



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN  
NICOLÁS DE HIDALGO**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS  
RECURSOS NATURALES**

**EFFECTO DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL  
MICROHÁBITAT EN LOS PATRONES DE  
ORGANIZACIÓN DEL ENSAMBLE DE  
EPIBIONTES CALCIFICANTES ARRECIFALES  
EN ZIHUATANEJO, GUERRERO**

**Tesis**

Que para obtener el grado de:

**Maestro en ciencias en Ecología Integrativa**

Presenta:

**JOSÉ FERNANDO ALVARADO RODRÍGUEZ**

Director de Tesis:

**Dr. Héctor Hugo Nava Bravo**

Comité tutorial:

**Dra. Alma Lilia Fuentes Farías**

**Dr. Pedro Medina Rosas**

**Dr. Luis Humberto Escalera Vázquez**

**Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo**

**MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO DE 2017**



A mis padres, Ma. Trinidad y J. Refugio, a  
ustedes les debo la vida y por  
ustedes estoy donde estoy

A mis hermanos, amigos de infancia  
y compañeros de vida, por  
enseñarme que todo  
esfuerzo tiene su  
recompensa

A mi amada esposa, por creer en  
mí y brindarme todo el  
cariño y apoyo  
necesario

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por brindarme la oportunidad de cursar una carrera profesional y un postgrado.

Al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA), por prestar las instalaciones y el equipo necesario para el desarrollo de mis actividades académicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada.

A mi asesor, el Dr. Héctor Nava, por confiar en mí y brindarme la oportunidad de adentrarme al maravilloso mundo de la ecología marina. Por su apoyo académico, por los consejos y regaños que me dio, por su amistad, muchas gracias Doc.

A mi comité tutorial por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo y por todas las certeras correcciones que ayudaron a mejorarlo.

A todos los profesores de la MCEI que me compartieron sus conocimientos y aconsejaron atinadamente. Por su paciencia y amistad muchas gracias.

A la M.C. Franceli Macedo por todo el apoyo brindado durante los procesos administrativos y por su invaluable amistad.

A mis compañeros de generación, que en conjunto conformamos una gran familia. Por todas las vivencias que pasamos, los desvelos, los juegos y las fiestas, muchas gracias.

A mis compañeros del laboratorio que me ayudaron a realizar los muestreos, procesar las muestras y que compartieron con migo sus conocimientos.

A los integrantes del laboratorio de ecología del bentos (ICMyL-UNAM) por las facilidades brindadas durante mi estancia de investigación.

Al personal administrativo del INIRENA por el apoyo y las facilidades brindadas durante mi estancia en el posgrado. Muchas gracias Saúl, Paty, Ceci, Lidia, Miguel y Carlita.

Finalmente y no por eso menos importante, muchas gracias a la Familia Alcaraz Placencia por todo el cariño, el interés y el apoyo que me han brindado. Gracias por darme la oportunidad de integrarme a esta pequeña gran familia.

## ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. ANTECEDENTES .....	5
5. OBJETIVOS .....	7
5.1. Objetivo general.....	7
5.2. Objetivos específicos .....	7
6. HIPÓTESIS .....	8
7. MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
7.1. Área de estudio.....	9
7.2. Colecta de invertebrados calcificantes.....	10
7.3. Procesamiento de las CAUs.....	11
7.4. Caracterización ambiental.....	13
7.4.1. Transparencia de la columna de agua.....	13
7.4.2. Temperatura del agua e irradiancia.....	13
7.4.3. Tasa de sedimentación.....	14
7.5. Análisis de datos.....	15
8. RESULTADOS.....	16
8.1. Variables ambientales a nivel de hábitat .....	16
8.1.1. Tasa de sedimentación.....	16
8.1.2. Transparencia de la columna de agua.....	16
8.1.3. Temperatura del agua.....	17
8.1.4. Irradiancia .....	18
8.2. Variables ambientales a nivel de microhábitat.....	18
8.2.1. Tasa de sedimentación.....	18
8.2.2. Irradiancia .....	19
8.3. Tendencia temporal en la cobertura de los epibiontes calcificantes .....	20
8.3.1. Cobertura de epibiontes calcificantes en Playa Las Gatas.....	22
8.3.2. Cobertura de epibiontes calcificantes en Islote Zacatoso.....	24
8.4. Relación de variables ambientales a nivel microhábitat con el ensamble de epibiontes calcificantes.....	25
8.5. Producción de carbonato por epibiontes calcificantes .....	26

8.5.1.	Producción de carbonato en Playa Las Gatas.....	27
8.5.2.	Producción de carbonato en Islote Zacatoso.....	28
9.	DISCUSIÓN.....	33
9.1.	Colonización temprana y tendencia temporal en la cobertura de epibiontes calcificantes.....	33
9.2.	Cobertura de epibiontes calcificantes y variables ambientales.....	37
9.3.	Producción de carbonato de calcio (CaCO <sub>3</sub> ) por epibiontes calcificantes .....	40
10.	CONCLUSIONES.....	43
11.	LITERATURA.....	45

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localización del área de estudio. a) Arrecife de Playa Las Gatas, b) arrecife de Islote Zacatoso. ....	10
<b>Figura 2.</b> CAU fijada al sustrato rocoso con plastilina epóxica. Se muestran las cuatro superficies expuestas al asentamiento de epibiontes calcificantes. ....	11
<b>Figura 3.</b> a) Sensores insertados y fijados en: superficie superior expuesta (a1), superficie superior cóncava (a2), superficie inferior cóncava (b1) y superficie inferior expuesta (b2); b) CAU armada con sensores y tubos colectores de sedimento fijados en las superficies a1 y b1. ....	14
<b>Figura 4.</b> Tasa de sedimentación registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas. ....	16
<b>Figura 5.</b> Transparencia del agua registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas. ....	17
<b>Figura 6.</b> Temperatura del agua registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas. ....	17
<b>Figura 7.</b> Irradiancia registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas. ....	18
<b>Figura 8.</b> Tasa de sedimentación a nivel microhábitat registrada en las CAU en ambos sitios. Superficies: a1 superior expuesta; b1 inferior cóncava. Las barras sobre las columnas representan el error estándar.....	19
<b>Figura 9.</b> Irradiancia a nivel microhábitat registrada en las cuatro superficies en ambos sitios. Superficies: a1 superior expuesta; a2 superior cóncava; b1 inferior cóncava; b2 inferior expuesta. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas. ....	19
<b>Figura 10.</b> Gráfica de cajas y bigotes donde se muestra la cobertura total (%) de los epibiontes calcificantes en ambos sitios a los seis (I) y 12 (II) meses. ....	20
<b>Figura 11.</b> Tendencia temporal en la cobertura (cobertura media) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes en Playa Las Gatas (a) e Islote Zacatoso (b). ....	21
<b>Figura 12.</b> Comparación entre sitios de la tendencia temporal en la cobertura de poliquetos (a), moluscos (b), balanos (c), briozoos (d) y ACC (e). Círculos con relleno corresponden a valores de Playa Las Gatas y círculos vacíos a valores de Islote Zacatoso. Se han ajustado líneas de tendencia con sus respectivas ecuaciones lineales. ....	22
<b>Figura 13.</b> Cobertura (%) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes registrada en las cuatro superficies experimentales en Playa Las Gatas a los seis (I) y 12 (II) meses. ....	23

**Figura 14.** Cobertura (%) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes registrada en las cuatro superficies experimentales en Islote Zacatoso a los seis (I) y 12 (II) meses..... 25

**Figura 15.** Relación entre variables ambientales a nivel de microhábitat y la cobertura de los epibiontes calcificantes. Se muestran las correlaciones entre la tasa de sedimentación y la irradiancia con la cobertura de: a) poliquetos, b) moluscos, c) briozoos, d) balanos y e) ACC. Los datos brutos se muestran como círculos y se han ajustado líneas de regresión lineal. ..26

**Figura 16.** Producción de carbonato en ambos arrecifes a los seis (I) y 12 (II) meses para: (A) cada sitio, (B) cada superficie, (C) cada grupo taxonómico. Superficies: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta. Grupos: (Ac) algas calcáreas costrosas, (Br) briozoos, (Mo) moluscos, (Ps) poliquetos serpúlidos, (Ba) balanos. Las barras en las columnas representan el error estándar. .... 28

**Figura 17.** Análisis de clasificación de las superficies experimentales basado en la producción de carbonato en Playa Las Gatas (a) e Islote Zacatoso (b) a los seis (I) y 12 (II) meses. El eje Y muestra el porcentaje de similitud (%). Superficies: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta. Las réplicas se indican con la letra R seguida del número correspondiente. .... 30

## ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con los datos de cobertura registrados para los cinco grupos de epibiontes calcificantes (ACC, Br, Mo, Ba, Po) en las cuatro superficies (a1, a2, b1, b2) de Playa Las Gatas a los seis y 12 meses. .... 23
- Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con los datos de cobertura registrados para los cinco grupos de epibiontes calcificantes (ACC, Br, Mo, Ba, Po) en las cuatro superficies (a1, a2, b1, b2) de Islote Zacatoso a los seis y 12 meses. .... 24
- Tabla 3.** Relación entre las variables ambientales a nivel microhábitat (sedimentación e irradiancia) con la cobertura de los epibiontes calcificantes (%). Se muestran los coeficientes de correlación de *Spearman*. \*p < 0.05; \*\*\*p < 0.001; ns= no significativa. .... 25
- Tabla 4.** Producción media de CaCO<sub>3</sub> ( $\bar{y}$ ) de los taxones de epibiontes calcificantes más importantes en los grupos A, B y C formados a los seis y 12 meses en Playa Las Gatas y su contribución ( $\bar{S}_i$ ) a la similitud media dentro de cada grupo  $\bar{S}$  (A= 85.83; B= 83.38; C= 83.00). .... 29
- Tabla 5.** Producción media de CaCO<sub>3</sub> ( $\bar{y}$ ) de los taxones de epibiontes calcificantes más importantes en los grupos A, B y C formados a los seis y 12 meses en Islote Zacatoso y su contribución ( $\bar{S}_i$ ) a la similitud media dentro de cada grupo  $\bar{S}$  (A=75.36; B= 77.08; C= 78.43). .... 29
- Tabla 6.** Producción de carbonato (g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) en ambos arrecifes para los cinco grupos de epibiontes calcificantes en las cuatro superficies experimentales a los seis (I) y 12 (II) meses. Superficie: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta. .... 31
- Tabla 7.** Resumen de la producción de carbonato (g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) por epibiontes calcificantes registrada mediante diversos métodos experimentales en ambientes arrecifales. Método: BP (Bloques de *Porites*), PC (Placas de Cerámica), CAU (Unidades de Acreción Arrecifal), PP (Placas de Plástico), TPVC (Tubos de PVC), PO (Porta Objetos). Hábitat: C (Críptico), EH (Expuesto Horizontal), EV (Expuesto Vertical), PC (Parcialmente Críptico). Epibiontes calcificantes: ACC (Algas Calcáreas Costrosas), Todos (incluye ACC, briozoos, moluscos, poliquetos y balanos). .... 32

## 1. RESUMEN

Los epibiontes calcificantes son el segundo grupo de organismos arrecifales más importante en la producción de carbonato de calcio después de los corales pétreos. Las estimaciones cuantitativas sobre la producción de carbonato por estos organismos representan un indicador clave para determinar el estado de conservación arrecifal. Este trabajo estudió la producción de carbonato de calcio por epibiontes calcificantes así como el efecto de las variables ambientales sobre sus patrones de organización espacial y temporal en dos arrecifes coralinos de Zihuatanejo, Guerrero. La cobertura y la tasa de calcificación de los epibiontes calcificantes se evaluó mediante unidades de acreción arrecifal que imitaron cuatro microhábitats arrecifales con distintas condiciones ambientales. Al considerar la cobertura de epibiontes calcificantes, Playa Las Gatas mostró un incremento más rápido, dominado por balanos, poliquetos y moluscos que coincidieron en sus hábitos filtradores. En contraparte, en Islote Zacatoso las algas calcáreas y briozoos contribuyeron más a la cobertura. La producción de carbonato fue también más alta en Playa Las Gatas, pero la superficie b2 (protegida de la sedimentación y la luz) fue la que presentó la mayor tasa de depósito de carbonato. La depositación de carbonato en Playa Las Gatas fue 3.7 veces mayor que en Islote Zacatoso, y en general fue 1.9 veces mayor en superficies crípticas que en expuestas. A diferencia de los corales escleractinios, la contribución de los epibiontes calcificantes al presupuesto de carbonato arrecifal es comparativamente baja. No obstante y contrario a las predicciones realizadas en otros trabajos, su contribución parece más importante en sitios impactados antropogénicamente, tales como Playa Las Gatas, que en sitios conservados. Esto tiene implicaciones relevantes si se considera la progresiva degradación ambiental de los arrecifes coralinos en todo el mundo.

**Palabras clave:** Epibiontes calcificantes, producción de carbonato, Unidades de Acreción Arrecifal, microhábitat.

## 2. ABSTRACT

Encrusting calcifiers are the second most important producers of calcium carbonate after hermatypic corals. Quantitative estimations of carbonate production represent a key indicator to assess the conservation state of coral reefs. This study deals on the evaluation of carbonate production by encrusting species and the effect of the environment on their assemblage structure and contribution over a spatial and temporal gradient at two coral reefs from Zihuatanejo, Guerrero. Cover and rate of carbonate deposition was recorded using Carbonate Accretion Units, simulating four different conditions found in four types of micro ambients from reef structures. Playa Las Gatas shown a more rapid cover of the entire surfaces, dominated by barnacles, polychaetes and mollusks, all filter feeders. In contrast, at Islote Zacatoso calcareous algae and bryozoans showed major coverage. Carbonate production was higher at Playa Las Gatas, although b2 surface (protected from sedimentation and light) presented the highest production rate. At Playa Las Gatas, carbonate production was 3.7 times higher than at Islote Zacatoso, and 1.9 times higher at cryptic surfaces than exposed ones. Unlike scleractin corals, the contribution of the encrusting calcifiers to the reef carbonate budget is comparatively low. However, and contrary to the predictions made in other works, their contribution seems to be more important at coral reefs affected by anthropogenic impacts, such as Playa Las Gatas, than at well conserved coral reefs. This may exert important implications considering the progressive coral reef degradation through the world.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son uno de los ecosistemas más biodiversos y productivos de la tierra que proveen hábitat y refugio a muchas especies (Glynn 1997; Spalding et al. 2001; Alquezar & Boyd 2008; Burke et al. 2011). Se calcula que estos ecosistemas albergan cerca del 25 % de las especies marinas y al menos 4000 especies o casi un tercio de las especies de peces marinos de todo el mundo (Paulay 1997; Spalding et al. 2001) a pesar de que ocupan solo el 0.2 % del área total de los océanos (Bryan et al. 1988). Los corales pétreos son los organismos más importantes que contribuyen a la producción de carbonato de calcio arrecifal (Vecsei 2004), mientras que calcificadores secundarios contribuyen con carbonato adicional (Scoffin 1992; Perry 1999; Mallela y Perry 2007; Mallela 2013; Hepburn et al. 2014). En el presente trabajo nos referimos a estos calcificadores secundarios como epibiontes calcificantes (Martindale 1992), un grupo que incluye algas calcáreas costrosas (ACC), moluscos (bivalvos y gasterópodos), balanos, poliquetos serpúlidos, briozoos incrustantes, foraminíferos y cocolitofóridos (Martindale 1992; Payri 1997; Chisholm 2000; Mallela 2007; Hepburn et al. 2014). Estos organismos colonizan las superficies duras del bentos marino donde construyen sus conchas, caparazones o esqueletos de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) y también es posible encontrarlos en la literatura como incrustantes calcificantes (Rasser & Riegl 2002; Mallela & Perry 2007; Price et al. 2012; Hepburn et al. 2014; Vargas et al. 2015; Reis et al. 2016) o como esclerobiontes calcificantes (Taylor & Wilson 2002, 2003; Mallela 2013; Smrecak and Brett 2014; Smrecak 2016; Taylor 2016).

Estos organismos desempeñan un rol clave tanto en la ecología como en la geomorfología de los arrecifes de coral (Hepburn et al. 2014; Morgan & Kench 2014): al establecerse sobre los sustratos duros contribuyen al depósito de carbonato de calcio (Perry 1999; Mallela & Perry 2007; Price et al. 2012; Morgan & Kench 2014) y al refuerzo de la estructura arrecifal (Rasser & Riegl 2002), estabilizan los sedimentos que se encuentran sueltos en las cavidades del arrecife (Scoffin 1992),

remueven la materia orgánica suspendida (Richter et al. 2001) y promueven el reclutamiento de otros organismos bénticos (Fabricius & De'ath 2001). Su crecimiento y desarrollo son influenciados por variables ambientales como la luz (Steneck & Adey 1976; Martindale 1992; Björk et al. 1995; Maughan 2000), la sedimentación (Maughan 2000; Fabricius & De'ath 2001; Becerra-Azevedo et al. 2006; Mallela & Perry 2007; Mallela 2013), la temperatura del agua (Vásquez-Elizondo & Enriquez 2016) y el pH del océano (Price et al. 2012; Vargas et al. 2015). La mayoría de los estudios recientes sobre epibiontes calcificantes se han enfocado a documentar su cobertura y solo unos cuantos trabajos han sido dirigidos a estudiar la producción de carbonato, principalmente de ACC (Stearn et al. 1977; Pari et al. 2002; Mallela 2013; Fisher & Martone 2014; Lewis et al. 2017). Para el ensamble de epibiontes calcificantes, la producción de carbonato de calcio oscila entre 0.01 y 5.51 g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Mallela 2007; Price et al. 2012; Hepburn et al. 2014; Morgan & Kench 2014; Vargas et al. 2015; Reis et al. 2016), con registros más altos en la Isla Jarvis, EUA, en el Pacífico Este. Debido a que en la actualidad la cobertura de corales vivos en la mayoría de los arrecifes coralinos del mundo está en declive (Bryan et al. 1998; Gardner et al. 2003; De'ath et al. 2012; Perry et al. 2014), se espera que incremente la contribución de los epibiontes calcificantes en la producción de carbonato de calcio arrecifal (Morgan & Kench 2014).

De manera local, para los arrecifes costeros del Pacífico Mexicano existe información limitada sobre reclutamiento de epibiontes calcificantes (Baynes 1999; Díaz-Castañeda 2000) mientras que no existen trabajos sobre producción de carbonato, a pesar de que este proceso es un indicador clave para evaluar el estado de conservación arrecifal (Mallela 2013). Así, cuantificar la producción de CaCO<sub>3</sub> por epibiontes calcificantes arrecifales y conocer los factores que afectan sus patrones de organización en la estructura arrecifal es importante. Por consiguiente, el presente trabajo proveerá información valiosa sobre la producción de carbonato de calcio por epibiontes calcificantes y el efecto de las características del microhábitat sobre sus patrones de colonización temprana en arrecifes del Pacífico Mexicano.

#### 4. ANTECEDENTES

Algunos trabajos han comparado el reclutamiento de epibiontes calcificantes entre sustratos naturales y artificiales sin encontrar diferencias significativas en sus resultados (Martindale 1976; Mallela 2007), por lo que se infiere el uso de estos últimos como un método útil y viable para el estudio de estos organismos *in situ*. Algunos de los trabajos en los que se han usado ambos tipos de sustrato incluyen los de Martindale (1976, 1992), Pari et al. (1998, 2002), Díaz-Castañeda & Almeda-Jauregui (1999) y Mallela (2007) que utilizaron fragmentos de coral muerto para documentar el reclutamiento de epibiontes calcificantes y no calcificantes. Por otra parte, como sustratos artificiales se han usado paneles o placas de metal o concreto (Glasby & Connel 2001; Becerra-Azevedo et al. 2006), placas y tubos de PVC (Adey & Vassar 1975; Steneck & Adey 1976; Pech et al. 2001; Price et al. 2012; Morgan & Kench 2014; Fabricius et al. 2015; Vargas et al. 2015; Reis et al. 2016; Mallela et al. 2017; Ransome et al. 2017), placas de cerámica (Field et al. 2007; Mallela 2007, 2013, 2017; Hepburn et al. 2014) entre otros.

Respecto a los sustratos artificiales, es preciso señalar que el tipo de material utilizado para la construcción de las superficies experimentales y la orientación con que son colocados en el arrecife tienen un efecto sobre el reclutamiento de estos organismos. Por ejemplo, superficies lisas como placas de cerámica sin esmalte o de PVC orientadas hacia arriba favorecen el reclutamiento de ACC mientras que superficies rugosas como bloques de concreto o arcilla orientadas hacia abajo parecen favorecer el reclutamiento de la epifauna filtradora (Becerra-Azevedo et al. 2006; Field et al. 2007; Kuffner et al. 2013; Mallela et al. 2017). También se ha visto que superficies orientadas verticalmente favorecen particularmente el reclutamiento de ACC al minimizar los efectos de la sedimentación y la depredación (Adey & Vassar 1975; Kuffner et al. 2013; Roik et al. 2016).

Algunos trabajos que han utilizado superficies experimentales para estudiar el efecto de las variables ambientales sobre los epibiontes calcificantes destacan los efectos de variables como la luz y la sedimentación. Mallela (2007, 2013), por ejemplo,

documentó que la sedimentación tuvo efectos negativos en el desarrollo de ACC mientras que heterótrofos filtradores (poliquetos serpúlidos y balanos) no fueron afectados. Maughan (2001), por otro lado, observó que los briozoos incrustantes prefirieron las superficies protegidas de la sedimentación y la luz mientras que las ACC colonizaron las superficies expuestas pero exhibieron una cobertura significativamente mayor en superficies que además estuvieron protegidas de la sedimentación. Becerra-Azevedo et al. (2006) documentaron mayores coberturas de epibiontes en el envés de discos experimentales como respuesta a los bajos niveles de sedimentación. Estos trabajos sugieren que los niveles de sedimentación altos afectan tanto a organismos fotosintéticos como heterótrofos. No obstante, los calcificadores fotosintéticos parecen ser más vulnerables, ya que las partículas de sedimento bloquean la entrada de luz y en casos extremos pueden sepultarlos (Rogers 1990; Fabricius & De'ath 2001; Spalding et al. 2001).

El uso de superficies experimentales también permite cuantificar la producción de carbonato por epibiontes calcificantes. Hoy en día, la mayoría de las estimaciones provienen del Caribe y del Pacífico oriental, con metodologías semejantes pero materiales distintos. En el Caribe se han empleado principalmente placas de cerámica mientras que en el Pacífico predomina el uso de placas y tubos de PVC. Los registros son más altos en el Pacífico oriental que en el Caribe ya que se estima que los epibiontes producen entre 1.24 y 5.51 g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> en el Pacífico (Price et al. 2012; Morgan & Kench 2014; Vargas et al. 2015) y entre 0.01 y 2.85 g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> en el Caribe (Kuffner et al. 2013; Mallela 2007, 2013; Hepburn et al. 2014). Los trabajos realizados en el Caribe resaltan que los epibiontes calcificantes contribuyen más a la producción de carbonato de calcio arrecifal en superficies expuestas que en crípticas mientras que en los arrecifes del Pacífico no se ha realizado esta comparación aunque concuerdan con los trabajos del Caribe en que la mayor producción de carbonato ocurre en arrecifes mejor conservados.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1. Objetivo general**

1. Estudiar la variación de la estructura del ensamble de epibiontes calcificantes y de su producción de carbonato en cuatro tipos de microhábitat arrecifal y su relación con el ambiente en dos arrecifes del Pacífico central mexicano a lo largo de un periodo anual.

### **5.2. Objetivos específicos**

1. Determinar la estructura del ensamble de epibiontes calcificantes y su variación en los cuatro tipos de microhábitat arrecifales de Playa Las Gatas e Islote Zacatoso cada seis meses durante un periodo de un año.
2. Evaluar la variación en la cobertura (%) y en la producción de carbonato ( $\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de los distintos grupos taxonómicos de epibiontes calcificantes en cuatro tipos de microhábitat arrecifales de Playa Las Gatas e Islote Zacatoso cada seis meses durante un periodo de un año.
3. Registrar la tasa de sedimentación, la temperatura, la irradiancia y la transparencia del agua para caracterizar el ambiente en Playa Las Gatas e Islote Zacatoso cada seis meses durante un periodo de un año.
4. Analizar el efecto de las variables sobre la variación del ensamble de epibiontes calcificantes en los arrecifes de Playa Las Gatas e Islote Zacatoso.

## **6. HIPÓTESIS**

Ya que las características del hábitat (como la orientación y los niveles de exposición a las variables ambientales) tienen un efecto determinante en el desarrollo y en la producción de carbonato de los epibiontes calcificantes, se espera observar diferencias en el ensamble de epibiontes calcificantes estudiados en cuatro microambientes arrecifales en Playa Las Gatas e Islote Zacatoso durante un periodo anual.

## 7. MATERIAL Y MÉTODOS

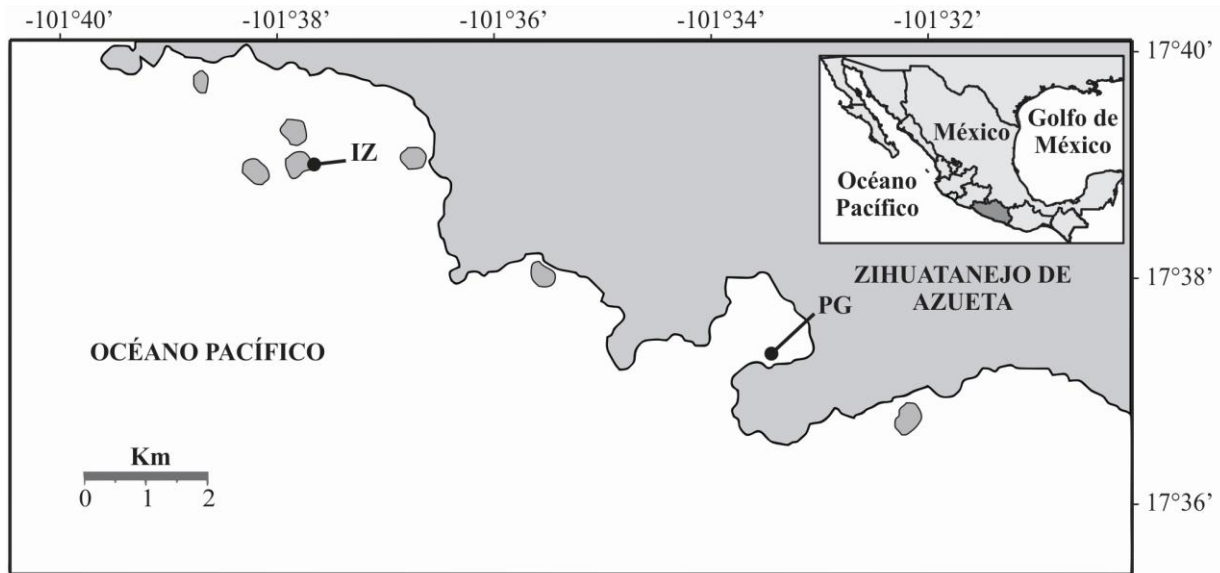
### 7.1. Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en Playa Las Gatas e Islote Zacatoso en Zihuatanejo, Guerrero, México (Fig. 1). El clima que predomina en la región es cálido subhúmedo (Awo(w)iw"), la estación de lluvias abarca de mayo a octubre y la de secas de noviembre a abril (García 1981; Mateo & Mendoza 2012). La precipitación anual es de 1053.5 mm, con una media mensual de 87.8 mm (Comisión Nacional del Agua 2015); la temperatura superficial del océano alcanza los 32 °C en verano y decae hasta los 23 °C en primavera (Baqueiro & Stuardo 1976).

Playa Las Gatas (17°37'19.7"N, 101°33'10.5"O) se localiza dentro de la bahía de Zihuatanejo en la zona sur (Fig. 1a). Cuenta con una playa de arena gruesa, limitada en uno de sus extremos por vegetación de manglar y en el otro por un acantilado de rocas ígneas, con una extensión litoral de aproximadamente 600 m (Salcedo-Martínez et al. 1988; Victoria-Salazar 2007; Mateo & Mendoza 2012). En este lugar existe un pretil que sirve de rompeolas (Victoria-Salazar 2007; Corado-Nava et al. 2014) detrás del cual se desarrolla una comunidad coralina entre los 2-5 m de profundidad, dominada por corales del género *Pocillopora* (Victoria-Salazar 2007; García 2009; López Pérez et al. 2012). Su complejidad topográfica es alta (Urbano 2004) y el sustrato que predomina es el rocoso. De acuerdo con Nava et al. (2014), la comunidad coralina de Playa Las Gatas conforma una estructura arrecifal poco desarrollada con apenas 8 % de cobertura de coral vivo y una cobertura alta de algas filamentosas (52 %), lo que podría ser explicado en parte por el alto impacto antropogénico que recibe esta localidad (Victoria-Salazar 2007; Zamorano & Leyte-Morales 2009; Corado-Nava et al. 2014; Nava et al. 2014; Figueroa-Camacho & Nava 2015).

Islote Zacatoso (17° 39' 13.2" N y 101° 37' 13.3" W) se localiza fuera de la bahía de Zihuatanejo, a un kilómetro de la Playa de Ixtapa (Fig. 1b). El sitio presenta un arrecife de franja bien desarrollado entre los 2-6 m de profundidad con una cobertura de coral vivo mayor a 65 % y una cobertura rocosa menor a 20 % (López-Pérez et al. 2012; Nava et al. 2014). Dominan los corales del género *Pocillopora* (López-Pérez et

al. 2012; Medellín-Maldonado et al. 2016) cuyo crecimiento vertical ha sido suficiente para formar estructuras tridimensionales como macizos y canales. Por un lado el arrecife termina en una plataforma arenosa donde hay colonias aisladas de coral mientras que por el otro termina en la pared del islote (Zamorano & Leyte, 2009).



GM 2017 Mar 26 23:39:14 Seaturtle.org/maptool Projection: Mercator

**Figura 1.** Localización del área de estudio. Arrecife de Playa Las Gatas (PG) e Islote Zacatoso (IZ).

## 7.2. Colecta de invertebrados calcificantes

Para determinar la estructura de organismos calcificantes y cuantificar la producción de  $\text{CaCO}_3$  en cada sitio se usaron unidades de acreción arrecifal (Calcification/Acretion Units, CAUs por sus siglas en inglés). Estas consistieron de cuatro placas cuadradas de PVC (10 x 10 cm) con un área total por cada placa de 100  $\text{cm}^2$ , armadas en pares en un tramo de 15 cm de varilla arrosada de  $\frac{3}{4}$  " y con una separación entre pares de placas de 1 cm (Price et al. 2012, Fig. 2). Las CAUs se instalaron en enero de 2015 en los dos sitios de estudio y fueron fijadas al sustrato rocoso con plastilina epóxica Splash Proline®. En cada sitio se colocaron 10 CAUs, posteriormente a los seis meses (Junio de 2015) se extrajeron cinco de cada sitio y las cinco restantes permanecieron hasta su extracción a los 12 meses (Diciembre de 2015). Una vez colectadas las CAUs, se desarmaron y cada una de las cuatro placas (superficies de fijación) que componían una CAU se almacenó por

separado en bolsas de plástico etiquetadas. Los datos de la etiqueta fueron: mes de muestreo, localidad y código de cada superficie de fijación.

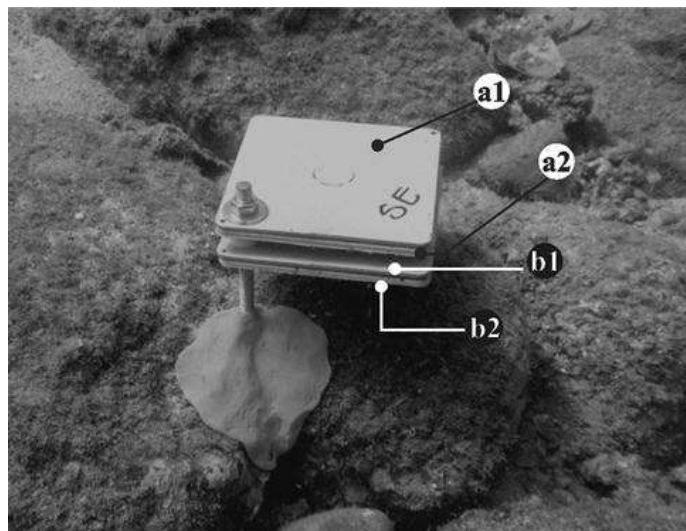
Las CAUs consistieron de cuatro superficies de fijación expuestas al asentamiento de los epibiontes calcificantes. Cada una proporcionó un microambiente diferente y se codificaron como sigue (Fig. 2):

(a1) Superficie superior expuesta: orientada hacia arriba, recibió la mayor cantidad de luz y estuvo completamente expuesta a la sedimentación.

(a2) Superficie superior críptica: orientada hacia abajo, estuvo protegida de la luz y de la sedimentación.

(b1) Superficie inferior críptica: orientada hacia arriba, no estuvo expuesta a la luz directa pero si a la sedimentación.

(b2) Superficie inferior expuesta: orientada hacia abajo, estuvo protegida de la luz y de la sedimentación.



**Figura 2.** CAU fijada al sustrato rocoso con plastilina epóxica. Se muestran las cuatro superficies expuestas al asentamiento de epibiontes calcificantes.

### 7.3. Procesamiento de las CAUs

En el laboratorio, cada una de las placas se sumergió en una solución de cloro al 4 % por un periodo de 24 horas para eliminar la materia orgánica y dejar solo estructuras

calcáreas. Enseguida se enjuagaron con agua destilada para eliminar los restos orgánicos degradados y se secaron en una estufa a 70 °C por 48 horas. Una vez secas, cada una de las placas se fotografió con una cámara digital (Nikon® Mod. D3200®) para posteriormente determinar la cobertura de cada grupo taxonómico encontrado. Los distintos epibiontes calcificantes presentes en las superficies fueron identificados con ayuda de una lupa estereoscópica, agrupándolos en cinco taxones generales: (*ACC*) Algas calcáreas costrosas, (*Br*) Briozoos, (*Mo*) Moluscos (bivalvos y gastrópodos), (*Ba*) Balanos y (*Po*) Poliquetos serpúlidos. La cobertura en cada fotografía digital se determinó con la herramienta de análisis de área plana del programa informático Coral Point Count con extensiones en Excel (CPCe V3.6, Coral Reef Institute). El procedimiento para determinar la cobertura implicó como primer paso determinar la escala de resolución de la imagen. Para esto, dos puntos fueron marcados en la imagen, en este caso en los dos extremos de uno de los lados de la placa, y se indicó la distancia que los separó (10 cm). Una vez establecida la escala se prosiguió al cálculo del área mediante la delimitación del perímetro de cada uno de los organismos vistos en la imagen y se agruparon por grupo taxonómico (Kohler & Gill 2006). Este procedimiento se repitió para todas las superficies y todas las CAUs. Posteriormente, con ayuda de unas pinzas de punta fina y una navaja de bisturí los organismos fueron recolectados por separado en los cinco grupos taxonómicos. El material se pesó con una balanza de precisión digital (0.001g) y se registró la cantidad de carbonato de calcio depositada. Finalmente se estimó la producción de carbonato a los seis y 12 meses para: 1) cada una de las CAUs, 2) cada superficie y 3) los cinco grupos de epibiontes calcificantes encontrados. Para calcular la producción de carbonato ( $\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Producción de carbonato (g m}^{-2} \text{ día}^{-1}) = \frac{cc}{a \cdot t}$$

Donde cc = peso seco del carbonato (g), a = área de la superficie ( $\text{m}^2$ ), t = tiempo de despliegue de las CAU (días).

## **7.4. Caracterización ambiental**

Las variables ambientales determinadas a nivel de hábitat y microhábitat: transparencia de la columna de agua (m), temperatura del agua (°C), irradiancia (lux) y sedimentación ( $\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ). A nivel de hábitat, estas variables se registraron diariamente por cuatro días al inicio del estudio, a los seis meses y a los 12 meses en la columna de agua. A nivel microhábitat estas mismas variables (excepto la transparencia y la temperatura del agua) se registraron en varias CAU en un único muestreo para determinar posibles correlaciones con los patrones de organización del ensamble de epibiontes calcificantes.

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

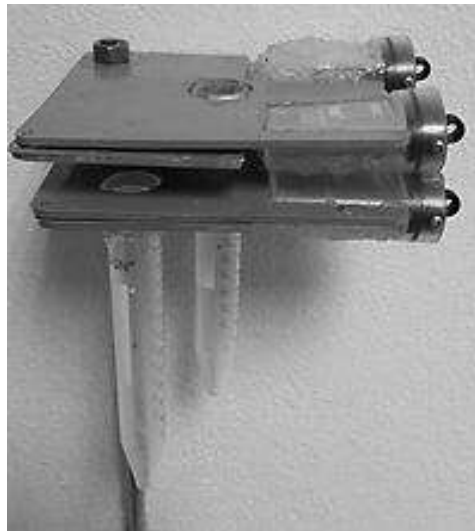
Esta variable se estimó con medidas estándar de profundidad de extinción del disco de secchi. El disco fue atado a una cinta métrica y sumergido desde la embarcación con motor fuera de borda a la profundidad máxima a la que fue visible. Este procedimiento se repitió al menos tres veces en cada sitio durante cada día de muestreo (Edinger et al. 1998).

### **7.4.2. Temperatura del agua e irradiancia**

Estas variables se registraron con sensores de luz y temperatura (HOBO Pendant® Temperatura/Luz Data Logger 64K—UA-002-64 UA). A nivel de hábitat los sensores se colocaron a nivel de fondo, cerca de las CAU y se programaron para registrar continuamente la temperatura del agua y la irradiancia *in situ* cada cinco minutos durante cuatro días consecutivo en cada periodo de muestreo. A nivel de microhábitat, se insertó y fijó con ferresilicón® un sensor en cada una de las cuatro superficies de cinco CAU por sitio (figura 3). Los sensores mantuvieron la misma orientación que las superficies donde fueron fijados (hacia arriba o hacia abajo) y registraron únicamente la irradiancia que insidió en estas cada cinco minutos durante 24 h. Los dispositivos extraídos en campo se procesaron con una base estación óptica universal ONSET conectada a un ordenador para extraer la información recolectada durante el periodo de muestreo.

### 7.4.3. Tasa de sedimentación

Esta variable se registró con trampas de sedimento, las cuales fueron botellas de plástico con un diámetro de abertura de 2 cm y 1 l de capacidad a nivel de hábitat y tubos de centrífuga tipo Falcon con un diámetro de abertura de 1.5 cm y 15 ml de capacidad a nivel de microhábitat. A nivel de hábitat, estas botellas se colocaron en pares atadas a una varilla de metal que las mantuvo en posición vertical suspendidas a 1 m de altura sobre el sustrato. Trascurridos los días de muestreo, las botellas se extrajeron y su contenido fue decantado y lavado con agua destilada varias veces para eliminar las sales. Posteriormente, el contenido se puso a secar en una estufa a 60 °C por 24 h y se determinó su peso seco con una balanza de precisión digital (0.001 g) que, en función del área de la abertura de las botellas y el tiempo de recolección, se extrapoló a  $\text{kg m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$  (Cortes & Risk 1985). A nivel de microhábitat se insertaron y fijaron con ferresilicón® tubos tipo Falcon en las CAU a las que se les colocaron los sensores. Se insertaron dos tubos por cada CAU de tal modo que las boquillas de los tubos coincidieran, uno con la superficie superior expuesta y el otro con la superficie inferior crítica (fig. 3). Estos tubos colectores de sedimento permanecieron inmersos por 24 h en cada sitio y al final del muestreo se llevó el mismo procedimiento de lavado, secado y pesado que a nivel hábitat y se obtuvo la tasa de sedimentación en  $\text{kg m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$  para ambas superficies.



**Figura 3.** CAU armada con sensores de luz y temperatura (HOBOS) y tubos colectores de sedimento.

## 7.5. Análisis de datos

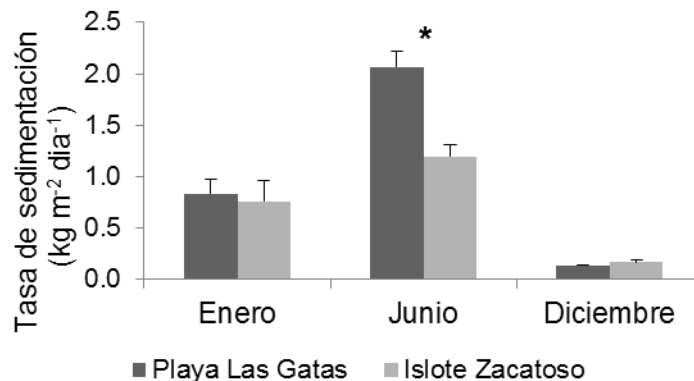
Los datos fueron analizados con el software estadístico R versión 3.3.2 (R Core Team 2016). Se realizó el test de Levene y el de Kolmogorov-Smirnov para comprobar los supuestos de homocedasticidad y normalidad respectivamente. Con los datos de las variables ambientales se realizó una serie de Análisis de Varianza (ANOVA) para determinar diferencias entre muestreos y entre sitios a nivel de hábitat y de microhábitat. Para comparar la cobertura de los epibiontes calcificantes entre grupos y microhábitats, se aplicaron pruebas de ANOVA de dos vías con los factores grupo (cinco niveles) y superficie (cuatro niveles) para cada sitio. Los datos de producción de carbonato fueron transformados con logaritmo natural y posteriormente se aplicaron una serie de pruebas de ANOVA para probar diferencias entre sitios, muestreos, microhábitats y grupos. Además, para caracterizar la contribución de los distintos grupos de epibiontes calcificantes a la producción de carbonato en las distintas superficies experimentales, se realizó un análisis de clasificación jerarquizada (clúster). La matriz para el análisis clúster se construyó a partir de los datos de producción de carbonato transformados a la raíz cuarta (Warwick & Clarke 1991), previo a la aplicación del índice de similitud de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957). Posteriormente se determinaron los taxones que contribuyeron más a la similitud dentro de los distintos grupos representados en los dendogramas mediante el análisis SIMPER (Similarity Percentage) (Warwick & Clarke 1991; Clarke & Ainsworth 1993). La relación entre la cobertura de los epibiontes calcificantes y las variables ambientales a nivel de microhábitat (sedimentación e irradiancia) se evaluó mediante una serie de análisis de regresión lineal y de correlaciones de *Spearman*.

## 8. RESULTADOS

### 8.1. Variables ambientales a nivel de hábitat

#### 8.1.1. Tasa de sedimentación

La comparación entre sitios mostró diferencias significativas únicamente durante junio de 2015 ( $F= 7.72$ ,  $p< 0.01$ ), cuando fue mayor en Playa Las Gatas (Fig. 4). En este sitio, la tasa de sedimentación mostró también una variación significativa entre muestreos ( $F= 68.59$ ,  $p< 0.05$ ) con el mayor registro en junio ( $2.07 \pm 0.29 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y el menor en diciembre de 2015 ( $0.13 \pm 0.02 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). En Islote Zacatoso se observaron diferencias significativas solo entre el muestreo de diciembre de 2015 con respecto a los otros dos muestreos ( $p< 0.001$ ). En este sitio la mayor tasa de sedimentación se registró en junio ( $1.19 \pm 0.28 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y la menor en diciembre de 2015 ( $0.17 \pm 0.06 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , fig. 4).

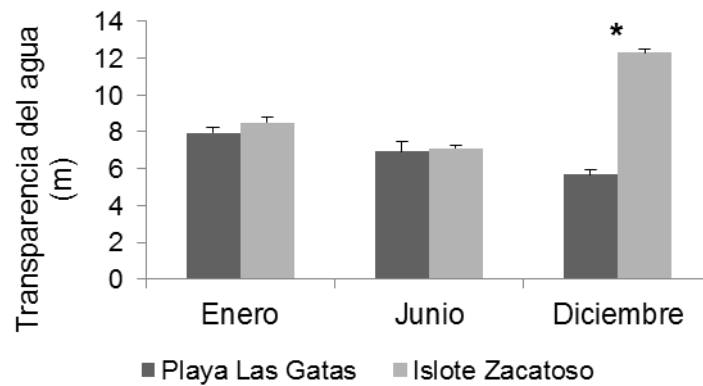


**Figura 4.** Tasa de sedimentación registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas.

#### 8.1.2. Transparencia de la columna de agua

La comparación entre sitios mostró diferencias significativas únicamente durante diciembre de 2015 ( $F= 95.93$ ,  $p< 0.001$ ), con el registro de transparencia del agua más alto en Islote Zacatoso (Fig. 5). En Playa Las Gatas la transparencia del agua mostró diferencias significativas entre los muestreos de enero y diciembre de 2015 ( $F= 15.17$ ,  $p< 0.001$ ) cuando fue mayor en enero que en diciembre ( $7.96 \pm 0.77 \text{ m}$  vs.  $5.67 \pm 0.59 \text{ m}$ ). En Islote Zacatoso se observó una variación significativa entre los

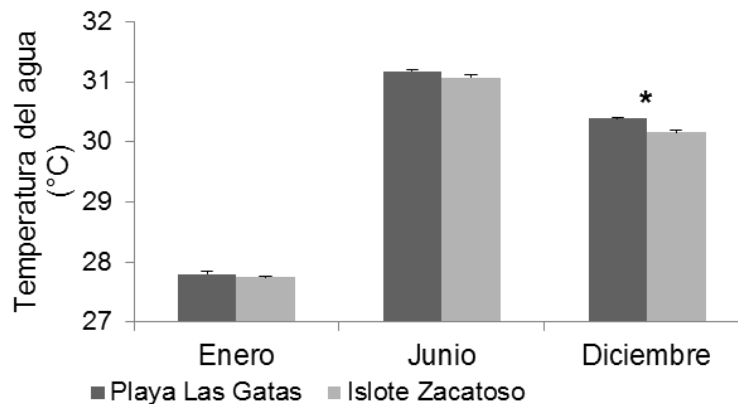
tres muestreos ( $F= 162.9$ ,  $p< 0.001$ ) con el mayor registro en diciembre ( $12.29 \pm 0.59$  m) y el menor en junio de 2015 ( $7.09 \pm 0.56$  m).



**Figura 5.** Transparencia del agua registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas.

### 8.1.3. Temperatura del agua

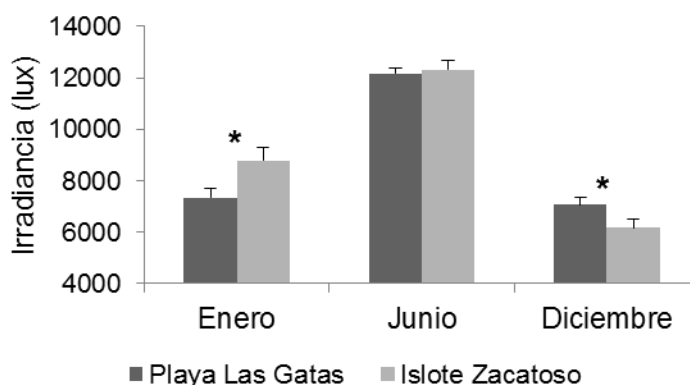
La comparación entre sitios mostró diferencias significativas solamente durante diciembre de 2015 ( $F= 4.13$ ,  $p< 0.05$ ), cuando la temperatura fue más alta en Playa Las Gatas (Fig. 6). Tanto en la Playa Las Gatas ( $F= 3109.9$ ,  $p< 0.001$ ) como en Islote Zacatoso ( $F= 3178.3$ ,  $p< 0.001$ ) la temperatura varió significativamente entre muestreos con el mayor registro en junio ( $31.18 \pm 0.20$  °C vs.  $31.08 \pm 0.29$  °C) y el menor en enero de 2015 ( $27.81 \pm 0.23$  °C vs.  $27.75 \pm 0.15$  °C).



**Figura 6.** Temperatura del agua registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas.

#### 8.1.4. Irradiancia

En Playa Las Gatas la irradiancia mostró diferencias significativas solo entre el muestreo de junio de 2015 con respecto a los otros dos muestreos ( $p < 0.001$ ). Los niveles más altos ocurrieron en junio ( $12159.72 \pm 2842.17$  lux) y los más bajos en diciembre de 2015 ( $7060.11 \pm 2690.43$  lux). En Islote Zacatoso se observó una variación significativa entre los tres muestreos ( $F = 64.15$ ,  $p < 0.001$ ) con el mayor registro en junio ( $12324.60 \pm 2809.61$  lux) y el menor en diciembre de 2015 ( $6172.90 \pm 2676.62$  lux). La comparación sitios mostró diferencias significativas en enero y diciembre ( $F = 5.19$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 7).

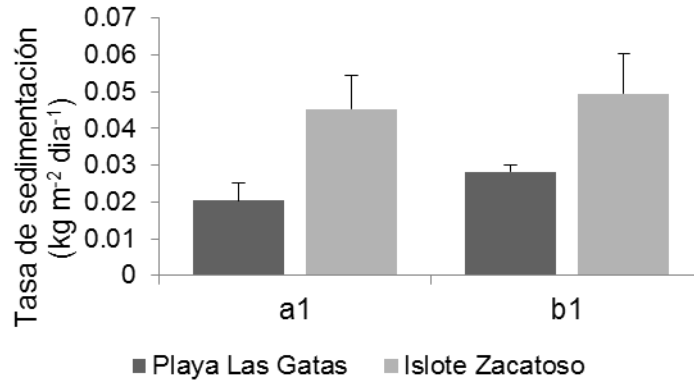


**Figura 7.** Irradiancia registrada durante los tres muestreos en los dos sitios. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas.

## 8.2. Variables ambientales a nivel de microhábitat

### 8.2.1. Tasa de sedimentación

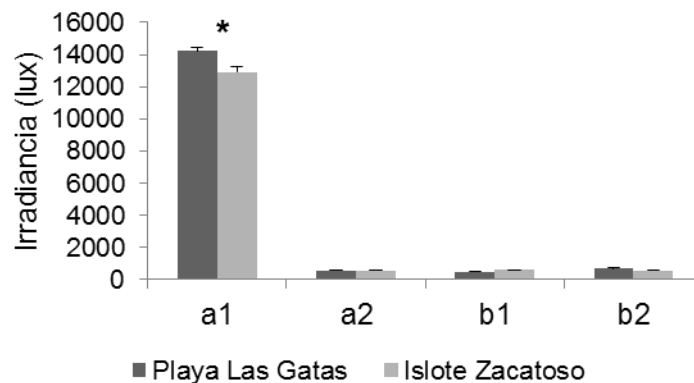
La comparación de la tasa de sedimentación entre las superficies a1 y b1 no mostró diferencias significativas tanto en Playa Las Gatas ( $F = 2.279$ ,  $p = 0.170$ ) como en Islote Zacatoso ( $F = 0.090$ ,  $p = 0.772$ ). En Playa Las Gatas osciló entre  $0.006$  y  $0.034$   $\text{kg m}^{-2} \text{dia}^{-1}$  en la superficie a1 y entre  $0.023$  y  $0.034$   $\text{kg m}^{-2} \text{dia}^{-1}$  en la superficie b1, mientras que en Islote Zacatoso osciló entre  $0.040$  y  $0.074$   $\text{kg m}^{-2} \text{dia}^{-1}$  en la superficie a1 y entre  $0.028$  y  $0.079$   $\text{kg m}^{-2} \text{dia}^{-1}$  en la superficie b1. Entre sitios tampoco se observaron diferencias significativas en la misma superficie (Fig. 8).



**Figura 8.** Tasa de sedimentación a nivel microhábitat registrada en las CAU en ambos sitios. Superficies: a1 superior expuesta; b1 inferior críptica. Las barras sobre las columnas representan el error estándar.

### 8.2.2. Irradiancia

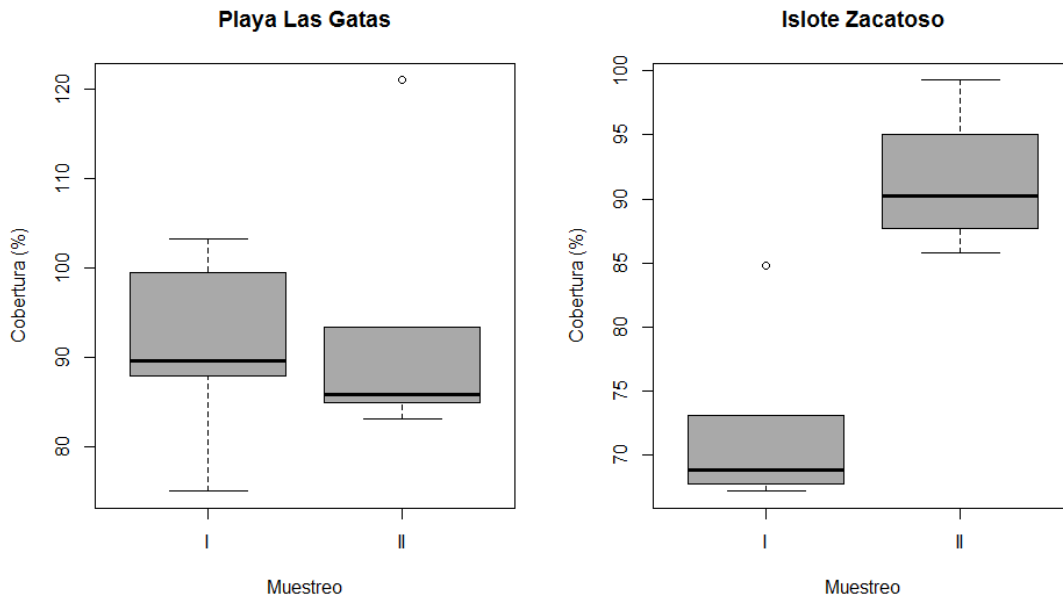
En Playa Las Gatas la irradiancia mostró diferencias significativas ( $F= 3628.8$ ,  $p< 0.001$ ) entre la superficie a1 con respecto a las otras tres superficies con el mayor registro en la superficie a1 ( $14226.1 \pm 3123.3$  lux) y el menor en la superficie b1 ( $492.5 \pm 383.9$  lux). En Islote Zacatoso también se registró una variación significativa ( $F= 1526.2$ ,  $p<0.001$ ) entre la superficie a1 con respecto a las otras tres superficies con la irradiancia más alta en la superficie a1 ( $12914.9 \pm 4,416.5$  lux) y la más baja en la superficie a2 ( $552.5 \pm 159.6$  lux, fig. 10). La comparación entre sitios mostró diferencias significativas ( $F=11.31$ ,  $p< 0.001$ ) en la superficie a1 (tabla 7).



**Figura 9.** Irradiancia a nivel microhábitat registrada en las cuatro superficies en ambos sitios. Superficies: a1 superior expuesta; a2 superior críptica; b1 inferior críptica; b2 inferior expuesta. Las barras sobre las columnas representan el error estándar y el asterisco indica diferencias significativas entre pares de columnas.

### 8.3. Tendencia temporal en la cobertura de los epibiontes calcificantes

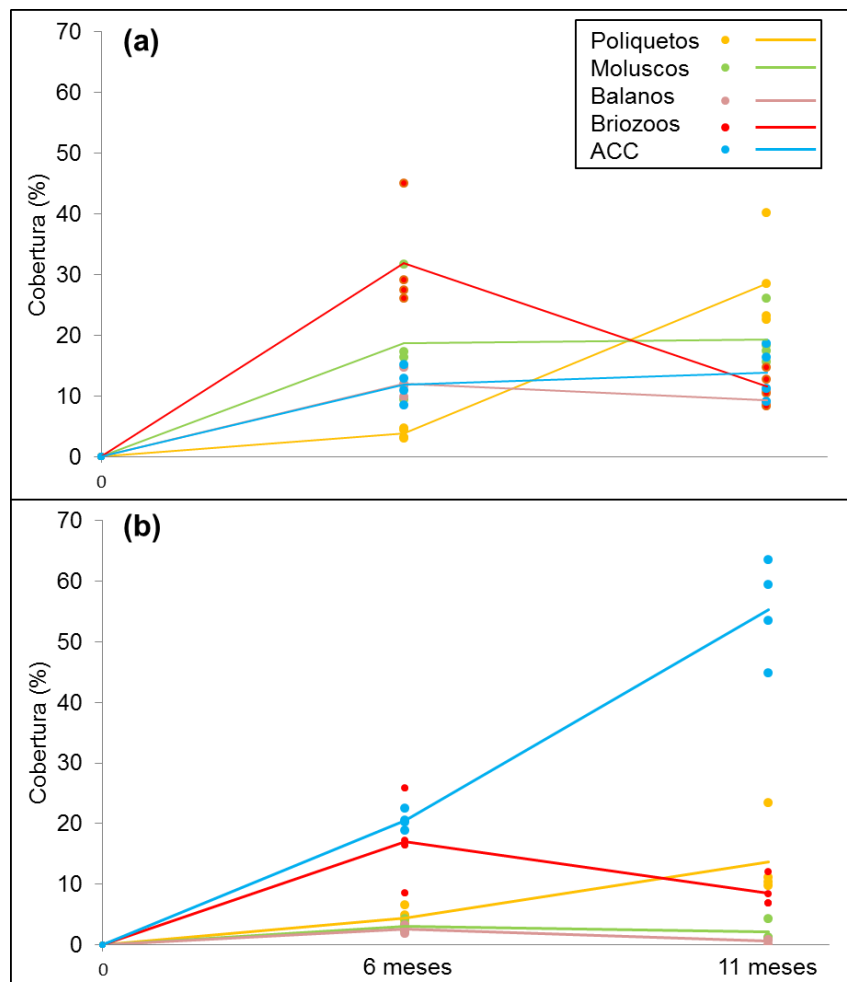
Después de 12 meses de exposición, prácticamente toda el área de las superficies experimentales fue colonizada por epibiontes calcificantes en ambos sitios. En playa Las Gatas los epibiontes calcificantes cubrieron el  $91 \pm 11$  % del área total a los seis meses y el  $94 \pm 16$  % a los 12 meses mientras que en Islote Zacatoso cubrieron el  $72 \pm 7$  % del área total a los seis meses y  $91 \pm 6$  % a los 12 meses (Fig.11).



**Figura 10.** Gráfica de cajas y bigotes donde se muestra la cobertura total (%) de los epibiontes calcificantes en ambos sitios a los seis (I) y 12 (II) meses.

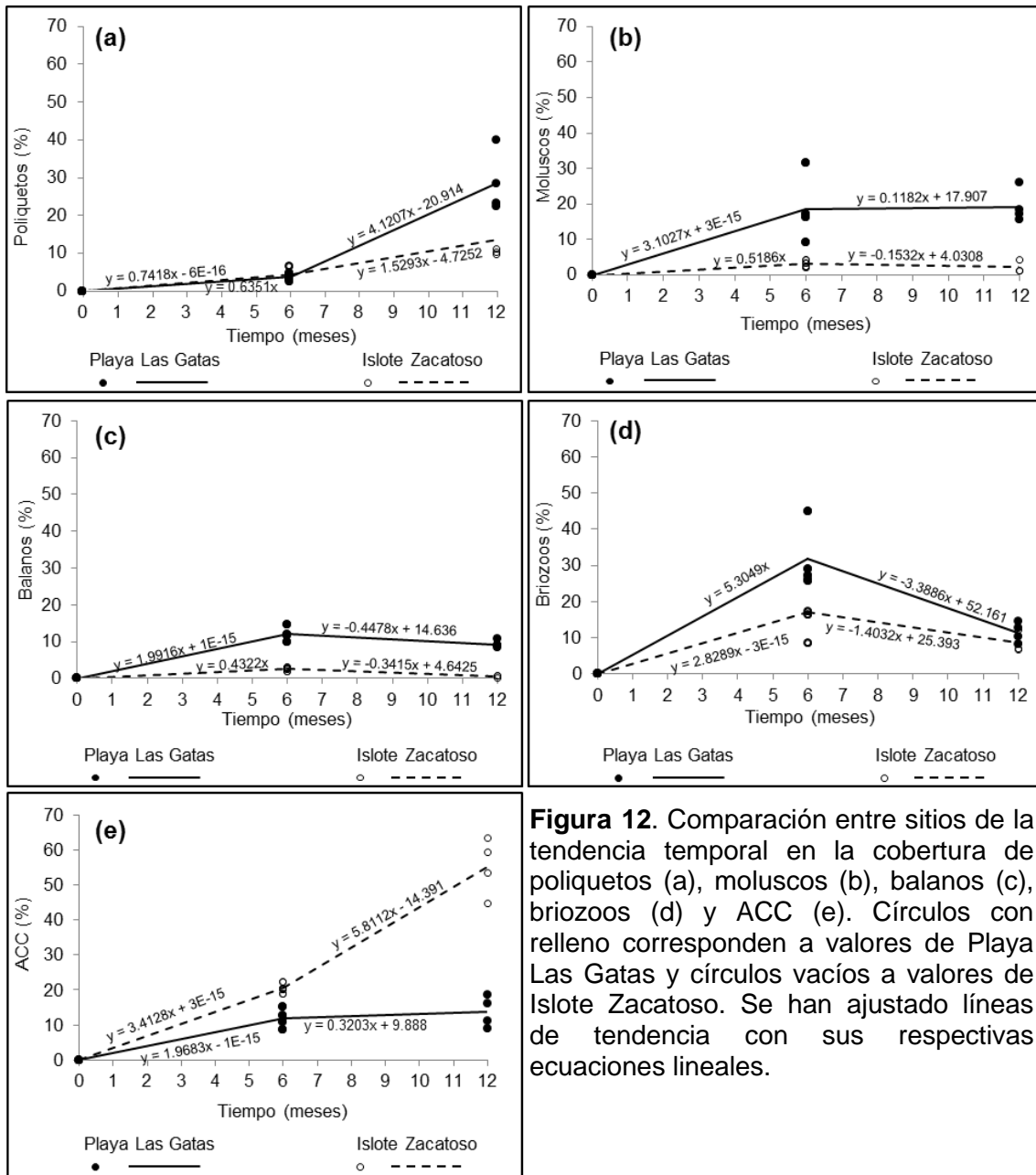
La tendencia temporal en la cobertura de los cinco grupos de epibiontes calcificantes que colonizaron las superficies experimentales en Playa Las Gatas e Islote Zacatoso se muestra en las figuras 11 y 12. En Playa Las Gatas la cobertura de briozoos y balanos fue mayor a los seis meses que a los 12 meses, mientras que la cobertura de moluscos y ACC se mantuvo más o menos constante entre los dos periodos de muestreo. Por otro lado, la cobertura de poliquetos fue mayor a los 12 meses que a los seis meses. Los briozoos destacaron como el grupo dominante a los seis meses y los poliquetos a los 12 meses (Fig. 11a). En Islote Zacatoso la cobertura de moluscos, balanos y briozoos fue mayor a los seis meses que a los 12 meses, mientras que la cobertura de poliquetos y ACC fue mayor a los 12 meses que a los

seis meses. Las ACC y los briozoos fueron los grupos dominantes a los seis meses y las ACC a los 12 meses (Fig. 11b).



**Figura 11.** Tendencia temporal en la cobertura (cobertura media) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes en Playa Las Gatas (a) e Islote Zacatoso (b).

Al comparar entre sitios la tendencia temporal en la cobertura de los epibiontes calcificantes se observó que, con excepción de las ACC, los demás grupos presentaron tendencias similares. De igual forma, la cobertura de los distintos grupos fue consistentemente mayor en Playa Las Gatas con excepción de la cobertura de ACC que fue mayor en Islote Zacatoso y la cobertura de poliquetos a los seis meses que fue similar entre sitios (Fig.12).



**Figura 12.** Comparación entre sitios de la tendencia temporal en la cobertura de poliquetos (a), moluscos (b), balanos (c), briozoos (d) y ACC (e). Círculos con relleno corresponden a valores de Playa Las Gatas y círculos vacíos a valores de Isote Zacatoso. Se han ajustado líneas de tendencia con sus respectivas ecuaciones lineales.

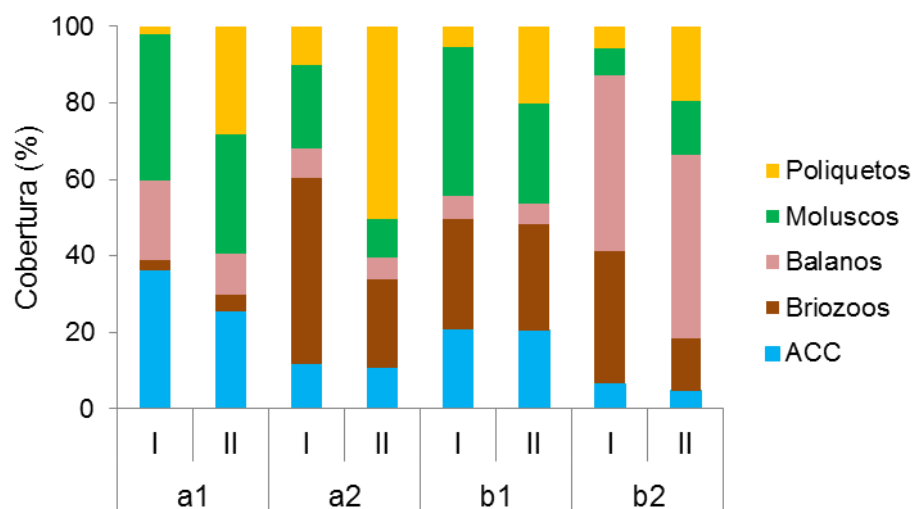
### 8.3.1. Cobertura de epibiontes calcificantes en Playa Las Gatas

La cobertura de epibiontes calcificantes varió significativamente a través de los distintos microhábitats a los seis y a los 12 meses (Tabla 1, Fig. 12). Las ACC tuvieron presencia en las cuatro superficies aunque presentaron una cobertura mayor (media  $\pm$  DE) en la superficie a1, donde ocuparon hasta un  $36 \pm 18$  % del área total a los seis meses y un  $25 \pm 17$  % a los 12 meses. Los briozoos mostraron preferencia

por las superficies protegidas de la luz y la sedimentación (a2, b1 y b2) donde llegaron a ocupar hasta un  $49 \pm 6$  % del área total a los seis meses, aunque su cobertura disminuyó por debajo de 15 % a los 12 meses. Los balanos mostraron preferencia a colonizar la superficie b2 donde alcanzaron una cobertura de  $46 \pm 24$  % a los seis meses y  $48 \pm 31$  % a los 12 meses. Los moluscos mostraron preferencia en colonizar las superficies a1 y b1 donde alcanzaron una cobertura de hasta  $38 \pm 17$  % y  $39 \pm 16$  % respectivamente a los seis meses y  $31 \pm 7$  % y  $26 \pm 13$  % a los 12 meses. Los poliquetos exhibieron una cobertura baja en las cuatro superficies a los seis meses, pero a los 12 meses incrementó hasta alcanzar un  $50 \pm 12$  % en la superficie a2.

**Tabla 1.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con los datos de cobertura registrados para los cinco grupos de epibiontes calcificantes (ACC, Br, Mo, Ba, Po) en las cuatro superficies (a1, a2, b1, b2) de Playa Las Gatas a los seis y 12 meses.

ANOVA	seis meses		12 meses	
	F	p	F	p
Grupo	11.056	< 0.001	2.739	< 0.05
Superficie	3.691	< 0.05	3.120	< 0.05
Grupo*Superficie	11.394	< 0.001	6.533	< 0.001



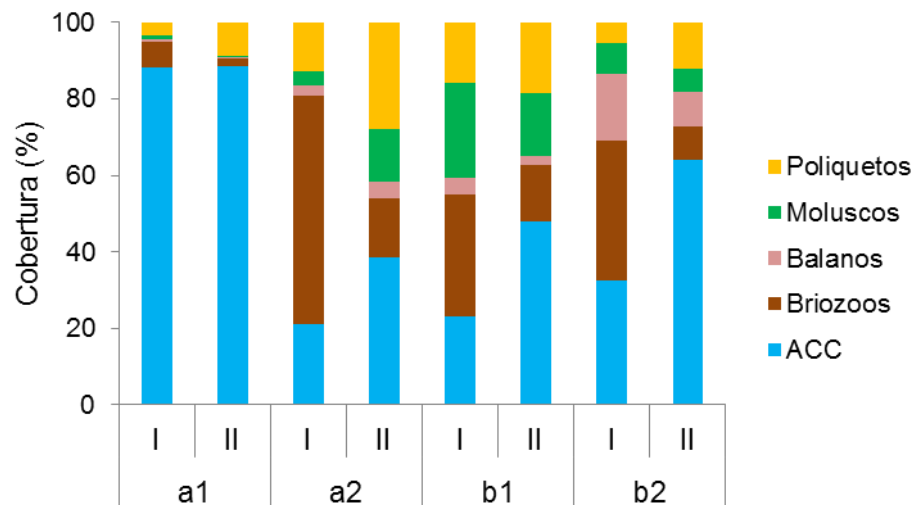
**Figura 13.** Cobertura (%) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes registrada en las cuatro superficies experimentales en Playa Las Gatas a los seis (I) y 12 (II) meses.

### 8.3.2. Cobertura de epibiontes calcificantes en Islote Zacatoso

La cobertura de epibiontes calcificantes mostró una variación significativa a través de los distintos microhábitats a los seis y a los 12 meses (Tabla 2, Fig. 13). Las ACC colonizaron gran parte de todas las superficies, pero su mayor cobertura se registró en la superficie a1 donde ocuparon hasta un  $88 \pm 12$  % del área total a los seis meses y un  $89 \pm 4$  % a los 12 meses. Los briozoos mostraron preferencia por las superficies a2, b1 y b2 (que estuvieron protegidas de la luz y de las sedimentación) donde mantuvieron una cobertura entre 32-60 %, aunque a los 12 meses disminuyó de forma considerable (menos de 10 %). Los balanos no mostraron diferencias significativas entre superficies y en general su cobertura fue muy baja en ambos muestreos (máxima de  $17 \pm 7$  % a los seis meses y  $9 \pm 8$  % a los 12 meses). Los moluscos tampoco mostraron diferencias significativas entre superficies, sin embargo se observó cierta preferencia por colonizar la superficie b1 donde registraron una cobertura de  $25 \pm 14$  % a los seis meses y  $17 \pm 8$  % a los 12 meses. Los poliquetos mostraron bajas coberturas en ambos muestreos con una máxima de  $16 \pm 9$  % en la superficie b1 a los seis meses y  $28 \pm 16$  % en la superficie a2 a los 12 meses.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con los datos de cobertura registrados para los cinco grupos de epibiontes calcificantes (ACC, Br, Mo, Ba, Po) en las cuatro superficies (a1, a2, b1, b2) de Islote Zacatoso a los seis y 12 meses.

ANOVA	seis meses		12 meses	
	F	p	F	p
Grupo	25.986	< 0.001	103.419	< 0.001
Superficie	0.911	< 0.05	5.847	< 0.01
Grupo*Superficie	10.293	< 0.001	12.580	< 0.001



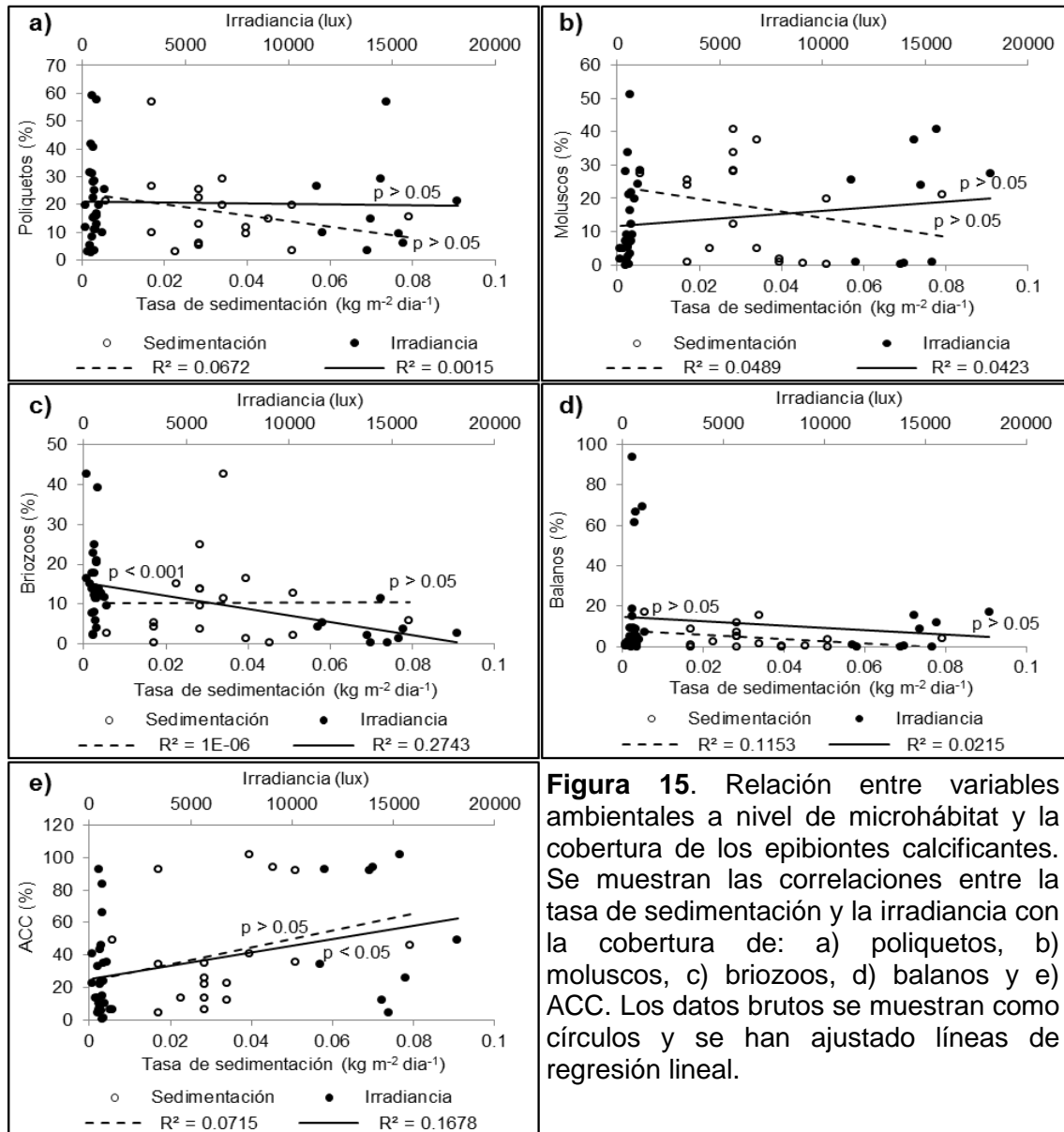
**Figura 14.** Cobertura (%) de los cinco grupos de epibiontes calcificantes registrada en las cuatro superficies experimentales en Islote Zacatoso a los seis (I) y 12 (II) meses.

#### 8.4. Relación de variables ambientales a nivel microhábitat con el ensamble de epibiontes calcificantes

La tasa de sedimentación ( $\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) no se correlacionó con la cobertura de los epibiontes calcificantes. Por otro lado, la irradiancia (lux) se correlacionó negativamente con la cobertura de briozoos (regresión lineal,  $R^2 = 0.253$ ,  $p < 0.001$ ) mientras que se correlacionó positivamente con la cobertura de ACC (regresión lineal,  $R^2 = 0.143$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 9, fig. 16).

**Tabla 3.** Relación entre las variables ambientales a nivel microhábitat (sedimentación e irradiancia) con la cobertura de los epibiontes calcificantes (%). Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman. \* $p < 0.05$ ; \*\*\* $p < 0.001$ ; ns= no significativa.

Grupo	Sedimentación	Irradiancia
Poliquetos	-0.218 ns	-0.015 ns
Moluscos	-0.363 ns	0.321 ns
Briozoo	0.062 ns	<b>-0.537***</b>
Balanos	-0.305 ns	0.002 ns
ACC	0.363 ns	<b>0.211*</b>



**Figura 15.** Relación entre variables ambientales a nivel de microhábitat y la cobertura de los epibiontes calcificantes. Se muestran las correlaciones entre la tasa de sedimentación y la irradiancia con la cobertura de: a) poliquetos, b) moluscos, c) briozoos, d) balanos y e) ACC. Los datos brutos se muestran como círculos y se han ajustado líneas de regresión lineal.

### 8.5. Producción de carbonato por epibiontes calcificantes

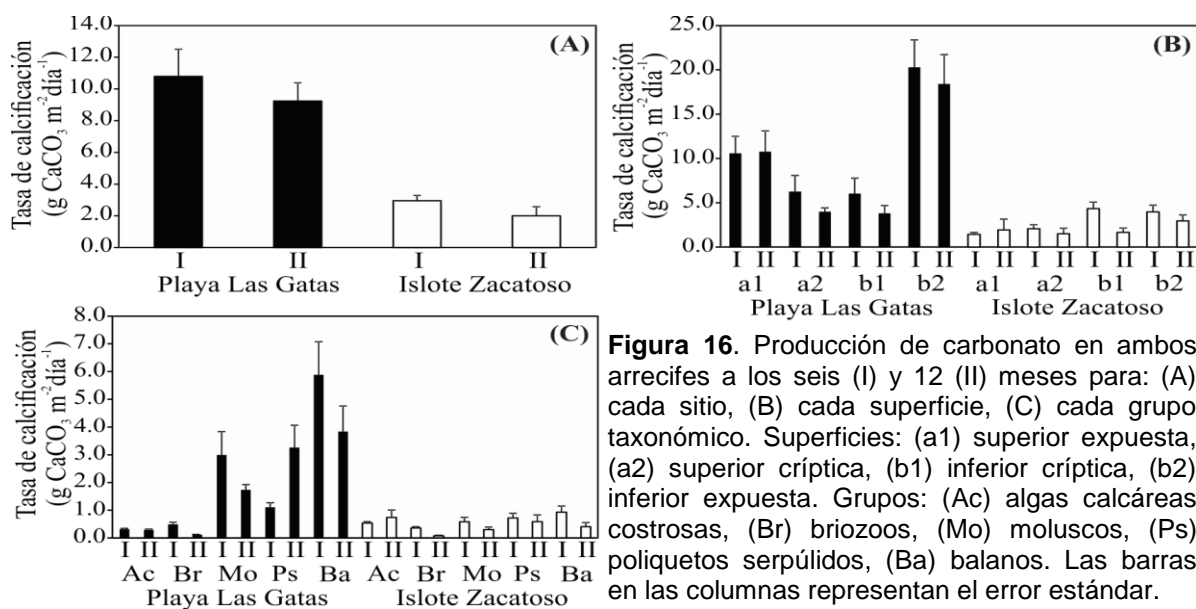
En ambos arrecifes no se observaron diferencias significativas en la producción de carbonato de calcio entre muestreos. En playa Las Gatas la producción de carbonato por epibiontes calcificantes (media  $\pm$  DE) fue de  $10.02 \pm 3.22 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y en Islote Zacatoso de  $2.48 \pm 1.01 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ . Al comparar la producción de carbonato entre sitios, se confirmó que esta fue significativamente más alta en Playa las Gatas que en Islote Zacatoso a los seis ( $F = 29.045, p < 0.001$ ) y 12 meses ( $F = 31.26, p < 0.001$ ) (Fig. 14A).

### 8.5.1. Producción de carbonato en Playa Las Gatas

En Playa Las Gatas se observaron diferencias significativas en la producción de carbonato entre superficies a los seis ( $F= 9.102$ ,  $p < 0.001$ ) y 12 meses ( $F= 10.908$ ,  $p < 0.001$ ). En ambos muestreos la producción de carbonato fue más alta en la superficie b2 ( $20.29 \pm 6.92$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $18.40 \pm 7.42$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , respectivamente) y más baja en la superficie b1 ( $6.03 \pm 3.88$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $3.81 \pm 1.96$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , respectivamente) (Fig. 14B). La comparación entre grupos de epibiontes calcificantes mostró diferencias significativas a los seis meses ( $F= 41.35$ ,  $p < 0.001$ ), cuando los balanos y moluscos exhibieron la mayor producción de carbonato (hasta  $5.88 \pm 2.66$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y las ACC y briozoos la menor (hasta  $0.49 \pm 0.17$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). A los 12 meses, también se observaron diferencias significativas entre grupos ( $F= 28.17$ ,  $p < 0.001$ ), cuando los balanos, poliquetos y moluscos exhibieron la mayor producción (hasta  $3.84 \pm 2.06$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y nuevamente las ACC y briozoos la menor (hasta  $0.29 \pm 0.07$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) (Fig. 14C). Los análisis Clúster y SIMPER permitieron caracterizar la contribución del ensamble a la producción de carbonato de calcio en las distintas superficies (Tabla 3, fig. 15a). El grupo A (85.83 % de similitud) fue representado por la superficie b2, en la cual los balanos (55.80 % de contribución) exhibieron la mayor producción a los seis y 12 meses ( $16.08 \pm 8.16$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $11.72 \pm 6.73$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , respectivamente). El grupo B (83.38 % de similitud) fue representado principalmente por las superficies a1 y a2 de seis meses, en las cuales los poliquetos (41.21 % de contribución) contribuyeron más a la producción (hasta  $4.84 \pm 5.03$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). El grupo C (83.00 % de similitud) estuvo integrado principalmente por las superficies a1, a2 y b1 de seis meses, donde los moluscos (41.59 % de contribución) contribuyeron más a la producción (hasta  $4.55 \pm 2.86$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). La superficie b1 no mostró un patrón bien definido a los 12 meses, aunque en general los moluscos y poliquetos se mostraron como los grupos más importantes (hasta  $1.44 \pm 0.86$  g  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) (Tabla 8).

### 8.5.2. Producción de carbonato en Islote Zacatoso

En Islote Zacatoso se observaron diferencias significativas en la producción de carbonato entre superficies solo a los seis meses ( $F = 5.868$ ,  $p < 0.01$ ). En este periodo la mayor y la menor producción de carbonato se registraron en las superficies b1 ( $4.34 \pm 1.63 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y a1 ( $1.44 \pm 0.51 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) respectivamente (Fig. 14B). La comparación entre grupos no mostró diferencias significativas en este muestreo. A los 12 meses, se registraron diferencias significativas entre grupos ( $F= 5.93$ ,  $p < 0.01$ ), cuando las ACC y los poliquetos fueron los grupos con la mayor producción de carbonato (hasta  $0.74 \pm 0.53 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y los briozoos con la menor ( $0.08 \pm 0.05 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) (Fig. 14C). Los análisis Clúster y SIMPER mostraron tres agrupaciones principales (Tabla 4, fig. 15b.). El grupo A (75.36 % de similitud) se caracterizó por la dominancia de ACC en la producción de carbonato (55.71 % de contribución) en la superficie a1 de seis y 12 meses ( $1.04 \pm 0.42 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $1.58 \pm 2.15 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , respectivamente). El grupo B (77.08 % de similitud) se caracterizó por la alta producción de los balanos (36.36 % de contribución) en la superficie b2 de seis meses ( $2.43 \pm 1.50 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). En el grupo C (78.43 % de similitud) destacaron los poliquetos (29.82 % de contribución) con la producción más alta en las superficies a2 y b1 de seis meses (hasta  $1.33 \pm 1.17 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) (Tabla 5).



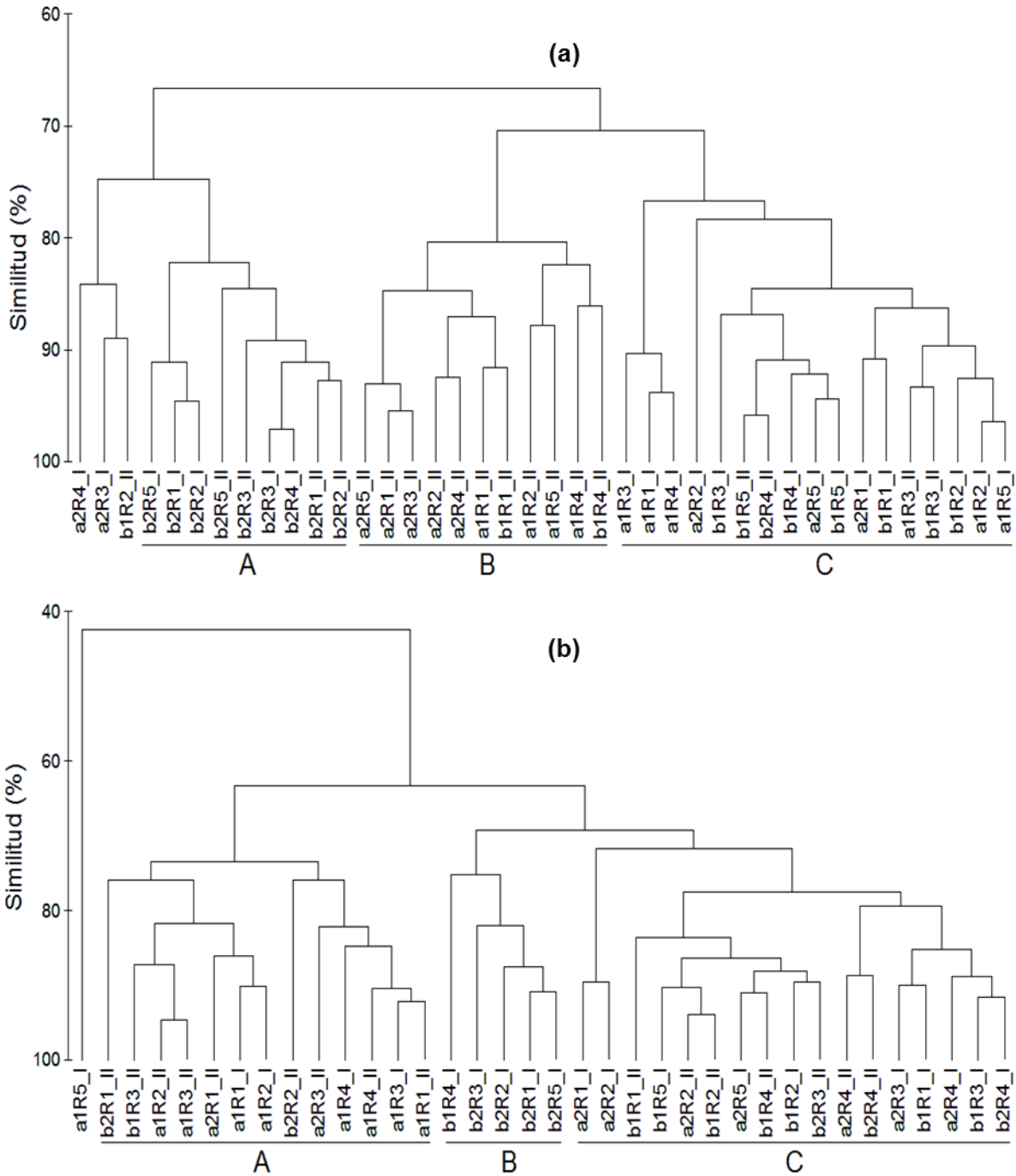
**Figura 16.** Producción de carbonato en ambos arrecifes a los seis (I) y 12 (II) meses para: (A) cada sitio, (B) cada superficie, (C) cada grupo taxonómico. Superficies: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta. Grupos: (Ac) algas calcáreas costrosas, (Br) briozoos, (Mo) moluscos, (Ps) poliquetos serpulidos, (Ba) balanos. Las barras en las columnas representan el error estándar.

**Tabla 4.** Producción media de  $\text{CaCO}_3$  ( $\bar{y}$ ) de los taxones de epibiontes calcificantes más importantes en los grupos A, B y C formados a los seis y 12 meses en Playa Las Gatas y su contribución ( $\bar{S}_i$ ) a la similitud media dentro de cada grupo  $\bar{S}$  (A= 85.83; B= 83.38; C= 83.00).

	$\bar{y}$	$\bar{S}_i$	$SD(\bar{S}_i)$	$\bar{S}_i / SD(\bar{S}_i)$	$\bar{S}_i\%$	$\Sigma \bar{S}_i\%$
<b>Grupo A</b>						
Balanos	15.34	47.90	4.11	11.66	55.80	55.80
Poliquetos	3.73	18.53	7.21	2.57	21.58	77.39
Moluscos	1.01	8.92	4.23	2.11	10.39	87.78
Briozoos	0.45	6.31	2.95	2.14	7.35	95.13
<b>Grupo B</b>						
Poliquetos	3.68	34.36	6.09	5.64	41.21	41.21
Moluscos	1.51	19.53	4.36	4.47	23.42	64.63
Balanos	1.22	15.23	6.59	2.31	18.26	82.89
ACC	0.35	9.94	2.83	3.51	11.92	94.82
<b>Grupo C</b>						
Moluscos	4.01	34.51	5.04	6.85	41.59	41.59
Balanos	2.34	20.52	7.25	2.83	24.73	66.31
Poliquetos	0.71	10.92	4.11	2.66	13.16	79.47
ACC	0.38	9.48	2.38	3.98	11.42	90.89

**Tabla 5.** Producción media de  $\text{CaCO}_3$  ( $\bar{y}$ ) de los taxones de epibiontes calcificantes más importantes en los grupos A, B y C formados a los seis y 12 meses en Islote Zacatoso y su contribución ( $\bar{S}_i$ ) a la similitud media dentro de cada grupo  $\bar{S}$  (A=75.36; B= 77.08; C= 78.43).

	$\bar{y}$	$\bar{S}_i$	$SD(\bar{S}_i)$	$\bar{S}_i / SD(\bar{S}_i)$	$\bar{S}_i\%$	$\Sigma \bar{S}_i\%$
<b>Grupo A</b>						
ACC	1.02	41.99	10.88	3.86	55.71	55.71
Poliquetos	0.27	19.16	7.05	2.79	25.42	81.14
Briozoos	0.04	6.59	4.74	1.39	8.74	89.88
Moluscos	0.04	4.66	3.28	1.42	6.19	96.07
<b>Grupo B</b>						
Balanos	2.43	28.02	15.07	1.86	36.36	36.36
ACC	0.39	14.36	2.18	6.59	18.63	54.99
Briozoos	0.38	12.93	3.51	3.68	16.78	71.76
Moluscos	0.39	11.86	4.05	2.93	15.39	87.16
<b>Grupo C</b>						
Poliquetos	1.07	23.39	6.52	3.59	29.82	29.82
ACC	0.38	16.04	2.51	6.38	20.46	50.28
Moluscos	0.72	14.40	9.66	1.49	18.35	68.63
Balanos	0.47	13.55	6.24	2.17	17.28	85.91



**Figura 17.** Análisis de clasificación de las superficies experimentales basado en la producción de carbonato en Playa Las Gatas (a) e Islote Zacatoso (b) a los seis (I) y 12 (II) meses. El eje Y muestra el porcentaje de similitud (%). Superficies: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta. Las réplicas se indican con la letra R seguida del número correspondiente.

**Tabla 6.** Producción de carbonato ( $\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en ambos arrecifes para los cinco grupos de epibiontes calcificantes en las cuatro superficies experimentales a los seis (I) y 12 (II) meses. Superficie: (a1) superior expuesta, (a2) superior críptica, (b1) inferior críptica, (b2) inferior expuesta.

Grupo	Tiempo	Playa Las Gatas				Islote Zacatoso			
		a1	a2	b1	b2	a1	a2	b1	b2
ACC	I	0.67 ± 0.29	0.17 ± 0.04	0.25 ± 0.11	0.16 ± 0.05	1.04 ± 0.42	0.26 ± 0.06	0.46 ± 0.11	0.39 ± 0.06
	II	0.58 ± 0.22	0.21 ± 0.08	0.21 ± 0.08	0.17 ± 0.09	1.58 ± 2.15	0.26 ± 0.10	0.42 ± 0.19	0.70 ± 0.46
Briozoos	I	0.18 ± 0.09	0.67 ± 0.17	0.44 ± 0.28	0.68 ± 0.21	0.08 ± 0.05	0.52 ± 0.37	0.43 ± 0.17	0.38 ± 0.20
	II	0.02 ± 0.01	0.13 ± 0.07	0.15 ± 0.07	0.16 ± 0.11	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.03	0.06 ± 0.03	0.16 ± 0.20
Moluscos	I	4.55 ± 2.86	2.73 ± 2.70	3.69 ± 2.47	1.00 ± 0.43	0.04 ± 0.05	0.12 ± 0.10	1.47 ± 1.03	0.39 ± 0.28
	II	3.17 ± 0.90	0.47 ± 0.16	1.44 ± 0.86	1.86 ± 2.12	0.02 ± 0.01	0.32 ± 0.45	0.58 ± 0.44	0.28 ± 0.30
Poliquetos	I	0.41 ± 0.39	1.26 ± 1.65	0.40 ± 0.24	2.37 ± 1.67	0.24 ± 0.22	0.94 ± 0.78	1.33 ± 1.17	0.37 ± 0.29
	II	4.84 ± 5.03	2.38 ± 0.79	1.31 ± 1.58	4.50 ± 3.28	0.31 ± 0.30	0.60 ± 0.65	0.47 ± 0.21	0.97 ± 0.96
Balanos	I	4.77 ± 1.40	1.43 ± 1.21	1.26 ± 1.36	16.08 ± 8.16	0.11 ± 0.10	0.25 ± 0.15	0.65 ± 0.35	2.43 ± 1.50
	II	2.15 ± 1.15	0.79 ± 0.61	0.70 ± 0.28	11.72 ± 6.73	0.01 ± 0.02	0.24 ± 0.35	0.18 ± 0.16	0.84 ± 0.68

**Tabla 7.** Resumen de la producción de carbonato ( $\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) por epibiontes calcificantes registrada mediante diversos métodos experimentales en ambientes arrecifales. Método: BP (Bloques de *Porites*), PC (Placas de Cerámica), CAU (Unidades de Acreción Arrecifal), PP (Placas de Plástico), TPVC (Tubos de PVC), PO (Porta Objetos). Hábitat: C (Críptico), EH (Expuesto Horizontal), EV (Expuesto Vertical), PC (Parcialmente Críptico). Epibiontes calcificantes: ACC (Algas Calcáreas Costrosas), Todos (incluye ACC, briozoos, moluscos, poliquetos y balanos).

Región	Sitio	Método	Hábitat	Profundidad (m)	Meses de exposición	Epibiontes calcificantes	Producción de carbonato ( $\text{g Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ )	Referencia
Pacífico sur	Tikehau, Polinesia Francesa	BP	-	1-2	24	ACC	$3.10 \pm 1.48$	Pari et al. (1998)
	Takapoto, Polinesia Francesa	BP	-	1-2	60	ACC	$0.63 \pm 0.06$	Pari et al. (2002)
Caribe	Rio bueno, Jamaica	PC	C	10	12	Todos	$0.19 \pm 0.02$	Mallela (2007)
	Rio bueno, Jamaica	PC	EH	10	12	Todos	$0.44 \pm 0.06$	Mallela (2007)
Pacífico central	Isla Jarvis, EUA	CAU	C	5-10	6	Todos	5.32	Price et al. (2012)
Caribe	Florida, EUA	PP	EV	4-6	24	ACC	1.30	Kuffner et al. (2013)
Caribe	Varios sitios, Tobago	PC	C	10	12	Todos	$1.70 \pm 0.59$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	EH	10	12	Todos	$2.85 \pm 0.82$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	EV	10	12	Todos	$1.68 \pm 0.60$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	C	10	12	ACC	$0.01 \pm 0.02$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	EH	10	12	ACC	$0.29 \pm 0.19$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	EV	10	12	ACC	$0.15 \pm 0.02$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	C	10	12	Briozoos	$0.06 \pm 0.07$	Mallela (2013)
	Varios sitios, Tobago	PC	C	10	12	Balanos	$0.01 \pm 0.01$	Mallela (2013)
Indo-Pacífico	Vabbinfaru, Maldivas	TPVC	EV	1.5	12	Todos	$1.28 \pm 0.65$	Morgan & Kench (2014)
	Vabbinfaru, Maldivas	TPVC	EV	1.5	12	ACC	$1.24 \pm 0.52$	Morgan & Kench (2014)
Caribe Mexicano	Puerto Morelos, México	PC	EH	2-4	24	Todos	0.20	Hepburn et al. (2014)
	Puerto Morelos, México	PC	PC	2-4	24	Todos	1.31	Hepburn et al. (2014)
Pacífico centro y sur	Isla Jarvis, EUA	CAU	C y EH	14-15	24	Todos	$5.51 \pm 0.90$	Vargas et al. (2015)
Mar rojo	Arabia Saudita	PO	EV	7.5-9	3	ACC	$1.37 \pm 0.25$	Roik et al. (2016)
Atlántico sur	Bahía, Brasil	CAU	C y EH	5	12	Todos	$2.04 \pm 0.07$	Reis et al. (2016)
	Bahía, Brasil	CAU	C y EH	3	12	Todos	$1.44 \pm 0.01$	Reis et al. (2016)
	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	6	Todos	$10.79 \pm 3.84$	Este estudio
Pacífico Mexicano	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	6	Briozoos	$0.49 \pm 0.17$	Este estudio
	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	6	Moluscos	$2.99 \pm 1.88$	Este estudio
	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	6	Balanos	$5.88 \pm 2.66$	Este estudio
	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	12	Poliquetos	$3.26 \pm 1.81$	Este estudio
	Zihuatanejo, México	CAU	C y EH	3-6	12	ACC	$0.74 \pm 0.53$	Este estudio

## 9. DISCUSIÓN

### 9.1. Colonización temprana y tendencia temporal en la cobertura de epibiontes calcificantes

Los resultados mostraron que las superficies experimentales fueron colonizadas por epibiontes calcificantes desde los primeros seis meses de exposición cuando se alcanzó una cobertura total de  $72 \pm 7$  % en Islote Zacatoso y  $91 \pm 11$  % en Playa Las Gatas (Fig. 10). Resultados similares fueron reportados en el mar Mediterráneo (Casoli et al. 2015) y en el Pacífico Oriental (Price et al. 2012), donde documentaron niveles de cobertura de epibiontes superiores a 90 % después de tres y siete meses de exposición, respectivamente. Cabe señalar que en este tipo de estudios el tiempo que las superficies experimentales permanezcan *in situ* es un factor determinante para alcanzar un determinado estadio de colonización. Por ejemplo, Reis et al. (2016) en el Atlántico notaron que después de 12 meses de despliegue las superficies experimentales (CAUs) presentaban más del 30 % del área sin colonizar, mientras que después de 24 meses se redujo a menos del 20 %. Antoniadou et al. (2010) encontraron que después de 18 meses de inmersión, las placas de cerámica y de cemento utilizadas para estudiar los patrones de sucesión y colonización de organismos bénticos en el Mediterráneo presentaban alrededor del 70 % de cobertura. Adey y Vassar (1975) observaron que después de seis meses el ensamble de ACC establecido en tubos de PVC no alcanzó un estadio de colonización maduro en el Caribe. Concluyeron que los estadios de colonización avanzados probablemente se alcanzan después de un año, mientras que en hábitats crípticos se alcanzan sólo después de varios años. Relini et al. (1994) notaron que después de seis años, las comunidades de epibiontes establecidas en bloques de concreto en el Mediterráneo no alcanzaron un estado de clímax. Así, los resultados del presente trabajo proveen información valiosa sobre estadios de colonización temprana, aunque no proveen información sobre estadios maduros debido a que la fase experimental tuvo una duración de aproximadamente 12 meses, que es un periodo relativamente corto para interpretar por completo los patrones de

colonización de epibiontes calcificantes arrecifales (Díaz-Castañeda & Almeda Jauregui 1999; Mallela et al. 2017).

Las ACC son uno de los primeros epibiontes calcificantes que colonizan los sustratos duros (Bastida et al. 1980; Jackson & Winston 1982; Steneck 1986; Martindale 1996; Maughan 2001; Mallela 2007; Antoniadou et al. 2010; Hepburn et al. 2014). El establecimiento temprano de este taxón modificó la textura de las superficies experimentales, lo cual facilitó el establecimiento de otros epibiontes calcificantes al mejorar las superficies de sujeción para sus larvas. Esta modificación corresponde con el “modelo de facilitación” propuesto por Connell y Slatyer (1977), el cual plantea que los primeros colonizadores modifican el ambiente seguido del establecimiento de nuevas especies durante la sucesión temprana. En Islote Zacatoso esta tendencia fue más evidente que en Playa Las Gatas, particularmente en las CAUs de seis meses donde la baja cobertura de fauna epibionte (e.g. balanos, bivalvos y poliquetos) facilitó el avistamiento de ACC incrustadas directamente sobre las superficies experimentales. También se observó su capacidad de colonizar sustratos vivos (epibiosis, Wahl 1989), principalmente conchas de bivalvos, gasterópodos y balanos. En Playa Las Gatas su cobertura se mantuvo relativamente homogénea entre muestreos (6 meses:  $12 \pm 3$  % y 12 meses:  $14 \pm 4$  %), mientras que en Islote Zacatoso fue notablemente mayor a los 12 meses (6 meses:  $20 \pm 1$  % y 12 meses:  $55 \pm 8$  %) (Fig. 12e).

Otro grupo que también se caracteriza por dominar durante la colonización temprana es el de los briozoos (Díaz-Castañeda 2000; Boaventura et al. 2006; Bowden et al. 2006; Nicoletti et al. 2007; Antoniadou et al. 2010). En el presente trabajo se evidenció el dominio de este grupo durante los primeros seis meses, cuando presentó las mayores coberturas particularmente en Playa Las Gatas (Fig. 11a) donde crecieron sobre otros epibiontes como balanos y poliquetos en los ambientes crípticos. En ambos sitios su cobertura se redujo de forma considerable para el muestreo de 12 meses probablemente debido a que algunas especies de briozoos muestran un crecimiento estacional, con picos en la tasa de crecimiento durante los cuales cubren a otros epibiontes sésiles y luego desaparecen tan rápido como

aparecieron (Vail & Wass 1981; Glassom et al. 2004; Bowden et al. 2006; Field et al. 2007). Probablemente esta disminución también está relacionada con el incremento en la tasa de sedimentación durante el verano (junio-agosto) y en la temperatura que se extendió hasta finales de septiembre (INAPESCA 2015).

Los balanos, por otra parte, mostraron una cobertura mayor a los seis meses y una ligera disminución a los 12 meses en ambos sitios (Fig. 11). En Playa Las Gatas alcanzaron su mayor cobertura (Fig. 12c) particularmente en las superficies protegidas de la sedimentación y de la luz. Este grupo se caracteriza por ser dominante durante la colonización temprana junto con las ACC los briozoos y los poliquetos serpúlidos (Relini et al. 1994; Boaventura et al. 2006; Casoli et al. 2015) y uno de los componentes más importantes del fouling marino (Desai & Anil 2005; Sathees & Wesley 2009). En el presente trabajo se evidenció tanto su capacidad para colonizar los sustratos vacíos, debido a su rápido crecimiento y a sus hábitos gregarios (Connell 1972; Sathees & Wesley 2009), como su inferioridad para competir por el espacio con otros epibiontes más competitivos, como los poliquetos serpúlidos que tienden a formar agregados sobre estos en estadios de colonización más avanzados (Díaz-Castañeda & Almeda Jauregui 1999; Díaz-Castañeda 2000). También fue común observar briozoos epibiontes cubrir completamente agregados de balanos en las superficies crípticas. De hecho, las conchas de balanos parecen ser el centro de agregación donde se establecen larvas de otros balanos y poliquetos que posteriormente son cubiertas por briozoos epibiontes (Casoli et al. 2015).

Los poliquetos serpúlidos mostraron un incremento en su cobertura en las superficies experimentales de 12 meses con respecto a las de seis meses. Esta tendencia se observó en ambos sitios aunque fue más evidente en Playa Las Gatas, donde incluso llegaron a ser el grupo dominante a los 12 meses (Fig. 11). La dominancia de poliquetos serpúlidos está relacionada a su comportamiento gregario y su capacidad de establecerse y crecer rápidamente sobre los sustratos vacíos (Toonen & Pawlik 1996; Díaz-Castañeda 2000). Este taxón constituye un componente dominante de la fauna béntica en ambientes costeros y particularmente en sustratos artificiales con respecto al número de especies, densidad y biomasa (Gravina et al. 1989). Son

reconocidos por ser pioneros en el proceso de colonización de sustratos artificiales (Chalmer 1982; Gravina et al. 1989; Díaz-Castañeda & Almeda-Jauregui 1999; Boaventura et al. 2006) y a diferencia de otros grupos su cobertura se mantiene alta con el paso del tiempo (Díaz-Castañeda 2000; Casoli et al. 2015) por lo que son epibiontes comunes a través de la sucesión. En el presente trabajo se evidenció la capacidad de los poliquetos serpúlidos de establecerse tanto en sustratos recientes (CAUs de reciente establecimiento) como en sustratos con comunidades de epibiontes ya establecidas (CAUs de seis meses), principalmente sobre agregados de balanos y sobre conchas de gasterópodos. Las especies que se establecieron en las superficies desnudas lo hicieron en forma abundante y su cobertura alcanzó hasta un 50 % en la superficie a2 de 12 meses en Playa Las Gatas a pesar de su tamaño relativamente pequeño (e.g. spirórbinos menores a 5 mm de longitud). Por otra parte, las especies que se establecieron sobre agregados de balanos presentaron tallas relativamente grandes (e.g. serpúlidos de entre 5 y 10 cm de longitud) pero su cobertura fue más baja (hasta 20 %).

Los moluscos (principalmente gasterópodos y bivalvos) presentaron coberturas distintas entre sitios. Mientras que en Playa Las Gatas fueron uno de los grupos dominantes a los seis y 12 meses (Fig. 11a) en Islote Zacatoso fueron uno de los grupos con menor cobertura (Fig. 11b). Cuando en Playa Las Gatas incrementó ligeramente su cobertura a los 12 meses en Islote Zacatoso disminuyó (Fig. 12b). La mayoría de los moluscos observados en el presente trabajo fueron gasterópodos pateliformes de la familia *Calyptraeidae* (Lamarck 1809) que se beneficiaron de las condiciones de eutrofización presentes en Playa Las Gatas (Izurieta et al. 2014; Nava et al. 2014) ya que se alimentan por filtración (Fischer et al. 1995; Collin 2000).

Desde el punto de vista trófico, la fase temprana de colonización en comunidades de poliquetos es dominada por especies que se alimentan por filtración, seguida del arribo de especies carnívoras y omnívoras (Díaz-Castañeda 2000). Durante el presente trabajo solo se observaron especies filtradoras (poliquetos serpúlidos), por lo que se infiere el carácter temprano en el proceso de colonización. Por otro lado, al igual que los trabajos de Greene et al. (1983) y Díaz-Castañeda y Almeda-Jauregui

(1999), al final de este estudio se observó el dominio de epibiontes solitarios (e.g. balanos y gasterópodos) sobre coloniales (e.g. briozoos epibiontes). Posiblemente en estadios de colonización más avanzados epibiontes coloniales dominen sobre solitarios como se ha visto en otros trabajos (Jackson 1977; Jackson and Hughes 1985).

## **9.2. Cobertura de epibiontes calcificantes y variables ambientales**

Las ACC se caracterizan por ser pioneras en colonizar los sustratos desocupados (Steneck 1986), particularmente los que están expuestos a la luz (Choi & Ginsburg 1983; Martindale 1996; Maughan 2001; Mallela 2004, 2007; Hepburn et al. 2014), donde además de contribuir con carbonato de calcio (Steneck 1997; Braga & Riding 2005; Hart & Kench 2007; Mallela 2014) promueven el reclutamiento larvario de otros organismos bénticos como los corales (Fabricius and De'ath 2001). En el presente trabajo las ACC colonizaron mayormente las superficies expuestas bien iluminadas a1, pero también colonizaron las superficies crípticas a2, b1 y b2 donde alcanzaron coberturas de hasta 64 %, debido a que contienen una serie de pigmentos fotosintéticos (clorofila a, carotenoides y ficobilinas) cuya gama de absorción cubre la mayor parte del espectro visible (Curtis & Barnes 1986; Dixon 1973). Su cobertura fue mayor en Islote Zacatoso que en Playa Las Gatas probablemente debido a que en este último sitio estuvieron expuestas a mayores tasas de sedimentación (arriba de  $2 \text{ kg m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$  en junio) y a que las condiciones de eutrofización presentes (Izurietta et al. 2014; Nava et al. 2014) las afectaron mientras que beneficiaron a la fauna filtradora.

Por otro lado, los hábitos crípticos de briozoos incrustantes y poliquetos serpúlidos fueron corroborados aquí al registrar su mayor cobertura en las superficies a2, b1 y b2. La cobertura de briozoos se correlacionó negativamente con la irradiancia, mientras que no se correlacionó con la sedimentación (Tabla 9, fig. 16c). Estos resultados corroboran el efecto deletéreo de la irradiancia sobre los briozoos incrustantes (Jokiel 1980; Glasby 1999, 2000), pero no son claros con respecto a si la sedimentación los afecta como previamente se ha documentado (Taylor 2000;

Maughan 2001; Azevedo et al. 2006; Almeida et al. 2001). También se ha propuesto que al limitar el crecimiento y desarrollo de microalgas competitivamente superiores, los microhabitats crípticos pueden afectar indirectamente el reclutamiento y desarrollo de briozoos (Duggins et al. 1990). Por su parte los tubos calcáreos que forman los poliquetos serpúlidos les brindan protección contra los altos niveles de irradiancia (Jokiel 1980) mientras que no parecen ser impactados por la sedimentación (Mallela 2013). La cobertura de poliquetos serpúlidos no se correlacionó con las variables ambientales a nivel microhábitat y fueron capaces de colonizar todas las superficies experimentales aunque su mayor cobertura ocurrió en las superficies crípticas donde exhibieron su patrón de colonización gregario (Figuras 12 y 13). Hubo un decline general en la cobertura de briozoos después de seis meses que coincidió con el incremento de los poliqueto serpúlidos.

Otro taxón que también mostró preferencia por los microhábitats protegidos de la luz y la sedimentación fueron los balanos. Su mayor cobertura se registró en la superficie b2 donde llegaron a ocupar hasta el  $48 \pm 31$  % del área en Playa Las Gatas y  $17 \pm 7$  % en Islote Zacatoso (Figuras 12 y 13). Estos hallazgos concuerdan con trabajos previos que han documentado su preferencia por colonizar el envés de los sustratos experimentales (Anderson and Underwood 1994; Glasby & Connell 2001; Azevedo et al. 2006; Boaventura et al. 2016). Se ha visto que la selección del hábitat es una de las principales estrategias utilizadas por los organismos marinos para evitar o minimizar el daño asociado a la radiación ultravioleta (Roy 2000). Aunque la cobertura de los balanos no se correlacionó con las variables ambientales a nivel microhábitat, su preferencia por colonizar las superficies crípticas posiblemente se debió a que les ofrecieron protección contra la irradiancia y el daño asociado a la radiación ultravioleta durante sus estadios larvarios cuando son más vulnerables (Chiang et al. 2003, 2007).

Los balanos se caracterizan por tener un crecimiento rápido y colonizar grandes porciones de los sustratos duros (Desai & Anil 2005; Desai et al. 2006; Satheesh & Wesley 2009; Chui & Ang 2010; Aidaroos & Satheesh 2014). Su comportamiento gregario (Connell 1972; Dreanno et al. 2006; Matsumura & Qian 2014) les confiere

ventaja competitiva por el espacio con otros epibiontes. Este comportamiento se debe a que son capaces de emitir señales químicas para atraer el asentamiento de nuevos reclutas (Matsumura & Qian 2014) ya que al estar obligados a la fertilización cruzada solo se reproducen con sus congéneres cercanos (Anderson 1994; Matsumura & Qian 2014). Generalmente elevadas coberturas y tasas de crecimiento de balanos se correlacionan con altas concentraciones de fitoplancton y materia orgánica detrítica asociadas con descargas de aguas residuales (Boanden & Seed 1985; Courtenay et al. 2005) lo que permite hacer uso de este taxón como un indicador biológico muy útil para evaluar y predecir la calidad ambiental de los ecosistemas marinos costeros (Courtenay et al. 2010). Así, la alta cobertura de balanos que se encontró en Playa Las Gatas, en comparación a la de Islote Zacatoso, contribuye a soportar la visión de que esta localidad es impactada por vertido de aguas residuales (Izurieta et al. 2014; Nava et al. 2014).

Por otra parte, se ha visto que los gasterópodos y bivalvos colonizan tanto las superficies expuestas (Dayton 1975; Díaz-Castañeda & Almeda-Jauregui 1999; Díaz-Castañeda 2000) como las crípticas (Mallela 2013; Hepburn et al. 2014), lo que concuerda con los hallazgos del presente trabajo ya que este taxón mostró preferencia por las superficies expuestas a1 y crípticas b1. La mayoría de los moluscos observados fueron lapas de la familia *Calyptraeidae* Lamarck, 1809 que se caracterizan por tener una concha cónica (género *Crucibulum*) o heliciforme (género *Crepidula*) (Alarcón-Chaires et al. 2002) y se alimentan por filtración a través de grandes branquias (Fischer et al. 1995), aunque algunas especies del género *Crepidula* son herbívoras durante su etapa de desarrollo temprana y se tornan filtradoras en la etapa adulta (Chaparro et al. 2002). Debido a su habilidad filtradora los gasterópodos prosperaron en Playa Las Gatas, sitio con la menor calidad ambiental, donde junto con el resto de la fauna filtradora desempeñan un rol muy importantes en términos ecológicos ya que filtran el agua y remueven gran parte de las partículas suspendidas (Buss & Jackson 1981; Richter et al. 2001; Barillé et al. 2006).

### 9.3. Producción de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) por epibiontes calcificantes

Este estudio demostró la importante contribución de los epibiontes calcificantes en la producción de carbonato de calcio arrecifal. Los resultados mostraron que la producción de carbonato realizada por el ensamble de epibiontes calcificantes fue alta para Islote Zacatoso (hasta  $2.95 \pm 0.75 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y muy alta para Playa Las Gatas (hasta  $10.79 \pm 3.84 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) al compararlos con trabajos similares (Tabla 6). Por ejemplo, Mallela (2007) documentó tasas de producción de carbonato relativamente bajas en el Caribe (rango de 0.13 a  $0.54 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), donde la mayor producción ocurrió en sitios bien conservados que presentaron tasas de sedimentación menores a  $0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y niveles de transparencia mayores a 18 m. En el Atlántico, Reis et al. (2016) documentaron tasas de producción de carbonato intermedias (rango de 1.19 a  $2.04 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) con la producción más alta en sitios con poca influencia por sedimentos. Por otro lado, Price et al. (2012) y Vargas et al. (2015) registraron tasas de producción de carbonato muy altas (media de  $5.32 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $5.51 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , respectivamente) en arrecifes conservados del Pacífico oriental. Contrario a estos trabajos que señalan que la producción de carbonato por epibiontes calcificantes es mayor en sitios mejor conservados, los resultados obtenidos en el presente trabajo demostraron lo contrario una vez que la mayor producción de carbonato se registró en Playa Las Gatas, que fue el sitio más impactado por encontrarse dentro de la bahía de Zihuatanejo.

Los resultados también mostraron que la tasa de producción de carbonato varió entre microhábitats. En Playa Las Gatas fue mayor en la superficie b2 durante todo el estudio mientras que en Islote Zacatoso fue mayor en la superficie b1 a los seis meses pero similar entre superficies a los 12 meses. La variación en la producción de carbonato entre microhábitats se relaciona con la calidad del agua del sitio. Por ejemplo, mientras que en sitios con buena calidad del agua es mayor la producción de carbonato en microhábitats expuestos (Mallela & Perry 2007; Mallela 2013), en sitios con mala calidad del agua es mayor en microhábitats crípticos (Mallela & Perry 2007). De acuerdo con Hépburn et al. (2014) la producción de carbonato por

epibiontes calcificantes también varía entre zonas arrecifales (e.g. frente, cresta y laguna arrecifal), sin embargo, en este trabajo no se intentó hacer esta distinción.

Relativamente pocos trabajos han cuantificado la producción de carbonato por epibiontes calcificantes a nivel de grupos taxonómicos con la gran mayoría enfocados a las ACC (Martindale 1976; Pari et al. 1998, 2002; Kuffner et al. 2013; Mallela 2013; Morgan y Kench 2014; Roik et al. 2016). En Islote Zacatoso, la tasa de producción de carbonato de las ACC excedió a la de la fauna epibionte en las superficies expuestas a1. Resultados semejantes fueron reportados por Mallela (2013) en el Caribe, donde las ACC depositaron más carbonato que la fauna epibionte en superficies expuestas bien iluminadas. Además, la producción de carbonato por ACC fue mayor en Islote Zacatoso que en Playa Las Gatas donde dominaron los epibiontes filtradores, particularmente balanos, poliquetos serpúlidos y moluscos gasterópodos. Estos hallazgos contribuyen a soportar la visión de que los balanos y otros epibiontes filtradores contribuyen más a la producción de carbonato en sitios impactados que en conservados (Mallela 2013) mientras que con las ACC ocurre lo contrario ya que producen más carbonato en sitios conservados (Mallela 2007).

Pocos estudios han evaluado el reclutamiento y la producción de carbonato de calcio por epibiontes calcificantes. Los sustratos experimentales más utilizados son placas de cerámica o PVC y tubos de PVC (ver tabla 6). Muchas de las veces, la elección del material para construir los sustratos o superficies experimentales se basa tanto en la disponibilidad local como en los costos (Field et al. 2007). Tanto el tipo de material empleado para promover el asentamiento de organismos calcificantes como la duración de la fase experimental, dependen de los objetivos de la investigación. En nuestro caso, uno de los objetivos fue determinar la producción de carbonato por epibiontes calcificantes en un periodo anual (6 meses: enero-junio y 12 meses: enero-diciembre) y los resultados mostraron que desde los primeros seis meses de despliegue, más del 90 % del área total de las superficies fue exitosamente colonizada y la tasa de calcificación alcanzó sus mayores registros (Fig. 3, tabla 6). Una ventaja de la metodología empleada en el presente trabajo para cuantificar la

producción de carbonato por epibiontes calcificantes, fue que la identificación y separación por grupos taxonómicos permitió obtener una estimación cuantitativa individual para cada taxón encontrado, además de poder conservar el material calcáreo para futuras consultas. En contraparte, el método que se ha usado con mayor frecuencia en trabajos previos involucra que las superficies experimentales que fueron colonizadas por epibiontes calcificantes son tratadas con una solución de ácido clorhídrico hasta que todo el material calcáreo es disuelto, con lo cual se obtiene una estimación cuantitativa general de la producción de carbonato pero no se puede diferenciar entre grupos (Mallela 2007; Price et al. 2012; Morgan and Kench 2014; Hepburn et al. 2014; Vargas et al. 2015; Reis et al. 2016).

Considerados de manera global, los resultados obtenidos en el presente trabajo permitieron demostrar que tanto la producción de carbonato de calcio como los patrones de organización del ensamble de epibiontes calcificantes varían en relación al tipo de microhábitat (expuesto y críptico) y a la calidad del agua del sitio. Aunque la producción de carbonato de calcio fue alta (hasta  $10.79 \pm 3.84 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), los epibiontes calcificantes contribuyeron poco al presupuesto de carbonato arrecifal de la zona si se compara con los corales escleractínios que producen hasta  $143 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Medellín-Maldonado et al. 2016).

## 10. CONCLUSIONES

1. La cobertura de las CAUs por epibiontes calcificantes fue más rápida en Playa Las Gatas, donde dominaron los briozoos a los seis meses y los poliquetos a los 12 meses. En Islote Zacatoso, las algas calcáreas y los briozoos dominaron la cobertura a los seis meses y las algas calcáreas a los 12 meses. La producción de carbonato fue más alta en Playa Las Gatas, aunque entre las cuatro superficies la mayor producción ocurrió en la superficie b2 de ambas localidades, debido a la contribución de los balanos.
2. El ambiente mostró diferencias importantes entre ambos sitios, con condiciones menos óptimas para el desarrollo de organismos fotosintéticos como las algas calcáreas y los corales en Playa Las Gatas debido a la alta tasa de sedimentación y a la baja transparencia del agua. A nivel de microhábitat, únicamente la irradiancia mostró diferencias significativas entre superficies, con los mayores niveles en la superficie a1 donde proliferaron las algas calcáreas
3. El microhábitat mostró influencia en la estructura del ensamble de epibiontes calcificantes en ambas localidades. Las algas calcáreas costrosas dominaron la superficie a1, mientras que los briozoos y los balanos el envés de los hábitats críticos (a2 y b2). Los moluscos prefirieron las superficies a1 y b1.
4. De todas las variables ambientales, la sedimentación y la irradiancia parecen ser las más importantes en ensambles de epibiontes calcificantes en los microhábitas arrecifales. El nivel de exposición de estas variables pareció relacionarse con las necesidades de luz en el caso de las algas calcáreas y de protección contra la sedimentación en el caso de los briozoos y los balanos. Así mismo, la calidad ambiental también influyó en la estructura del ensamble de epibiontes calcificantes al favorecer a organismos filtradores como los poliquetos serpúlidos, balanos y moluscos, quienes contribuyeron más a la

producción de carbonato en Playa Las Gatas, el sitio con menos nivel de conservación.

5. A diferencia de los corales escleractinios, los epibiontes calcificantes mostraron una menor producción de carbonato. No obstante, este ensamble parece tener una contribución más importante en ambientes impactados antropogénicamente. Estos resultados tienen implicaciones relevantes si se considera la progresiva degradación ambiental de los arrecifes de coral en todo el mundo.

## 11. LITERATURA

- Adey, W. H. Y Vassar, M. J. 1975. **Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales)**. *Phycologia*. 14: 55-69.
- Aidaros, A. M. y Satheesh, S. 2014. **Larval development and settlement of the barnacle *Amphibalanus amphitrite* from the Red Sea: Influence of the nauplii hatching season**. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. 43(2): 170-177.
- Alarcón-Cháires, P. Acosta, A. y Fuentes, A. L. 2002. **Caracoles Marinos: colecta, conservación e identificación de los gasterópodos más comunes de Michoacán. Guía de campo**. Primera edición. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 215 pp.
- Alquezar, R. y Boyd, W. 2007. **Development of rapid, cost effective coral survey techniques: tools for management and conservation planning**. *J Coast Conserv*. 11: 105-119.
- Almedia, V. DE.S. 2011. **Influência da latitude na distribuição geográfica dos briozoários (Ordem *Cheilostomata*) da plataforma continental da Bahia, Brasil**. Tesis de doctorado. UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA. 168 pp.
- Anderson, D. T. 1994. **Barnacles: structure, function, development and evolution**. Chapman & Hall. London. 352 pp.
- Anderson, M. J. & Underwood, A. J. 1994. **Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage**. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 184: 217-236.
- Antoniadou, C., Voultziadou, E. y Chintiroglou, C. 2010. **Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs**. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 382: 145-153.
- Azevedo, F. B. B., Carloni, G. G. y Carvalheira, L. V. 2006. **Colonization of Benthic Organisms on Different Artificial Substratum in Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil**. *Braz Arch Biol Techn*. 49: 263-275.
- Baqueiro, C. E. y Stuardo, J. 1977. **Observaciones sobre la biología, ecología y explotación de *Megapitaria aurantiaca* (Sow., 1931), *M. squalida* (Sow. 1835) y *Dosinia ponderosa* (Gray, 1938) de Zihuatanejo e isla Ixtapa, Gro., México**. *An. Cent. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón., México* 4: 161-208.
- Barillé, L., Cognie, B., Beninger, P., Decottignies, P. y Rincé, Y. 2006. **Feeding responses of the gastropod *Crepidula fornicata* to changes in seston concentration**. *Marine Ecology Progress Series*. 322: 169-178.
- Bastida, R., De Mandri. M. T., De Bastida, V. L. y Stupak, M. 1980. **Ecological aspects of marine fouling at the port of Mar del Plata (Argentina)**. Memorias del V Congreso internacional de corrosión marina e incrustaciones. Barcelona, España. pp. 299-320.
- Baynes, T. W. 1999. **Factors structuring a subtidal encrusting community in the Southern**

**Gulf of California.** *Bulletin of Marine Science.* 64(3): 419-450.

Boaden, P. J. S. y Seed, R. 1985. **An introduction to coastal ecology.** Chapman & Hall. London. 218 pp.

Boaventura, D., Moura, A., Leitao, F., Carvalho, S., Cúrdia, J., Pereira, P., da Fonseca, L. C., dos Santos, M. N. y Monteiro, C. C. 2006. **Macrobenthic colonisation of artificial reefs on the southern coast of Portugal (Ancao, Algarve).** *Hydrobiologia.* 555: 335-343.

Bowden, D. A., Clarke, A., Peck, L. S. y Barnes, D. K. A. 2006. **Antarctic sessile marine benthos: colonisation and growth on artificial substrata over three years.** *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 316. 1-16.

Braga, J. C. y Riding, R. 2005. **Calcareous algae.** En: Selley, R., Cocks, L. R. M. y Plimer, I. R. (Eds.). *Encyclopedia of Geology.* Amsterdam. Elsevier. pp. 428-436.

Bray, R. J. y Curtis, J. L. 1957. **An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin.** *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.

Bryant, D. G., Burke, L., McManus, J. y Spalding, M. 1998. **Reefs at Risk: a Map-based Indicator of Threats to the World's Coral Reefs.** World Resources Institute. Washington, DC.

Burke, L., Reynter, K., Spalding, M. y Perry, A. 2011. **Reefs at Risk: Revisited.** World Resources Institute. Washington, DC.

Buss, L. W. y Jackson, J. B. C. 1981. **Planktonic food availability and suspension-feeder abundance: evidence of in situ depletion.** *J Exp Mar Biol Ecol.* 49: 151-161.

Casoli, E. Ricci, S., Belluscio, A., Gravina, M. F. y Ardizzone, G. 2015. **Settlement and colonization of epi-endobenthic communities on calcareous substrata in an underwater archeological site.** *Marine Ecology.* 36: 1060-1074.

Chalmer, P. N. 1982. **Settlement patterns of species in a marine fouling community and some mechanisms of succession.** *J Exp Mar Biol Ecol.* 58: 73-85.

Chaparro, O. R., Thompson, R. J. y Pereda, S. V. 2002. **Feeding mechanisms in the gastropod *Crepidula fecunda*.** *Mar Ecol Prog Ser.* 234:171-181.

Chiang, W. L., Au, D. W. T., Yu, P. K. N. y Wu, R. S. S. 2003. **UV-B damages eyes of barnacle larvae and impairs their photo-responses and settlement success.** *Environ Sci Technol* 37: 1089-1092.

Chiang, W. L., Shiu-Sun, R., Kwan-Ngok, P., Wai-Ting, D. 2007. **Are barnacle larvae able to escape from the threat of UV?** *Mar Biol.* 151: 703-711.

Chisholm, J. R. M. 2000. **Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia.** *Limnol. Oceanogr.* 45(7): 1476-1484.

Choi, D. R. y Ginsburg, R. N. 1983. **Distribution of coelobites (Cavity-Dwellers) in coral rubble across the Florida reef tract.** *Coral Reefs.* 2: 165-172.

Chui, P. Y. A. y Ang, P. O. 2010. **Massive overgrowth of coral recruits by barnacles in winter low-temperature conditions, Hong Kong, China.** *Coral Reefs*. 29: 1017.

Clarke, K. R. y Ainsworth, M. 1993. **A method of linking multivariate community structure to environmental variables.** *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 92: 205-219.

Collin, R. 2000. **Phylogeny of the *Crepidula plana* (Gastropoda: Calyptraeidae) cryptic species complex in North America.** *Can J Zoo.* 78: 1500-1514.

Comisión Nacional del Agua. 2015. Servicio Meteorológico Nacional. **Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Zihuatanejo, Guerrero, México.**

Connell, J. H. 1972. **Community interactions on marine rocky intertidal shores.** *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.

Connell, J. H. y Slatyer, R. O. 1977. **Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization.** *The American Naturalist*. 111(982): 1119-1144.

Corado-Nava, A., Rodríguez, D. y Rivas, G. 2014. **Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano.** *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 1086-1092.

Cortés, J. y Risk, M. J. 1985. **A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica.** *Bulletin of marine science*. 36(2): 339-356.

Courtenay, G., Gladstone, W. y Schreider, M. 2005. **Assessing the response of estuarine intertidal assemblages to urbanised catchment discharge.** *Environmental Monitoring and Assessment*. 107: 375-398.

Courtenay, G., Gladstone, W., Scammuel, M., Kidson, R. y Wood, J. 2011. **The influence of estuarine water quality on cover of barnacles and *Enteromorpha* spp.** *Environmental Monitoring and Assessment*. 175: 685-697.

Curtis, H. y Barnes, S. 2002. **Biología.** 5ª Edición. Editorial Médica Panamericana. Madrid. 898 pp.

Dayton, P. K. 1975. **Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community.** *Ecological Monographs*. 45: 137-159.

De'ath, G., Fabricius, K. E., Swetman, H. y Puotinen, M. 2012. **The 27-years decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109: 17995-17999.

Desai, D. V. y Anil, A. C. 2005. **Recruitment of the barnacle *Balanus amphitrite* in a tropical estuary: implications of environmental perturbation. Reproduction and larval ecology.** *J Mar Biol Ass.* 85: 909-920.

Desai, A. V., Anil, A. C. y Venkat, K. 2006. **Reproduction in *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia: Thoracica): influence of temperature and food concentration.** *Marine Biology*. 149: 1431-1441.

- Díaz-Castañeda, V. 2000. **The early establishment and development of a polychaete community settled on artificial substrata at Todo Santos Bay, Baja California, Mexico.** *Bulletin of Marine Science*. 67(1): 321-335.
- Díaz-Castañeda, V. y Almeda-Jauregui, C. 1999. **Early benthic colonization on a Caribbean coral reef (Barbaos, West Indies): a plate experimental approach.** *Marine Ecology*. 20: 197-220.
- Dixon, P. S. 1973. **Biology of the Rodophyta.** Oliver & Boyd. Edinburgo. 285pp.
- Dreanno, C., Matsumura, K., Dohmae, N., Takio, K., Hirota, H., Kirby, R. R. y Clare, A. S. 2006. **An  $\alpha_2$ macroglobulin-like protein is the cue to gregarious settlement of the barnacle *Balanus amphitrite*.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103: 14396-14401.
- Duggins, A. O., Eckman, J. E. y Sewell, A. T. 1990. **Ecology of understory kelp environments. II. Effects of kelps on recruitment of benthic invertebrates.** *J Exp Mar Biol Ecol*. 143: 27-45.
- Edinger, E. N., Jompa, J., Limmon, G. V., Widjatmoko, W. y Risk, M. J. 1998. **Reef degradation and coral biodiversity in indonesia: Effects of land-based pollution, destructive fishing practices and changes over time.** *Marine Pollution Bulletin*. 36: 617-630.
- Fabricius, K., De'ath, G., 2001. **Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef.** *Coral Reefs*. 19: 303–309.
- Fabricius, K., Kluibenschedl, A., Harrington, L. y De'ath, G. 2015. **In situ changes of tropical crustose coralline algae along carbón dioxide gradients.** *Sci. Rep.* 5, 9537.
- Field, S. N., Glassom, D. y Bythell, J. 2007. **Effects of artificial settlement plate materials and methods of deployment on the sessile epibenthic community development in a tropical environment.** *Coral Reefs*. 26: 279–289.
- Figueroa-Camacho, A. G. y Nava, H. 2015. **Rehabilitación de la cobertura de corales del género *Pocillopora* (Lamarck 1816) usando una técnica adaptada a hábitats rocosos sublitorales.** *Biológicas*. 17(1): 31-36.
- Fischer, W., Krupp, F., Scheider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. 1995. **Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental.** Volumen I. Plantas e Invertebrados. Roma, FAO. 646 pp.
- Fisher, K. y Martone, P. T. 2014. **Field study of growth and calcification rates of three species of articulated coralline algae in British Columbia, Canada.** *Biol. Bull.* 226: 121-130.
- García, E. 1981. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).** Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 252 pp.
- García-Ocampo, M. R. 2005. **Patrones de reclutamiento de las colonias juveniles de coral del género *Pocillopora* Lamarck 1816 (Anthozoa: Scleractinia) en cinco localidades de Ixtapa- Zihuatanejo, Guerrero. México.** Tesis de licenciatura. Universidad del Mar, Oaxaca. 56 p.

Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A. y Watkinson, A. R. 2003. **Long-term región-wide declines in Caribbean corals.** *Science*. 301: 958-960.

Glasby, T. M. 1999. **Effects of shading on subtidal epibiotic assemblages.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 234: 275-290.

Glasby, T. M. **Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2000. 248: 177-190.

Glasby, T. M. y Connell, J. H. 2001. **Orientation and position of substrata have large effects on epibiotic assemblages.** *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214: 127-135.

Glassom, D., Chadwick-Furman, N. E. y Zakai, D. 2004. **Coral recruitment: a spatio-temporal analysis along the coastline at Eilat, northern Red Sea.** *Mar Biol*. 144: 641-651.

Glynn, P. W. 1997. **Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance.** En: Birkeland, C. (Eds.) **Life and death of coral reefs.** Edit. Chapman & Hall. New York. pp 68-95.

Gravina, M. F., Ardizzone, G. D. y Belluscio, A. 1989. **Polychaetes of an artificial reef in the central Mediterranean Sea.** *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 28: 161-172.

Greene, Schoener, C. H. y Corets, E. 1983. **Succession on marine hard substrata. the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities.** *Mar Ecol Prog Ser.* 13: 121-129.

Hart, D. E. y Kench, P. S. 2007. **Carbonate production of an emergent reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia.** *Coral Reefs*. 26: 53-68.

Hepburn, L. J., Blanchon, P., Murphy, G., Cousins, L. y Perry, C. T. 2014. **Community structure and palaeoecological implications of calcareous encrusters on artificial substrates across a Mexican Caribbean reef.** *Coral Reefs*. 34: 189-200.

Instituto Nacional de Pesca. 2015. **Temperatura superficial marina del Pacífico Mexicano.** <http://www.inapesca.gob.mx>.

Izurieta, D. J., Saldaña, F. P., Inclan, B. L., Sánchez, Ch. J., Ordoñez, F. A., Ruiz, L. A., Mijangos, C. M., Cortes, M. J., Morales, P. R., Pérez, L. J., Vélez, M. H., Ramírez, A. I. y Mejía, T. A. 2014. **Contaminación en la bahía de Zihuatanejo.** p. 751-788. En: Botello, A. V., Páez-Osuna, F., Mendez-Rodríguez, L., Betancourt-Lozano, M., Álvares-Borrego, S. y Lara-Lara, R. (Eds.). **Pacífico Mexicano. Contaminación e impacto ambiental: Diagnóstico y tendencias.** UAN, UNAM-ICMyL, CIAD-Mazatlán, CIBNOR, CICESE. 930 p.

Jackson, J.B. 1977. **Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies.** *Am. Nat.* 111: 743-767.

Jackson, J. B. y Hughes, T. 1985. **Adaptive strategies of coral reef invertebrates.** *Am. Sci.* 73: 265-274.

Jackson, J. B. y Winston, J. E. 1982. **Ecology of cryptic coral reef communities. 1. Distribution and abundance of major groups of encrusting organism.** *J Exp Mar Biol Ecol*.

57: 135-147.

Jokiel, P. L. 1980. **Solar Ultraviolet Radiation and Coral Reef Epifauna.** *American Association for the Advancement of Science.* 207: 1069-1071.

Kohler, K. E. y Gill, S. M. 2006. **Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): a visual basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology.** *Computers & Geosciences.* 32: 1259-1269.

Kuffner, I. B., Hickey, T. D. y Morrison, J. M. 2013. **Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outerreef tract.** *Coral Reefs.* 32: 987-997.

Lewis, B., Kennedy, E. V. y Díaz-Pulido, G. 2017. **Seasonal growth and calcification of a reef-building crustose coralline alga on the Great Barrier Reef.** *Mar Ecol Prog Ser.* 568: 73-86.

López-Pérez, R. A., Caldero-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., Herrero-Pérezrul, M. D., Hernández-Ramírez, H. A., Ahumada-Sempoal, M. A y Luna-Salguero, B. M. 2012. **Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific.** *Marine Ecology.* 33: 407-416.

Mallela, J. 2007. **Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance.** *Coral Reefs.* 26: 775-785.

Mallela, J. 2013. **Calcification by Reef-Building Sclerobionts.** *Plos One.* 8(3):e60010.

Mallela, J. y Perry, C. T. 2007. **Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica.** *Coral Reefs.* 26: 53-68.

Mallela, J., Milne, B. C. y Martinez-Escobar, D. 2017. **A comparison of epibenthic reef communities settling on commonly used experimental substrates: PVC versus ceramic tiles.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 486: 290-295.

Martindale, W. 1976. **Calcareous encrusting organisms of the recent and Pleistocene reefs of Barbados, West Indies.** Tesis de doctorado. Universidad de Edimburgo, Escocia. 156 pp.

Martindale, W. 1992. **Calcified epibionts as palaeoecological tools: examples from the recent and Pleistocene reefs of Barbados.** *Coral Reefs.* 11: 167-177.

Mateo, L. E. y Mendoza A. C. 2012. **Algas marinas bentónicas de la costa noroccidental de Guerrero, México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 83: 905-928.

Matsumura, K. y Qian, PY. 2014. **Larval vision contributes to gregarious settlement in barnacles: adult red fluorescence as a possible visual signal.** *The Journal of Experimental Biology.* 217: 743-750.

Maughan, B. C. 2001. **The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community.** *J Exp Mar Biol Ecol.* 256:59-71.

Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E. Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C. y Zepeta-Vilchis, R. C. 2016. **Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México.** *Ciencias Marinas*. 42(3). 209-225.

Morgan, K. M. y Kench, P. S. 2014. **Carbonate production rates of encruster communities on a lagoonal patch reef: Vabbinfaru reef platform, Maldives.** *Mar Fresh Res*. 65: 720-726.

Nicoletti, L., Marzialetti, S., Paganelli, D. y Ardizzone, G.D. 2007. **Long-term changes in a benthic assemblage associated with artificial reefs.** *Hydrobiologia*. 580: 233-240.

Nava, H., Ramírez-Herrera, M. T., Figueroa-Camacho, A. G. y Villegas-Sanchez, B. M. 2014. **Habitat characteristics and environmental factors related to boring sponge assemblages on coral reefs near populated coastal areas on the Mexican Eastern Pacific coast.** *Mar Biodiv*. 44: 45-54.

Pari, N., Peyrot-Clausade, M., Champion-Alsumard T. L., Hutchings, P., Chazottes, V., Golubic, S., Champion, J. L. y Fontaine, M.F. 1998. **Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years of exposure.** *Mar Ecol Prog Ser*. 166: 119-130.

Pari, N., Peyrot-Clausade, M. y Hutchings, P. A. 2002. **Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) during 5 years of exposure.** *J Exp Mar Biol Ecol*. 276: 109-127.

Paulay, G. 1997. **Diversity and distribution of reef organisms.** En: Birkeland, C. (Eds.) **Life and death of coral reefs.** Edit. Chapman & Hall. New York. pp 298-353.

Payri, C. E. 1997. ***Hydrolithon reinboldii* rhodolithon distribution, growth and carbon production of a French Polynesian reef.** En: Lessios, H. A. y Macintyre, I. G. (Eds). Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.

Pech, D., Ardisson, P. L. y Bourget, E. 2002. **Settlement of a tropical marine epibenthic assemblage on artificial panels: Influence of substratum heterogeneity and complexity scales.** *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55: 743-750.

Perry, C. T. 1999. **Reef framework preservation in four contrasting modern reef environments, Discovery Bay, Jamaica.** *J. Coast Res*. 15: 796-812.

Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. 2014. **Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential.** *Proc. R. Soc. B* 281: 20142018.

Price, N. N., Martz, T. R., Brainard, R.E. y Smith, J. E. 2012. **Diel variability in seawater pH relates to calcification and benthic community structure on coral reefs.** *Plos One*. 7(8):e43843.

Rasser, M. W. y Riegl, B. 2002. **Holocene coral reef rubble and its binding agents.** *Coral Reefs*. 21: 57-72.

- Ransome, E., Geller, J. B., Timmers, M., Leray, M., Mahardini, A., Sembiring, A. et al. 2017. **The importance of standardization for biodiversity comparisons: A case study using autonomous reef monitoring structures (ARMS) and metabarcoding to measure cryptic diversity on Mo'orea coral reefs, French Polynesia.** *PloS One* 12(4): e0175066.
- R. Core Team. 2016. **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reis, V. Md., Karez, C. S., Mariath, R., de Moraes, F. C., de Carvalho, R. T., Brasileiro, P. S. et al. 2016. **Carbonate Production by Benthic Communities on Shallow Coralgal Reefs of Abrolhos Bank, Brazil.** *Plos one* 11(4): e0154417.
- Relini, G., Zamboni, N., Tixi, F. y Torchia, G. 1994. **Patterns of sessile macrobenthos community development on an artificial reef in the Gulf o Genoa (Northwestern Mediterranean).** *Bulletin od Marine Science.* 55(2-3): 745-771.
- Richter, C., Wunsch, M., Rasheed, M., Kötter, I. y Badran, M. I. 2001. **Endoscopic exploration of Red Sea coral reefs reveals dense populations of cavity-dwelling sponges.** *Nature.* 413: 726-728.
- Rogers, C. S. 1990. **Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation.** *Marine Ecology Progress Series.* 62: 185-202.
- Roik, A., Roder, C., Röthig, T. y Voolstra, C. R. 2016. **Spatial and seasonal reef calcification in corals and calcareous crusts in the central Red Sea.** *Coral Reefs.* 35: 681-693.
- Roy, S. 2000. **Strategies for the minimisation of UV-induced damage.** En: de Mora, S., Demers, S. y Vernet, M. (Eds.). **The effects of UV radiation in the merine environment.** Cambridge Univ. Press. Cambrigge. pp. 176-205.
- Salcedo-Martínez, S., Green, G., Gamboa-Contreras, A. y Gómez, P. 1988. **Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México.** An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón., México 15: 73-96.
- Satheesh, S. y Wesley, G. 2009. **Breeding biology of the barnacle *Amphibalanus amphitrite* (Crustacea: Cirripedia) influence of environmental factors in a tropical coast.** *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 89(6): 1203-1208.
- Scoffin, T. P. 1992. **Taphonomy of coral reefs: a review.** *Coral Reefs.* 11: 57-77.
- SEATURTLE.ORG Maptool. 2002. **SEATURTLE.ORG, Inc.** <http://www.seaturtle.org/maptool/> (10 de julio de 2016).
- Sebens, K. P. 1991. **Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems.** En: Bell, S. S., McCoy, E. D. y Mushinsky, H. R. (Eds.). **Habitat structure: The physical arrangement of objects in space.** Edit. Chapman & Hall. London. pp. 211-234.
- Smrecak, T. A. y Brett, C. E. 2014. **Establishing patterns in sclerobiont distribution in a Late Ordovician (Cincinnatian) depth gradient: toward a sclerobiofacies model.** *Palaios.* 19: 381-395.

- Smrecak T. A. 2016. **Understanding patterns of sclerobiont encrustation: methodological review and application of sclerobiont facies model in middle devonian appalachian and michigan basin paleodepth gradients.** Tesis de doctorado. Michigan State University. 134 pp.
- Spalding, M. D., Ravilious, C. y Green, E. P. 2001. **World Atlas of Coral Reefs.** University of California Press. Berkeley. 424 pp.
- Stearn, C. W., Scoffin, T. P. y Martindale, W. 1977. **Calcium carbonate Budget of a fringing reef on the west of Barbados.** *Bulletin of Marine Science.* 27(3): 479-510.
- Steneck, R. S. 1986. **The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies.** *Annu Rev Ecol Syst.* 17: 273-303.
- Steneck, R. S. 1997. **Crustose corallines, other algal functional groups, herbivores and sediments: complex interactions along reef productivity gradients.** Proc 8th Int Coral Reef Sym. University of Maine. 1: 695-700.
- Steneck, R. S. y Adey, W. H. 1976. **The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a caribbean algal ridge builder.** *Bot Mar.* 19: 197-205.
- Taylor, P. D. 2000. **Skeletal ultrastructure and phylogeny of cyclostome bryozoans.** *Zoological Journal of the Society.* 128: 337-399.
- Taylor, P. D. 2016. **Competition between encrusters on marine hard substrate and its fossil record.** *Paleontology.* 59: 481-497.
- Taylor, P. D. y Wilson, M. A. 2002. **A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates.** *Palaios.* 17: 522-525.
- Taylor, P. D. y Wilson, M. A. 2002. **Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities.** *Earth-Science Reviews.* 62, 1–103.
- Toonen, R. J. y Pawlik, J. 1996. **Settlement of the tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae): cues for gregarious settlement.** *Mar Biol.* 126(4): 725-734.
- Urbano-Alonso, B. y D. Fragoso. 2004. **Estructura comunitaria de gasterópodos de dos localidades de Zihuatanejo, Guerrero, México.** 106-107. En: Rodríguez-Gil, L. A. (Ed.). **Resúmenes de la IX Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología Dr. Antonio García-Cubas Gutiérrez.** Mérida, Yucatán. México. 141 p.
- Vail, L. L. y Wass, R. E. 1981. **Experimental studies on the settlement and growth of Bryozoan in the Natural environment.** *Aust J Mar Freshwater Res.* 32: 639-656.
- Vargas-Ángel, B, Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W. et al. 2015. **Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on U.S. Pacific reefs.** *Plos One.* 10(12):e0142196.
- Vásquez-Elizondo, R. M. y Enríquez, S. 2016. **Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature than reduced pH.** *Sci. Rep.* 5, 19030.

Vecsei, A. 2004. **A new estimate of global reefal carbonate production including the fore-reefs.** *Global Planet Change.* 43: 1-18.

Victoria-Salazar, I. 2007. **Caracterización de la comunidad de corales scleractinios de Playa Las Gatas , Zihuatanejo, Guerrero, México: Fisiografía y Estructura comunitaria.** Tesis de licenciatura. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 52 p.

Warwick, R. M. y Clarke, K. R. 1991. **A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure.** *J mar biol Ass.* 71: 225-244.

Zamorano, P. y Leyte-Morales, G. E. 2009. **Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México.** *Biol. Invest. Mar. Cost.* 38(2): 7-28.