

Dinámica de crecimiento del octocoral *Carijoa riisei* sobre un sustrato artificial en Manzanillo, Colima

Growth dynamics of the octocoral *Carijoa riisei* on an artificial substrate in Manzanillo, Colima

Cristian Moisés Galván-Villa^{1,6}, María Ana Tovar-Hernández², Fabián Alejandro Rodríguez-Zaragoza¹, Aramis Olivos-Ortiz³, Amílcar Leví Cupul-Magaña⁴, Judith Sánchez-Rodríguez⁵ y Eduardo Ríos-Jara¹

Recibido: 08 de noviembre de 2024.

Aceptado: 30 de abril de 2025.

Publicado: diciembre de 2025.

¹ Laboratorio de Ecología Molecular, Microbiología y Taxonomía, Departamento de Ecología Aplicada, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Cam. Ramón Padilla Sánchez 2100, Las Agujas, Zapopan, 44600, Jalisco, México. Email: cristian.galvan@academicos.udg.mx.

² Laboratorio de Biosistémica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Ave. Pedro de Alba s/n, San Nicolás de los Garza, 66455, Nuevo León, México.

³ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima, Carretera Manzanillo-Barra de Navidad, El Naranjo, Manzanillo, 28868, Colima, México.

⁴ Laboratorio de Ecología Marina, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, Av. Universidad 203, Ixtapa, Puerto Vallarta, 48280, Jalisco, México.

⁵ Laboratorio de Toxinología de Cnidarios, Unidad de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Prol. Av. Niños Héroes s/n, Puerto Morelos, 77580, Quintana Roo, México

⁶ Programa de Doctorado en Ciencias en Biosistémica, Ecología y Manejo de Recursos Naturales (BEMARENA), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Cam. Ramón Padilla Sánchez 2100, Las Agujas, Zapopan, 44600, Jalisco, México.

*Corresponding author:

Cristian Moisés Galván-Villa: e-mail: cristian.galvan@academicos.udg.mx

To quote as:

Galván-Villa, C. M. M. A. Tovar-Hernández, F. A. Rodríguez-Zaragoza, A. Olivos-Ortiz, A. Leví Cupul-Magaña, J. Sánchez-Rodríguez & E. Ríos-Jara. 2025. Dinámica de crecimiento del octocoral *Carijoa riisei* sobre un sustrato artificial en Manzanillo, Colima. *Hidrobiológica* 35 (3): 213-224.

RESUMEN

Antecedentes: El éxito del asentamiento y desarrollo de una especie invasora está fuertemente influenciado por las variables ambientales tanto físicas como biológicas del hábitat al que llega o es introducido. El octocoral *Carijoa riisei* es una especie considerada exótica invasora en el Pacífico mexicano. **Objetivos:** Evaluar la dinámica de crecimiento del *C. riisei* en el barco hundido San Luciano, en Manzanillo, Colima. **Métodos:** El crecimiento se evaluó trimestralmente entre abril 2021 y enero 2023. Se midió directamente la longitud de 10 ramas al azar dentro de tres cuadrantes fijos de 25 x 25 cm. Los cambios en la cobertura se midieron cada tres meses utilizando otros tres cuadrantes fijos separados de los anteriores, en los cuales se hizo la remoción total de la epibiota. Se tomaron fotografías de cada marco y se estimaron los porcentajes de cobertura del octocoral y de otros grupos benthicos. Se tomaron parámetros ambientales físicos y biológicos para correlacionarlos con el crecimiento del octocoral. **Resultados:** Las tallas de las colonias presentaron diferencias significativas entre los meses de monitoreo, pero no entre años. La longitud promedio de las ramas fue de 15.0 ± 4.4 cm. Las tallas máximas se registraron en enero 2022 y enero 2023, con una longitud promedio de 19.7 ± 0.7 y 19.6 ± 1.3 cm, respectivamente. La cobertura de los elementos estructurales del benthos presentaron diferencias significativas a lo largo de los meses posteriores a la remoción. A partir de los 15 meses, *C. riisei* presentó un crecimiento continuo hasta el mes 21 donde alcanzó un 98 % de cobertura. **Conclusiones:** Se sugiere que el control del octocoral en Manzanillo se realice durante los períodos con descenso de la temperatura del agua de mar (abril a julio), cuando su crecimiento parece estar influenciado por las condiciones ambientales.

Palabras clave: Cobertura, especie exótica, Pacífico central mexicano, pecio, talla.

ABSTRACT

Background: The successful settlement and development of an invasive species is strongly influenced by both the physical and biological environmental variables of the habitat into which it arrives or is introduced. The octocoral *Carijoa riisei* is considered an invasive alien species in the Mexican Pacific. **Goals:** To evaluate the growth dynamics of *C. riisei* in the sunken ship San Luciano, in Manzanillo, Colima. **Methods:** Growth was evaluated quarterly between April 2021 and January 2023. The length of 10 random branches was measured directly within three fixed 25 x 25 cm quadrants. Changes in cover were measured every three months using another three fixed quadrants separated from the previous ones, in which total epibiont removal was done. Photographs were taken of each quadrant, and percent cover of octocoral and other benthic groups was estimated. Physical and biological environmental parameters were taken to correlate with octocoral growth. **Results:** Colony lengths showed significant differences between monitoring months, but not between years. The average length of the branches was 15.0 ± 4.4 cm. Maximum lengths were recorded in January 2022 and January 2023, with an average length of 19.7 ± 0.7 and 19.6 ± 1.3 cm, respectively. The coverage of the structural elements of the benthos presented significant differences over the months following removal. Starting at 15 months, *C. riisei* presented continuous growth until month 21 where it reached 98 % coverage. **Conclusions:** It is suggested that octocoral control in Manzanillo be carried out during periods with decreasing seawater temperature (April to July), when its growth seems to be influenced by environmental conditions.

Key words: Coverage, exotic species, Mexican central Pacific, size, wreck.

INTRODUCCIÓN

El coral copo de nieve *Carjоa riisei* (Duchassaing & Michelotti, 1860) (Octocorallia: Carijoidae) se encuentra distribuido ampliamente en los mares tropicales y subtropicales del planeta (Fofonoff *et al.*, 2018). Este octocoral se encuentra en diversos sustratos como arrecifes rocosos y de coral, manglares y estructuras hechas por el hombre como muelles, escolleras, pecios y cascos de barcos (Carlton & Eldredge, 2009; Lira *et al.*, 2009; Barbosa *et al.*, 2014; Friedlander *et al.*, 2014; Molina-Triana *et al.*, 2022). Con frecuencia se le encuentra en aguas turbias con concentraciones altas de materia orgánica en suspensión y corrientes fuertes (Grigg, 2003; Galván-Villa & Ríos-Jara, 2018; Cárdenas-Calle *et al.*, 2021). Forma colonias arborescentes densamente ramificadas, cuyas ramas parten de estolones comunes, con una coloración rojiza, anaranjada o naranja pálido en el cáliz y pólipos blancos de gran tamaño (3-5 mm de altura y 1.5 mm de diámetro), con ocho tentáculos pinados característicos de los octocorales (Bayer, 1961; Castro *et al.*, 2010; Devictor & Morton, 2010).

El octocoral *Carjоa riisei* se describió por primera vez en las Islas Virgenes al noroeste del mar Caribe y su punto de origen ha sido motivo de controversia. Por mucho tiempo se pensó que era nativa del Atlántico (Deichmann, 1936; Bayer, 1961). Sin embargo, con base en un análisis de diversidad genética se sugiere que *C. riisei* es nativo del Pacífico occidental, pero tuvo una introducción temprana al Atlántico occidental (Concepción *et al.*, 2008). Aun así, su origen y distribución en diferentes partes del mundo requiere estudios más detallados (Quintanilla *et al.*, 2017; Normah *et al.*, 2021). De acuerdo con la clasificación del “cosmopolitanismo” de las especies marinas invasoras propuesto por Darling & Carlton (2018), se trata de una especie pseudocosmopolita, incluida en aquellos taxones con distribución amplia de dos o más linajes que pueden ser nativos, introducidos o criptogénicos, manteniendo un nombre binomial único como *C. riisei*. Su distribución no está bien definida y, aunque es aparentemente cosmopolita, se requieren estudios morfológicos y genéticos de sus linajes para precisar el estatus de la especie dentro de esta clasificación.

Esta especie se ha reportado como exótica invasora en diferentes regiones del mundo, como la costa oeste de África central (Friedlander *et al.*, 2014) y del océano Índico (Padmakumar *et al.*, 2011; Divya *et al.*, 2012; Raghunathan *et al.*, 2013; Yogesh-Kumar *et al.*, 2014). Asimismo, se ha registrado en diversas localidades del Pacífico oriental tropical (POT) como Colombia (Sánchez & Ballesteros, 2014; Quintanilla *et al.*, 2017; Molina-Triana *et al.*, 2022), México (Galván-Villa & Ríos-Jara, 2018; Bastida-Zavala *et al.*, 2024), Ecuador (Cárdenas-Calle *et al.*, 2021), Costa Rica (Vargas & Breedy, 2022) y El Salvador (Segovia, 2023). Aunque no provoca daños a la salud humana, su presencia puede afectar seriamente los ecosistemas naturales (Galván-Villa *et al.*, 2023). En Hawái, años después de su primer registro en 1972, se convirtió en un problema grave al afectar los ecosistemas arrecifales y la economía de las islas (Grigg, 2003, 2004; Kahng & Grigg, 2005; Kahng *et al.*, 2008). En condiciones favorables, el coral posee un crecimiento rápido, ocupando casi cualquier sustrato disponible a profundidades de hasta 120 m (Grigg, 2003). La invasión de *C. riisei* en lechos de corales negros (*Antipathes dichotoma* Pallas, 1766 y *A. grandis* Verrill, 1928) frente a Maui, combinada con su recolección intensa, ocasionó una reducción cercana al 25 % de su biomasa en estos arrecifes en la primera década del siglo actual; suponiendo pérdidas por la introducción del coral copo de nieve, aun cuando la actividad de extracción de las dos especies de coral negro en las islas hawaianas para ese mismo periodo se valoró en unos \$30 millones de dólares por año (Grigg, 2004).

Los patrones reproductivos que presenta *Carjоa riisei* son similares entre poblaciones geográficamente disyuntas, tal como lo evidenciaron Barbosa *et al.* (2014) con poblaciones del Caribe, Hawái y Brasil. Su fecundidad es alta ya que puede producir un promedio de 23 huevos por pólipos, con una producción continua durante todo el año (Quintero-Arriaga & Gomez, 2023). Como muchas especies de octocorales, *C. riisei* es primordialmente gonocórica, aunque pueden presentarse colonias hermafroditas en proporción baja (~1 %) (Kahng *et al.*, 2011). La gametogénesis es asincrónica continua, no se presenta periodicidad estacional o lunar y desarrolla una larva planulá planctónica (Kahng *et al.*, 2008). Presenta reproducción asexual a través de crecimiento vegetativo por medio de sus estolones (Barbosa *et al.*, 2014). Este octocoral puede formar densas agregaciones multicOLONIALES en los sitios donde es introducido debido a su rápido crecimiento, propagación asexual y alta capacidad competitiva, así como por su reproducción sexual continua, dándole ventaja competitiva por espacio y alimento contra especies nativas (Barbosa *et al.*, 2014; Sánchez & Ballesteros, 2014).

Se ha observado que *C. riisei* compite por espacio con especies de corales pétreos como *Tubastraea coccinea* Lesson, 1830 (Mizrahi *et al.*, 2017) y otras especies de gorgonáceos de los géneros *Leptogorgia* Milne-Edwards, 1857, *Muricea* Lamouroux, 1821 y *Pacifigorgia* Bayer, 1951 en arrecifes del POT, siendo el último el más afectado por la competencia por espacio, lo cual ha causado extinciones locales en varios arrecifes del Pacífico colombiano (Sánchez & Ballesteros, 2014). La pérdida de especies de gorgonáceos nativos en el POT puede generar cambios ecológicos en los ecosistemas, como la alteración de ciclos de vida o presencia de peces, invertebrados o microorganismos asociados a éstos, así como cambios en las abundancias relativas de las especies de octocorales que contribuyen a la estructura física de los arrecifes (Kahng & Grigg, 2005; Sánchez & Ballesteros, 2014; Sánchez, 2016). Alcanza tasas de crecimiento de hasta 12 cm/año en el POT, lo cual representa una tasa de crecimiento elevada entre los octocorales (Gomez *et al.*, 2014; Sánchez & Ballesteros, 2014; Borgstein *et al.*, 2020). Fuera de Hawái, no hay registros de que esta especie cause afectaciones a otras actividades económicas como la acuicultura o el turismo. Sin embargo, puede adherirse y crecer sobre estructuras como los encierros marinos que se utilizan en maricultivos, lo que puede repercutir en incrementos de tiempo y costo de mantenimiento de las estructuras que se utilizan para esta actividad económica (Fitridge *et al.*, 2012; Bannister *et al.*, 2019).

En Brasil se ha reportado a *Carjоa riisei* como una especie de ornato para acuarios o incluso como *souvenir* (Gasparini *et al.*, 2004). No obstante, en México no hay reportes de que sea de interés comercial en acuarismo, por lo que esto es poco probable. Aunque se desconoce de manera precisa la forma de introducción a México, el agua de lastre y los cascos de los barcos (como sustrato) y como fauna asociada a basura flotante, mecanismo importante para la dispersión de diversas especies en los ecosistemas marinos (Gil & Pfaller, 2016), parecen ser las opciones más viables (Galván-Villa & Ríos-Jara, 2018).

En este estudio se evalúa la dinámica de crecimiento de *Carjоa riisei* y su capacidad de recuperación con base en mediciones de cobertura. Asimismo, se evalúa la relación del crecimiento y recuperación con diferentes parámetros ambientales físicos y biológicos en el barco hundido San Luciano, que se encuentra como arrecife artificial en Manzanillo, Colima, México. La información obtenida será de utilidad para establecer estrategias de manejo y control, con lo que se buscará reducir los riesgos de dispersión e impacto por competencia con otras especies de octocorales nativas del Pacífico mexicano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Manzanillo es una ciudad portuaria y turística del Pacífico mexicano localizada en la costa norte del estado de Colima. Se encuentra entre dos bahías principales: Manzanillo y Santiago ($19^{\circ}01' - 19^{\circ}07'N$, $104^{\circ}18' - 104^{\circ}26'W$), ambas con una extensión de ~ 25 km. Tienen comunicación directa con mar abierto a través de una boca que se extiende sobre una línea imaginaria de 15 km de longitud, entre punta Carrizal y punta Ventanas, con una profundidad media de 43 m y una máxima de 86 m (Galicia-Pérez *et al.*, 2016).

El muestreo se realizó mediante buceo SCUBA en el buque San Luciano ($19^{\circ}06'25''N$, $104^{\circ}23'46''W$) localizado en la Bahía de Santiago. Este fue un buque carguero con una estructura metálica y una eslora de 300 m, contaba con una hélice que era impulsada por una máquina a vapor. En 1957, el buque fue vendido a la Naviera de Baja California, S. A., y finalmente fue hundido en Manzanillo tras una colisión con rocas el 6 de agosto de 1965 (Santana, 2017). Desde entonces, se mantiene como un arrecife artificial a una profundidad de 9 m frente a la playa La Boquita en la porción norte de la bahía de Santiago, a unos 250 m de la línea de costa, posicionado con la proa al sureste y la popa al noroeste (Fig. 1). Durante la bajamar, la parte superior de la estructura del barco queda descubierta, por lo que puede ser vista desde la playa. En la playa se encuentra una boca que conecta permanentemente con la laguna de Juluapan, con un área de ~ 1 km 2 , bordeada de vegetación de manglar (Hernández-López *et al.*, 2020). El nivel de energía del oleaje en la zona es bajo debido a la protección que confiere la bahía. Estas condiciones favorecen actividades recreativas y turísticas intensas como paseos en lancha, moto acuática, kayak, esnorqueleo, actividades de playa, entre otras.

Métodos. Las evaluaciones del crecimiento del octocoral se realizó en el costado izquierdo (babor) del casco del barco San Luciano. Se seleccionó esta sección del barco debido a que en ésta se presenta la mayor cobertura del octocoral ($\sim 90\%$) formando un parche de aproximadamente 10 m 2 . Las tasas de crecimiento y recuperación del octocoral se evaluaron con cuadrantes de 25 x 25 cm (625 cm 2). Durante la primera salida de campo (M1) se marcaron seis cuadrantes sobre el casco del barco divididos en dos tratamientos: T1 = tres marcos sin remoción de octocoral (para evaluar la tasa de crecimiento); y T2 = tres marcos con remoción del octocoral (para evaluar la tasa de recuperación). Los cuadrantes se delimitaron utilizando etiquetas plásticas en cada esquina, fijadas con tornillos expansivos anclados en el casco del barco a una profundidad de entre 4 y 6 m, para hacer el seguimiento durante un periodo próximo a dos años (abril 2021 a enero 2023). El primer tratamiento se consideró control (T1), distribuyendo aleatoriamente los cuadrantes en puntos cubiertos totalmente por *Carijoa riisei*. En cada cuadrante se registraron 10 mediciones de la talla del octocoral con una cinta métrica con precisión de 0.1 cm, la cual se colocó desde la base hasta el ápice de las ramas más largas. Estas mediciones se tomaron de manera trimestral para un total de ocho muestreos. En T2 igualmente se colocaron aleatoriamente los cuadrantes, pero separados de los anteriores por una distancia de ~ 1.5 m (la distancia fue determinada por la superficie disponible con cobertura de *C. riisei*). En este caso, la totalidad del octocoral se removió con una espátula y se recolectó en una bolsa plástica con sello hermético para su traslado al laboratorio. La remoción se hizo con el cuidado de desprender o retirar en su totalidad los estolones del octocoral.

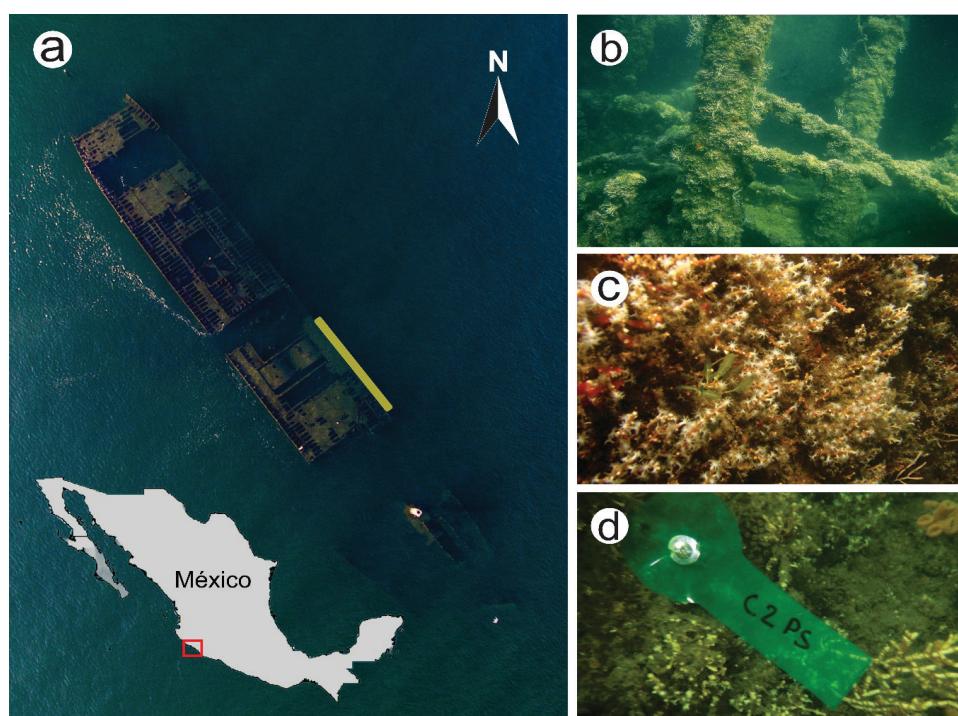


Figura 1. Localización del sitio de estudio. **a)** Fotografía aérea del barco hundido “San Luciano” en la bahía de Santiago, Manzanillo, México. La franja amarilla indica el costado del casco donde se realizó el estudio. **b)** Detalle de la estructura del barco cubierta por epibiotas. **c)** Crecimiento de *Carijoa riisei* sobre el casco del barco. **d)** Etiqueta utilizada para señalizar los cuadrantes.

El material biológico se preservó en alcohol al 70 % para otros estudios. Durante las visitas subsecuentes se tomaron fotografías de los cuadrantes para evaluar la colonización y registrar el crecimiento de *C. riisei*. Esto se hizo con una cámara subacuática modelo GoPro Hero8, con zoom en modo lineal, sujetada sobre una estructura de policloruro de vinilo (PVC) con una base cuadrada de 25 x 25 cm y una altura de 40 cm. Los muestreos se realizaron de manera diurna, entre las 11 y 13 h, para reducir el efecto diario en las variables ambientales. Durante cada visita se limpiaron y renovaron las marcas perdidas de los cuadrantes, para realizar las observaciones en la misma área de trabajo durante las visitas siguientes. Durante la última visita se removieron todas las marcas.

Para determinar la influencia de factores ambientales sobre la tasa de crecimiento y cobertura de *Carijoaa riisei*, se registró la temperatura del agua, salinidad, oxígeno disuelto (saturación de % de oxígeno), turbidez (NTU: Unidades Nefelométricas de Turbidez), nutrientes [Nitratos y Nitritos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$), amonio (NH_4^+), fosfatos (PO_4^{3-}), silicatos (SiO_2)] y se tomaron muestras de zooplancton para estimar su biomasa. Para cada uno de los factores ambientales se obtuvieron mediciones por triplicado para cada uno de los muestreos. Las mediciones de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto se obtuvieron con una multisonda YSI 556 en tres puntos a lo largo del casco de barco (proa, centro y popa) a una profundidad ~5 m. La turbidez se midió con un turbímetro portátil Lutzeren 0-200NTU WGZ-B. Para estimar los nutrientes se tomaron tres muestras de agua en tubos Falcón de 50 ml. De estas muestras se recuperaron 10 ml de agua que fueron filtrados con discos de fibra de vidrio de 2.5 cm de diámetro, con un tamaño de poro de 0.45 μm (GF/F Whatman). La determinación de los nutrientes en el agua se realizó con un analizador Skalar San Plus II, en el Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas (CEUNIVO) de la Universidad de Colima. Las muestras de zooplancton se recolectaron mediante arrastres con una red cónica con un diámetro de 50 cm y luz de malla de 125 μm . Se realizaron tres arrastres circulares de cinco minutos en los tres puntos del barco antes mencionados. Las muestras se fijaron con una solución de formaldehído al 4 % neutralizado con borato de sodio, se colocaron en frascos de plástico de 500 ml y posteriormente se transfirieron a alcohol al 70 %. La estimación de biomasa se hizo con el método de filtración por succión de vacío (Beers, 1976). Se utilizó un embudo de porcelana adaptado a un matraz Kitasato de vidrio conectado a una bomba de succión. La humedad intersticial fue eliminada usando papel filtro Whatman grado 54 con un diámetro de 90 mm. Finalmente, los filtros fueron pesados en una balanza analítica.

El volumen filtrado por la red se obtuvo mediante la ecuación:

$$Vf = \left(\frac{\pi * D_r^2}{4} \right) * \left(\frac{N_r * C_r}{9999} \right)$$

donde Vf es el volumen de agua filtrado por la red (m^3), D_r es el diámetro de la boca de la red (m), N_r corresponde al número de revoluciones en el flujómetro y C_r es la constante de rotor (= 26873).

La biomasa zooplanctónica se obtuvo en peso húmedo con base en la siguiente relación (Zavala-García & Flores-Coto, 1989):

$$Bz = \frac{\text{Pesoneto(g)}}{Vf(\text{m}^3)} * 100$$

donde Bz representa la biomasa zooplanctónica (g/m^3), el peso neto corresponde al peso sin humedad intersticial y Vf es el volumen de agua filtrado por la red (m^3).

Análisis estadísticos. La variación temporal (intra e interanual) de la longitud de las ramas de *C. riisei* se analizó con el siguiente modelo experimental:

$$Y = \mu + M_i + A_j + (M_i x A_j) + \varepsilon_{ij}$$

donde Y es la longitud de las ramas de *C. riisei*, μ es la media general, M_i es el factor del mes (cuatro niveles: enero, abril, julio y octubre de efecto fijo), A_j es el factor de los años (dos niveles: Año 1 (2021-2022) y Año 2 (2022-2023) de muestreo, con efecto fijo) y ε_{ij} es el error acumulado. Este diseño se analizó con un análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas con dos factores cruzados (Modelo tipo I) y un factor aleatorio de medidas repetidas dentro de los sujetos (réplicas de los cuadrantes). La normalidad de los datos se probó con pruebas de Shapiro-Wilk ($P > 0.05$). La esfericidad de la dispersión de las muestras se analizó con la prueba de Mauchly. Por último, se utilizó la prueba de comparación múltiple de Tukey para determinar cuáles pares de muestras fueron significativamente distintas entre sí.

Los cambios temporales en la talla promedio de *Carijoaa riisei* se estimaron con base en la diferencia en las tallas promedio de las ramas medidas en cada cuadrante entre las fechas de muestreo. La tasa de crecimiento mensual se obtuvo al promediar los valores de los cambios en las tallas obtenidos en todo el periodo de estudio. Para analizar la relación lineal entre las variables ambientales y los cambios en el crecimiento de *C. riisei* se realizaron pruebas de correlación de Spearman (ρ). Para esto se estimó la variación temporal en la talla promedio de las ramas (VT), la cual se obtuvo de las diferencias entre los valores de talla promedio obtenidos en un mes dado menos el valor del mes anterior. Se tomó como valor inicial el mes de abril de 2021 con talla cero y a partir de este se estimaron los cambios positivos (incremento en la talla) o negativos (disminución en la talla) entre los periodos de muestreo. Para las interpretaciones de los valores de Spearman generados por las correlaciones se utilizaron los criterios propuestos por Dancey & Reidy (2004). Todas las pruebas estadísticas se realizaron en el software R versión 4.3.0 (R Core Team, 2023).

Los cambios en la cobertura benthica se evaluaron a través del tiempo muestreado a partir del momento de la remoción *Carijoaa riisei* en los cuadrantes. Las coberturas se midieron trimestralmente. Para determinar si se presentaban diferencias significativas entre los valores de cobertura de *C. riisei* y otros elementos estructurales del benthos (EEB) (e.g., esponjas, corales, algas), y entre la cobertura y los meses de muestreo, se aplicaron análisis de varianza con permutaciones (ANOVA) construidos con matrices de distancias euclidianas. Se usó un modelo con un factor fijo (tiempo) y, debido a que los cuadrantes fueron muestreados repetidamente cada tres meses, el diseño incluye un factor de medidas repetidas dentro de los sujetos (réplicas de los cuadrantes). Las matrices de similitud se construyeron con distancias euclidianas utilizando los datos originales de los porcentajes de cobertura. La significancia estadística se probó con 10,000 permutaciones de residuales bajo un modelo reducido y una suma de cuadrados tipo III. En los casos que el número de permutaciones fue muy bajo en las pruebas de comparación por pares, las diferencias significativas se determinaron con

base en las pruebas Monte Carlo (MC). Para probar las diferencias en la dispersión entre grupos se realizó una prueba de homogeneidad en dispersión multivariada (PERMDISP) (Anderson, 2006). Para identificar los meses en los que existe correlación entre los cambios en la cobertura de *C. riisei* y el resto de los EEB, se realizaron ordenamientos con Análisis de Coordenadas Principales (PCO). La matriz de coberturas se transformó con una raíz cuarta y se construyó una matriz de similitud con distancias euclidianas. Para los datos de los parámetros ambientales se normalizaron a valores z y se construyó una matriz de distancias euclidianas. Por último, se incluyó un factor de trayectoria numérica para definir el orden de los meses y las fechas de muestreo. Estos análisis se realizaron con el software Primer-e v6 con Permanova (Clarke & Gorley, 2006; Anderson *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Variación temporal en la talla de *Carioja riisei*. La longitud promedio total de las ramas de *C. riisei* en el barco San Luciano fue de 15.0 ± 4.4 cm. Las tallas máximas se registraron en enero 2022 y enero 2023 (Fig. 2), con una longitud promedio de 19.7 ± 0.7 y 19.6 ± 1.3 cm, respectivamente. Las tallas mínimas se presentaron en abril 2021 (12.1 ± 2.5 cm), julio 2021 (12.6 ± 2.13 cm) y julio 2022 (12.5 ± 3.3 cm). Las tallas de las colonias mostraron diferencias significativas solo entre los meses de monitoreo (Tabla 1). No se presentaron diferencias significativas entre los años ni tampoco entre la interacción de los meses y los años de muestreo, lo que sugiere que el patrón de crecimiento de *C. riisei* es cíclico. En ambos años, enero presentó tallas significativamente mayores que el resto de los meses (Fig. 2).

Los cambios temporales en la talla promedio estimada de *Carioja riisei* a lo largo de todo el periodo de estudio fue de 0.36 cm/mes. Entre enero y julio de 2022 no se registró crecimiento (valores negativos), alcanzando un valor de -2.18 cm/mes entre enero y abril 2022. Los

valores de crecimiento negativos pueden relacionarse a la pérdida de las ramas más largas por desprendimiento o muerte de las mismas. No fue posible precisar esto debido a que no se pudo hacer un seguimiento específico por rama. En el primer año (2021) las tasas de crecimiento máximas se alcanzaron entre julio y octubre con un valor de 1.2 cm/mes y entre octubre 2021 y enero 2022 que fue de 1.17 cm/mes. Durante el segundo año, la tasa de crecimiento máxima se obtuvo entre octubre 2022 y enero 2023 con un valor de 1.73 cm/mes.

Los resultados del análisis de correlación de Spearman mostraron que el incremento temporal en la talla promedio de las ramas de *Carioja riisei* presentó una correlación positiva significativa con la temperatura ($\rho = 0.61$, $p = 0.04$) y el oxígeno disuelto ($\rho = 0.66$, $p = 0.01$) (Fig. 3). Los silicatos tuvieron una correlación positiva con las tallas de *C. riisei* ($\rho = 0.72$) y la turbidez y fosfatos correlaciones negativas ($\rho = -0.71$, $p = -0.62$), sin embargo, estas no fueron significativas ($p > 0.05$). La correlación entre la talla y el resto de las variables no resultó significativa ($p > 0.05$).

Variación temporal en la cobertura de *Carioja riisei*. Después de la remoción total de la cobertura benthica en el tratamiento T2, se observó un proceso continuo de colonización de *C. riisei*. Después de seis meses se alcanzó un 30 % de recuperación en la cobertura de *C. riisei* en el área removida, y a los nueve meses un 47.5 % (Fig. 4). Sin embargo, 12 meses después hubo una disminución en la cobertura a un 32.8 %. A partir de los 15 meses, la cobertura de *C. riisei* continuó aumentando constantemente hasta el mes 21 donde alcanzó un 98 %. Durante los primeros 12 meses (entre abril 2021 y julio 2022) el elemento benthico dominante fue el césped algal o "turf", seguido de *C. riisei*. A partir de los 18 meses, la cobertura del octocoral se volvió dominante (> 50 %) sobre los otros elementos benthicos. Las algas calcáreas, esponjas y otra especie de octocoral, *Leptogorgia alba* (Duchassaing & Michelotti, 1864), presentaron valores de cobertura bajos durante todo el periodo de muestreo.

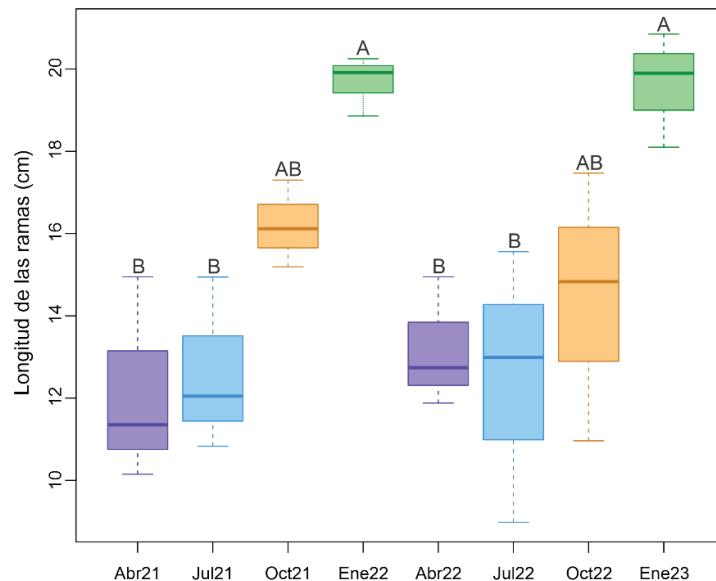


Figura 2. Variación temporal de la longitud de las ramas de *Carioja riisei*. Las letras sobre cada diagrama de caja indican las diferencias significativas entre los meses de muestreo de acuerdo con la prueba de comparación múltiple de Tukey. Las literales sobre las cajas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). La línea dentro de cada caja representa el promedio y los bigotes +/- 1 desviación estándar.

Tabla 1. Resultado del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar diferencias temporales en la longitud promedio de las ramas de *C. riisei*. GL = Grados de libertad, SC = Suma de cuadrados, CM = Cuadrados medios, F = Valor del estadístico de prueba de Fisher, CV% = Coeficiente de variación en porcentaje, P-value = valor de probabilidad de la prueba ANDEVA, cuando la significancia estadística es $p \leq 0.05$, se presenta en negritas.

Fuente	GL	SC	CM	F	P-value	CV%
Mes	3	199.38	66.45	13.78	0.000	70.5
Año	1	0.33	0.33	0.07	0.794	0.1
MesxAño	3	6.08	2.02	0.42	0.741	2.1
Error	16	77.15	4.82			27.2
Total	23	282.95				100

Tanto la cobertura de *Carjоa riisei* como del “turf” presentaron variaciones a lo largo de los meses monitoreados (Tabla 2). Sin embargo, la diferencia en la cobertura no fue significativa durante los primeros 15 meses después de la remoción (PERMDISP, $P > 0.05$), y es a partir de los 18 meses cuando la cobertura de *C. riisei* pasó a ser significativamente mayor (Tabla S1). Esto fue debido a que las coberturas del octocoral y del “turf” presentaron un patrón temporal opuesto, aumentando

de manera significativa la primera y disminuyendo la segunda. Además, la cobertura de *C. riisei* fue siempre significativamente mayor que el resto de los grupos bентicos. Finalmente, a los 21 meses la cobertura de *C. riisei* no se agrupa con ningún otro elemento bético, esto puede indicar la última etapa sucesional cuando alcanza valores de cobertura arriba del 90 %. A partir de los 18 meses la cobertura de “turf” disminuye a niveles similares del resto de los elementos estructurales (media = 24.5 %). Los otros elementos (i.e., esponjas, *L. alba* y algas calcáreas), mantuvieron coberturas muy bajas a lo largo de todo el periodo de estudio (≤ 2.1 %). El crecimiento de *C. riisei* se presentó de manera casi continua, exceptuando abril de 2022, donde la cobertura promedio presentó un descenso.

Los primeros dos ejes de la ordenación usando los porcentajes de cobertura de los elementos estructurales del bentos (EEB) capturan la mayor parte de la variación del análisis PCO (91.8 %, Fig. 5a). El proceso sucesional de los EEB muestra cambios significativos a partir de los 18 meses después del proceso de remoción total de los cuadrantes, lo cual está influido por el incremento de la cobertura de *Carjоa riisei*. En el caso del ordenamiento PCO basado en los parámetros ambientales, la variación explicada fue de 69.4 % (Fig. 5b). Este PCO mostró que el mes de abril 2022 se separa del resto de los meses indicando condiciones ambientales distintas.

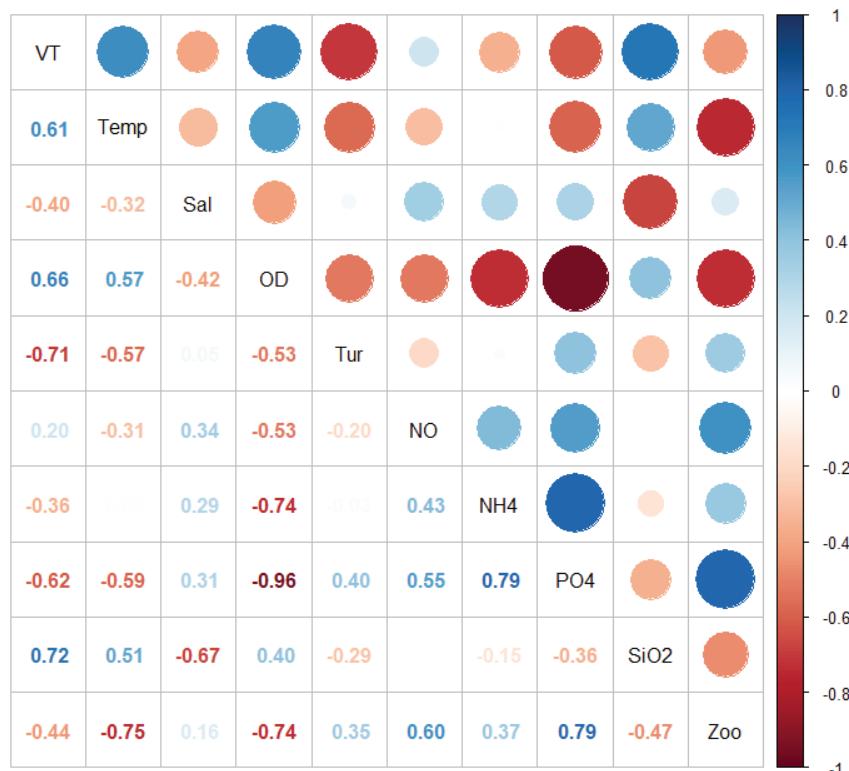


Figura 3. Correlaciones de Spearman entre la variación temporal de la talla promedio de las ramas de *Carjоa riisei* (VT) y las variables ambientales (Temp = Temperatura, Sal = Salinidad, OD = Oxígeno disuelto, Tur = Turbidez, NO = Nitritos + Nitratos, NH4 = Amonio, PO4 = Fosfatos, SiO2 = Silicatos, Zoo = Biomasa zooplanctónica). Las tonalidades de azul indican una correlación positiva, las tonalidades de rojo indican una correlación negativa, mientras que los espacios en blanco indican que no hay correlación. El tamaño de los círculos corresponde a los valores de la correlación.

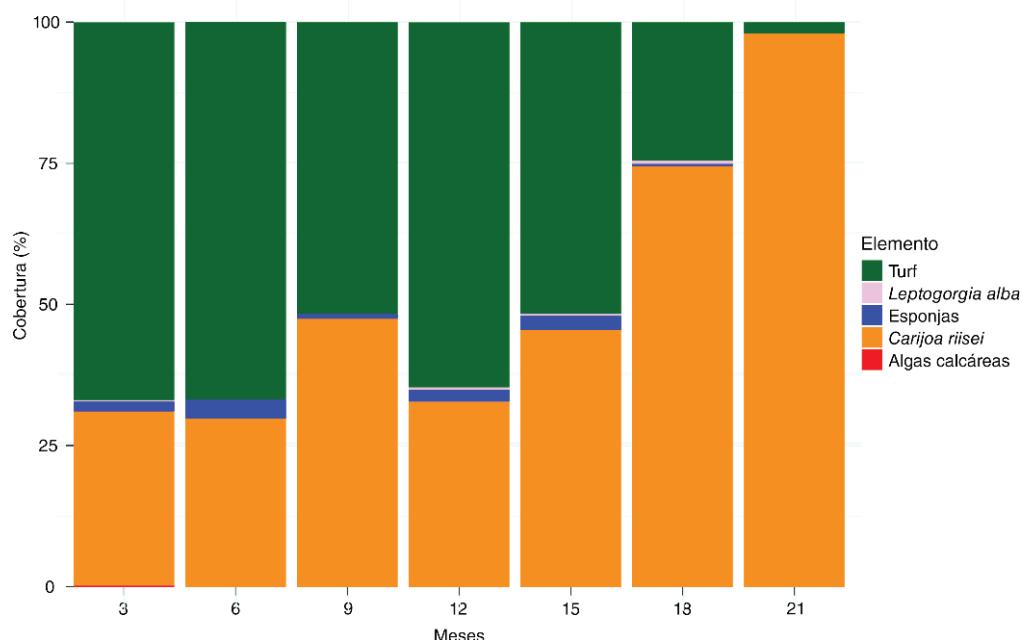


Figura 4. Variación temporal en el porcentaje de cobertura de *Carijoa riisei* y otros elementos benthicos medido entre julio 2021 y enero 2023 en el barco hundido San Luciano en Manzanillo, Colima.

DISCUSIÓN

Los octocorales pueden desarrollar diversos tipos de crecimiento, entre los cuales se encuentran las formas ramificadas, incrustantes, en forma de látigo, de pluma o incluso formas calcáreas que asemejan corales escleractinios (Devictor & Morton, 2007). Los octocorales más comunes del POT presentan formas coloniales ramificadas (*i.e.*, *Leptogorgia*, *Muricea* y *Pacifigorgia*), lo cual es una estrategia morfológica que les ayuda a ser menos dependientes del sustrato, aprovechar mejor los recursos disponibles en la columna de agua y reducir la competencia con otras especies (Yoshioka & Yoshioka, 1991; Sánchez *et al.*, 2004; Borgstein *et al.*, 2020). Se ha visto que las diversas formas de los octocorales están relacionadas con la tasa de crecimiento intra e interespecífica, la cual puede ser muy variable (Lasker *et al.*, 2020). Particularmente para los octocorales, aprovechar el crecimiento vertical es de suma importancia para reducir los riesgos de estresores a nivel del sustrato (Rey-Villiers *et al.*, 2024).

El patrón de reproducción sexual tiene también influencia sobre la velocidad de crecimiento del octocoral. Las poblaciones de *Carijoa riisei* establecidas tanto en el Atlántico como en el Pacífico presentan un patrón similar de reproducción gonocórica, con una proporción sexual de 1:1 y liberación asincrónica de gametos (Bardales, 1981; Kahng *et al.* 2011; Barbosa *et al.*, 2014). La uniformidad de este patrón de reproducción sugiere que es una característica intrínseca de la especie que permite un establecimiento continuo de reclutas (Barbosa *et al.*, 2014).

La forma general de *Carijoa riisei* se describe como colonias arborescentes constituidas de cientos de pólipos axiales largos anclados al sustrato por una red de estolones anastomosados (Devictor & Morton, 2010). El patrón de crecimiento de la colonia está influenciado por el flujo de corriente direccional, el cual tiene un efecto importante en el

crecimiento de los pólipos axiales. La fuerza del flujo direccional hace que los pólipos axiales se desarrollen lateralmente para dar mayor estabilidad a la colonia (Rees, 1972). En el barco San Luciano, se observaron dos formas de crecimiento de *C. riisei*, colonias ramificadas aisladas y colonias agregadas formando un parche. La variedad de formas observadas es un indicador de la plasticidad fenotípica de esta especie, y de su capacidad de adaptación a distintas condiciones ambientales (Sánchez, 2016).

La tasa de crecimiento promedio de *Carijoa riisei* estimada en Manzanillo (0.36 cm/mes) resultó menor a los valores reportados en el Pacífico colombiano, donde Sánchez & Ballesteros (2014) estimaron una tasa de crecimiento lineal de ~ 1 cm/mes en el litoral rocoso de Cabo Corrientes y las islas oceánicas de Malpelo y Gorgona. Por su parte, en el departamento del Chocó, también en el Pacífico colombiano, entre 2015 y 2016 se calculó una tasa de crecimiento de entre 0.2 y 0.8 cm/mes entre 2015 y 2016 (INVEMAR, 2016). En el Pacífico central mexicano, el desarrollo del octocoral podría estar limitado por un período con un descenso de temperatura (febrero a mayo) cuando en la zona existen pulsos de agua fría superficial de hasta 12 °C debido a las características de la circulación de la zona, que resultan de la interacción del forzamiento topográfico local y el flujo estacional a macroescala influenciado por la extensión de la Corriente de Costa Rica y la Corriente de California (Kessler, 2006; Salas *et al.*, 2006). En el Caribe, en una zona de manglar de Puerto Rico, se registró una tasa de crecimiento de 2.8 cm/semana, bajo condiciones experimentales utilizando cilindros de cristal con pólipos axiales (Rees, 1972). Esto representa una tasa 10 veces mayor a lo observado en el POT. En este caso, las condiciones de flujo de corriente prevalecientes en los cilindros pudieron favorecer el crecimiento del octocoral al generar un estímulo sobre los pólipos axiales. Rees (1972) plantea dos factores relacionados con la forma

de crecimiento de *C. riisei* bajo estas condiciones: 1) Los pólipos axiales pueden mostrar reotropismo y crecer en respuesta a un estímulo, como las diferencias de presión encontradas alrededor de los pólipos laterales y axiales, o 2) el pópilo axial alargado crece hasta una posición en equilibrio con las fuerzas de la corriente, y finalmente queda “bloqueado” en esa posición por la intercalación de las espículas en las porciones más proximales del pópilo.

En el barco San Luciano las colonias monitoreadas presentaron ramas con una longitud promedio de entre 8 y 21 cm, lo que indica que llegaron a una madurez y es posible que estén liberando gametos continuamente. La talla mínima reproductiva de *Carijoa riisei* es de ~5 cm (a partir de la altura del pópilo axial primario) y puede iniciar su reproducción en menos de seis meses después de su establecimiento (Barbosa *et al.*, 2014); además, este tiempo puede ser menor y generar colonias más grandes y sanas (Kahng *et al.*, 2008). La dinámica de crecimiento de *C. riisei* observada en Manzanillo resulta similar a lo reportado en Centroamérica. En el Parque Nacional Coiba, en el Pacífico de Panamá, las colonias de *C. riisei* tuvieron un crecimiento rápido, con reclutas que se desarrollan de manera masiva, lo que hace difícil distinguir las colonias de manera individual (Gomez *et al.*, 2014). Esto mismo ocurrió en el barco San Luciano, donde formaron un parche monoespecífico que cubre parte del casco del barco. Las tasas de reclutamiento y mortalidad en el Pacífico panameño no mostraron diferencias significativas de manera temporal, lo que indica la persistencia del octocoral a lo largo del año. El crecimiento del parche del barco San Luciano sugiere que la reproducción asexual del octocoral puede ser más frecuente. La capacidad de liberar gametos en el agua de manera continua y la reproducción vegetativa que presenta *C. riisei*, le confiere una capacidad mayor a la de otros octocorales para colonizar nuevas áreas y sustratos (Kahng *et al.*, 2008).

Tanto el crecimiento como la fecundidad (porcentaje de pólipos con huevos) de los octocorales puede ser influenciada por cambios en la temperatura del agua (Barbosa *et al.*, 2014). En Manzanillo se encontró que los cambios en la temperatura del agua se correlacionan con las tallas de las ramas de *Carijoa riisei* y a su vez, esto puede estar relacionado con las estrategias reproductivas del octocoral como ya se mencionó anteriormente. En la costa del Pacífico panameño, se encontró que la fecundidad de *C. riisei* presenta una correlación positiva con los aumentos en la temperatura del mar y las proporciones de los diferentes estadios de los ovocitos (estadios I, II y III) presentan fluctuaciones a lo largo del año, pero se encuentran coexistiendo en los pólipos individuales, lo que indica un posible traslape de generaciones (Quintero-Arrieta & Gomez, 2023).

En el Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano) se ha observado que la variación en la abundancia de *Carijoa riisei* está relacionada con la temperatura del agua y que su abundancia disminuye en zonas profundas durante períodos fríos (diciembre-marzo), manteniéndose solo las poblaciones someras durante esa temporada (Mejía, 2014). De forma similar, en Manzanillo, el crecimiento de *C. riisei* estuvo relacionado principalmente a los cambios de temperatura del agua. La estacionalidad que se presenta en el Pacífico central mexicano (Filonov *et al.*, 2000), influyó en las tallas de las colonias durante los meses de muestreo. Las ramas más largas se observaron en enero, al final del periodo cálido, por el contrario, las tallas más pequeñas se registraron entre abril y julio, cuando los valores de temperatura fueron más bajos. Esto puede ser un signo de estrés generado por la disminución de la temperatura. Para algunas especies de octocorales se ha determinado que su crecimiento es afectado por descensos en la temperatura (Matsumoto, 2007; Peck, 2016).

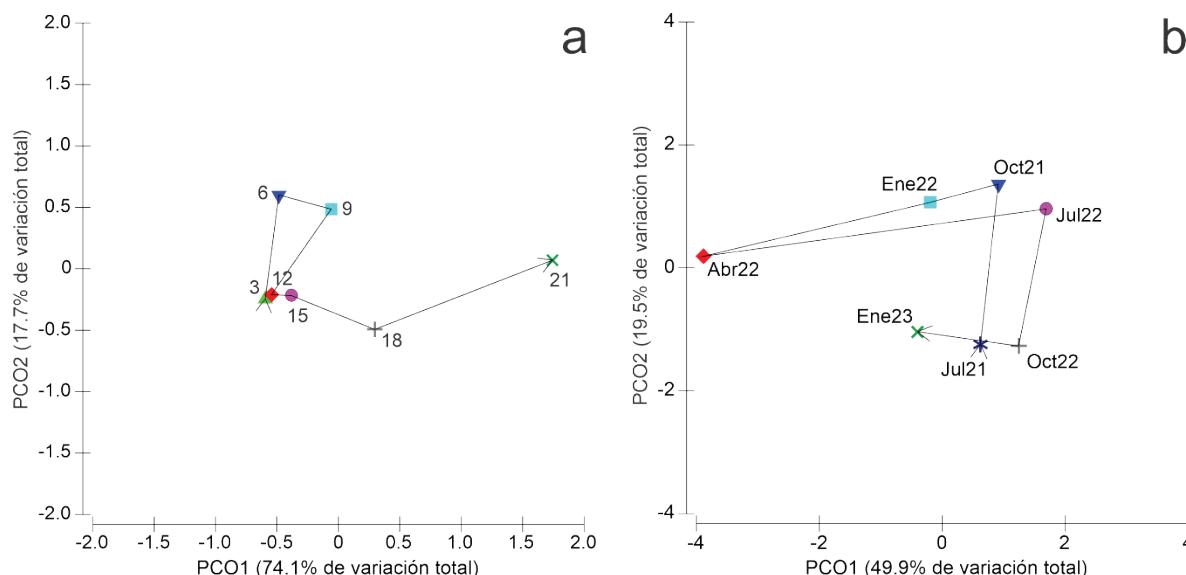


Figura 5. Cambios en los elementos estructurales bентicos asociados a *Carijoa riisei*. a) Ordenamiento PCO que muestra el cambio de la sucesión ecológica de los valores de cobertura de los elementos estructurales del bento en función del tiempo (meses de crecimiento). b) Ordenamiento PCO con el cambio temporal de las variables ambientales por fecha de muestreo. La línea sólida representa la trayectoria del orden de los meses y las fechas de muestreo.

Tabla 2. Resultados de los análisis de varianza con permutaciones con un factor fijo (tiempo) para evaluar el cambio en los porcentajes de cobertura de los elementos estructurales del bentos (EEB) en función del tiempo medido en meses transcurridos a partir del momento de la remoción. El modelo incluye un factor aleatorio (replica) que fue medido trimestralmente entre julio 2021 y enero 2023. Para cada variable de respuesta se muestran los valores de los grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM), porcentaje del coeficiente de variación (CV%). En negritas se presentan las diferencias significativas ($p \leq 0.05$). *permutaciones Monte Carlo.

EEB	Fuente de variación	GL	CM	Pseudo-F	p(perm)	CV%	PERMDISP	
							F	p(perm)
<i>Carijoa riisei</i>	Tiempo	6	1978.8	13.389	0.0001	67.1	2.52	0.217
	Residuales	14	147.8			32.8		
<i>Leptogorgia alba</i>	Tiempo	6	0.176	0.545	0.765*	28.5	8.72	0.0004
	Residuales	14	0.324			71.4		
“Turf”	Tiempo	6	1822.1	11.358	0.0002	65.0	2.19	0.3207
	Residuales	14	160.42			34.9		
Esponjas	Tiempo	6	4.257	1.437	0.245	26.0	5.38	0.0347
	Residuales	14	2.962			73.9		
Algas	Tiempo	6	0.002	1	1	0	16	0.0049
	Residuales	14	0.002			100		

Estimar la tasa de crecimiento del octocoral resultó difícil debido a los incrementos y disminuciones en la longitud de las ramas. Al presentar un crecimiento en parche, es complicado dar seguimiento directo a cada rama o colonia. Además, la textura frágil del octocoral dificulta colocar marcas a cada colonia para hacer un seguimiento directo, por lo que se deben desarrollar o aplicar otro tipo de métodos para lograr evidenciar cambios puntuales. Una alternativa es seleccionar colonias que se encuentran aisladas en otros puntos y que presentan un crecimiento de tipo arborescente para hacer seguimiento directo de esas colonias. A pesar de lo anterior, se observaron diferencias en las tallas de las colonias relacionadas con los meses de muestreo en ambos ciclos anuales (abril 2021-enero 2022 y abril 2022-enero 2023), con ramas más largas después de los meses cálidos. Estos resultados coinciden con lo reportado para el Pacífico colombiano, donde los meses con mayores temperaturas favorecen el crecimiento del octocoral, y los períodos con tasas de crecimiento negativas se presentan entre noviembre y abril (INVEMAR, 2016). En Manzanillo la tasa de crecimiento de *Carijoa riisei* fue negativa entre julio 2021 y abril 2022, pero incremento en abril 2022 y octubre 2022, lo cual puede estar relacionado con los cambios de temperatura del agua dados por el régimen de corrientes en la región del Pacífico central mexicano. En Colombia han encontrado patrones similares con la mayor presencia de *C. riisei* durante la segunda mitad del año, cuando la temperatura superficial del mar incrementa (Ballesteros, 2012). Sin embargo, observaciones adicionales en otras áreas de Manzanillo, permitieron confirmar su presencia en zonas más profundas de la bahía (40-50 m) donde las temperaturas descienden hasta los 14 °C. Esto sugiere que las poblaciones establecidas en Manzanillo presentan mayor tolerancia a temperaturas más bajas que en el Pacífico colombiano (Galván-Villa, obs. pers.).

Las tasas de crecimiento obtenidas en este estudio podrían cambiar en los próximos años si se presentan fenómenos como ENOS en el POT. Entre abril de 2021 y enero de 2023 solo se registraron períodos

fríos (eventos de La Niña) en esta región, con umbrales entre -0.5 y -1.1 °C, lo que provocó que la temperatura promedio del océano no incrementara de manera significativa durante el periodo de estudio (NOAA, 2023). La temperatura registrada en el barco San Luciano se mantuvo entre los 21 y 29 °C. Por lo tanto, temperaturas más cálidas podrían facilitar el desarrollo de *Carijoa riisei*, favoreciendo su crecimiento y dispersión. Durante el periodo de estudio, se observaron dos picos importantes en el tamaño de las colonias monitoreadas en el barco San Luciano entre octubre y enero del 2021 y 2022, que corresponden a los meses con las temperaturas más cálidas registradas (27-29 °C). Resulta de gran importancia que se realicen monitoreos durante y después de un periodo ENOS, para evaluar la respuesta del octocoral.

Inicialmente se pensaba que *C. riisei* era una especie exclusivamente zooplancívora, pero estudios más detallados encontraron que consume un número amplio de organismos entre los que predominan diatomeas, cianobacterias y crustáceos zooplanctónicos como copépodos y anfípodos (Lira *et al.*, 2009; Gomes *et al.*, 2012). Las diatomeas son uno de los grupos planctónicos más abundantes de los océanos, requieren de silicio disuelto en el agua para su desarrollo (Fu *et al.*, 2022). En los meses de octubre 2022 y enero 2023 se presentó un incremento en los valores de silicatos registrados en la bahía de Santiago. Esto sugiere que la alimentación de *C. riisei* en Manzanillo puede incluir diatomeas, tal como se encontró en la costa de Brasil (Lira *et al.*, 2009). Gomes *et al.* (2012) concluyen que *C. riisei* es una especie polifaga oportunista, que presenta una alimentación suspensívora y filtradora pasiva con preferencia por presas pequeñas. Por lo tanto, además de las estimaciones de zooplancton es importante hacer mediciones complementarias de los valores de fitoplancton en las zonas donde está establecido el octocoral.

Otro parámetro con una relación positiva con la talla de las colonias de *Carijoa riisei* fue el oxígeno disuelto. La fisiología de los octocorales ha sido poco estudiada y conocer los patrones en la actividad respiratoria

de estos organismos es importante. Se ha evidenciado que la disponibilidad de oxígeno para invertebrados marinos tiene una importancia tanto fisiológica como en el comportamiento (Riedel *et al.*, 2008). La temperatura tiene un papel relevante en las tasas de demanda de oxígeno de invertebrados marinos, si las temperaturas incrementan esto implica una mayor demanda para los organismos (Legovic & Justic, 1997; Previati *et al.*, 2010). Se desconoce cuál es la tasa de consumo de oxígeno de *C. riisei*; sin embargo, los resultados indican que este parámetro puede ser relevante para el desarrollo del octocoral, ya que en los meses más fríos (abril 2021 y 2022), cuando su crecimiento es reducido, se presentaron los valores de oxígeno disuelto más bajos. Para otras especies de gorgonáceos se ha visto que la exposición a la luz (Ferrier-Pagès *et al.*, 2009) y una disponibilidad baja de alimento (Coma *et al.*, 2002) pueden afectar las tasas de consumo. Además, es bien sabido que los gorgonáceos se desarrollan mejor en áreas con mayor exposición a las corrientes marinas, muchas incluso exponiendo sus ramas a contracorriente; ya que se trata de especies suspensívoras y filtradoras que tienen mayor oportunidad de atrapar su alimento del paso de las corrientes donde además los niveles de oxígeno disuelto llegan a ser altos debido al flujo del agua por efecto de mezcla (Sebens, 1984). Los resultados obtenidos en este estudio para relacionar las condiciones ambientales con el crecimiento de *C. riisei* fueron limitados debido al tamaño de muestra. Se requiere evaluar esta relación en otras localidades y durante períodos de monitoreo más cortos, para entender mejor la dinámica de crecimiento y establecer con mayor claridad cuáles son las variables ambientales más influyentes en el crecimiento del octocoral.

El octocoral *Carjоa riisei* presenta diferentes formas de crecimiento, por lo que la velocidad de desarrollo y expansión puede ser distinta según las condiciones ambientales y sustrato donde se encuentre. La disponibilidad de sustrato tiene una influencia importante en el crecimiento de los octocorales, lo cual facilita el asentamiento de las larvas (Mortensen & Buhl-Mortensen, 2005; Roberts *et al.*, 2009). Es importante continuar con estudios sobre la dinámica de crecimiento del octocoral sobre otros sustratos (e.g., rocas, pilotes de muelles, sogas) y en profundidades distintas, ya que se han encontrado colonias creciendo en otros sustratos artificiales a más de 40 m de profundidad en la parte sur de la bahía de Manzanillo (Galván-Villa, obs. pers.). Debido a las dificultades técnicas que implica hacer buceo a mayor profundidad (> 30 m), no fue posible evaluar el crecimiento del octocoral en una zona más profunda. La información obtenida en este estudio deberá ser considerada para diseñar una estrategia adecuada para el control del octocoral en el Pacífico mexicano. En este caso, los períodos con descenso de la temperatura del agua de mar podrían ser los más adecuados para hacer la remoción del octocoral con fines de control ambiental, cuando su crecimiento parece estar reducido por las condiciones ambientales. Además, se sugiere que esto se realice con algún mecanismo de extracción que reduzca al mínimo la liberación de gametos al medio marino.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todos los estudiantes involucrados en el proyecto ProDEMI que estuvieron apoyando en las salidas de campo y en el procesamiento de muestras. Al personal de la Capitanía de Puerto de Manzanillo (Contralmirante Marciano Valdez, Lic. Edith Zúñiga, Cap. Rafael Vaca, a los jefes de navegación y todos los tripulantes de las embarcaciones que nos acompañaron). A Mariano Castrot de la empresa

Discover Manzanillo. De manera especial a Eric J. Nava de la Universidad de Colima por su apoyo en los análisis de nutrientes. Al personal del CRIP-Manzanillo por el apoyo con equipo para realizar la toma de muestras. Los fondos para este trabajo fueron cubiertos parcialmente por la Universidad de Guadalajara, proyecto P3E-2021, por donantes y demás personas que aportaron recursos y materiales como el Proyecto Biota Portuaria con financiamiento del Fondo Sectorial (SEMARNAT-CO-NACYT A3-S-73811) otorgado a María Ana Tovar. A Alberto Ruiz y todo el personal de la empresa Océanos Expediciones y Buceo. La obtención de muestras se realizó bajo el permiso de colecta PPF/DGOPA-014/21 otorgado por la Dirección General de Ordenamiento Pesquero y Acuícola, Comisión Nacional de Pesca (CONAPESCA) de México. El manuscrito fue revisado críticamente por dos árbitros anónimos.

REFERENCIAS

- ANDERSON, M. J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62 (1): 245-253. DOI:10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- ANDERSON, M. J., R. N. GORLEY, & K. R. CLARKE. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth, United Kingdom. 214 p.
- BALLESTEROS, D. C. 2012. Efecto de la variación térmica en el crecimiento de *Pacifigorgia* spp. (Octocorallia: Gorgoniidae) frente al deterioro colonial y competencia de la especie invasora *Carjоa riisei* en el Pacífico colombiano. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia. 35 p.
- BANNISTER, J., M. SIEVERS, F. BUSH & N. BLOECHER. 2019. Biofouling in marine aquaculture: a review of recent research and developments. *Biofouling* 35 (6): 631-648.
- BARBOSA, T. M., P. B. GOMES, A. S. BERGERON, A. M. SANTOS, C. CHAGAS, E. M. S. FREITAS & C. D. PEREZ. 2014. Comparisons of sexual reproduction in *Carjоa riisei* (Cnidaria, Alcyonacea) in South Atlantic, Caribbean, and Pacific areas. *Hydrobiología* 734: 201-212.
- BARDALES, A. T. 1981. Reproductive patterns of three species of octocorals (families Telestidae, Briareidae, Plexauridae) in the vicinity of La Parguera, Puerto Rico. Tesis de Maestría, University of Puerto Rico. 85 p.
- BASTIDA-ZAVALA, J. R., M. DEL S. GARCÍA-MADRIGAL, B. N. PÉREZ-HERNÁNDEZ, H. RAMÍREZ-HERNÁNDEZ & C. M. GALVÁN-VILLA. 2024. Primer registro del coral copo de nieve, *Carjоa riisei* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) en una laguna costera del Pacífico sur de México. *Ciencia y Mar* 28 (83): 23-28.
- BAYER, F. 1961. The shallow-water Octocorallia of the West Indian Region. A manual for marine biologists. *Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 12: 1-373.
- BEERS, J. R. 1976. Determination of zooplankton biomass. In: Steedman, H. F. (Ed.), *Zooplankton Fixation and Preservation. Monographs on Oceanographic Methodology* 4. The UNESCO Press. París, pp 35-84.
- BORGSTEIN, N., D. M. BELTRÁN & C. PRADA. 2020. Variable growth across species and life stages in Caribbean reef octocorals. *Frontiers in Marine Science* 7: 483.
- CÁRDENAS-CALLE, M., J. PÉREZ-CORREA, C. UZCA-SORNOZA, G. BIGATTI, N. DÍEZ, M. LOZADA, J. CORONEL, I. HERRERA, G. TORRES, T. DE LA CUADRA, F. ESPINOZA, J. MAIR & I. KEITH. 2021. Invasion and current distribution of the octoco-

- ral *Carijoa riisei* (Duchassaing & Michelotti, 1860) in the Ecuadorian coast (Eastern Tropical Pacific). *Aquatic Invasions* 16 (1): 62-76. DOI:10.3391/ai.2021.16.1.05
- CARLTON, J. T. & L. ELDREDGE. 2009. Marine bioinvasions of Hawaii: The introduced and cryptogenic marine and estuarine animals and plants of the Hawaiian archipelago. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies* 4: 1-202.
- CASTRO, C. B., M. S. MEDEIROS & L. L. LOIOLA. 2010. Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) from Brazilian reefs. *Journal of Natural History* 44: 763-827. DOI:10.1080/00222930903441160
- CLARKE, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. PRIMER v6: user manual/tutorial. Plymouth, United Kingdom. PRIMER-E. 182 p.
- COMA, R., M. RIBES, J. M. GILI & M. ZABALA. 2002. Seasonality of in situ respiration rate in three temperate benthic suspension feeders. *Limnology and Oceanography* 47: 324-331.
- CONCEPCION, G. T., M. CREPEAU, D. WAGNER, S. E. KAHNG & R. J. TOONEN. 2008. An alternative to ITS, a hypervariable, singlecopy nuclear intron in corals, and its use in detecting cryptic species within the octocoral genus *Carijoa*. *Coral Reefs* 27: 323-336. DOI:10.1007/s00338-007-0323-x
- DANCEY, C. & J. REIDY. 2004. Statistics without maths for psychology: using SPSS for windows. Londres, Inglaterra: Prentice Hall. 535 p.
- DARLING, J. A. & J. T. CARLTON. 2018. A framework for understanding marine cosmopolitanism in the Anthropocene. *Frontiers in Marine Science* 5: 1-25. DOI:10.3389/fmars.2018.00293
- DEICHMANN, E. 1936. The Alcyonaria of the western part of the Atlantic Ocean. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* 53: 317.
- DEVICTOR, S. T. & S. L. MORTON. 2010. Identification guide to the shallow water (0-200 m) octocorals of the South Atlantic Bight. *Zootaxa* 2599: 1-62.
- DIVYA, P., V. SACHITHANANDAM & P. M. MOHAN. 2012. New record of *Carijoa riisei* at Wandoor-Mahatma Gandhi Marine National Park (MGM-NP), Andaman and Nicobar Islands, India. *Indian Journal of Marine Science* 41: 212-214.
- FERRIER-PAGÈS, C., E. TAMBUTTE, T. ZAMOUM, N. SEGONDS, P. L. MERLE, N. BEN-SOUSSAN, D. ALLEMAND, J. GARRABOU & S. TAMBUTTE. 2009. Physiological response of the symbiotic gorgonian *Eunicella singularis* to a long-term temperature increase. *Journal of Experimental Biology* 212: 3007-3015.
- FILONOV, A. E., I. E. TERESHCHENKO, C. O. MONZÓN, M. E. GONZÁLEZ-RUELAS & E. GODÍNEZ-DOMÍNGUEZ. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas* 26 (2): 303-321.
- FITRIDGE, I., T. DEMPSTER, J. GUENTHER & R. DE NYS. 2012. The impact and control of biofouling in marine aquaculture: a review. *Biofouling* 28 (7): 649-669.
- FOFONOFF, P. W., G. M. RUIZ, B. STEVENS, C. SIMKANIN & J. T. CARLTON. 2018. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. <http://invasions.si.edu/nemesis> (consultado el 18 noviembre 2020).
- FRIEDLANDER, A. M., E. BALLESTEROS, M. FAY & E. SALA. 2014. Marine communities on oil platforms in Gabon, West Africa: high biodiversity oases in a low biodiversity environment. *PLoS ONE* 9: e103709. DOI:10.1371/journal.pone.0103709
- FU, W., Y. SHU, Z. YI, Y. SU, Y. PAN, F. ZHANG & S. BRYNJOLFSSON. 2022. Diatom morphology and adaptation: Current progress and potentials for sustainable development. *Sustainable Horizons* 2: 100015. DOI:10.1016/j.horiz.2022.100015
- GALICIA-PÉREZ, M. A., J. GAVIÑO-RODRÍGUEZ, E. TORRES-OROZO & S. I. QUIJANO-SCHEGGIA. 2016. Descripción general de la circulación hidrodinámica en el litoral. In: *La Biodiversidad en Colima. Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), pp. 51-58.
- GALVÁN-VILLA, C. M. & E. RÍOS-JARA. 2018. First detection of the alien snowflake coral *Carijoa riisei* (Duchassaing and Michelotti, 1860) (Cnidaria: Alcyonacea) in the port of Manzanillo in the Mexican Pacific. *BioInvasions Records* 7(1): 1-6.
- GALVÁN-VILLA, C. M., M. A. TOVAR-HERNÁNDEZ, F. A. RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, M. C. ESQUEDA-GONZÁLEZ, J. SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ & E. RÍOS-JARA. 2023. Effect of the alien octocoral *Carijoa riisei* on benthic fauna assemblages on natural and artificial substrates. *Marine Ecology* 44(4): e12756.
- GASPARINI, J. L., S. R. FLOETER, C. E. L. FERREIRA & I. SAZIMA. 2004. Marine Ornamental Trade in Brazil. *Biodiversity and Conservation* 14: 2883-2899.
- GIL, M. A. & J. B. PFALLER. 2016. Oceanic barnacles act as foundation species on plastic debris: implications for marine dispersal. *Scientific Reports* 6: 19987.
- GOMES, P. B., A. K. F. LIRA, J.-P. NAUD, A. M. SANTOS & C. D. PÉREZ. 2012. Prey selectivity of the octocoral *Carijoa riisei* at Pernambuco, Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 84 (1): 157-164.
- GOMEZ, C. G., H. M. GUZMAN, A. GONZALEZ & O. BREEDY. 2014. Survival, growth, and recruitment of octocoral species (Coelenterata: Octocorallia) in Coiba National Park, Pacific Panama. *Bulletin of Marine Science* 90 (2): 623-650.
- GRIGG, R. W. 2003. Invasion of a deep black coral bed by an alien species, *Carijoa riisei*, off Maui, Hawaii. *Coral Reefs* 22: 121-122.
- GRIGG, R. W. 2004. Harvesting impacts and invasion by an alien species decrease estimates of black coral yield off Maui, Hawaii. *Pacific Science* 58 (1): 1-6.
- HERNÁNDEZ-LÓPEZ, J., O. CERVANTES, A. OLIVOS-ORTÍZ & R. R. GUZMÁN-REYNA. 2020. DSPIR Framework as Planning and Management Tools for the La Boquita Coastal System, Manzanillo, Mexico. *Journal of Marine Science and Engineering* 8 (8): 615. DOI: 10.3390/jmse8080615
- INVEMAR. 2016. Evaluación de la dinámica de crecimiento del octocoral invasor *Carijoa riisei* en el Chocó Norte, Pacífico Colombiano. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andrés". Colombia. INVEMAR. 37 p.
- KAHNG, S. E. & R. W. GRIGG. 2005. IMPACT OF AN ALIEN OCTOCORAL, *Carijoa riisei*, ON BLACK CORALS IN HAWAII. *Coral Reefs* 24: 556-562.
- KAHNG, S. E., Y. BENAYAHU, D. WAGNER & N. ROTHE. 2008. Sexual reproduction in the invasive octocoral *Carijoa riisei* in Hawaii. *Bulletin of Marine Science* 82: 1-17.
- KAHNG, S. E., Y. BENAYAHU & H. R. LASKE. 2011. Sexual reproduction in octocorals. *Marine Ecology Progress Series* 443: 265-283.
- KESSLER, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69 (2-4): 181-217.

- LASKER, H. R., L. BRAMANTI, G. TSOUNIS & P. J. EDMUNDS. 2020. The rise of octocorals forests on Caribbean reefs. *Advances in Marine Biology* 87 (1): 361-410.
- LEGOVIC, T. & D. JUSTIC. 1997. When is phytoplankton bloom causing the most intensive hypoxia in the northern Adriatic Sea? *Oceanologica Acta* 20: 91-99.
- LIRA, A. K., J.-P. NAUD, P. B. GOMES, A. M. SANTOS & C. D. PEREZ. 2009. Trophic ecology of the octocoral *Carijoa riisei* from littoral of Pernambuco, Brazil. I. Composition and spatio-temporal variation of the diet. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 89-99.
- MATSUMOTO, A. K. 2007. Effects of low water temperature on growth and magnesium carbonate concentrations in the cold-water gorgonian *Primnoa pacifica*. *Bulletin of Marine Science* 81: 423-435.
- MEJÍA, K. 2014. Ecología de la especie invasora *Carijoa riisei* (Octocorallia, Clavulariidae) en el Parque Nacional Natural Gorgona. Tesis de grado. Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 39 p.
- MIZRAHI, D., S. F. PEREIRA, S. A. NAVARRETE & A. A. V. FLORES. 2017. Allelopathic effects on the sun-coral invasion: facilitation, inhibition and patterns of local biodiversity. *Marine Biology* 164: 139.
- MOLINA-TRIANA, F., C. BERMÚDEZ-RIVAS, J. L. PARADA-GUTIÉRREZ & F. A. CASTRILLÓN. 2022. Monitoreo de un octocoral invasor (*Carijoa riisei*) en las dos principales áreas portuarias de la cuenca Pacífico Colombiana. *Acta Oceanográfica del Pacífico* 4(2): 21-34. DOI:10.54140/raop.v4i1.56
- MORTENSEN, P. B. & L. BUHL-MORTENSEN. 2005. Morphology and growth of the deep-water gorgonians *Primnoa resedaeformis* and *Paragorgia arborea*. *Marine Biology* 147: 775-788.
- NOAA. 2023. Cold & warm episodes by season. Climate Prediction Center. https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php. (consultado el 5 marzo 2023).
- NORMAH, S., M. S. ISMAIL, I. MD. NIZAM, I. ZAINUDIN & G. B. GOEDEN. 2021. Occurrence and distribution of an invasive octocoral, *Carijoa riisei* in Malaysia's Marine Park of Pulau Payar. *Austin Environmental Sciences* 6(2): 1060.
- PADMAKUMAR, K., R. CHANDRAN, J. S. YOGESH-KUMAR & R. SORNARAJ. 2011. *Carijoa riisei* (Cnidaria: Octocorallia: Clavulariidae), a newly observed threat to Gulf of Mannar coral biodiversity? *Current Science* 100 (1): 35-37.
- PECK, L. S. 2016. A cold limit to adaptation in the sea. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 13-26.
- PREVIATI, M., A. SCINTO, C. CERRANO & R. OSINGA. 2010. Oxygen consumption in Mediterranean octocorals under different temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 390: 39-48. DOI:10.1016/j.jembe.2010.04.025
- QUINTANILLA, E., T. WILKE, C. RAMÍREZ-PORTILLA, A. SARMIENTO & J. A. SÁNCHEZ. 2017. Taking a detour: invasion of an octocoral into the Tropical Eastern Pacific. *Biological Invasions* 19: 2583-2597. DOI:10.1007/s10530-017-1469-2
- QUINTERO-ARRIETA, H. & C. GOMEZ. 2023. Reproduction of *Carijoa riisei* (Cnidaria: Octocorallia) in the Panamanian tropical eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science* 99 (4): 401-426. DOI:10.5343/bms.2022.0011
- R CORE TEAM. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. Disponible en línea en: <https://www.R-project.org/>.
- RAGHUNATHAN, C., K. VENKATARAMAN, CH. SATYANARAYANA & R. RAJKUMAR. 2013. An invasion of snowflake coral *Carijoa riisei* (Duchassaing and Michelotti 1860) in Indian Seas: Threats to coral reef ecosystem. In: Venkataraman, K., C. Sivaperuman & C. Raghunathan (eds.). *Ecology and Conservation of Tropical Marine Faunal Communities*. Springer-Verlag. Heidelberg, Berlín, pp. 381-393.
- REES, J. T. 1972. The effect of current on growth form in an octocoral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 10: 115-123.
- REY-VILLIERS, N., P. GONZÁLEZ-DÍAZ & A. SÁNCHEZ. 2024. Octocoral growth rate and mortality along a eutrophication gradient in Cuban reefs. *Marine Environmental Research* 202: 106739. DOI:10.1016/j.marenres.2024.106739
- RIEDEL, B., M. STACHOWITSCH & M. ZUSCHIN. 2008. Sea anemones and brittle stars: unexpected predatory interactions during induced in situ oxygen crises. *Marine Biology* 153: 1075-1085.
- ROBERTS, J. M., A. WHEELER, A. FREIWALD & S. CAIRNS. 2009. Cold-water corals: the biology and geology of deep-sea coral habitats. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 334 p.
- SALAS, J., D. GOMIS, A. OLIVOS-ORTIZ & G. GARCÍA-URIBE. 2006. Seasonal hydrodynamical features on the continental shelf of Colima (west coast of Mexico). *Scientia Marina* 70 (4): 719-726.
- SÁNCHEZ, J. A. 2016. Diversity and evolution of octocoral animal forests at both sides of tropical America. In: Rossi S., L. Bramanti, A. Gori & C. Orejas (eds.) *Marine animal forests*. Springer, Cham, pp. 1-33. DOI:10.1007/978-3-319-17001-5_39-1
- SÁNCHEZ, J. A. & D. BALLESTEROS. 2014. The invasive snowflake coral (*Carijoa riisei*) in the Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 62: 199-207.
- SÁNCHEZ, J. A., H. LASKER, E. NEPMUCENO, J. SÁNCHEZ & M. WOLDENBERG. 2004. Branching and self-organization in marine modular colonial organisms: a model. *American Naturalist* 163: E24-E39.
- SANTANA, E. A. 2017. El San Luciano. NotiCalifornia. Disponible en línea en: <http://www.noticalifornia.com/2017/05/el-san-luciano.html>. (consultado el 19 noviembre 2020).
- SEBENS, K. P. 1984. Water flow and coral colony size: Interhabitat comparisons of the Octocoral *Alcyonium siderium*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 81: 5473-5477.
- SEGOVIA, J. 2023. Black coral forests and associated fauna in the mesophotic zone of Los Cóbanos, El Salvador. *Revista de Biología Tropical* 71 (1): e52345. DOI: 10.15517/rev.biol.trop..v71i1.52345
- VARGAS, J. A. & O. BREEDY. 2022. The snowflake soft coral *Carijoa riisei* (Cnidaria: Octocorallia) in Costa Rica. *UNED Research Journal* 14 (1): e4213. DOI: 10.22458/urj.v14i1.4213
- YOGESH-KUMAR, J. S., S. GEETHA, CH. SATYANARAYANA, K. VENKATARAMAN & R. D. KAMBO (2014). New species of soft corals (Octocorallia) on the reef of Marine National Park, Gulf of Kachchh. *Journal of Pharmaceutical and Biological Research* 2 (1): 50-55.
- YOSHIOKA, P. M. & B. B. YOSHIOKA. 1991. A comparison of the survivorship and growth of shallow-water gorgonian species of Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* 69: 253-260. DOI:10.3354/meps069253
- ZAVALA-GARCÍA, F. & C. FLORES-COTO. 1989. Medición de biomasa zooplánctonica. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM* 16: 273-278.