

Aguilar-Oballe, N.J., & A. Granados-Barba. 2025. Riqueza de Especies y Distribución de la Macrofauna Bentónica de la Laguna Arrecifal de Sacrificios, Veracruz: Un Análisis Integrador, p. 291-310. In: A. Granados-Barba, L.D. Ortiz-Lozano & A.L. Gutiérrez-Velázquez (eds.). Nuevo Conocimiento sobre el Corredor Arrecifal del suroeste del Golfo de México: Integrando los Ambientes Costeros. Universidad Autónoma de Campeche. 540 p. ISBN 978-607-8907-34-2. doi 10.26359/EPOMEX02202512.

Riqueza de Especies y Distribución de la Macrofauna Bentónica de la Laguna Arrecifal de Sacrificios, Veracruz: Un Análisis Integrador

Noé del Jesús Aguilar-Oballe^{1,*}
& Alejandro Granados-Barba²

¹Posgrado en Ecología y Pesquerías,
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías,
Universidad Veracruzana

²Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías,
Universidad Veracruzana

*Autor de correspondencia: noe_aguilar_95@hotmail.com

Resumen

Las lagunas arrecifales son importantes desde los ámbitos científico y ecológico; su complejidad ambiental genera heterogeneidad de hábitats que favorecen el establecimiento de diversas comunidades. En los fondos de la laguna del arrecife Sacrificios se observan cuatro tipos de hábitats bentónicos generales: rocas de coral muerto, arenas, pastos marinos y parches de coral. Se han realizado esfuerzos para caracterizar la diversidad de la macrofauna bentónica; sin embargo, no están claros los patrones de distribución que se presentan dentro de la laguna. Por ello, el presente trabajo hace un análisis integrador que compila información de trabajos previos en dicha laguna sobre ensambles de macrofauna bentónica en cada tipo de hábitat. Se estimaron curvas de acumulación de especies, paramétricas y no paramétricas, para probar hipótesis de regionalización en función de la exposición al oleaje y protección por el coral. Se realizaron análisis univariados y multivariados bajo la hipótesis nula de no diferencias entre los ensambles en función del hábitat. En total se registraron 3 767 organismos del macrobentos pertenecientes a 181 especies, no obstante, las estimaciones indican 252 especies lo que sugiere que la riqueza de especies aún puede ser más alta en esta laguna. Los poliquetos fueron el grupo dominante con presencia en todos los hábitats. A escala regional no se encontraron diferencias entre las regiones; sin embargo, la riqueza de especies estimada para Sotavento es mayor (240) que la de Barlovento (188). El análisis multivariado evidenció dos grupos de ensambles macrofauna bentónica, el primero sólo contiene poliquetos que habitan rocas de coral muerto (criptofauna), mientras que en el segundo se incluyeron a los restantes hábitats. El análisis integrador permite una comprensión completa al combinar bases de datos diferentes para probar la hipótesis de que la heterogeneidad del hábitat es un factor que explica los patrones de distribución de la macrofauna bentónica en la laguna arrecifal de Sacrificios.

Palabras clave: riqueza de especies, heterogeneidad, ecología, SAV.

Abstract

Reef lagoons are important from scientific and ecological perspectives; their environmental complexity generates habitat heterogeneity that favors the establishment of diverse communities. In the Sacrificios reef lagoon, four general types of benthic habitats are observed: dead coral rocks, sands, seagrasses, and coral patches. Efforts have been made to characterize the diversity of benthic macrofauna; however, the reef lagoon distribution patterns remain unclear. Therefore, this work presents an integrative analysis that compiles information from previous studies on benthic macrofauna assemblages in each type of habitat of this lagoon. Species accumulation curves, both parametric and non-parametric, were estimated to test regionalization hypotheses based on wave exposure and coral protection. Univariate and multivariate analyses were performed under the null hypothesis of no differences between assemblages based on habitat. In total, 3,767 macrobenthos organisms belonging to 181 species were recorded; however, estimates indicate 252 species, suggesting species richness may still be higher in this lagoon. Polychaetes were the dominant group, with a presence in all habitats. No differences were found between regions at a regional scale; however, the estimated species richness for Leeward (240) is higher than that for Windward (188). The multivariate analysis evidenced two groups of benthic macrofauna assemblages: the first contains only cryptofauna polychaetes (inhabiting dead coral rocks), while the second included the remaining habitats. The integrative analysis provides a comprehensive understanding by combining different databases to test the hypothesis that habitat heterogeneity is a factor that explains the distribution patterns of benthic macrofauna in the Sacrificios reef lagoon.

Palabras clave: Species richness, environmental heterogeneity, benthic ecology, SAV.

Introducción

En el océano, el “bentos” puede definirse como aquellos organismos que viven en estrecha relación con el fondo marino, sean sésiles o móviles, que vivan sobre su superficie (epibentos) o debajo de ella (endobentos). La macrofauna del bentos o macrobentos, se refiere a organismos que son retenidos en un tamiz con apertura de malla de 0.5 mm, y pueden ser animales de grupos taxonómicos diferentes como son los anélidos poliquetos, moluscos, equinodermos, crustáceos o sipuncúlidos.

Ecológicamente, el macrobentos constituye un eslabón importante en la cadena trófica; además, son elementos bioturbadores que favorecen el reciclaje de materiales y nutrientes, lo que facilita la mezcla de partículas y el intercambio de gases entre los sedimentos y la columna de agua (Solís-Weiss *et al.*, 2000; Pearson, 2001; Watling, 2018).

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) se ubica en la región central del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (CASGM); es un área marina protegida muy importante desde diferentes puntos de vista (RAMSAR, 2004; MAB-UNESCO, 2006; DOF, 2012). El SAV es el más numeroso en cuanto a estructuras coralinas y riqueza de especies en el golfo de México, destacándose por ser ambientalmente diferente a la mayoría de los ecosistemas coralinos tropicales (Salas-Pérez & Granados-Barba, 2008; Granados-Barba *et al.*, 2007, 2015, 2019).

Dentro del SAV hay arrecifes que, como Sacrificios, presentan una isla emergente rodeada por una laguna somera, con poca dinámica, alta sedimentación y gran variedad de sustratos, lo cual permite el estable-

cimiento de comunidades biológicas que, como algas coralinas y praderas de pastos marinos, representan zonas de crianza y refugio de especies de importancia ecológica y comercial (Ramírez-García *et al.*, 2007; Terrados *et al.*, 2008, 2009; Terrados & Ramírez-García, 2011; Reyna-González *et al.*, 2014; Arellano-Méndez *et al.*, 2016).

El ambiente bentónico de la laguna arrecifal de Sacrificios es heterogéneo, con zonas arenosas, áreas con presencia de pastos marinos y zonas de parches de sustrato duro coralino; este ambiente, desde el 2007, registra varios estudios sobre la diversidad bentónica y su distribución en las diferentes zonas (Domínguez-Castanedo *et al.*, 2007, 2012; Estrella-Ruiz, 2014). Los estudios se han centrado en la descripción de la diversidad macrofaunística y los resultados se han trabajado de manera parcial, y aún no se ha determinado si la heterogeneidad del hábitat es el factor que determina los patrones de diversidad, composición y estructura de la macrofauna bentónica. Por ello, es importante realizar investigaciones que conjunten dicha información para dar una respuesta.

El proceso mediante el cual se analizan datos de diferentes estudios realizados sobre el mismo tema tiene diferentes nombres, y alcances, en cuanto al número de trabajos y al periodo del análisis; por ejemplo, se le llama “metanálisis” cuando se quiere sintetizar resultados de diferentes estudios, o cuando los resultados producto de éste, buscan ser más sólidos que los generados por cualquier estudio previo por sí solo. Asimismo, de acuerdo con Friesen *et al.* (2014) e Isaac *et al.* (2020), con un “análisis integrador” se pueden iden-

tificar patrones, tendencias y relaciones que no serían evidentes al analizar cada conjunto de datos por separado.

Con base en lo anterior, mediante un análisis integrador, en este estudio se busca ob-

tener una comprensión más completa sobre la distribución y riqueza de la macrofauna bentónica con relación a la heterogeneidad del hábitat de la laguna arrecifal de Sacrificios, Veracruz.

Métodos

El arrecife Sacrificios se encuentra a 2.4 km de la costa frente a la conurbación Veracruz-Boca del Río, tiene forma elíptica con un eje mayor de 750 m orientado en dirección NO-SE y un punto más ancho de 450 m. Al centro tiene una isla rodeada por una laguna arrecifal semicerrada, somera (0.5 a 2 m) y con poca dinámica.

El fondo de la laguna varía desde sustratos duros hasta sedimentos finos, presentando una heterogeneidad de hábitats como: zonas de arena desnuda con presencia de rocas de coral muerto, zonas de arena con pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y presencia de macroalgas, así como zonas de arena con parches de coral (Domínguez-Castanedo *et al.*, 2007; Ibarra-Morales & Abarca-Arenas, 2007; González-González, 2009; Aguilera-Arias, 2012; Estrella-Ruiz, 2014; Arellano-Méndez *et al.*, 2016). Esta heterogeneidad ambiental y diversidad de hábitats, permite el establecimiento de diversas comunidades de macrobentos, como crustáceos, moluscos, equinodermos, y poliquetos que son de interés para el estudio científico de la diversidad biológica (Lara *et al.*, 1992; Granados-Barba *et al.*, 2007, 2015, 2019).

La información empleada para el análisis integrador proviene de los estudios de Domínguez-Castanedo *et al.*, 2007, 2012; Estrella-Ruiz, 2014), cuyos muestreos de

campo se realizaron en el interior de la laguna arrecifal considerando cinco transectos perpendiculares a la línea de playa distribuidos en arreglo radial (figura 1). En cada transecto se realizaron cuatro estaciones de muestreo tomando en cuenta los cuatro tipos de hábitat mencionados.

En los estudios de rocas de coral muerto, éstas se recolectaron manualmente en la zona litoral de la isla seleccionando rocas de un tamaño aproximado de 10x10x10 cm, las cuales se colocaron en bolsas de malla de nailon de 0.5 mm para impedir el escape de la macrofauna bentónica. El material recolectado se colocó en una cubeta con agua dulce para provocar un choque osmótico en los organismos y propiciar que salgan de sus galerías.

En los estudios de hábitats de arenas, pastos marinos y parches de coral, las muestras de macrofauna bentónica se obtuvieron mediante un dispositivo de succión subacuático colocado sobre un nucleador que cubría una superficie de 0.88 m² y un volumen de 13.22 dm³. Posteriormente, lo recolectado se tamizó a través de una malla con apertura de 0.5 mm; los organismos retenidos se introdujeron en bolsas de plástico etiquetadas que contenían una solución de formaldehído al 10% para su fijación (Eleftheriou, 2013).

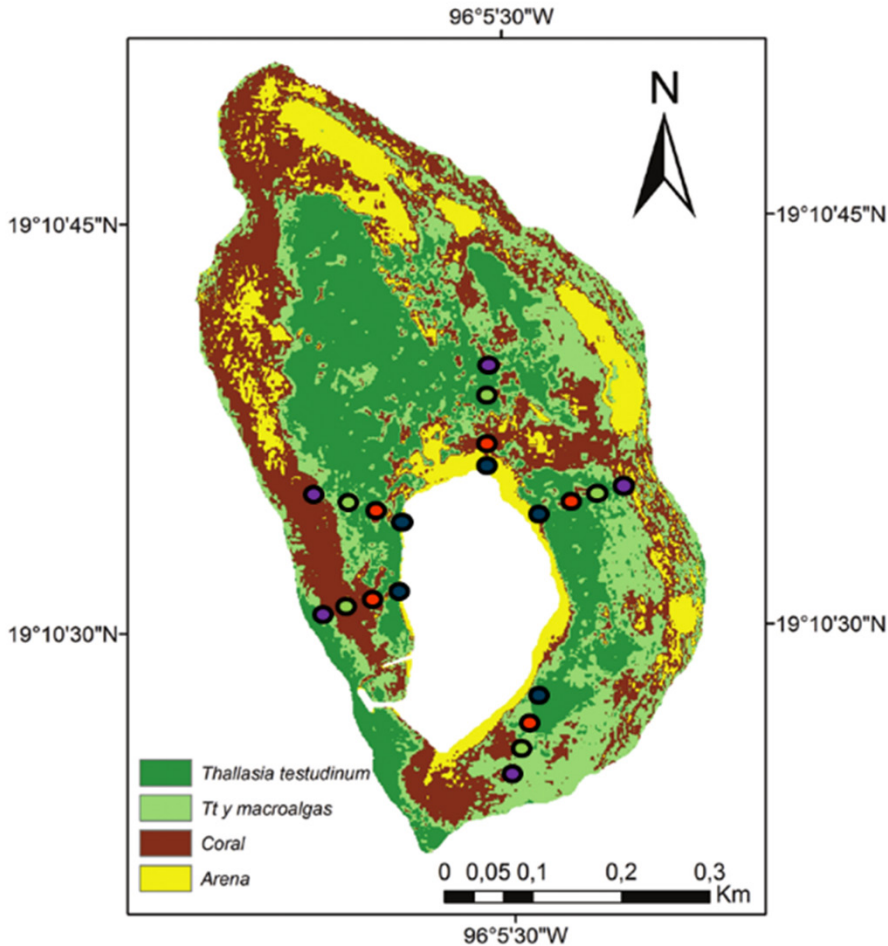


Figura 1. Área de estudio y distribución de las estaciones de muestreo en relación con los tipos de hábitat de la laguna arrecifal de Sacrificios. Los círculos son las estaciones y el color es el hábitat: Azul=Roca de coral muerto; Rojo=Arena; Verde=Pastos marinos; Violeta=Parches de coral. modificado de Arellano-Méndez *et al.* (2016).

En el laboratorio, las muestras fueron lavadas y los organismos separados e identificados, al microscopio, hasta el nivel taxonómico de especie, utilizando literatura especializada para cada grupo. El material identificado, se colocó en frascos etiquetados que contenían alcohol al 70 %, para su preservación. La información se registró en bases de datos y se agruparon en una sola

matriz de datos para realizar el análisis integrador.

La diversidad de especies se estimó mediante curvas de acumulación de especies utilizando el software EstimateS (Colwell, 2013), tanto a nivel de laguna como para probar hipótesis sobre la regionalización de Barlovento y Sotavento que presenta la laguna. Los parámetros de las curvas (media,

desviación estándar e intervalos de confianza del 95%) se estimaron mediante *bootstrapping* con 100 permutaciones e incluyendo extrapolaciones de las muestras a 75 muestras (a nivel de laguna y por regiones). Las curvas se graficaron en R, utilizando el paquete *iNext* (Hsieh *et al.*, 2016); además, se analizó el estimador Chao1 como estimador no paramétrico y como referencia de suficiencia muestral (Chao *et al.*, 2016). La diferencia de diversidad entre regiones se analizó mediante una prueba *t-student*.

En términos ecológicos, raramente se puede trabajar con una comunidad completa, razón por la que “al estudio de una parte de una comunidad seleccionada desde un punto de vista taxonómico” se denomina ensamblaje (Fauth *et al.*, 1996), por lo tanto, para transmitir la información de la descripción de la diversidad, composición y estructura de las especies recolectadas de macrofauna bentónica se referirá a ellas como ensamblajes.

Para describir la variación en la estructura de los ensamblajes en relación con los tipos de hábitat, primero se construyó una matriz de datos de presencia y abundancia de especies, se calcularon las métricas de riqueza y abundancia de especies, luego se calculó una matriz de distancia euclidiana para cada métrica y posteriormente se realizó un análisis multivariado permutado de va-

rianza de una vía (PERMANOVA) (Anderson, 2014). Para describir la variación espacial en relación con el tipo de hábitat, a partir de la primera matriz construida, se aplicó una transformación de tipo raíz cuadrada y se calculó una matriz triangular de similitud de Bray-Curtis asimismo se realizó un PERMANOVA de una vía. Adicionalmente, se realizó un análisis a posteriori para cada fuente de variación significativa, utilizando pruebas *t* para PERMANOVA. Se realizaron unas 9999 permutaciones para determinar la distribución de los datos, bajo la hipótesis nula de que no hay diferencias entre los ensamblajes de los distintos tipos de hábitat.

Para representar esta variación, se realizó un Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) para describir para describir la ordenación espacial de los ensamblajes en la laguna arrecifal. El análisis CAP es un tipo de ordenación que mide el cambio en la estructura de las variables de respuesta (macrofauna) debido a cualquier variable predictora definida *a priori* (“Hábitat”), mostrando una nube de puntos en el espacio multivariante que permite visualizar patrones de distribución (Anderson & Willis, 2003). Adicionalmente, se realizó un gráfico *Shadeplot* para describir la distribución espacial de los ensamblajes de macrobentos en la laguna arrecifal de los diferentes tipos de hábitat (Clarke & Gorley, 2015).

Resultados

Después de la integración de la información, el total de macrobentos de la laguna arrecifal de Sacrificios recolectado fue de 3 767 organismos pertenecientes a 181 especies, 122

géneros, 61 familias, 30 órdenes, seis clases y cuatro filos. Los principales taxones incluyen poliquetos, el grupo dominante con 134 especies y 3 169 individuos, le siguen

crustáceos con 25 especies y 479 individuos, moluscos con 13 especies y 47 individuos y equinodermos con nueve especies y 72 individuos. El número de especies (figura 2a) y el número de individuos fue diferente en relación con el tipo de hábitat analizado (figura 2b), donde los poliquetos tuvieron presencia en todos los tipos de hábitat analizados.

En general, la diversidad de especies acumulada para toda la laguna arrecifal de Sacrificios (231.94 ± 22.43 spp), y extrapolada a 75 muestras, fue inferior a la estimada por el estimador no paramétrico Chao 1 (252.61 ± 68.74 spp, $N=37$ muestras) (figura 3a), lo que sugiere que la riqueza de especies del macrobentos es aún más alta que la actual. De esta forma,

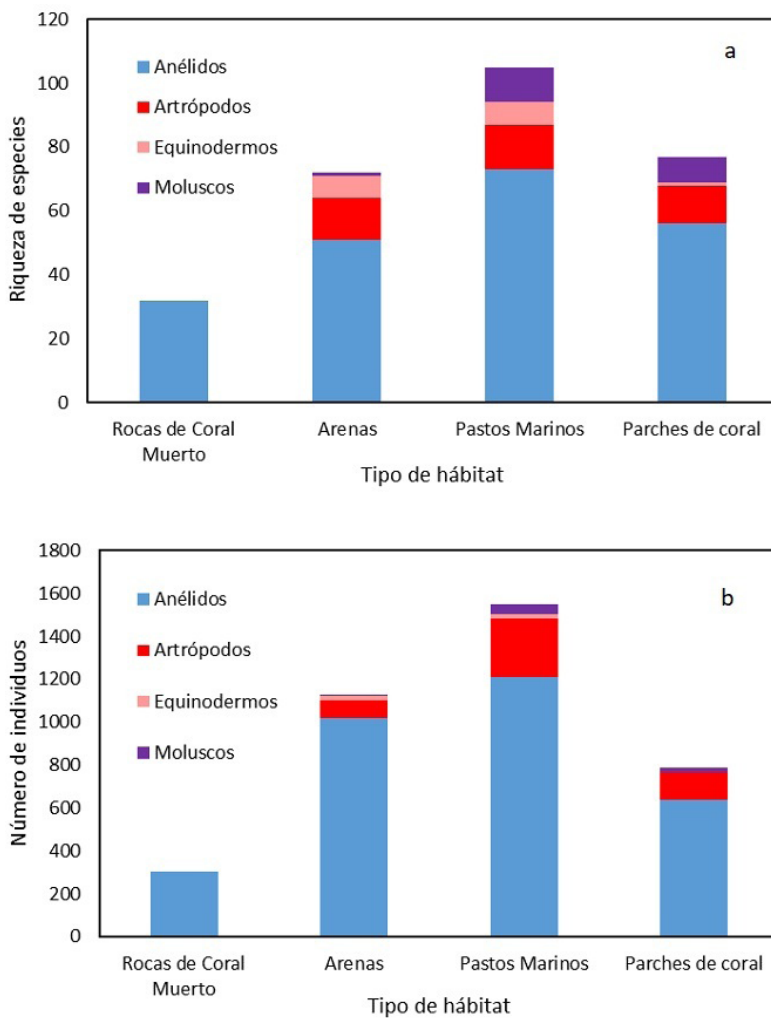


Figura 2. Distribución de los grupos taxonómicos por tipo de hábitat en función de: a) riqueza de especies; b) abundancia.

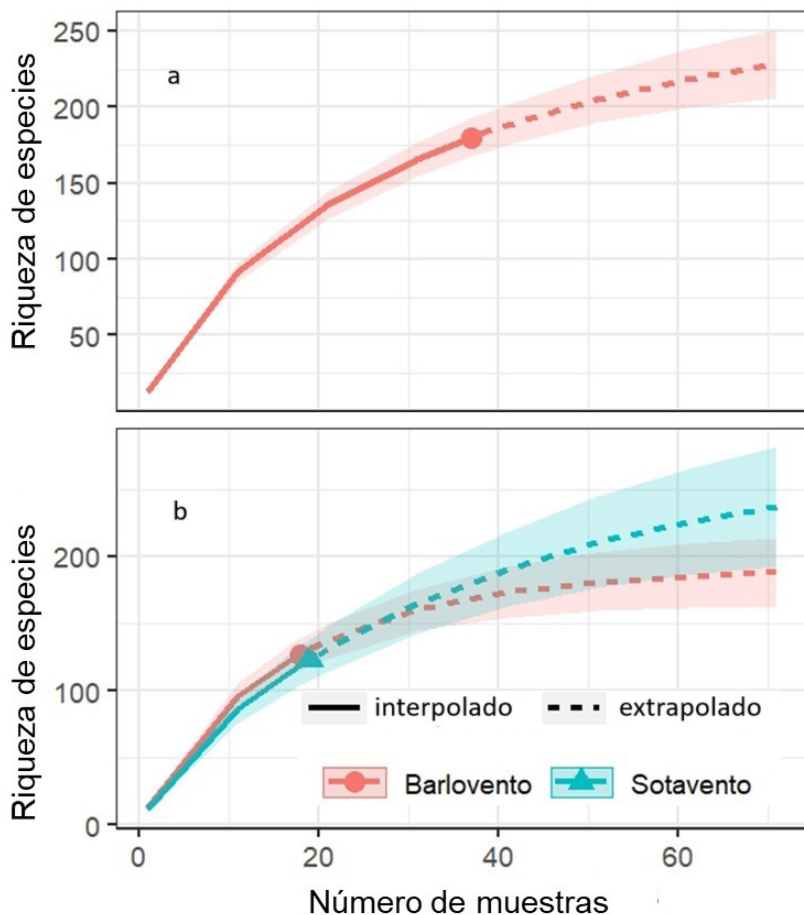


Figura 3. Curva de especies: a) general, extrapolada a 75 muestras, y b) por región, extrapolada a 75 muestras. La línea continua representa la media, mientras que la línea discontinua representa la curva extrapolada; el área sombreada representa los intervalos de confianza al 95 % para cada curva estimada.

se considera un buen esfuerzo de muestreo en la zona pese a que no se alcanzó la asíntota.

Considerando las regiones de la laguna, en Sotavento la riqueza de especies estimada fue de 240.68 ± 45.37 spp, mientras que en Barlovento fue de 188.56 ± 31.57 spp (ambas curvas extrapoladas a 75 muestras). Las comparaciones mediante pruebas t de Student no mostraron diferencias significativas

entre regiones ($t= 1.66$, $p= >0.05$). La curva para el Sotavento no alcanzó la asíntota estimada, lo que sugiere la posibilidad de un mayor número de especies relacionado con las condiciones ambientales que se dan en esta región, mientras que para el Barlovento la curva parece alcanzar la asíntota estimada (figura 3b).

En cuanto a su distribución espacial, los análisis de los atributos de la comunidad

(riqueza de especies y abundancia) en función del tipo de hábitat mostró lo siguiente: con el análisis PERMANOVA univariado no se detectaron diferencias significativas para ambos casos, riqueza de especies ($Pseudo-F=0.081207$, $p=0.969$) y abundancia ($Pseudo-F=0.33417$, $p=0.826$) (figura 4); sin embargo, con el análisis PERMANOVA multivariado,

se encontraron diferencias significativas ($Pseudo-F=1.7876$, $p=0.002$).

La prueba por pares indicó que el hábitat RCM difería significativamente del hábitat de arena ($t=1.617$, $p=0.009$), en el resto de las comparaciones Arenas-Pastos marinos-Restos coralinos no se detectaron diferencias significativas (tabla 1).

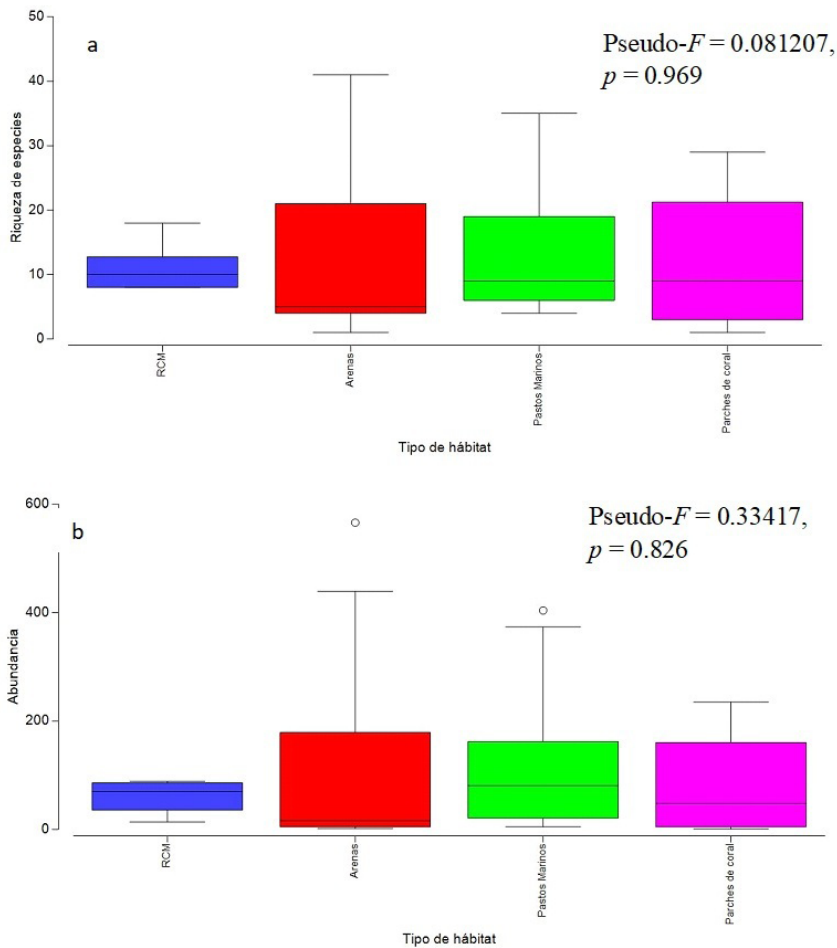


Figura 4. Descriptores de los ensambles de macrobentos por tipo de hábitat en la laguna arrecifal de Sacrificios: a) Riqueza de especies, y b) abundancia.

Tabla 1. Resumen de la prueba PERMANOVA univariado y pruebas por pares, utilizando el hábitat como factor de agrupamiento.

Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Únique perms
Hábitat	3	18994	6331.3	1.7876	0.002	999
Residuales	33	1.1688E+05	3541.7			
Total	36	1.3587E+05				
Test pareado	t	P(perm)	Únique perms			
Rocas de coral muerto-Arenas	1.617	0.009	793			
Arenas-Pastos marinos	1.2292	0.119	999			
Pastos marinos-Parches de coral	0.99557	0.413	994			

El análisis CAP se muestra la disposición espacial de los ensamblajes de macrobentos en dos grupos (figura 5), donde el grupo de rocas de coral muerto (RCM) se separa de los restantes tipos de hábitat.

El gráfico *shadeplot* (figura 6) muestra la 50 especies con mayor ocurrencia y, a través del dendrograma, se observan dos grupos igual que en el análisis CAP. El primero está conformado por especies de poliquetos del

hábitat RCM donde, solo algunas de éstas, se distribuyen también en los otros tipos de hábitat. El segundo está conformado por especies de poliquetos, crustáceos, moluscos y equinodermos que se distribuyen en los hábitats de arenas, pastos marinos y parches de coral, pero éstas no tienen ocurrencia en el hábitat de RCM, lo cual indica que no todas pueden ocupar este tipo de hábitat.

Discusión

Caracterización del macrobentos

Al realizar la integración de datos, la macrofauna bentónica de la laguna arrecifal de Sacrificios suma 181 especies de cuatro taxones como son Polychaeta, Crustacea, Mollusca y Echinodermata, lo cual representan el 72 % de las especies considerando las estimaciones paramétricas realizadas; es decir, la riqueza de especies en la laguna es aun mayor de la aquí recolectada.

En general, la macrofauna bentónica estuvo dominada por poliquetos, lo cual es un

patrón reportado para diferentes arrecifes en el SAV, donde éstos constituyen alrededor del 80% de la riqueza y abundancia total (Granados-Barba *et al.*, 2007; Granados-Barba & Solís-Weiss, 2010; Pamungkas *et al.*, 2021; Capa & Hutchings, 2021); sin embargo, los estudios de poliquetos en lagunas arrecifales aún son limitados, en especial los correspondientes a la criptofauna (Estrella-Ruiz, 2014; Acevedo-Barradas *et al.*, 2019).

Los anfípodos fueron los crustáceos más abundantes, éstos son característicos de há-

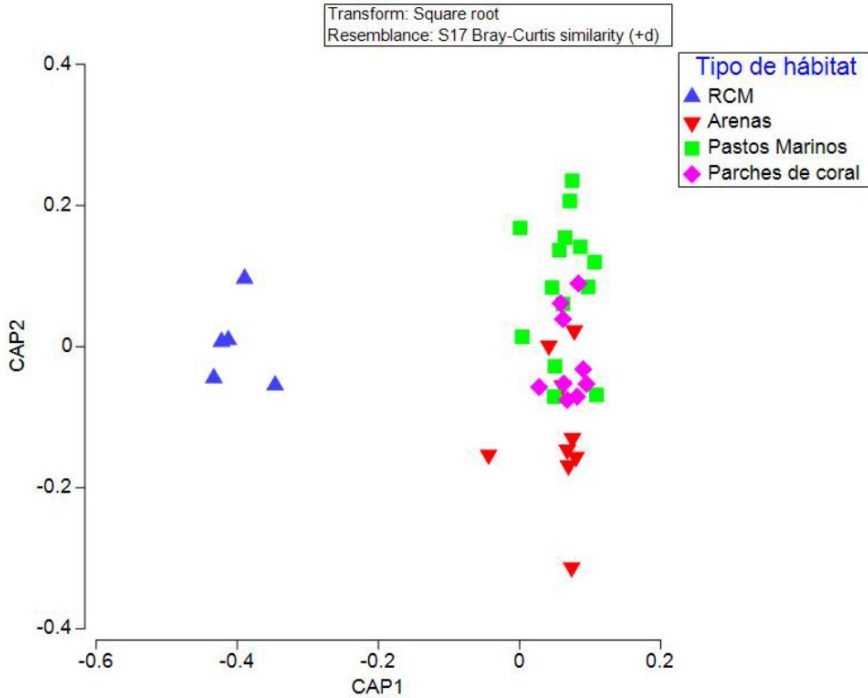


Figura 5. Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) de los sitios muestreados con base en la composición y abundancia relativa de conjuntos de macrofauna bentónica en la laguna de arrecifes Sacrificios por tipo de hábitat.

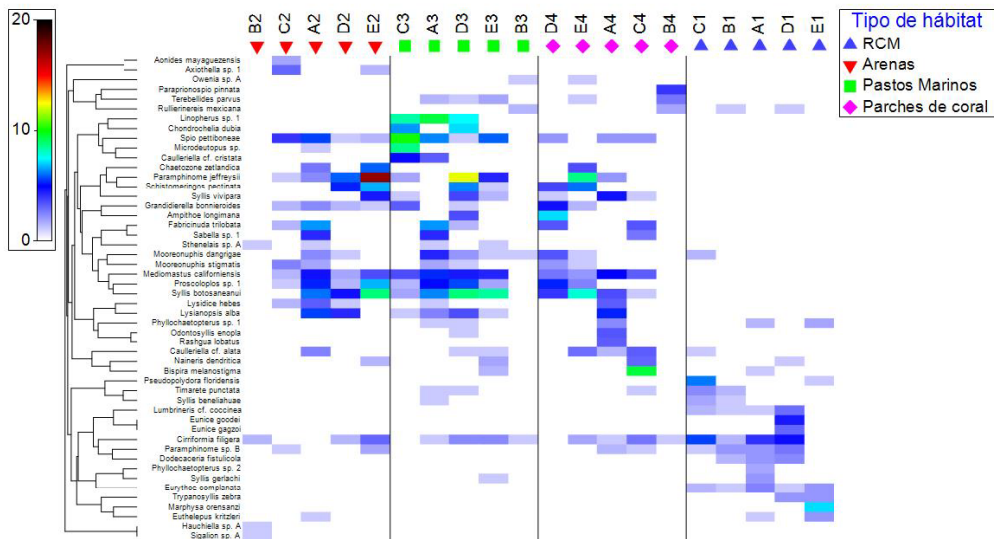


Figura 6. Composición y abundancia y dendrograma de los ensambles de macrofauna bentónica en relación con el tipo de hábitat bentónico de la laguna arrecifal de Sacrificios, Veracruz, golfo de México.

bitats rocosos y de fondos blandos (Dauvin *et al.*, 1994; Lourido *et al.*, 2008; de la Ossa-Carretero *et al.*, 2015). De igual forma, los moluscos y equinodermos pueden ocultarse entre las oquedades de los corales para refugiarse o fijarse en las raíces de los pastos marinos y obtener su alimento (Solís-Marín *et al.*, 2007; Aguilar-Estrada *et al.*, 2014; Cruz-López *et al.*, 2015). En efecto, en los ambientes de lagunas arrecifales la presencia de pastos marinos, macroalgas o corales, favorecen el establecimiento de la macrofauna ya que les brindan protección, refugio y alimentación (Lewis, 1987; Leopardas *et al.*, 2014; Kramer *et al.*, 2017).

Curvas de acumulación y estimación de la riqueza de especies

De acuerdo con Gotelli & Colwell (2001), la riqueza de especies de una localidad es la medida más utilizada de la diversidad; sin embargo, considerando que no siempre se pueden recolectar todas las especies de una localidad, se han utilizado estimadores de riqueza que completan esta falta de especies. Uno de estos estimadores, que es no paramétrico y se basa en la abundancia y presencia de especies, es Chao1 (Gotelli & Colwell, 2010). Los estimadores de diversidad global, y la estimada por Chao1, sugieren que la diversidad del macrobentos en la laguna arrecifal de Sacrificios es alta en cuanto a riqueza de especies con respecto al número de muestras, si bien, la curva acumulada no alcanzó la asíntota estimada, el número total de muestras representa un buen esfuerzo de muestreo en la zona.

Considerando las regiones arrecifales, a pesar de no encontrar diferencias estadísticas,

la curva del número de especies es mayor en Sotavento que en Barlovento; sin embargo, las curvas son distintas cuando se comparan gráficamente. Tunnell *et al.* (2010) mencionan que el mayor número de especies en el Sotavento se debe a que es una zona con menor dinámica que propicia mayor cobertura de pastos marinos y desarrollo coralino, a diferencia del Barlovento donde existe una mayor dinámica en general.

Distribución espacial del macrobentos

Las comunidades ecológicas pueden ser diferentes en cuanto a grupos taxonómicos y número de especies que contienen. Una manera de describir esta diferencia es a través del análisis de la estructura comunitaria, el cual es el número de especies y sus números relativos (abundancia). En el presente trabajo el análisis de la estructura de los ensamblajes en función del tipo de hábitat, el análisis PERMANOVA univariado para las variables respuesta de riqueza y abundancia de especies, en ambos casos no detectaron diferencias significativas, riqueza de especies ($Pseudo-F=0.081207$, $p=0.969$) y abundancia ($Pseudo-F=0.33417$, $p=0.826$) (figuras 4a y b). Fonseca *et al.* (2011) y Navarro-Barranco & Guerra-García (2015) encontraron los mismos resultados al analizar estas variables para ensamblajes del meiobentos y macrocrustáceos; ambos trabajos concluyen que la ausencia de diferencias puede estar asociada con el diseño del estudio en términos de replicación, sugiriendo que en ecosistemas con alta heterogeneidad es necesario realizar un mayor número de réplicas para comprobar si estas tendencias se mantienen o cambian.

En cambio, de acuerdo con el análisis PERMANOVA multivariado se detectaron diferencias significativas, los gráficos CAP y *Shadeplot* sugieren que la heterogeneidad del hábitat es un factor que influye en la composición y distribución del macrobentos; sumado a esto, la complejidad del hábitat es otro factor a considerar debido a que estructuras biogénicas, como algas coralinas, pastos marinos y parches de coral, ofrecen protección ante distintos depredadores, o ante condiciones físicas e hidrográficas adversas (Ávila *et al.*, 2015). El desarrollo de un ecosistema heterogéneo complejo proporciona una variedad de recursos alimenticios que pueden ser explotados por diversas especies (Pierre & Kovalenko, 2014; Loke & Chisholm, 2022).

Al respecto, algunas especies de poliquetos del hábitat de RCM perforan el sustrato duro y/o forman galerías en su interior, mientras que otros aprovechan las fisuras del sustrato para resguardarse, de ahí el nombre de criptofauna horadora u oportunista en los arrecifes (Peyrot-Clausade, 1974; Hutchings, 1978; Fernández *et al.*, 2012; Estrella-Ruiz, 2014). En efecto, al morir el coral, por factores abióticos como los procesos sedimentación, las tormentas, el oleaje, temperaturas altas, cambios en la salinidad o turbidez (Anthony & Larcombe, 2000; Mayfield *et al.*, 2013; Jones *et al.*, 2020) o bióticos como herbívoros, perforadores, o blanqueamiento (Bellwood *et al.*, 2006; Hoey & Bellwood, 2011; McClanahan *et al.*, 2014), el esqueleto de las rocas crea sustrato disponible para ser colonizados por organismos de la proporciona refugio y abarcar otro tipo de fuentes de alimento (Hutchings & Peyrot-Clausade, 2002).

El hábitat arenas se caracteriza por estar descubierta, desprotegida y sin estructuras que permitan la fijación de los organismos, dejándolos expuestos; por ello es que suele estar habitado por especies que deambulan libremente o excavan madrigueras dentro del sedimento, como es el caso de las especies de poliquetos y crustáceos que se recolectaron en este estudio. De acuerdo con Quesada-Silva & Pires-Vanin (2017) y Magni & Gravina (2023), los hábitats descubiertos tienden a tener valores más bajos de densidad y de riqueza de especies que aquellos con presencia de praderas de pastos marinos.

En comparación, el hábitat de pastos marinos proporciona alimento y refugio, así como áreas de reproducción y crianza (Attrill *et al.*, 2000; Boström *et al.*, 2006). La presencia de algas coralinas y pastos marinos, reducen la hidrodinámica mitigando alrededor del 75-90 % de la energía del oleaje (Salas-Monreal *et al.*, 2009); asimismo, anclan y filtran los sedimentos contribuyendo en la claridad del agua (Ibarra-Morales & Abarca-Arenas, 2007; Huang *et al.*, 2012; Tokasi *et al.*, 2024). En estos hábitats se encuentran crustáceos decápodos que son reguladores de las praderas marinas (Nelson, 1981; Briones-Fourzán *et al.*, 2020) y los poliquetos Onuphidae coadyuvan a la estabilización del sedimento marino (Palomo *et al.*, 2000; Carrera-Parra, 2009), mientras que los moluscos y equinodermos promueven el reciclaje de nutrientes mediante la eliminación de grandes cantidades de sedimentos (Wilson *et al.*, 1993; Calva, 2002; MacTavish *et al.*, 2012).

Finalmente, el hábitat parches coralinos, se caracteriza por una alta complejidad es-

tructural (Graham & Nash, 2013) proporcionando microhábitats que asocian diversos ensamblajes vivos como macroalgas, esponjas y gorgonias, así como componentes abióticos como sustrato duro con escombros, rocas coralinas muertas, rocas sedimentarias y conchas de caracol. Esta complejidad favorece la presencia de diferentes especies que habitan en las estructuras rocosas o corali-

nas, ya que éstas les proporcionan espacios con oquedades que se ocupan como refugio y protección ante depredadores, así como zonas con diferentes accesos para obtención del alimento (Domínguez-Castanedo *et al.*, 2007; Estrella-Ruiz, 2014, Kramer *et al.*, 2014; Acevedo-Barradas *et al.*, 2019; Capa & Hutchings, 2021).

Conclusiones

El análisis integrador permitió establecer el estado actual de la diversidad de la macrofauna bentónica en la laguna del arrecife Sacrificios, mediante la caracterización de su abundancia, riqueza específica, y distribución espacial. Este tipo de análisis coadyuvó a identificar patrones ecológicos generales de la macrofauna bentónica en lagunas arrecifales.

La macrofauna bentónica recolectada en la laguna del arrecife Sacrificios se compone de 3 767 individuos, clasificados en cuatro filos, seis clases, 30 órdenes, 61 familias, 122 géneros y 181 especies. Las estimaciones indican que en esta laguna aún falta por recolectarse un 28 % de las especies.

Annelida Polychaeta es el taxón dominante en los cuatro tipos de hábitat lagunares representando el 74 % del total recolectado,

seguido de Crustacea (14 %), Mollusca (7 %) y Echinodermata (5 %).

El hábitat de rocas de coral muerto presenta una fauna particular (criptofauna), la cual es diferente a la que se recolectó en los hábitats de arenas, pastos marinos y parches de coral.

La región de la laguna de Barlovento tiene una menor riqueza de especies, pero un mayor número de individuos que la región de Sotavento.

La heterogeneidad del hábitat y la complejidad estructural de la laguna arrecifal de Sacrificios son factores ambientales que afectan la composición, estructura y distribución de la macrofauna bentónica, ya que generan condiciones que proporcionan espacios y fuentes de recursos alimenticios que favorecen una riqueza de especies más alta.

Agradecimientos

Al CONAHCYT por la beca otorgada al primer autor para estudiar la maestría en Ecología y Pesquerías. El trabajo se realizó en el marco del proyecto: CONACYT Ciencia de Frontera

2019 “Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México: caracterización espacio temporal y establecimiento de procesos históricos evolutivos” CLAVE 39553.

Literatura citada

- Acevedo-Barradas, T.E., Granados-Barba, A. & V. Solís-W., 2019. Familias de anélidos poliquetos asociadas a coral muerto en arrecifes del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Pp. 157-176. In: Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara & D. Salas-Monreal (eds.). Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. 376 pp.
- Aguilar-Estrada, L.G., Ortigosa, D., Urbano, B. & M. Reguero, 2014. Análisis histórico de los gasterópodos de la laguna arrecifal de isla Verde, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2):502-512.
- Aguilera-Arias, J., 2012. Caracterización estructural y dinámica del paisaje en lagunas arrecifales: estudio de caso Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis de Maestría en Ecología y Pesquerías. Universidad Veracruzana. México. 81 pp.
- Anderson, M., 2014. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*. Pp. 1-15.
- Anderson, M. & T. Willis, 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84(2):511-525.
- Anthony, K. & P. Larcombe, 2000. Coral reefs in turbid waters: sediment-induced stresses in corals and likely mechanisms of adaptation. pp. 239-244. In: Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, vol. 1.
- Arellano-Méndez, L., J. Bello-Pineda, J. Aké-Castillo, H. Pérez-España & L. Martínez-Cárdenas, 2016. Distribución espacial y estructura morfométrica de las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en dos arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(2):427-448.
- Atrill, M., J. Strong & A. Rowden, 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity?. *Ecography*, 23(1):114-121.
- Ávila, E., B. Yáñez & L. Vázquez-Maldonado, 2015. Influence of habitat structure and environmental regime on spatial distribution patterns of macroinvertebrate assemblages associated with seagrass beds in a southern Gulf of Mexico coastal lagoon. *Marine Biology Research*, 11(7):755-764.
- Bellwood, D., A. Hoey, J. Ackerman, & M. Depczynski, 2006. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology*, 12(9):1587-1594.
- Boström, C., E. Jackson, & C. Simenstad, 2006. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: a review. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 68(3-4):383-403.
- Briones-Fourzán, P., V. Monroy-Velázquez, J. Estrada-Olivo, & E. Lozano-Álvarez, 2020. Diversity of seagrass-associated decapod crustaceans in a tropical reef lagoon prior to large environmental changes: A baseline study. *Diversity*, 12(5):205.

- Calva, L.G., 2002. Hábitos alimenticios de algunos equinodermos. Parte 2. Erizos de mar y pepinos de mar. *ContactoS*, 47:54-63.
- Capa, M. & P. Hutchings, 2021. Annelid diversity: Historical overview and future perspectives. *Diversity* 13(3):129.
- Carrera-Parra, L., 2009. Onuphidae Kinberg, 1865. Pp. 363-378. In: Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Vol. II. 751pp
- Chao, A., K. Ma & T. Hsieh, 2016. User's guide for iNEXT online: Software for interpolation and extrapolation of species diversity. *Code*, 30043:1-14.
- Chávez, E., J. Tunnell Jr, & K. Withers, 2010. Zonación y ecología de los arrecifes: Plataforma Veracruzana y Banco de Campeche. Pp. 60-100. In: Tunnell Jr., J., E. Chávez & K. Withers (eds). Arrecifes Coralinos del Sur del Golfo de México. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México. 216 pp.
- Clarke, K.R. & R. Gorley, 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth.
- Colwell, R.K., 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9 and earlier. User's Guide and application.
- Cruz-López, F., V. Villanueva-Sousa, A. Vázquez-Machorro & J.L. Tello-Musi, 2015. Investigaciones sobre moluscos gastrópodos del Sistema Arrecifal Veracruzano. Pp. 75-98. In: Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara & D. Salas-Monreal (eds.). Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. 366 pp.
- Dauvin, J., A. Iglesias & J. Lorgeré, 1994. Circalittoral supra-benthic coarse sand community from the Western English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 74:543-562.
- De La Ossa-Carretero, J., Y. Del Pilar Ruso, F. Giménez-Casaldueiro, & J. Sánchez-Lizaso, 2015. Amphipoda assemblages in a disturbed area (Alicante, Spain, Western Mediterranean). *Marine Ecology*, 37(3):503-517.
- Domínguez-Castanedo, N., A. Granados-Barba & V. Solís-Weiss, 2007. Estudio preliminar de la macrofauna bentónica presente en la laguna del arrecife Sacrificios. Pp. 113-126. In: Granados-Barba, A., L. Abarca-Arenas & J.M. Vargas-Hernández (eds.) Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche. 376 pp.
- Eleftheriou, A., 2013. Methods for the study of marine benthos. John Wiley & Sons.
- Estrella-Ruiz, A., 2014. Estructura de la comunidad de anélidos poliquetos de cuatro ambientes de la laguna del arrecife Sacrificios, Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 75pp.
- Fernández, P., D. Bone, & C. Rodríguez, 2012. Cryptofaunal polychaetes from oceanic and continental reefs in Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 88(2):339-352.
- Fonseca, G., P. Hutchings, & F. Gallucci, 2011. Meiobenthic communities of seagrass beds (*Zostera capricorni*) and unvegetated sediments along the coast of New South Wales, Australia. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 91(1):69-77.
- Friesen, S., E. Babbie & C. Westie, 2014. Data analysis and interpretation. Pp. 464-507. In: Babbie E. (ed.). The Practice of Social Research, 14th ed. Cengage Learning. 608 pp.
- González-González, J.A., 2009. Dinámica de las comunidades de macrofitas en el Arrecife de Sacrificios, Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ecología y Pesquerías. Universidad Veracruzana, México. 93pp.
- Gotelli, N. & R. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4):379-391.

- Gotelli, N. & R. Colwell, 2010. Estimating species richness. Pp. 39-54. In: Magurran, A. & B. McGill (Eds.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press. 345 pp.
- Graham, N.A. & K.L. Nash, 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32:315-326.
- Granados-Barba, A., L.G. Abarca-Arenas & J.M. Vargas-Hernández, 2007. *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Granados-Barba, A. & V. Solís-Weiss, 2010. Poliquetos. Pp. 300-306. In: Villalobos-Zapata, G. & J. Mendoza Vega (coord.). *La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 p.
- Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal, & C. González-Gándara, 2015. Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. 366 pp.
- Granados-Barba, A., L., Ortiz-Lozano, C. González-Gándara, & D. Salas-Monreal, 2019. *Estudios científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. 376 pp.
- Hoey, A. & D. Bellwood, 2011. Suppression of herbivory by macroalgal density: critical feedback on coral reefs?. *Ecology Letters*, 14(3):267-273.
- Hsieh, T., Ma, K & A. Chao, 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology & Evolution*, 7(12):1451-1456.
- Huang, Z., L. Lenain, W. Melville, J. Middleton, B. Reineman, N. Statom, & R. McCabe, 2012. Dissipation of wave energy and turbulence in a shallow coral reef lagoon. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C3).
- Hutchings, P., 1978. Non-colonial cryptofauna. In: Stoddart, D. & T. Johannes (eds). *Coral reefs: research methods*. UNESCO, Paris, 251-263.
- Hutchings, P., & M. Peyrot-Clausade, 2002. The distribution and abundance of boring species of polychaetes and sipunculans in coral substrates in French Polynesia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269(1):101-121.
- Ibarra-Morales, N. & L. Abarca Arenas, 2007. Distribución, abundancia y biomasa de *Thalassia testudinum* en la laguna del arrecife Sacrificios, Veracruz. Pp. 161-172. In: Granados-Barba, A., L. Abarca-Arenas, & J.M. Vargas-Hernández (eds.) *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Isaac, N., M. Jarzyna, P. Keil, L. Dambly, P. Borsch-Supan, E. Browning, S. Freeman, N. Golding, G. Guillera-Aroita, P. Henrys, S. Jarvis, J. Lahoz-Monfort, J. Pagel, O. Prescott, R. Schmucki, E. Simmonds, & R. O'Hara, 2020. Data integration for large-scale models of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(1):56-67.
- Jones, R., N. Giofre, H. Luter, T. Neoh, R. Fisher, & A. Duckworth, 2020. Responses of corals to chronic turbidity. *Scientific Reports*, 10(1)1-13.
- Kramer, M., D. Bellwood, & O. Bellwood, 2014. Benthic Crustacea on coral reefs: a quantitative survey. *Marine Ecology Progress Series*, 511:105-116.
- Kramer, M., D. Bellwood, R. Taylor, & O. Bellwood, 2017. Benthic Crustacea from tropical and temperate reef locations: differences in assemblages and their relationship with habitat structure. *Coral Reefs*, 36:971-980.
- Krutak, P., 1998. Petrography and provenance of siliciclastic sediments, Veracruz-Anton Lizardo reefs, Mexico. *Oceanographic Literature Review*, 9(45):1535.

- Lara, M., C. Padilla, C. García, & J. Espejel, 1992. Coral reefs of Veracruz, Mexico: I. zonation and community. *Proceedings Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*, 1:535-594.
- Leopardas, V., W. Uy, & M. Nakaoka, 2014. Benthic macrofaunal assemblages in multispecific seagrass meadows of the southern Philippines: Variation among vegetation dominated by different seagrass species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457:71-80.
- Lewis, F., 1987. Crustacean epifauna of seagrass and macroalgae in Apalachee Bay, Florida, USA. *Marine Biology*, 94(2):219-229.
- Loke, L. & R. Chisholm, 2022. Measuring habitat complexity and spatial heterogeneity in ecology. *Ecology Letters*, 25(10):2269-2288.
- Lourido, A., J. Moreira, & J. Troncoso, 2008. Assemblages of peracarid crustaceans in subtidal sediments from the Ría de Aldán (Galicia, NW Spain). *Helgoland Marine Research*, 62:289-301.
- MacTavish, T., J. Stenton-Dozey, K. Vopel, & C. Savage, 2012. Deposit-feeding sea cucumbers enhance mineralization and nutrient cycling in organically-enriched coastal sediments. *PloS one*, 7(11):e50031.
- Magni, P. & M. Gravina, 2023. Macrobenthos of lagoon ecosystems: a comparison in vegetated and bare sediments. *Advances in Oceanography and Limnology*, 14(1).
- Mayfield, A., M. Chen, P. Meng, H. Lin, C. Chen, & P. Liu, 2013. The physiological response of the reef coral *Pocillopora damicornis* to elevated temperature: results from coral reef mesocosm experiments in Southern Taiwan. *Marine Environmental Research*, 86:1-11.
- McClanahan, T., Graham, N. & E. Darling, 2014. Coral reefs in a crystal ball: predicting the future from the vulnerability of corals and reef fishes to multiple stressors. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7:59-64.
- Navarro-Barranco, C. & J. Guerra-García, 2016. Spatial distribution of crustaceans associated with shallow soft-bottom habitats in a coral reef lagoon. *Marine Ecology*, 37(1):77-87.
- Nelson, W.G., 1981. The role of predation by decapod crustaceans in seagrass ecosystems. *Kieler Meeresforschungen-Sonderheft*, 5:529-536.
- Ortiz-Lozano, L., H. Pérez-España, A. Granados-Barba, C. González-Gándara, A. Gutiérrez-Velázquez, & J. Martos, 2013. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management*, 86:22-32.
- Palomo, G. & O. Iribarne, 2000. Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bulletin of Marine Science*, 67(1):249-257.
- Pamungkas, J., C. Glasby, & M. Costello, 2021. Biogeography of polychaete worms (Annelida) of the world. *Marine Ecology Progress Series*, 657:147-159.
- Pearson, T.H., 2001. Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 39:233-267.
- Peyrot-Clausade, M., 1974. Ecological study of coral reef cryptobiotic communities: an analysis of the polychaete cryptofauna. 269-283. In: Proceedings Second International Coral Reef Symposium, Vol. 1. Great Barrier Reef Committee. Brisbane, Australia.
- Pierre, J.I. & K.E. Kovalenko, 2014. Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, 5(2):1-10.
- Quesada-Silva, M. & A. Pires-Vanin, 2017. Looking at the soft bottom around a coastal coral reef: the impact of terrigenous input on Polychaeta (Annelida) community. *Brazilian Journal of Oceanography*, 65:155-172.
- Quintana-Molina, J., 1991. Resultados del programa de Investigación en arrecifes Veracruzanos del Laboratorio de Sistemas Bentónicos Litorales. *Hidrobiológica*, 1(1):73-86.

- Ramírez-García, J.P., J. Terrados, O. Hernández, K. Pedraza & A. Quiroz, 2007. La vegetación de *Thalassia testudinum* en los arrecifes de Hornos, Sacrificios y Enmedio: Biomasa, productividad y dinámica de crecimiento. pp. 173-184. In: Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L.G. & J.M. Vargas-Hernández (Eds.). Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Salas-Monreal, D., D. Salas-de-León, A. Monreal-Gómez, & M. Riverón-Enzástiga, 2009. Current rectification in a tropical coral reef system. *Coral Reefs*, 28(4):871-879.
- Solís-Marín, F., A. Laguarda-Figueras & A. Gordillo-Hernández, 2007. Estudio taxonómico de los equinodermos del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Pp. 73-100. In: Granados-Barba, A., L. Abarca-Arenas, & J.M. Vargas-Hernández (Eds.) Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Terrados, J. & J.P. Ramírez-García, 2011. Cover and edge length to area ratio of seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows in coral reef lagoons (Veracruz Reef System, Southwest Gulf of México). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(3):224-230.
- Tozaki, K., G. Nishihara, A. Kawate, T. Konishi, Y. Sato, M. Ito, H. Fujimura, & A. Tanaka, 2024. Vegetation variety affected by local environments in a coral reef lagoon. *Phycological Research*, 72(2):112-122.
- Tunnell, J.W., Chávez, E. & K. Withers, 2010. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Pp. 141-149. In: Tunnell Jr., J.W., E. Chávez & K. Withers (eds). Arrecifes Coralinos del Sur del Golfo de México. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México. 216 pp.
- Watling, L., 2018. Macrofauna. Reference module in earth systems and environmental sciences. Pp. 1-7. In: Cochran, J., H. Bokuniewicz, & P. Yager (eds). Encyclopedia of Ocean Sciences.
- Wilson, R., B. Cohen, & G. Poore, 1993. The role of suspension-feeding and deposit-feeding benthic macroinvertebrates in nutrient cycling in Port Phillip Bay. Melbourne: CSIRO. Australia.

Nuevo Conocimiento sobre el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México:
integrando los ambientes costeros