estabilización el sedimento que evita que los trasplantes de pastos sean arrancados por las olas y finalmente proveyendo protección contra organismos forrajeadores (Short et al., 2002; Campbell y Paling, 2003; Park y Lee, 2007; Leschen et al., 2010).

También han sido utilizadas para evaluar distintos aspectos ecológicos de la fauna que habita en praderas de pastos marinos. Por ejemplo, en praderas de *T. testudinum* de Big Lagoon (Florida, E.U.A.) fueron utilizadas para evaluar si la densidad de pastos marinos se correlaciona con el éxito de caza del pez *Lagodon rhomboides* sobre el camarón *Palaemonetes pugio* (Canion y Heck 2009). En ese estudio se demostró que la densidad de las praderas no necesariamente influye en la tasa de éxito de *L. rhomboides* al cazar a su presa *P. pugio*, ya que se debe considerar que al aumentar la densidad del pasto también aumenta la densidad de presas (Canion y Heck 2009). También han sido utilizadas para comparar la riqueza y densidad de epi- e infauna entre una pradera natural de *Zostera japónica* y la zona externa de la pradera (en costas de Hong Kong) (Lee et al. 2001). En ese estudio en particular encontraron que la riqueza de especies de la epifauna fue significativamente mayor en el pasto natural que en las UPAS, pero en la riqueza de especies de la infauna no hubo diferencias significativas. También encontraron que la densidad de organismos estuvo relacionada con la cantidad de detritus suspendido y sedimentado en el fondo (Lee et al. 2001).

Con respecto al estudio del reclutamiento de esponjas marinas, se han implementado distintos métodos y materiales dependiendo de finalidad de la investigación (por ejemplo, en especies con potencial aprovechamiento biotecnológico, para la industria del acuarismo o para especies que se utilizan con fines cosméticos como las esponjas de baño). Por lo que ha surgido la necesidad de desarrollar distintas estrategias que conlleven a soportar su demanda y proteger a las poblaciones naturales. Por ejemplo, se han utilizado sustratos artificiales como cuerdas suspendidas, rocas de coral para evaluar el crecimiento de reclutas de las esponjas *Neopetrosia sp.* y *Stylissa massa* en un arrecife de coral de Indonesia (Schiefenhövel y Kunzmann 2012). En otros estudios (Zea, 1992; Zea 1993) se utilizaron placas de asbesto y acrílico de diferentes colores para evaluar el reclutamiento de las en larvas de esponjas en el Caribe colombiano con el fin de identificar patrones de reclutamiento espacio-temporales, así como la influencia que tiene la presencia de esponjas adultas en el reclutamiento, pues existe evidencia de que muchas

esponjas producen larvas con flotabilidad negativa por lo que se reclutan cerca de los progenitores (Ayling, 1980).

4.2 ¿Variaron la riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas de esponjas entre las UPAs y el pasto natural?

En este estudio fueron identificadas un total de ocho especies de esponjas, siete en las UPAs y seis en el pasto natural. Esta riqueza total de especies de esponjas fue consistente con lo reportado por Hernández-Peña (2018) para esponjas adultas en praderas de *T. testudinum* de las costas de Campeche (seis especies en total, considerando praderas de dos localidades: Laguna de Términos y Champotón). Cabe mencionar también que las especies encontradas en este estudio ya habían sido registradas previamente tanto en hábitats de praderas de pastos marinos como en raíces de mangle de la Laguna de Términos y en otras localidades del norte del Golfo de México (Ávila *et al.*, 2015; Archer *et al.*, 2015; Castellanos-Pérez *et al.*, 2020).

Al contrastar la composición de especies de esponjas adheridas en las UPAs con la del pasto natural, se encontró que ésta fue muy similar, ya que ambos tipos de sustratos compartieron casi las mismas especies (excepto *T. ignis* que solo estuvo en el pasto natural y *C. caribensis* y *M. microsigmatosa* que solo estuvieron en las UPAs). Este resultado demuestra que las UPAs utilizadas en este estudio resultaron efectivas para coleccionar una muestra representativa de las especies de esponjas que integraban en ese momento a la comunidad en las praderas del área de estudio. Eso, probablemente por el hecho de que las UPAs tenían una forma y color similares a las hojas de *T. testudinum*, aunque diferentes en cuanto al tipo de material y textura.

Sin embargo, aunque la composición de especies y la riqueza total de especies fueron similares entre ambos sustratos, se encontró que los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa por unidad de área (m²) fueron mayores en el pasto natural. Es posible que esto se deba a que el pasto natural cuenta con algún tipo de señal química atrayente para las larvas de las esponjas y/o porque las hojas del pasto natural que se extrajeron para el análisis llevaban más tiempo expuestas al ambiente que las UPAs. En estudios con larvas de esponjas (p.ej. *Haliclona caerulea*) se ha demostrado experimentalmente que pueden discriminar entre diferentes tipos de sustratos en cual asentarse y desarrollarse en una esponja adulta (Ávila y Carballo 2004). Aunque las larvas de estos organismos no cuentan con órganos sensoriales,

pueden responder ante estímulos lumínicos y se ha sugerido que para la selección activa de sustrato también pueden responder a señales químicas y a las características físicas del sustrato (Maldonado y Young 1996; Avila y Carballo 2004). Estos resultados son consistentes con otros estudios en donde se ha evaluado el reclutamiento de macroinvertebrados. Por ejemplo, Silva et al. (2018) reportan que la riqueza y abundancia de organismos encontrados en pasto natural y colectores artificiales difiere debido al tiempo de exposición de los sustratos al ambiente, más que al tipo de colector que se utilice y que teóricamente se espera una mayor diversidad de organismos en los sustratos naturales.

4.3 ¿Variaron la riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas de esponjas dentro y entre praderas?

A pesar de la heterogeneidad registrada en los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa por unidad de área (m^2) obtenidos del reclutamiento registrado en las UPAs, estos descriptores ecológicos no variaron significativamente entre sitios ni entre zonas de la pradera. Estos resultados demuestran que, aunque hubo variaciones en la composición de especies entre sitios, la riqueza de especies, densidad y biomasa de las esponjas que reclutaron fue similar en los tres sitios de estudio y en las tres zonas de la pradera. La variación en la composición de especies entre sitios puede estar relacionada con la distribución espacial de los adultos que suministraron larvas en el área de estudio, la cual puede ser amplia o restringida, dependiendo de los límites de tolerancia de cada especie ante factores ambientales como el hidrodinamismo, sedimentación, salinidad, disponibilidad de alimento (Zea, 1993; Siddon y Witmann, 2003; Wulff, 2006, Carballo, 2009).

En este estudio fue posible notar la presencia de otros invertebrados sésiles compitiendo por el espacio con los reclutas de esponjas, tanto en las UPAs como en el pasto natural. En el sitio C por ejemplo, se observó la presencia de ascidias (familia Polycitoridae) como uno de los organismos sésiles que mayor superficie ocuparon sobre las UPAs de las tres zonas de la pradera. Mientras que en los sitios A y B los balanos fueron los que ocuparon una mayor superficie en estos sustratos. Por lo que se sugiere que este factor biológico (competencia por espacio), aunque no fue cuantificado, pudo haber influido en gran medida en la supervivencia de los reclutas de esponjas. Otro factor biológico que no fue tomado en cuenta en este estudio y que pudo influir en el reclutamiento de las esponjas es la depredación. En estas primeras etapas, las esponjas, sobre todo las que carecen de algún tipo de defensa (química o física) pueden ser especialmente vulnerables a depredadores como peces, equinodermos, nudibranchios y poliquetos, los cuales pueden llegar a influir en la distribución espacial de las esponjas adultas (Pawlik, 1983; Sheild y

Witman, 1993; Pawlik, 1998; Padilla-Verdín et al., 2010; Ávila et al., 2020). En este sentido, cabe mencionar que en el área de estudio (praderas de pastos marinos de la Laguna de Términos) se ha reportado a la mojarra castarrica *Cichlasoma urophthalmus* como una especie de cíclido que entre otros invertebrados incluye a esponjas como parte de su dieta (Guevara et al., 2007).

La presencia de reclutas de esponjas en las UPAs que se colocaron fuera de la pradera es evidencia de que la dispersión larvaria de estos organismos va más allá de la pradera y que en los fondos blandos adyacentes no hay esponjas. Eso posiblemente debido a la falta de sustrato firme donde asentarse. Si bien, en las UPAs colocadas fuera de la pradera los reclutas de esponjas pudieron ser más vulnerables a la depredación (Wulff, 2006). La estructura tridimensional de estas estructuras, además de proporcionarles un sustrato firme, también pudo brindarles protección física como ocurre con el pasto natural (Canion y Heck 2009), que puede atribuir a la falta de estos organismos en fondos blandos. Cabe señalar que en el área de estudio es común ver esponjas habitando en las praderas de pastos marinos y en otros hábitats adyacentes como las raíces sumergidas de mangle (Archer et al., 2015; Castellanos et al., 2020; Archer et al., 2021), pero no en los fondos blandos. En estudios similares se ha mencionado que al colocar UPAs en la zona adyacente a la pradera natural se cambian las propiedades físicas del hábitat al aumentar la complejidad estructural del hábitat, lo que a su vez conlleva a un aumento de la riqueza y la densidad de las especies que componen la comunidad (Silva et al., 2018). Lo anterior es comparable con los resultados obtenidos, pues en este estudio tres de las siete especies (*Haliclona* sp., *H. implexiformis* y *Mycale* cf. *microsigmatosa*) de esponjas estuvieron presentes en la zona ubicada fuera de la pradera.

A través de los análisis de clasificación y ordenación se pudo detectar la formación de cinco grupos de ensamblajes de reclutas de esponjas, a un nivel de similaridad de 40%. Estos ensamblajes fueron agrupados por su similaridad en la composición de especies como ocurrió con las zonas del sitio C (grupo 3), donde se encontraron a las mismas especies de esponjas (*H. implexiformis* y *M. microsigmatosa*), aunque también hubo un grupo que se caracterizó por tener el mayor número de especies (grupo 4) y otro en donde no se encontraron reclutas de ninguna especie de esponja (grupo 1). Esta variabilidad puede deberse a que en el área de estudio existe una alta heterogeneidad en el reclutamiento de esponjas, si bien el número de especies y sus abundancias no varían considerablemente entre sitios, si se encontró que había variaciones en la composición de especies. En este caso, la especie *H. implexiformis* destacó por ser la especie más abundante en las UPAs y la única especie que tuvo presencia en los tres sitios y las tres zonas de las praderas. Esta especie de esponja es de las más comunes en las praderas de pastos marinos de la Laguna de Terminos y de otras localidades costeras del estado de Campeche de acuerdo con

Hernández-Peña (2018). Asimismo, se tiene conocimiento de que el periodo de reproducción sexual de esta especie en la Laguna de Términos ocurre durante los meses de abril a octubre, periodo que coincide con el del presente experimento (junio–septiembre) (Ávila et al. 2019). En el caso de las otras especies de esponjas, aunque se desconoce su periodo de reproducción sexual para esta región, el hecho de encontrar sus reclutas en las unidades experimentales y en el pasto natural es una evidencia de que su periodo reproductivo también coincide con el periodo en que se desarrolló el experimento, por lo menos parcialmente. Cabe mencionar que del total de especies registradas en este estudio *C. caribensis* es la única especie que es ovípara, en cuyo caso la fecundación de los huevos se lleva a cabo de manera externa (Sidri et al., 2004).

Al investigar si los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa de los reclutas de esponja se correlacionaban directamente con alguno de los factores ambientales considerados en este estudio (temperatura, salinidad, hidrodinamismo y tasa de sedimentación) se encontró que en ninguno de los casos hubo una correlación significativa. Esto debido probablemente a que en este estudio se tomaron mediciones puntuales de temperatura y salinidad, con el propósito de caracterizar cada una de las zonas y sitios de estudio. Por lo que, si se hubiesen utilizado sensores sumergibles permanentes, se habrían obtenido valores promedios más precisos. Aunque el hidrodinamismo y la tasa de sedimentación se midieron de manera más integrativa (durante una semana y un mes, respectivamente) tampoco se detectó una correlación significativa con los parámetros del reclutamiento. Estos resultados contrastan con los de un estudio previo realizado en el área de estudio donde se evaluó la variabilidad a pequeña escala espacial (dentro de la pradera) en la abundancia y biomasa de las esponjas *H. melanadocia* y *H. implexiformis* (en estadio adulto). En ese estudio se encontró que la abundancia y biomasa de estas esponjas fue mayor en la zona central de la pradera donde las condiciones hidrodinámicas y de sedimentación fueron relativamente mayores (Ávila et al, 2015). A través de técnicas multivariadas como el análisis BIO-ENV (una rutina que encuentra la mejor combinación de variables que explica los patrones de abundancia del macrobentos, Clarke y Warwick 2001) en este estudio se encontró que la tasa de sedimentación es la variable que mejor explica el patrón de variación espacial de la abundancia de reclutas de esponjas (asentados sobre las UPAs) en el área de estudio. Esto se debe a que la mayoría de las zonas experimentales tuvieron características ambientales similares, sobre todo en lo que se refiere a condiciones hidrodinámicas y de temperatura, mientras que la variable que más contrastó entre las zonas experimentales fue la tasa de sedimentación. Tomando en cuenta el intervalo de variación de cada variable, tenemos que la temperatura tuvo un 8.1% de variación, la salinidad de 6.1%, el hidrodinamismo de 13% y la tasa de sedimentación de 57.6%. Estas diferencias en la tasa de sedimentación pueden estar

relacionadas con el diferente grado de exposición que los sitios tienen ante el oleaje generado por los vientos dominantes (provenientes del norte y del sureste), los cuales son responsables de resuspender los sedimentos en estos ambientes someros (Vázquez et al., 1999).

Si bien se tiene conocimiento de que todos los parámetros que se consideraron en este estudio pueden influir en la distribución espacial de las esponjas, las condiciones de temperatura, salinidad e hidrodinámicas probablemente no fueron lo suficientemente contrastantes entre los sitios/zonas de la pradera como para detectar su influencia en la abundancia de reclutas de esponjas. De acuerdo con Bell y colaboradores (2015) las esponjas son influenciadas por la sedimentación en una variedad de formas, aunque la mayoría de los estudios concluyen que las esponjas son capaces de tolerar, y en algunos casos prosperar en ambientes sedimentarios. En ese estudio de revisión se reconoce que aún existe una falta de conocimiento acerca de las respuestas fisiológicas de las esponjas al sedimento, los mecanismos de adaptación, los límites de tolerancia y, en particular, el efecto del sedimento en las primeras etapas de la historia de la vida. Como ejemplo del efecto de la sedimentación en las primeras etapas de las esponjas, Maldonado y colaboradores (2008) realizaron un estudio donde examinaron cómo la cantidad de limo y el tamaño del grano afectaban la longevidad y la mortalidad en reclutamientos de la esponja *Scopalina lophyropoda* en el Mediterráneo. Los reclutas que estaban protegidos del limo alcanzaron una mayor longevidad (54 días) en comparación con los que estuvieron expuestos (37 días). De acuerdo con ese mismo estudio la mortalidad fue más alta durante el asentamiento de la esponja, observándose la mayor mortalidad (98,1 %) en esponjas que vivían en áreas expuestas a sedimentos caracterizadas por sedimentos más finos. Se cree que el limo fino tiene una mayor absorción de toxinas que pueden interferir potencialmente con los sistemas epiteliales y acuíferos de esponja, lo que resulta en una mayor mortalidad (Maldonado et al., 2008). De manera congruente con ese conocimiento previo, en el presente estudio se encontró que las áreas donde se registró la mayor tasa de sedimentación, la abundancia de reclutas de esponjas fue relativamente baja.

Capítulo 5. Conclusiones

En este estudio se utilizan por primera vez Unidades de praderas de Pasto marino Artificial (UPAs) para evaluar la distribución del reclutamiento larvario de esponjas entre y dentro de praderas de pastos marinos. Su diseño (forma y color de la estructura) permitió simular al pasto natural (*T. testudinum*) de manera eficiente, ya que el número total de especies que se asentaron sobre estas fue similar al que se registró en el pasto natural.

En general, la diversidad de especies de esponjas que reclutaron sobre las UPAs y el pasto natural durante el periodo del experimento fue congruente con lo reportado previamente para las praderas de *T. testudinum* de la región de estudio.

Los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas fueron mayores en el pasto natural que en las UPAs, lo cual pudo haber sido debido a las diferencias en el tiempo de exposición y al tipo de material de los sustratos (plástico vs orgánico).

Los datos de riqueza de especies, densidad y biomasa de reclutas registrados en las UPAs no variaron significativamente entre sitios ni entre zonas de la pradera. Esto indica, por un lado, que, aunque hubo diferencias en la composición de especies entre sitios, el proceso de reclutamiento ocurre de manera similar y en el mismo periodo en las tres praderas de estudio y, por otro lado, que el reclutamiento de estos organismos no está restringido a una determinada zona de la pradera, ya que fue similar en la parte central, en el borde e incluso fuera de pradera.

Mediante el uso de las UPAs se mostró que la ausencia de esponjas adultas en la zona adyacente a las praderas (fondos blandos) no se debe a una limitada dispersión larvaria que las restrinja a la zona de la pradera donde se encuentran los adultos.

Aunque no hubo un patrón de variación espacial claro en los datos de abundancia de los reclutas de esponjas en el área de estudio, la variable ambiental que explica mejor esta variabilidad fue la tasa de sedimentación. Esta variable fue la que más contrastó entre los sitios de estudio, debido a su diferente grado de exposición al oleaje generado por los vientos. Además, se tiene conocimiento que, en las esponjas, principalmente en su etapa postlarval, esta variable ambiental puede afectar su supervivencia.

Debido a que en las praderas del área de estudio se registraron reclutas de especies con potencial uso biotecnológico (*H. implexiformis* y *T. ignis*), la implementación de UPAs podría recomendarse para un estudio más profundo sobre el reclutamiento en estas especies y/o para un eventual cultivo para obtención de su biomasa.

Asimismo, para estudios posteriores en los que se plantee evaluar nuevamente el reclutamiento de esponjas se recomienda que tanto el pasto natural como las estructuras artificiales tengan el mismo tiempo de exposición al ambiente para que los datos de reclutamiento sean comparados de una manera más precisa.

Literatura citada

- Álvarez, B., Frings, P. J., Clymans, W., Fontorbe, G., & Conley, D. J. (2017). Assessing the potential of sponges (Porifera) as indicators of ocean dissolved Si concentrations. *Frontiers in Marine Science*, 4, 373. <http://doi.org/10.3389/fmars.2017.00373>
- Archer, S. K., English, P. A., Campanino, F. M., & Layman, C. A. (2021). Sponges facilitate primary producers in a Bahamas seagrass system. *Marine Biology*, 168, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03977-x>
- Archer, S. K., Stoner, E. W., & Layman, C. A. (2015). A complex interaction between a sponge (*Halichondria melanadocia*) and a seagrass (*Thalassia testudinum*) in a subtropical coastal ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 465, 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.01.003>
- Ávila, E., & Carballo, J. L. (2006). Habitat selection by larvae of the symbiotic sponge *Haliclona caerulea* (Hechtel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida). *Symbiosis*, 41, 21-29. <https://dalspace.library.dal.ca/bitstream/handle/10222/78198/VOLUME%2041-NUMBER%201-2006-PAGE%2021.pdf?sequence=1>
- Ávila, E., Ávila-García, A. K., & Cruz-Barraza, J. A. (2015). Temporal and small-scale spatial variations in abundance and biomass of seagrass-dwelling sponges in a tropical estuarine system. *Marine Ecology*, 36(3), 623-636. <https://doi.org/10.1111/maec.12171>
- Ávila, E., Cancino-Magaña, Y., Rodríguez-Santiago, M. A., & Ballesteros, M. (2020). Spatio-temporal dynamics of the nudibranch *Doris kyolis* living on the sponge *Halichondria melanadocia*. *Ocean and Coastal Research*, 68. <https://doi.org/10.1590/S2675-28242020068271>
- Ávila, E., Yáñez, B., & Vazquez-Maldonado, L. E. (2015). Influence of habitat structure and environmental regime on spatial distribution patterns of macroinvertebrate assemblages associated with seagrass beds in a southern Gulf of Mexico coastal lagoon. *Marine Biology Research*, 11(7), 755-764. <https://doi.org/10.1080/17451000.2015.1007875>
- Avila-Garcia, A. Karen., Avila, E., & Gelabert-Fernandez, R. (2019). The reproductive period of the sponge *Haliclona (Reniera) implexiformis* and its relationship with water temperature and salinity. *Cahiers de Biologie Marine*, 60(6), 547-552. https://www.researchgate.net/publication/342065266_The_reproductive_period_of_the_sponge_Haliclona_Reniera_implexiformis_and_its_relationship_with_water_temperature_and_salinity
- Ayling, A. L. (1978). Population biology and competitive interactions in subtidal sponge dominated communities of temperate Waters. [Thesis (PhD--Zoology) University of Auckland]. <http://hdl.handle.net/2292/1438>
- Bakus, G. J. (1981). Chemical defense mechanisms on the Great Barrier reef, Australia. *Science*, 211(4481), 497-499. DOI: [10.1126/science.7455691](https://doi.org/10.1126/science.7455691)
- Baldacconi, R., Nonnis-Marzano, C., Gaino, E., & Corriero, G. (2007). Sexual reproduction, larval development and release in *Spongia officinalis* L.(Porifera, Demospongiae) from the Apulian

- coast. *Marine Biology*, 152, 969-979. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-007-0747-4>
- Barnes, D. K. (1999). High diversity of tropical intertidal zone sponges in temperature, salinity and current extremes. *African Journal of Ecology*, 37(4), 424-434. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00197.x>
- Batista, D., Muricy, G., Rocha, R. C., & Miekeley, N. F. (2014). Marine sponges with contrasting life histories can be complementary biomonitors of heavy metal pollution in coastal ecosystems. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, 5785-5794. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11356-014-2530-7>
- Bell, J. D., Steffe, A. S., & Westoby, M. (1985). Artificial seagrass: how useful is it for field experiments on fish and macroinvertebrates?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90(2), 171-177. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90118-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90118-2)
- Bell, J. J. (2008). The functional roles of marine sponges. *Estuarine, coastal and shelf science*, 79(3), 341-353. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.002>
- Bell, J. J., Mc Grath, E., Biggerstaff, A., Bates, T., Bennett, H., Marlow, J., & Shaffer, M. (2015). Sediment impacts on marine sponges. *Marine pollution bulletin*, 94(1-2), 5-13. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.03.030>
- Beresi, M. S., Custódio, M. R., Hajdu, G. L., Hajdu, E., & Muricy, G. (2007). Fossil sponges of Argentina: a review. *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*. Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil, 11-21. https://www.conicet.gov.ar/new_scp/detalle.php?keywords=&id=20881&inst=yes&capitulos=yes&detalles=yes&capit_id=290205
- Bergquist, P. R. (2001). Porifera (Sponges). *Encyclopedia of Life Science*. <https://doi.org/10.1038/npg.els.0001582>
- Bitter, R. A. (1993). Influencia del nitrógeno y *Halimeda opuntia* (Chlorophyta) en la abundancia de *Potamilla* sp. (Polychaeta: Sabellidae) en campos de *Thalassia testudinum*. *Revista de biología tropical*, 41(2), 181-186. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/23349>
- Boobathy, S., Kumar, T. T., & Kathiresan, K. (2009). Isolation of symbiotic bacteria and bioactive proteins from the marine sponge, *Callyspongia diffusa*. *Indian Journal of Biotechnology*, 8, 272-275. <https://nopr.niscpr.res.in/handle/123456789/4739>
- Borowitzka, M. A., Lethbridge, R. C., & Charlton, L. (1990). Species richness, spatial distribution and colonisation pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 64(3), 281-291. <https://www.int-res.com/articles/meps/64/m064p281.pdf>
- Bouma, T. J., De Vries, M. B., Low, E., Peralta, G., Táncoz, I. V., van de Koppel, J., & Herman, P. M. J. (2005). Trade-offs related to ecosystem engineering: A case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology*, 86(8), 2187-2199. <https://doi.org/10.1890/04-1588>
- Boury-Esnault, N., & Jamieson, B. G. M. (1999). Porifera. In 'Reproductive Biology of Invertebrates. IX. Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny'. (Eds KG Adiyodi and RG Adiyodi.) pp. 1–

20. <https://www.wiley.com/enus/Reproductive+Biology+of+Invertebrates%2C+Volume+9%2C+Part+A%2C+Progress+in+Male+Gamete+Ultrastructure+and+Phylogeny-p-9780471971634>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 326-349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Briceño-Vera, A. E., Ávila, E., Rodríguez-Santiago, M. A., & Ruiz-Marín, A. (2021). Macrofaunal assemblages associated with two common seagrass-dwelling demosponges (*Amorphinopsis atlantica* and *Haliclona implexiformis*) in a tropical estuarine system of the southern Gulf of Mexico. *Helgoland marine research*, 75(1), 1-10. <https://hmr.biomedcentral.com/articles/10.1186/s10152-021-00546-z>
- Brusca, R., & Brusca, G. (2005). Filo Poríferos (Porífera): Las esponjas. En M. F. Prados (Ed.) *Zoología de Invertebrados*. (2ª ed. pp. 193-226). Mc Graw Hill. <https://es.scribd.com/document/369466249/Zoologia-de-Invertebrados-Brusca-y-Brusca-2005>
- Campbell, M. L., & Paling, E. I. (2003). Evaluating vegetative transplant success in *Posidonia australis*: a field trial with habitat enhancement. *Marine Pollution Bulletin*, 46(7), 828-834. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00093-6](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00093-6)
- Canion, C. R., & Heck Jr, K. L. (2009). Effect of habitat complexity on predation success: re-evaluating the current paradigm in seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 393, 37-46. <https://doi.org/10.3354/meps08272>
- Carballo, J. L., Gómez, P., & Cruz-Barraza, J. A. (2014). Biodiversidad de Porifera en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 143-153. <https://doi.org/10.7550/rmb.32074>
- Carballo, J. L., Naranjo, S. A., & García-Gómez, 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. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v135/p109-122/>
- Carballo, J. L. (2006). Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages. *Ecoscience*, 13(1), 119-130. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[119:EONSOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[119:EONSOT]2.0.CO;2)
- Carus, J., Arndt, C., Schröder, B., Thom, M., Villanueva, R., & Paul, M. (2021). Using artificial seagrass for promoting positive feedback mechanisms in seagrass restoration. *Frontiers in Marine Science*, 8, 546661. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2021.546661/full>
- Castellanos-Pérez, P. D. J., Vázquez-Maldonado, L. E., Ávila, E., Cruz-Barraza, J. A., & Canales-Delgadillo, J. C. (2020). Diversity of mangrove root-dwelling sponges in a tropical coastal ecosystem in the southern Gulf of Mexico region. *Helgoland Marine Research*, 74(1), 1-9. <https://hmr.biomedcentral.com/articles/10.1186/s10152-020-00545-6>
- Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M., Mistic, C., Povero, P., & Fabiano, M. (1999). The role of pelagic-benthic coupling in structuring littoral benthic communities at Terra Nova Bay (Ross Sea) and in the Straits of Magellan. *Scientia Marina*, 63(S1), 113-121. <https://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/view/894>

- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine ecology Progress series*, 216, 265-278. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v216/p265-278>
- Cloern, J. E., Abreu, P. C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., ... & Yin, K. (2016). Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global change biology*, 22(2), 513-529. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.13059>
- Coates, D. A., Deschutter, Y., Vincx, M., & Vanaverbeke, J. (2014). Enrichment and shifts in macrobenthic assemblages in an offshore wind farm area in the Belgian part of the North Sea. *Marine environmental research*, 95, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.12.008>
- Coria-Monter, E., & Durán-Campos, E. (2015). Proximal analysis of seagrass species from Laguna de Términos, Mexico. *Hidrobiológica*, 25(2), 249-255. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972015000200249
- Cruz-Barraza, J. A., Vega, C., Avila, E., & Vázquez-Maldonado, L. E. (2017). Integrative taxonomy reveals the first record and a new species for the previously monotypic genus *Tethytimea* (Tethyida: Tethyidae) in the Gulf of Mexico. *Zootaxa*, 4226(1). <https://europemc.org/article/med/28187633>
- de Almeda, C. M., Gabbai-Armelin, P. R., Santana, A. D. F., Prado, J. P. D. S., Avanzi, I. R., Parisi, J. R., ... & Renno, A. C. M. (2020). In vivo biological effects of marine biosilica on a tibial bone defect in rats. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 63. <https://doi.org/10.1590/1678-4324-2020190084>
- de Clippele, L. H., Huvenne, V. A., Orejas, C., Lundälv, T., Fox, A., Hennige, S. J., & Roberts, J. M. (2018). The effect of local hydrodynamics on the spatial extent and morphology of cold-water coral habitats at Tisler Reef, Norway. *Coral Reefs*, 37, 253-266. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-017-1653-y>
- de Voogd, N. J., Van Soest, R. W. M., Boury-Esnault, N., Hooper, J. N. A., Rützler, K., Alvarez de Glasby, B., Hajdu, E., Pisera, A. B., Manconi, R., Schoenberg, C., Klautau, M., Picton, B., Kelly, M., Vacelet, J., Dohrmann, M., Díaz, M. C., Cárdenas, P. y Carballo, J. L. 2018. World Porifera database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/porifera on 2018-04-25>
- Diaz, M. C., & Rützler, K. (2009). Biodiversity and abundance of sponges in Caribbean mangrove: indicators of environmental quality. *Proceedings of the Smithsonian Marine Science Symposium*. https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/9629/iz_Diaz_Ruetzler_2009.pdf
- Donnarumma, L., Lombardi, C., Cocito, S., & Gambi, M. C. (2014). Settlement pattern of *Posidonia oceanica* epibionts along a gradient of ocean acidification: an approach with mimics. *Mediterranean Marine Science*, 15(3), 498-509. <https://doi.org/10.12681/mms.677>
- Ereskovsky, A. V. (2010). The comparative embryology of sponges. In *Encyclopedia of reproduction* (pp. 209-230). Springer Science & Business Media. https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=UjOAeQigoHEC&oi=fnd&pg=PR6&dq=The+comparative+embryology+of+sponges&ots=NNovBxVzZl&sig=DqwHqLXCb2V0GORqP6mP4rOPXSM&redir_esc=y#v=onepage&q=The%20comparative%20embryology%20of%20sponges&f=false

- Ereskovsky, A. V. (2018). Sponge reproduction. In Encyclopedia of reproduction (pp. 485-490). https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=UjOAeQigoHEC&oi=fnd&pg=PR6&dq=The+comparative+embryology+of+sponges&ots=NNovBxVzZl&sig=DqwHqLXcb2V0GORqP6mP4r0PXSM&redir_esc=y#v=onepage&q=The%20comparative%20embryology%20of%20sponges&f=false
- Folkers, M., & Rombouts, T. (2020). Sponges revealed: a synthesis of their overlooked ecological functions within aquatic ecosystems. *YOUMARES*, 181-193. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-017-1653-y>
- García Sanz, S. (2009). Patrones de colonización de peces y macroinvertebrados juveniles en diferentes hábitats submareales [Master's tesis. Universidad de las Palmas de Gran Canaria]. <http://hdl.handle.net/10553/1909>
- Gerovasileiou, V., Chintiroglou, C. C., Konstantinou, D., & Voultsiadou, E. (2016). Sponges as “living hotels” in Mediterranean marine caves. *Scientia Marina*, 80(3), 279-289. <https://www.torrossa.com/en/resources/an/4133133#page=9>
- Godefroy, N., Le Goff, E., Martinand-Mari, C., Belkhir, K., Vacelet, J., & Baghdiguan, S. (2019). Sponge digestive system diversity and evolution: filter feeding to carnivory. *Cell and tissue research*, 377, 341-351. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00441-019-03032-8>
- González-Ortiz, L., & Hernández-Alcántara, P. (2021). Infestación de *Nodipecten subnodosus* (Mollusca: Bivalvia) por la esponja perforadora *Cliona californiana* en la laguna Ojo de Liebre, noroeste de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3460>
- Gopal, Nandha., Jebakumar, J. P. P., Babu, B. R., Ragumaran, S., Ramakritinan, C. M., Sivaleela, G., & Rajan, R. R. (2020). Artificial coastal defence structure as a survival tool for the shallow water sponges. *Continental Shelf Research*, 193, 104032. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2019.104032>
- Gray, J. E. (1867). Notes on the arrangement of sponges, with the descriptions of some new genera. In *Proceedings of the zoological Society of London*, 2(1867), pp. 492-558. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/68061>
- Greenacre, M., Groenen, P. J., Hastie, T., d'Enza, A. I., Markos, A., & Tuzhilina, E. (2022). Principal component analysis. *Nature Reviews Methods Primers*, 2(1), 100. <https://www.nature.com/articles/s43586-022-00192-w>
- Griffiths, J. R., Kadin, M., Nascimento, F. J., Tamelander, T., Törnroos, A., Bonaglia, S., ... & Winder, M. (2017). The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. *Global change biology*, 23(6), 2179-2196. <https://doi.org/10.1111/gcb.13642>
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., d'Agrosa, C., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1149345>
- Heaven, C. S., & Scrosati, R. A. (2008). Benthic community composition across gradients of intertidal elevation, wave exposure, and ice scour in Atlantic Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 369, 13-23. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07655>

- Hechtel, G. J. (1965). A systematic study of the Demospongiae of Port Royal, Jamaica. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 20: 1-103.
https://elischolar.library.yale.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1019&context=peabody_museum_natural_history_bulletin
- Hernández-Peña, F. J. 2018. Patrones de distribución espacial de los ensamblajes de esponjas marinas asociadas con tres especies de pasto marino en el sur del Golfo de México. [Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio UNAM:
https://repositorio.unam.mx/contenidos/patrones-de-distribucion-espacial-de-los-ensamblajes-de-esponjas-marinas-asociadas-con-tres-especies-de-pasto-marino-61323?c=rm02wZ&d=false&q=*&i=1&v=1&t=search_0&as=0
- Hong, Z., & Zhinan, Z. (2003). Rationale of the multivariate statistical software PRIMER and its application in benthic community ecology. *Journal of ocean university of Qingdao*, 33(1), 58-64.
<https://europepmc.org/article/cba/359658>
- Hooper, J. N., & Van Soest, R. W. (2002). *Systema Porifera. A guide to the classification of sponges*. In *Systema Porifera: A guide to the classification of sponges* (pp. 1-7). Boston, MA: Springer Us.
https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-0747-5_1
- Hunt, H. L., & Scheibling, R. E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 269-301.
[https://dalspace.library.dal.ca/bitstream/handle/10222/29618/Hunt_m155p269\(1\).pdf?sequence=1](https://dalspace.library.dal.ca/bitstream/handle/10222/29618/Hunt_m155p269(1).pdf?sequence=1)
- Instituto Nacional de Ecología. (2007). Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. Secretaría de Medio Ambientes y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
<https://simec.conanp.gob.mx/ficha.php?anp=118&=11>
- Johnson, M. W., & Heck Jr, K. L. (2008). Colonization and Predation in Isolated Seagrass Beds: An Experimental Assessment From the Northern Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 26(1), 1.
<https://aquila.usm.edu/goms/vol26/iss1/1/>
- Keough, M. J., & Downes, B. J. (1982). Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia*, 54, 348-352.
<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00380003>
- Komatsu, T., & Kawai, H. (1992). Measurements of time-averaged intensity of water motion with plaster balls. *Journal of Oceanography*, 48, 353-365.
<https://link.springer.com/article/10.1007/BF02234014>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259-263.
<http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Kuc-Castilla, A. G., Posada-Vanegas, G., Vega-Serratos, B. E., Ramos-Miranda, J., & Villalobos-Zapata, G. J. (2015). Evaluación hidrodinámica de la laguna de Términos. Aspectos socioambientales de la región de la laguna de Términos, Campeche. Campeche, Campeche, México: Universidad Autónoma de Campeche, 145-166.
<https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Aspectos%20Socioambientales%20de%20>

- [a%20Regio%CC%81n%20de%20la%20Laguna%20de%20Te%CC%81rminos%20.pdf&tipo=pagin
as](#)
- Langhamer, O. (2016). The location of offshore wave power devices structures epifaunal assemblages. *International journal of marine energy*, 16, 174-180. <https://doi.org/10.1016/j.ijome.2016.07.007>
- Lee, S. Y., Fong, C. W., & Wu, R. S. S. (2001). The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 259(1), 23-50. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00221-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00221-0)
- Leschen, A. S., Ford, K. H., & Evans, N. T. (2010). Successful eelgrass (*Zostera marina*) restoration in a formerly eutrophic estuary (Boston Harbor) supports the use of a multifaceted watershed approach to mitigating eelgrass loss. *Estuaries and coasts*, 33(6), 1340-1354. <https://www.jstor.org/stable/40928533>
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., ... & Jackson, J. B. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312(5781), 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Maldonado, M., & Riesgo, A. (2009). Reproduction in the phylum Porifera: a synoptic overview. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia*, 59, 29-49. <https://www.researchgate.net/publication/254475305> [Reproduction in the phylum Porifera A synoptic overview](#)
- Maldonado, M., & Young, C. M. (1996). Effects of physical factors on larval behavior, settlement and recruitment of four tropical demosponges. *Marine Ecology Progress Series*, 138, 169-180. <https://www.jstor.org/stable/24857140>
- Maldonado, M., Aguilar, R., Bannister, R., Bell, J., Conway, J., Dayton, P., ... & Young, C. (2017). Sponge grounds as key marine habitats: a synthetic review of types, structure, functional roles, and conservation concerns. *Marine animal forests: The ecology of benthic biodiversity hotspots*. https://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-3-319-17001-5_24-1
- Maldonado, M., Navarro, L., Grasa, A., Gonzalez, A., & Vaquerizo, I. (2011). Silicon uptake by sponges: a twist to understanding nutrient cycling on continental margins. *Scientific Reports*, 1(1), 30. <https://www.nature.com/articles/srep00030>
- Manconi, R., & Pronzato, R. (2002). Suborder Spongillina subord. nov.: Freshwater sponges. *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges*, 921-1019. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-0747-5_97
- May-Kú, M. A., Ardisson, P. L., & Ordóñez-López, U. (2010). Morphological variation of *Thalassia testudinum* in two shallow coastal environments from the southeastern Gulf of Mexico. *Botánica Marina*, 53(5), 449-455. <https://doi.org/10.1515/BOT.2010.049>
- McGovern, T. M., & Blankenhorn, K. (2007). Observation of fruit production by the seagrass *Halodule wrightii* in the northeastern Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*, 87(3), 247-250. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.05.004>

- Milichich, M. J., Meekan, M. G., & Doherty, P. J. (1992). Larval supply: a good predictor of recruitment of three species of reef fish (Pomacentridae). *Marine Ecology Progress Series*, 153-166. <https://www.int-res.com/articles/meps/86/m086p153.pdf>
- Mineur, F., Cook, E. J., Minchin, D., Bohn, K., MacLeod, A., & Maggs, C. A. (2012). Changing coasts: Marine aliens and artificial structures. In *Oceanography and marine biology* (pp. 198-243). CRC Press. <http://dx.doi.org/10.1201/b12157-5>
- Müller, W. E., Wang, X., Cui, F. Z., Jochum, K. P., Tremel, W., Bill, J., ... & Wiens, M. (2009). Sponge spicules as blueprints for the biofabrication of inorganic–organic composites and biomaterials. *Applied microbiology and biotechnology*, 83, 397-413. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00253-009-2014-8>
- Muthiah, B., & Stanley, S. (2010). In vivo toxicity assessment of silver nanoparticles synthesized from marine sponges (*Haliclona implexiformis*). *Journal of Pharmacy Research*, 3(10), 2552-4. https://www.researchgate.net/publication/324746813_In_vivo_toxicity_assesment_of_silver_nanoparticles_synthesized_from_marine_sponges_Haliclona_implexiformis
- Muus, B. J. (1968). A field method for measuring “exposure” by means of plaster balls: a preliminary account. *Sarsia*, 34(1), 61-68. <https://doi.org/10.1080/00364827.1968.10413371>
- Naranjo, S. A., Carballo, J. L., & Garcia-Gomez, J. C. (1996). Effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (southern Spain). Possible marine bioindicators?. *Marine Ecology Progress Series*, 144, 119-131. <https://www.int-res.com/articles/meps/144/m144p119.pdf>
- Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J. M., Sánchez-Tocino, L., Florido, M., & García-Gómez, J. C. (2016). Amphipod community associated with invertebrate hosts in a Mediterranean marine cave. *Marine Biodiversity*, 46, 105-112. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-015-0328-6>
- Nelson, W. G. (1979). Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38(3), 225-245. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90069-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90069-8)
- Osman, R. W., & Whitlatch, R. B. (1995). The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190(2), 169-198. https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/3317/Osman_and_Whitlatch_JEMBE_1995a.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Padilla-Verdín, Carballo, J. L., & Camacho, M. L. (2010). A qualitative assessment of sponge-feeding organisms from the Mexican Pacific coast. *The Open Marine Biology Journal*, 4(1). <http://dx.doi.org/10.2174/1874450801004010039>
- Padua, A., Lanna, E., & Klautau, M. (2013). Macrofauna inhabiting the sponge *Paraleucilla magna* (Porifera: Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(4), 889-898. <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-the-marine-biological-association-of-the-united-kingdom/article/abs/macrofauna-inhabiting-the-sponge-paraleucilla-magna-porifera-calcarea-in-rio-de-janeiro-brazil/FF24EAFBAC8BA62171BCC62AEF88F8E0>

- Pansini, M., Morri, C., & Bianchi, C. N. (2000). The sponge community of a subtidal area with hydrothermal vents: Milos Island, Aegean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(5), 627-635. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0674>
- Parfitt, C., & Whisson, G. (2013). Artificial habitats deployed on seagrass return lower abundance and diversity of macro-invertebrates than those on sandy substrates in Geographe Bay, Western Australia. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies*, 15(Special), 60-65. <http://dx.doi.org/10.3755/galaxea.15.60>
- Park, J. I., & Lee, K. S. (2007). Site-specific success of three transplanting methods and the effect of planting time on the establishment of *Zostera marina* transplants. *Marine Pollution Bulletin*, 54(8), 1238-1248. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.03.020>
- Pawlik, J. R. (1983). A sponge-eating worm from Bermuda: *Branchiosyllis oculata* (Polychaeta, Syllidae). *Marine Ecology*, 4(1), 65-79. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1983.tb00288.x>
- Pawlik, J. R. (1998). Coral reef sponges: do predatory fishes affect their distribution?. *Limnology and Oceanography*, 43(6), 1396-1399. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.6.1396>
- Pete, D., Lepoint, G., Bouquegneau, J. M., & Gobert, S. (2015). Early colonization on Artificial Seagrass Units and on *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves. *Belgian Journal of Zoology*, 145(1). <http://dx.doi.org/10.26496/bjz.2015.58>
- Rebekić, A., Lončarić, Z., Petrović, S., & Marić, S. (2015). Pearson's or Spearman's correlation coefficient-which one to use?. *Poljoprivreda*, 21(2), 47-54. <https://hrcak.srce.hr/file/221611>
- Reiswig, H. M. (1971). In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology*, 9, 38-50. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00348816>
- Reiswig, H. M. (1974). Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 14(3), 231-249. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(74\)90005-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(74)90005-7)
- Reiswig, H. M., Frost, T. M., & Ricciardi, A. (2010). Porifera. In *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 91-123). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374855-3.00004-2>
- Rodrigo, A. P., Lopes, A., Baptista, P. V., Costa, M. H., Fernandes, A. R., & Costa, P. M. (2018). The great biotechnological potential of a marine polychaete: An alliance between toxin and natural fluorescence. *Proceedings of the IMMR*. https://www.frontiersin.org/10.3389/conf.FMARS.2018.06.00015/event_abstract
- Scheltema, R. S. (1974). Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia jugosl*, 10, 263-296. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1571698599029806080>
- Schiefenhövel, K., & Kunzmann, A. (2012). Sponge Farming Trials: Survival, Attachment, and Growth of Two Indo-Pacific Sponges, *Neopetrosia* sp. and *Stylissa massa*. *Journal of Marine Biology*, 2012, 1-11. <https://doi.org/10.1155/2012/417360>
- Setiawan, E., Chodiantoro, M. R., Insany, G. F., Subagio, I. B., Dewi, N. K., & Muzaki, F. K. (2021). Diversity of sponges associated in seagrass meadows at coastal area of Pacitan District, East Java,

- Indonesia. Biodiversitas Journal of Biological Diversity, 22(8).
<https://smujo.id/biodiv/article/view/8491>
- Shahbudin, Saad., & Jalal, K.C.A. & Kamaruzzam, Y. & Mohammad Noor, Normawaty & Dah, T. & John, Akbar. (2011). Artificial Seagrass: A Habitat for Marine Fishes. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 6(1), 85-92. <http://dx.doi.org/10.3923/jfas.2011.85.92>
- Sheild, C. J., & Witman, J. D. (1993). The impact of *Henricia sanguinolenta* (OF Müller)(Echinodermata: Asteroidea) predation on the finger sponges, *Isodictya* spp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 166(1), 107-133. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90081-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90081-X)
- Short, F. T., Davis, R. C., Kopp, B. S., Short, C. A., & Burdick, D. M. (2002a). Site-selection model for optimal transplantation of eelgrass *Zostera marina* in the northeastern US. *Marine Ecology Progress Series*, 227, 253-267. <http://dx.doi.org/10.3354/meps227253>
- Short, F. T., Kopp, B. S., Gaeckle, J., & Tamaki, H. (2002b). Seagrass ecology and estuarine mitigation: a low-cost method for eelgrass restoration. *Fisheries science*, 68(sup2), 1759-1762. https://www.jstage.jst.go.jp/article/fishsci1994/68/sup2/68_sup2_1759/pdf
- Siddon, C. E., & Witman, J. D. (2003). Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 261, 99-110. <http://dx.doi.org/10.3354/meps261099>
- Sidri, M. (2004). *Chondrilla nucula* (Porifera, Demospongiae): an example of successful plasticity; ecological and morphological aspects. Use of artificial substrate units in the study of seagrass beds communities. [Thesis Dissertation, Universität Stuttgart]. OPUS - Online Publikationen der Universität Stuttgart. <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:93-opus-21391>
<http://elib.uni-stuttgart.de/handle/11682/1665>
<http://dx.doi.org/10.18419/opus-1648>
- Silva, G., Filho, J., & Nykon. C. (2018). Use of artificial substrate units in the study of seagrass beds communities. https://www.researchgate.net/publication/326960244_USE_OF_ARTIFICIAL_SUBSTRATE_UNITS_IN_THE_STUDY_OF_SEAGRASS_BED_COMMUNITIES
- Sivaleela, G., Samuel, D., Anbalagan, T., & Shrinivaasu, S. (2013). Seagrass associated marine sponges in Palk Bay. *Records of the Zoological Survey of India*, 113(3), 97-103. https://www.researchgate.net/publication/266793818_SEAGRASS_ASSOCIATED_MARINE_SPONGES_IN_PALK_BAY
- Srinivasan, M. (2003). Depth distributions of coral reef fishes: the influence of microhabitat structure, settlement, and post-settlement processes. *Oecologia*, 137, 76-84. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-003-1320-6>
- Thoms, C. & Schupp, P. (2005a). Biotechnological Potential of Marine Sponges and their Associated Bacteria as Producers of New Pharmaceuticals (Part I), 2(5), 217-220. <https://doi.org/10.1515/jibl.2005.2.5.217>
- Thoms, C. & Schupp, P. (2005b). Biotechnological Potential of Marine Sponges and their Associated Bacteria as Producers of New Pharmaceuticals (Part II), 2(6), 257-264. <https://doi.org/10.1515/jibl.2005.2.6.257>

- Trautman, D. A., & Borowitzka, M. A. (1999). Distribution of the epiphytic organisms on *Posidonia australis* and *P. sinuosa*, two seagrasses with differing leaf morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 179, 215-229. <https://www.int-res.com/articles/meps/179/m179p215.pdf>
- Underwood, A. J. (1979). The ecology of intertidal gastropods. In *Advances in marine biology*, 16, pp. 111-210. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60293-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60293-X)
- Upston, J., & Booth, D. J. (2003). Settlement and density of juvenile fish assemblages in natural, *Zostera capricornica* (Zosteraceae) and artificial seagrass beds. *Environmental Biology of Fishes*, 66, 91-97. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1023246427710>
- van der Heide, T., van Nes, E. H., Geerling, G. W., Smolders, A. J., Bouma, T. J., & van Katwijk, M. M. (2007). Positive feedbacks in seagrass ecosystems: implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems*, 10, 1311-1322. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9099-7>
- Van Soest, R. W., Boury-Esnault, N., Vacelet, J., Dohrmann, M., Erpenbeck, D., De Voogd, N. J., ... & Hooper, J. N. (2012). Global diversity of sponges (Porifera). *PLoS one*, 7(4), e35105. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035105>
- Varamogianni-Mamatsi, D., Anastasiou, T. I., Vernadou, E., Papandroulakis, N., Kalogerakis, N., Dailianis, T., & Mandalakis, M. (2021). A Multi-Species Investigation of Sponges' Filtering Activity towards Marine Microalgae. *Marine Drugs*, 20(1), 24. <https://doi.org/10.3390/md20010024>
- Verdín, Padilla & Carballo, Jose Luis & M.L., Camacho. (2010). A Qualitative Assessment of Sponge-Feeding Organisms from the Mexican Pacific Coast. *The Open Marine Biology Journal*. 4. 198-202. <http://dx.doi.org/10.2174/1874450801004010039>
- Wang, G. (2006). Diversity and biotechnological potential of the sponge-associated microbial consortia. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 33(7), 545. <https://doi.org/10.1007/s10295-006-0123-2>
- Whomersley, P., & Picken, G. B. (2003). Long-term dynamics of fouling communities found on offshore installations in the North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(5), 897-901. <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-the-marine-biological-association-of-the-united-kingdom/article/abs/longterm-dynamics-of-fouling-communities-found-on-offshore-installations-in-the-north-sea/8C0156AC4859FCE0D8D725DEC2DA26BB>
- Wilkinson, C. R., Summons, R. E., & Evans, E. (1999). Nitrogen fixation in symbiotic marine sponges: ecological significance and difficulties in detection. *Memoirs of the Queensland Museum*, 44(1-2), 667-673. <https://researchers.mq.edu.au/en/publications/nitrogen-fixation-in-symbiotic-marine-sponges-ecological-signific>
- Wilkinson, C., & Garrone, R. (1980). Nutrition of marine sponges. Involvement of symbiotic bacteria in the uptake of dissolved carbon. In *Nutrition in the lower Metazoa* (pp. 157-161). <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-025904-8.50016-X>
- Wooster, M. K., McMurray, S. E., Pawlik, J. R., Morán, X. A., & Berumen, M. L. (2019). Feeding and respiration by giant barrel sponges across a gradient of food abundance in the Red Sea. *Limnology and Oceanography*, 64(4), 1790-1801. <https://doi.org/10.1002/lno.11151>

- WoRMS. 2022. Porifera. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=558> on 2022-07-28
- Wulff, J. L. (1994). Sponge feeding by Caribbean angelfishes, trunkfishes, and filefishes. *Sponges in time and space*. Balkema, Rotterdam, 265-271. <https://scirp.org/reference/referencespapers.aspx?referenceid=1383530>
- Wulff, J. L. (1997). Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Marine Biology*, 129, 41-52. <https://link.springer.com/article/10.1007/s002270050144>
- Wulff, J. L. (2006). Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology*, 84(2), 146-166. <https://doi.org/10.1139/z06-019>
- Yahel, G., Sharp, J. H., Marie, D., Häse2, C., & Genin, A. (2003). In situ feeding and element removal in the symbiont-bearing sponge *Theonella swinhoei*: Bulk DOC is the major source for carbon. *Limnology and Oceanography*, 48(1), 141-149. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1.0141>
- Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. L., Sánchez-Gil, P., & Day, J. W. (2004). Interacciones ecológicas estuario-mar: marco conceptual para el manejo ambiental costero. *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, México DF, 431-490. https://www.researchgate.net/publication/292017170_Interacciones_ecologicas_estuario-mar_Marco_conceptual_para_el_manejo_ambiental_costero
- Zea, S. (1992). Estimation of desmosponge (Porifera, Demospongiae) larval settlement rates from short-term recruitment rates: preliminary experiments. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 46, 293-300. <https://hmr.biomedcentral.com/articles/10.1007/BF02367100>
- Zea, S. (1993). Recruitment of demosponges (Porifera, Demospongiae) in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean. *Marine Ecology*, 14(1), 1-21. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1993.tb00361.x>
- Zintzen, V., Norro, A., Massin, C., & Mallefet, J. (2008). Spatial variability of epifaunal communities from artificial habitat: Shipwrecks in the Southern Bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(2), 327-344. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.012>