

ECOLOGÍA QUÍMICA DE LAS ESPONJAS EXCAVADORAS *CLIONA APRICA*, *C. CARIBBAEA*, *C. DELITRIX* Y *C. TENUIS*

Andia Chaves-Fonnegra, Mateo López-Victoria, Fernando Parra-Velandia y Sven Zea

RESUMEN

Las esponjas excavadoras incrustantes del Caribe *Cliona aprica*, *C. caribbaea*, *C. delitrix* y *C. tenuis* (Porifera, Hadromerida, Clionidae) socavan y desplazan agresivamente el tejido coralino. En la isla de San Andrés y en las Islas del Rosario (Caribe colombiano), en todos los 145 casos observados de contacto directo de las esponjas *C. aprica*, *C. caribbaea* y *C. tenuis*, con 17 especies de coral, los corales mostraron signos de deterioro en sus tejidos. Se notó además que la superficie de estas esponjas es colonizada por pocos organismos y que ellas son raramente depredadas. Para establecer la posible utilización de sustancias químicas de estas esponjas en competencia por espacio con corales (alelopatía), como inhibidoras del asentamiento larval (antiepibiosis), y como disuasorias de la alimentación de peces generalistas (antidepredación), se evaluó experimentalmente la actividad de sus extractos orgánicos crudos. Los extractos se obtuvieron con metanol y metanol:diclorometano (1:2), y se incluyeron en medios experimentales a las concentraciones naturales en que se encuentran dentro de las esponjas. Usando un método no publicado, en desarrollo por parte de J. Pawlik (Universidad de Carolina del Norte en Wilmington) y M. Ilan (Universidad de Tel Aviv), medallones de Phytigel™ con extracto de cada una de las cuatro esponjas, puestos sobre el coral *Montastrea cavernosa*, produjeron un mayor grado de mortandad de los pólipos que geles control sin extracto. Geles con extracto de las esponjas *C. aprica* y *C. caribbaea* + *C. tenuis*, vertidos en cajas de petri y usados como sustrato en el medio marino, inhibieron significativamente el asentamiento de organismos epibiontes, en comparación con geles control. En ensayos de laboratorio, “pellets” de harina de trigo con extracto de *C. delitrix* y *C. caribbaea* + *C. tenuis* fueron significativamente rechazados por el pez omnívoro arrecifal, *Stegastes partitus*, mientras que “pellets” con extracto de *C. aprica* no disuadieron el consumo. Estos resultados sugieren que sustancias presentes en los extractos orgánicos crudos de estas esponjas pueden ser en parte responsables de su capacidad para competir por sustrato arrecifal y defenderse de sus potenciales agresores.

PALABRAS CLAVE: *Cliona*, Esponjas excavadoras incrustantes, Competencia por espacio, Alelopatía, Antiepibiosis, Antidepredación.

Contribución No. 882 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR y No. 250 del Centro de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia

ABSTRACT

Chemical ecology of the excavating sponges *Cliona aprica*, *C. caribbaea*, *C. delitrix* and *C. tenuis*. The Caribbean encrusting and excavating sponges *Cliona aprica*, *C. caribbaea*, *C. delitrix* and *C. tenuis* (Porifera, Hadromerida, Clionidae), aggressively undermine and displace live coral tissue. At San Andrés island and Islas del Rosario (Colombian Caribbean), in all 145 observed cases of direct contact of the sponges *C. aprica*, *C. caribbaea* and *C. tenuis* with 17 coral species, corals showed unhealthy signs in their tissue. It was also noticed that the surface of these sponges is colonized by few organisms and that they are rarely preyed upon. To establish the possible use of chemical substances by these sponges in competition for space with corals (allelopathy), as inhibitors of larval settlement (antifouling), and as feeding deterrents against generalist fish (antipredatory), the activity of crude organic extracts was experimentally evaluated. Extracts were prepared in methanol and 1:2 methanol:dichloromethane and incorporated in experimental media at the natural concentration within the sponges. Using an unpublished method being developed by J. Pawlik (University of North Carolina at Wilmington) and M. Ilan (Tel Aviv University), Phytigel™ disks with crude extracts of each of the four sponge species, placed on the coral *Montastrea cavernosa*, produced a greater degree of polyp mortality than control gels without extract. Gels with extracts of the sponges *C. aprica* and *C. caribbaea* + *C. tenuis*, served in Petri dishes and used as substratum in the field, inhibited significantly the settlement of fouling organisms, in comparison to control gels. In laboratory trials, wheat flour pellets with extracts *C. delitrix* and *C. caribbaea* + *C. tenuis* were significantly rejected by the omnivore reef damselfish, *Stegastes partitus*, whereas pellets with extract of *C. aprica* did not deter feeding. These results suggest that substances present in the crude organic extracts of these sponges may be responsible in part for their ability to compete for reef substrata and to defend themselves from potential aggressors.

KEY WORDS: *Cliona*, Encrusting excavating sponges, Space competition, Allelopathy, Antifouling, Antipredatory.

INTRODUCCIÓN

Los organismos sésiles y sedentarios de los arrecifes coralinos compiten frecuentemente por espacio y alimento, adoptando mecanismos para minimizar el recubrimiento por parte de epibiontes, al tiempo que adquieren y mantienen espacio y se defienden de depredadores (Jackson y Buss, 1975; Porter y Targett, 1988; Pawlik, 1997). Para algunos organismos arrecifales se han descrito mecanismos físicos y etológicos que median en interacciones, como el empleo de filamentos mesentéricos, tentáculos barredores o digestión extracelentérica en corales (Lang, 1971, 1973), mientras que en otros casos se ha encontrado que estas interacciones son mediadas químicamente e involucran la producción de compuestos nocivos (Whittaker y Feeny, 1971; Thacker *et al.*, 1998; Engel y Pawlik, 2000).

De todos los invertebrados, las esponjas son consideradas la fuente más diversa en productos naturales marinos (Pawlik, 1993; Dumdei *et al.*, 1998). A algunos de estos compuestos químicos se les ha atribuido función alelopática para adquisición y mantenimiento de espacio. El compuesto 7-deacetoxioleupupano de la esponja *Dysidea* sp. por ejemplo, produce necrosis sobre la esponja *Cacospongia* sp., permitiéndole recubrir y ganar espacio (Thacker *et al.*, 1998). En las interacciones entre esponjas excavadoras y corales se han identificado compuestos químicos responsables de mantener zonas muertas de coral alrededor de las papilas exteriores de la esponja *Aka* (= *Siphonodictyon*) sp., y esos mismos compuestos químicos actúan de forma pasiva inhibiendo la fijación y crecimiento de epibiontes, o disuadiendo a los depredadores (Sullivan *et al.*, 1983). Así mismo, se ha encontrado que los extractos metanólicos de la esponja excavadora *Cliona varians* disueltos en agua marina, tienen un efecto letal sobre el coral *Madracis mirabilis*, pero existe incertidumbre sobre el uso real de los compuestos de esos extractos en la competencia por espacio. *C. varians* es capaz de recubrir gran cantidad de tejido coralino a la vez que lo excava (Vicente, 1978; Aerts y Kooistra, 1999).

En comunidades de invertebrados sésiles, el espacio libre sobre el sustrato es generalmente escaso, por lo que el riesgo de ser colonizado y recubierto por otros organismos es alto. Algunas especies permanecen recubiertas de epibiontes y no parecen ser afectadas por estos (Lewis, 1982), pero muchas se encuentran siempre limpias y libres de epibiontes (Gerhart *et al.*, 1988). Esto último se ha atribuido a la presencia de defensas morfológicas o químicas (Jackson y Buss, 1975; Dyrinda, 1983; Wahl y Banaigs, 1991; Pawlik, 1992). En la esponja excavadora *Cliona* sp. se ha encontrado la presencia de storniamidas A-D, compuestos con actividad antibacteriana (Palermo *et al.*, 1996). En estudios recientes se han mezclado extractos orgánicos crudos de diferentes organismos marinos dentro de geles a base de Phytigel™, que sirven como sustrato para el asentamiento de larvas en campo y permiten la liberación paulatina de los compuestos al medio, actuando a manera de señales químicas que promueven o disuaden el asentamiento de invertebrados marinos (Henrikson y Pawlik, 1995, 1998).

En ensayos de disuasión alimentaria en los que se ofrece alimento preparado artificialmente a depredadores de organismos sésiles (p. ej. peces, cangrejos y estrellas de mar), se ha comprobado que los compuestos químicos que contienen las esponjas parecen ser su principal defensa, mientras que los elementos estructurales del tejido (p. ej. espículas) no tienen este mismo efecto (Chanas y Pawlik, 1995, 1996, 1997; Chanas *et al.*, 1996; Pawlik, 1997; Assmann *et al.*, 2000; Waddell y Pawlik, 2000 a, b).

Las esponjas excavadoras del género *Cliona* (Porifera, Hadromerida, Clionaidae) han sido estudiadas desde la década de 1950 (Rützler y Rieger, 1973). Estas esponjas excavan galerías y túneles en sustratos de carbonato de calcio, esculpiendo y extrayendo pequeños granos de carbonato “chips” por medio de extensiones celulares que secretan enzimas que disuelven el carbonato y digieren la materia orgánica presente; estos granos son luego transportados al exterior a través de sus canales exhalantes (Pomponi, 1976, 1977, 1979). A partir de los años 80’s este grupo de organismos despertó un especial interés debido al aumento progresivo en su abundancia en varias localidades y zonas arrecifales del Gran Caribe (López-Victoria *et al.*, 2003; López-Victoria y Zea, 2004). Aparte de crecer sobre pavimento calcáreo y coral muerto, han sido observados avanzando contra el tejido vivo de los principales corales constructores del andamiaje arrecifal. Cuando se encuentran con tejido coralino, envían por debajo filamentos excavadores que minan el esqueleto de sostén de los pólipos, haciendo que éstos se retraigan o se desprendan. Mordiscos de peces y crecimiento de algas filamentosas con acumulación de sedimentos en la interfase ayudan a matar los pólipos coralinos; luego, las esponjas avanzan rellenando, horadando y recubriendo el esqueleto libre (López-Victoria, 2003; López-Victoria *et al.*, 2003). Todas estas esponjas pueden llegar a recubrir (y ocupar en el caso de *Cliona delitrix*) completamente una colonia de coral y el proceso completo de avance sugiere la combinación del mecanismo normal de bioerosión de carbonato (Pomponi, 1979; Wilkinson, 1983; Simpson, 1984; Schönberg y Wilkinson, 2001) con la ayuda de otros organismos (López-Victoria, 2003), pero también el posible papel de compuestos químicos alelopáticos (Sullivan *et al.*, 1983; Sullivan y Faulkner, 1985; Aerts y Kooistra, 1999).

En el transcurso de éste y otros trabajos los autores han observado que en su hábitat natural las esponjas *Cliona aprica*, *C. caribbaea* y *C. tenuis* presentan zoantideos y pequeños hidroides epibiontes, así como algunos endobiontes entre el sustrato coralino perforado por las esponjas: poliquetos de la familia Sabellidae, sipunculidos, pequeños crustáceos y moluscos. Se han observado ocasionalmente siendo mordidas por peces loro (Scaridae), mientras que peces generalistas, especialmente el lábrido *Thalassoma bifasciatum* (Bloch, 1791), comúnmente ignoran los fragmentos de esponja, y cuando los prueban, inmediatamente los rechazan. Sobre *Cliona tenuis* se han encontrado gastrópodos depredadores de la especie *Muricopsis (Risomurex) deformis* (Reeve, 1846) en las formaciones arrecifales de Islas del Rosario (López-Victoria, 2003). *C. delitrix* con frecuencia se encuentra recubierta por zoantideos y sus fragmentos también son probados y rechazados por *T. bifasciatum*.

Teniendo en cuenta la magnitud del efecto que ejercen estas esponjas en los arrecifes, se hace necesario entender el mecanismo de agresión que utilizan contra coral vivo y en general sus estrategias defensivas y ofensivas como organismos sésiles. Por ello, el presente trabajo pretendió evaluar el posible papel ecológico de sus extractos orgánicos crudos, determinando si: 1) tienen algún efecto deletéreo en contacto con el tejido vivo de coral; 2) inhiben el asentamiento de potenciales epibiontes y, 3) producen un efecto disuasorio sobre la depredación por peces omnívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se realizaron observaciones y colecta de esponjas sobre arrecifes situados en el costado occidental de la Isla de San Andrés y en la zona norte de las Islas del Rosario, Caribe colombiano entre los meses de junio y julio de 2002. En San Andrés se estudiaron esponjas de las especies *Cliona aprica*, *C. caribbaea* y *C. delitrix* en las estaciones Bajo Bonito (BB), frente al tubo de descarga de Aguas Negras (AN), Las Esponjas (LE), Wildlife profundo (WP) y Wildlife somero (WS). En Islas del Rosario se estudió solamente *C. tenuis* en las estaciones Canal del Francés (CF), Majayura (MY) y Piedra Timarán (PT). La fase de laboratorio y experimentación de campo se llevó a cabo en el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR), en Punta de Betín, Bahía de Santa Marta (Figura 1).

Observaciones de la interacción esponja-coral en su hábitat natural

En cada estación se realizaron recorridos erráticos de buceo autónomo en busca de colonias de coral en interacción directa con las esponjas excavadoras *Cliona aprica*, *C. caribbaea* y *C. tenuis* (*C. delitrix* está pendiente de ser observada en una fase posterior). Por interacción directa se entendió aquella interacción en que no se presentaran otros organismos o no existiera una franja de sedimento o algas mayor a 5 mm de ancho. Para cada interacción se estableció la especie de coral y de esponja y se determinó si existían condiciones de deterioro sobre los corales (a nivel de pólipo) y sobre las esponjas. Las observaciones fueron catalogadas cualitativamente como: BL = blanqueamiento, PA = palidecimiento, OS = oscurecimiento, MA = muerte actual, R = retracción de tejido coralino y MP = medio pólipo. La retracción del tejido coralino (R) se definió específicamente para el coral *Montrastraea cavernosa*; en este caso, el tejido coralino se retrae alejándose de la esponja, siendo visibles detalles esqueléticos de los cálices y parte del tejido del coral

que se presenta enrojecido internamente. Se diferencia de la muerte actual (MA) porque en este caso se evidencia que el tejido no se ha perdido, sino que se encuentra retraído o acumulado en dirección contraria a la esponja, lo que permite observar las estructuras internas de los cálices.

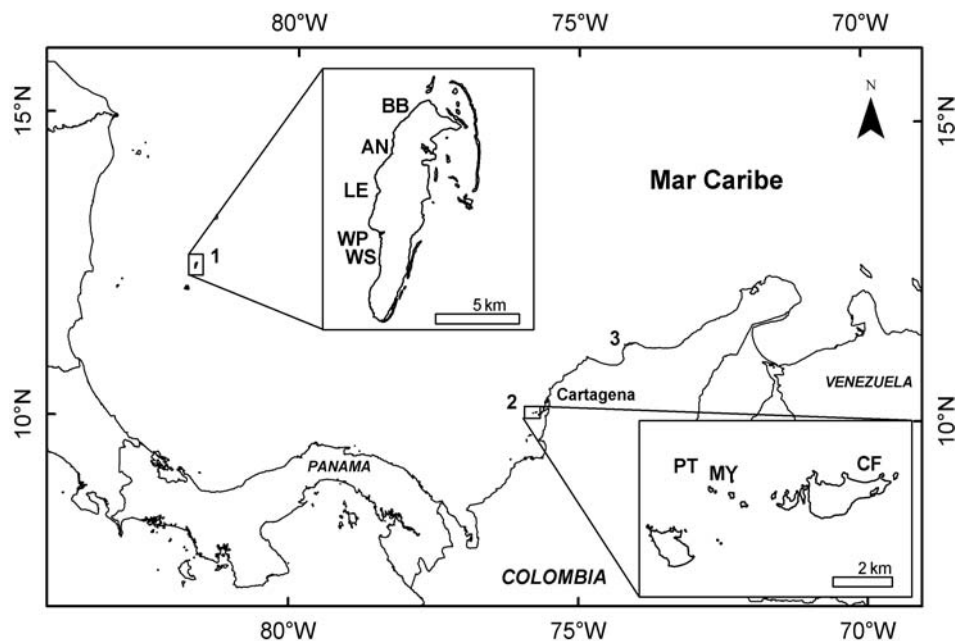


Figura 1. Mapa del área de estudio indicando la posición de las estaciones de muestreo. En San Andrés (1) : BB= Bajo Bonito (arrecife de parche al borde de la terraza somera de sotavento, 12-15 m de profundidad), AN= frente al tubo de descarga de aguas negras (terracea profunda de sotavento, 12 m), LE= Las Esponjas (terracea profunda de sotavento, 12-15 m), WP= Wildlife profundo (terracea profunda de sotavento, 12-15 m), WS= Wildlife somero (terracea somera de sotavento, 4-6 m); en Islas del Rosario (2): MY= Majayura, CF= Canal del Francés, PT= Piedra Timarán (parte del arrecife franjeante de barlovento, 4-6 m). Santa Marta, Punta de Betín (3): área de experimentación.

Preparación de extractos orgánicos

Las muestras de esponja fueron recolectadas con cincel y martillo mediante buceo autónomo, y trituradas hasta obtener pequeños fragmentos (2-5 cm de espesor). Después de eliminar epibiontes y endobiontes obvios a simple vista, fueron introducidas en bolsas herméticas y congeladas. El proceso de extracción se realizó dos veces con metanol (250 ml coral-esponja/500 ml metanol) y luego en metanol: diclorometano 1:2 (250 ml coral-esponja/ 400 ml metanol: diclorometano), durante 24 horas para cada caso, y en agitación continua en botellas Schott oscurecidas. La solución resultante fue filtrada y

secada al máximo posible en un rotavapor. El extracto obtenido se transfirió a un nuevo recipiente previamente oscurecido, haciendo lavados con eter dietílico (10 ml), el cual se dejó evaporar durante 12 horas. Posteriormente el extracto fue liofilizado para eliminar residuos de agua y pesado; se almacenó en oscuridad y bajo atmósfera de nitrógeno a -4° C. Varios individuos de cada especie de esponja se combinaron para su extracción. Como se realizaron varios tipos de ensayos y las esponjas usadas en los extractos fueron de diferentes tamaños, la demanda de extracto no permitió realizar réplicas para evaluar la variación entre individuos. Se mezcló material de *Cliona caribbaea* de San Andrés y *Cliona tenuis* de Islas del Rosario ya que en ese momento se ignoraba que se trataba de especies diferentes (taxonomía ya resuelta por Zea y Weil, 2003).

Para determinar la concentración de extracto en las esponjas se realizaron determinaciones volumétricas de pequeños fragmentos de coral-esponja en una bureta con agua de mar (50 ± 0.05 ml); luego algunos fragmentos se sometieron al proceso de decalcificación en HNO_3 al 10 % por 3 minutos; otros se introdujeron en 200 ml de HClO_4 durante 30 minutos. En el primer caso se buscó obtener el tejido de esponja libre de coral y en el segundo obtener el fragmento de coral sin tejido de esponja. Posteriormente se volvieron a realizar determinaciones volumétricas en la bureta de la esponja o coral restante dependiendo del caso. A partir de la diferencia de volúmenes se estableció la proporción de tejido de esponja en la matriz de carbonato. El factor de concentración natural de extracto (FC) se calculó como masa (g) de extracto por volumen (ml) de esponja.

Experimento en campo de aleopatía por contacto

Siguiendo la metodología desarrollada por Joe Pawlik de la Universidad de Carolina del Norte en Wilmington (EEUU) y Micha Ilan de la Universidad de Tel-Aviv (Israel), los geles tratamientos se elaboraron mezclando 0.53 g de Phytigel™ (agente sólido gelificante, sustituto del agar) con 50 ml de agua destilada fría; esta mezcla se llevó a ebullición y posteriormente se le agregó la concentración natural de extracto que ocurre en cada esponja, disuelta en un volumen determinado de metanol. Es decir, cada gel al final simulaba una esponja sintética con la cantidad de extracto equivalente a su volumen natural. De esta forma, se agregaron 3.76 g de extracto de *C. aprica* en 8.4 ml de metanol, 4.35 g de extracto de *Cliona caribbaea* + *C. tenuis* en 8.8 ml de metanol, ó 3.14 g de extracto de *C. delitrix* en 4.8 ml de metanol. Los controles se prepararon mezclando 0.8 g de Phytigel™ con 50 ml de agua destilada fría, agregando la cantidad equivalente de metanol empleado en el proceso de disolución de cada uno de los extractos.

El gel fue vertido en tapas opacas de 28 mm de diámetro x 5 mm de altura provenientes de tarros plásticos para película fotográfica (35 mm) y se dejaron solidificar a temperatura ambiente. Se mantuvieron en nevera durante 24 h antes de su uso. Al momento de realizar el ensayo, los geles se llevaron al campo, y por medio de buceo sobre cada una de 10 colonias del coral *Montastrea cavernosa* fueron colocados tres medallones, uno de control y dos de tratamiento con extracto de *Cliona delitrix* y *C. aprica* ó *C. delitrix* y *C. caribbaea* + *C. tenuis*. Se sujetaron en contacto con coral vivo, por medio de dos ganchos clip a cada lado y dos bandas de caucho amarradas a puntillas clavadas fuera del área del tejido vivo. Dado que tanto las tapas en las cuales se vertieron los controles como los tratamientos eran opacas, se tuvo el mismo grado de sombreado sobre los pólipos de coral bajo estas. Los geles permanecieron en contacto con el tejido coralino durante cuatro días, a continuación de los cuales se tomaron fotografías y se hicieron observaciones cualitativas del grado de deterioro del coral bajo los geles control y tratamiento, asignando los siguientes valores numéricos: 0 = todo el tejido coralino estaba vivo, 1 = había tanto tejido coralino vivo como muerto (muerto $\leq 50\%$ del área), 2 = la mayoría del tejido coralino estaba muerto (muerto $> 50\%$), y 3 = el tejido coralino muerto era mayor que el área cubierta por los geles (muerto $> 100\%$). Se realizaron comparaciones entre controles y tratamientos para el extracto de cada especie de esponja por medio de la prueba de ordenamiento de signos de Wilcoxon $p < 0.05$ (Siegel y Castellan, 1995).

Experimento en campo de antiépibiosis

Para evaluar en campo el asentamiento de larvas de invertebrados también se utilizaron geles de Phytigel™ siguiendo la metodología propuesta por Henrikson y Pawlik (1995, 1998). Estos autores demostraron la idoneidad de estos geles como superficie para el asentamiento de invertebrados marinos, porque 1) los geles son expuestos a una población natural de propágulos, 2) los extractos son incorporados dentro de los geles a la concentración natural en que se encuentran en el organismo, 3) los extractos dentro de una matriz de gel no alteran las características físicas de la superficie, 4) el gel permite la paulatina exudación al medio de los componentes de los extractos, y 5) después de 21 días en agua de mar los geles aún contienen en promedio 56% de la cantidad inicial de extracto. En este caso se mezclaron 0.21 g de Phytigel™ con 1.7 g de extracto de *Cliona caribbaea* + *C. tenuis* disuelto en 3.6 ml de metanol, ó 1.5 g de extracto de *C. aprica* en 3.3 ml de metanol (*C. delitrix* no fue evaluada) y se llevaron a un volumen de 20 ml con agua destilada. La mezcla resultante fue servida en cajas de petri de vidrio de 90 mm de diámetro x 10 mm de altura

(volumen servido 20 ml); en el fondo de la caja se pegó un trozo de malla plástica (1.5 cm²) con silicona para acuarios lo cual favoreció la adherencia del gel a la caja. Las cajas fueron pegadas a láminas de acrílico plástico de 10 x 15 cm. El volumen de extracto empleado en todos los experimentos (por caja de petri) fue equivalente a la cantidad de extracto contenido en el mismo volumen de esponja. Los medallones control se prepararon mezclando 0.32 g de Phytigel™ agregando la cantidad equivalente de metanol empleado en el proceso de disolución de los extractos orgánicos crudos y llevando a 20 ml con agua destilada. Se elaboraron 10 geles control con metanol, 10 geles con extracto de *Cliona aprica* y 10 geles con extracto de *C. caribbaea* + *C. tenuis*. Las 30 cajas con los geles fueron amarradas (con los geles en dirección al sustrato) en un andamio de tubos de PVC, que fue sumergido a 18 m de profundidad en Punta de Betín (Santa Marta). El andamio fue cubierto por una malla plástica de ojo de malla de 3 cm para evitar la entrada de macrodepredadores. El experimento se realizó durante octubre 2002 y se dejó en el agua por un período de 22 días. Las cajas fueron removidas y se llevaron al laboratorio donde se mantuvieron en acuarios con agua de mar filtrada durante 5 días. Se evaluó la abundancia y porcentaje de cobertura de organismos sésiles presentes bajo el esteroscopio. Para determinar la abundancia, se contó el número total de organismos que colonizaron la superficie del gel en cada caja de petri, excepto el grupo hidroide (muy abundante) para el que se contaron los organismos presentes en 8 cuadrados de 1 cm² elegidos al azar por caja de petri. Para determinación de la cobertura, con ayuda de una cuadrícula se tomaron 50 puntos al azar en los que se evaluó la presencia o ausencia de organismos. La relación de los puntos en que se presentaron los organismos respecto al número total de puntos permitió estimar el porcentaje de cobertura. Se realizaron comparaciones de estas variables entre extractos y controles por medio de las pruebas estadísticas Kruskal-Wallis y Dunn (Zar, 1996).

Experimento de disuasión de la depredación

Se realizaron experimentos en laboratorio para evaluar el efecto disuasorio de los extractos orgánicos crudos de las esponjas *Cliona aprica*, *C. caribbaea* + *C. tenuis* y *C. delitrix* sobre la alimentación del pez *Stegastes partitus* (Poey, 1868). Este es un pez omnívoro habitante de arrecifes coralinos someros y de parches arrecifales de profundidad (Allen, 1991); se alimenta de plantas, pequeños invertebrados, anémonas coloniales y tentáculos de gusanos (Hauser, 1984), y es una especie abundante en el área de Santa Marta. Los consumidores generalistas han sido considerados ideales en estudios de disuasión alimentaria porque representan la mayoría de peces depredadores de

arrecifes y pueden ser disuadidos más fácilmente que los consumidores especialistas, ya que estos últimos han desarrollado mecanismos para tolerar las defensas de sus presas (Pawlik *et al.*, 1995). Esta especie de pez ha sido empleada con anterioridad en diferentes ensayos de ictiotoxicidad y antidepredación con algas marinas y esponjas, respondiendo bien a dietas artificiales a base de atún y gelatina sin sabor (Dueñas, 2000; Díaz-Ruíz, 2002).

Los peces fueron colectados en Punta de Betín con ayuda de un trasmallo vertical de nylon monofilamento con un ojo de malla de 1 cm². Los peces fueron perseguidos individualmente y obligados a enredarse en la malla de la que se liberaron cuidadosamente. Durante el proceso de aclimatación, 15 peces se ubicaron individualmente en frascos bomboneros de 1 galón, separados por cartulina negra para evitar que se vieran unos a otros. Los peces fueron alimentados tres veces al día con “pellets” control preparados con 3 g de harina de trigo + 1 ml de agua. Los “pellets” tratamiento se prepararon con 3 g de harina de trigo + el volumen equivalente de extracto para 3 ml de esponja + 1 ml de agua. Para el experimento se suministró a los peces la mitad de la ración de “pellets” control que generalmente comían en sus horas de alimentación, de manera que no estuvieran saciados, y posteriormente se inició la prueba ofreciendo a cada pez un “pellet” control, luego un “pellet” tratamiento, y nuevamente ofreciendo un “pellet” control. Los peces que no comieron el “pellet” control inicial o final no se tuvieron en cuenta para el análisis de datos. En la mayoría de los casos se ensayaron 10 peces, aunque en algunos sólo se pudo en nueve. Los resultados se registraron tomando en cuenta el número de peces que consumieron “pellets” tratamiento y se analizaron por medio de una prueba exacta de Fisher (Siegel y Castellan, 1995). Experimentos preliminares con “pellets” de harina a los que se les añadió calamar liofilizado, mostraron consumo tanto en controles como en tratamientos con extracto. El sabor y contenido nutritivo del calamar enmascararon el efecto disuasorio de los extractos. En otros experimentos, los “pellets” con metanol siempre fueron consumidos (Chaves-Fonnegra, 2003).

RESULTADOS

Observaciones en el hábitat natural

Se observaron 145 interacciones entre las esponjas excavadoras *Cliona aprica*, *C. caribbaea* y *C. tenuis* y 17 especies de coral en las dos áreas de estudio. Aunque *Cliona delitrix* está presente en los arrecifes estudiados de San Andrés, ésta no se incluyó en las observaciones, ya que inicialmente se hizo énfasis en las esponjas cafés. Posteriormente se tomaron algunas muestras de

C. delitrix para la fase experimental debido a que era observada comúnmente en las estaciones de San Andrés. En todas las interacciones observadas se presentó alguna condición de deterioro sobre el tejido coralino (Tabla 1), mientras que sólo en cuatro casos se observó deterioro sobre la esponja (Tabla 2). En la mayoría de interacciones se observó mucus proveniente del coral, pero no se vieron filamentos mesentéricos o pólipos extendidos, ya que las observaciones se hicieron durante el día. Las principales condiciones de deterioro sobre el tejido coralino del borde fueron palidecimiento (PA), blanqueamiento (BL) y muerte actual (MA) (Figura 2).

Experimento de alelopatía en campo

El grado de deterioro del tejido de las colonias de *Montastrea cavernosa* bajo los geles con extracto de *Cliona aprica* (n = 10; T = 28; p = 0.0078) y *C. delitrix* (n = 6; T = 15; p = 0.0313) fue mayor que bajo los geles control, mientras que para *C. caribbaea* + *C. tenuis* no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre controles y tratamientos (n = 4; T = 6; p = 0.1250), posiblemente debido al bajo número de muestras por falta de extracto. No obstante, en este último caso el grado de deterioro observado bajo los geles con extracto siempre fue mayor y solo en uno de los cuatro casos el deterioro fue igual que bajo el gel control (Figura 3).

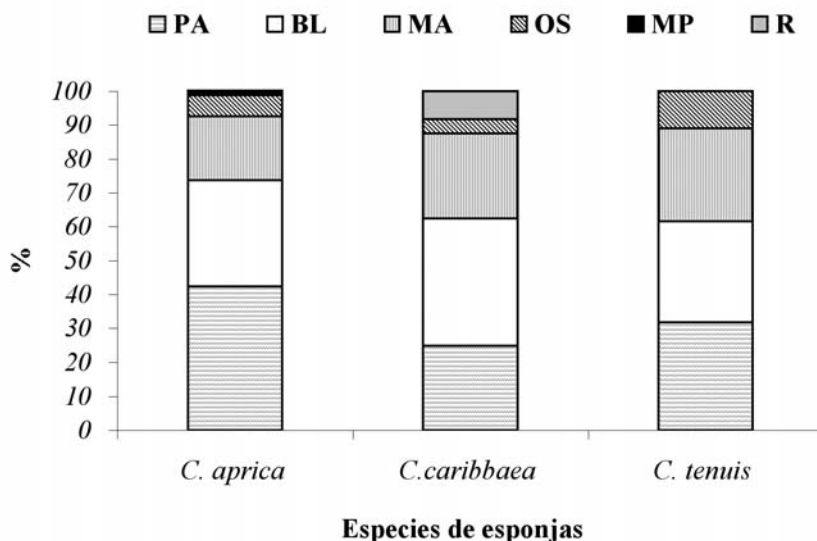


Figura 2. Frecuencia relativa de las condiciones de deterioro observadas sobre 145 colonias de coral en interacción con *Cliona aprica* (n = 42 San Andrés), *C. caribbaea* (n = 13 San Andrés) y *C. tenuis* (n = 90 Islas del Rosario). (PA) palidecimiento; (BL) blanqueamiento; (MA) muerte actual; (OS) oscurecimiento; (MP) medio pólipo; (R) retracción.

Tabla 1. Especies de coral (escleractinios e hidrozoos) observadas en interacción directa con las esponjas excavadoras *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona tenuis*. Los datos representan número de casos y entre paréntesis las condiciones de deterioro encontradas en el tejido coralino. BL: blanqueamiento, MA: muerte actual, MP: medio pólipos, OS: oscurecimiento, PA: paliddecimiento. No se realizaron observaciones de interacción de *C. delitrix*.

Especie de Coral	Especie de Esponja			Total
	<i>Cliona aprica</i>	<i>Cliona caribbaea</i>	<i>Cliona tenuis</i>	
<i>Acropora palmata</i>			5 (BL, MA, PA)	5
<i>Agaricia agaricites</i>	8 (BL, PA)	4 (BL, MA, PA)	16 (BL, MA, PA)	28
<i>Colpophyllia natans</i>	3 (MA, OS, PA)		2 (BL, MA, PA)	5
<i>Dichocoenia stokesii</i>	2 (BL, OS, PA)			2
<i>Diploria clivosa</i>			1 (MA, OS)	1
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	1 (OS)		3 (BL, MA, OS)	4
<i>Diploria strigosa</i>			9 (BL, MA, OS, PA)	9
<i>Millepora alaicornis</i>			11 (BL, MA, OS, PA)	11
<i>Millepora complanata</i>			1 (PA)	1
<i>Monastraea annularis</i>	2 (BL, MA, MP, PA)	1 (BL, PA)	4 (BL, MA, PA)	7
<i>Monastraea cavernosa</i>	1 (BL, MP)	4 (BL, MA, MP, R)	1 (MP)	6
<i>Monastraea faveolata</i>			15 (BL, MA, MP, OS, PA)	15
<i>Monastraea franki</i>	3 (BL, MA, PA)	1 (BL, MA, PA)		4
<i>Mycetophyllia daniana</i>		1 (OS)		1
<i>Porites astreoides</i>	2 (BL, MP, PA)		9 (BL, MA, OS, PA)	11
<i>Siderastrea siderea</i>	19 (BL, MA, MP, PA)	2 (BL, MA, PA)	13 (BL, MA, MP, OS, PA)	34
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	1 (BL, MA, MP, PA)			1
Total	42	13	90	145

Tabla 2. Condición de deterioro sobre las esponjas *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona tenuis* en interacción con corales (escleractíneos e hidrozoos). (PA) palidecimiento; (BL) blanqueamiento; (OS) oscurecimiento; (MP) medio pólipo. No se realizaron observaciones de interacción de *C. delitrix*.

Coral	Esponja	Condiciones de deterioro	
		Coral	Esponja
<i>Montrastraea annularis</i>	<i>Cliona caribbaea</i>	PA, BL	PA
<i>Mycetophyllia daniana</i>	<i>Cliona caribbaea</i>	OS	PA
<i>Montrastraea cavernosa</i>	<i>Cliona caribbaea</i>	BL, MP	BL
<i>Millepora alcicornis</i>	<i>Cliona tenuis</i>	BL	PA

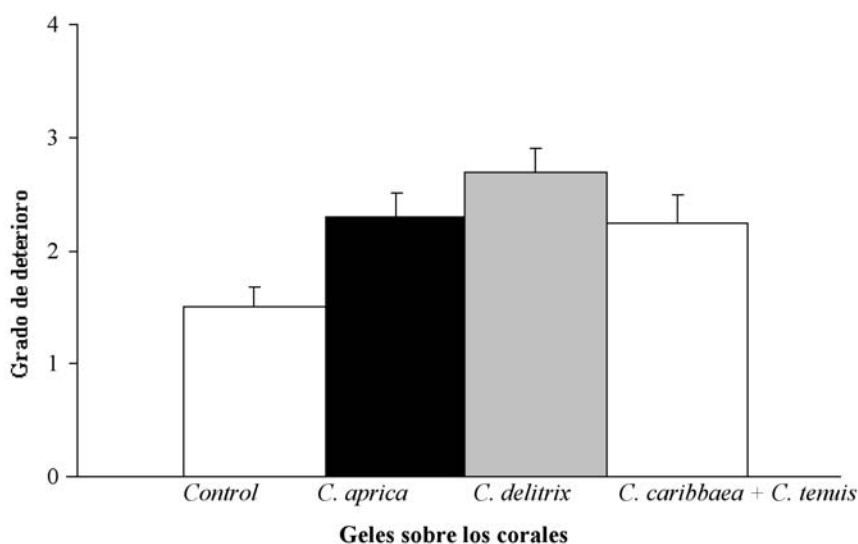


Figura 3. Grado de deterioro (promedio \pm 1 error estándar) observado bajo los medallones de gel Control (n = 10) y tratamientos [*Cliona aprica* (n = 10), *C. delitrix* (n = 6), y *C. caribbaea* + *C. tenuis* (n = 4)] sobre el tejido coralino de *Montrastraea cavernosa* en los experimentos de campo.

Experimento de antiepiibiosis en campo

Los resultados de este experimento mostraron que después de 22 días en campo, el asentamiento de organismos epibiontes sobre los geles no fue notorio a simple vista. No obstante, al esteroscopio se observaron pequeños invertebrados: hidroides, poliquetos (*Serpulidae* y *Spirorbidae*), briozoos (*Gemalipora* sp. y otros), esponjas, ascidias, algas, cirripedios (*Balanus trigonus*) y entoproctos, así como otros morfotipos sin identificar. Los hidroides se observaron formando una película compuesta por miles de estolones verticales (colonias jóvenes) cuya base se encontraba generalmente con mucus y sedimento.

Se presentaron en promedio mayores abundancias y porcentajes de cobertura sobre geles control (n=10) que sobre geles tratamiento (n=10), y se obtuvieron diferencias significativas entre todos los geles control y tratamiento (abundancia: KW= 19.8, $p < 0.001$; cobertura: KW= 17.34, $p < 0.001$) eliminando el grupo hidroides que fue muy abundante. La abundancia y porcentaje de cobertura de epibiontes sin el grupo hidroides fueron similares entre los geles de *Cliona aprica* y *C. caribbaea* + *C. tenuis*, pero menores y diferentes a los encontrados sobre los geles control (Dunn, $p \leq 0.05$) (Tabla 3). En cuanto a grupos de organismos se obtuvieron diferencias significativas entre todos los geles control y tratamiento con abundancias y coberturas de poliquetos, briozoos, esponjas, ascidias y entoproctos en los geles tratamiento (Tabla 3).

Experimento de disuasión de la depredación

Los extractos de *Cliona delitrix* y *C. caribbaea* + *C. tenuis* produjeron un efecto disuasorio en la alimentación del pez *Stegastes partitus* (n= 10, $p = 0.02$; n= 9, $p = 0.02$; respectivamente), mientras que el extracto de *C. aprica* no generó dicho efecto ($p = 0.10$, n= 9) (Figura 4).

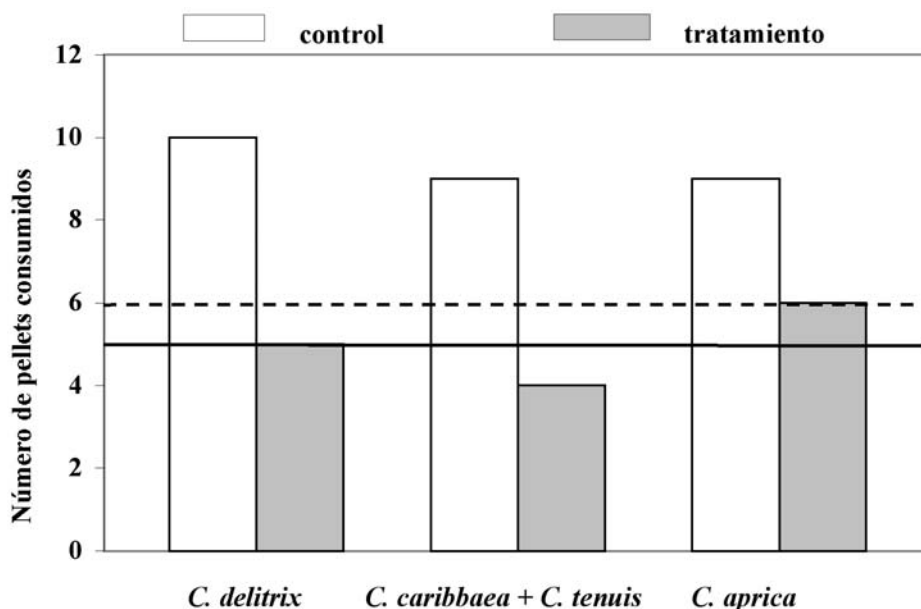


Figura 4. Comparación del número de “pellets” consumidos por los peces en los diferentes tratamientos. Los extractos se consideraron disuasorio si el número de “pellets” consumidos fue igual o menor a 6 para un n = 10 (caso Cd, $p \leq 0.043$ prueba exacta de Fisher, línea punteada) ó 5 para un n = 9 (caso CL2 y CL1, $p \leq 0.041$ prueba exacta de Fisher, línea continua).

Tabla 3. Abundancia y porcentaje de cobertura promedio (total por caja) de organismos epibiontes asentados sobre los geles control y tratamiento después de 22 días en campo. **0.00**^{*}= aunque los organismos se registraron en abundancia, éstos generalmente eran muy pequeños, por lo que su cobertura fue mínima; **mf**= morfotipo sin identificar; ^{*}= se presentaron diferencias significativas entre controles y tratamientos tanto en abundancia como cobertura. Kruskal Wallis $p \leq 0.05$; ^{**}= se presentaron diferencias significativas entre controles y tratamientos solo en abundancia. Kruskal Wallis $p \leq 0.05$; [†]= diferencia significativa respecto al control, prueba de Dunn $p \leq 0.05$; [‡]= no hay diferencia significativa respecto al control, prueba de Dunn $p > 0.05$; [§]= no se presentaron diferencias respecto al control. Kruskal Wallis $p > 0.05$, prueba de Dunn $p > 0.05$; ^{||}= se presentaron diferencias significativas respecto al control. Kruskal Wallis $p \leq 0.05$, prueba de Dunn $p \leq 0.05$.

	Control		<i>C. aprica</i>		<i>C. caribbaea</i> + <i>C. tenuis</i>	
	Abundancia	% Cobertura	Abundancia	% Cobertura	Abundancia	% Cobertura
Hidroïdes	2378.80 ± 601.10	14.20 ± 2.90	2040.89 ± 611.75	20.22 ± 8.95	2183.00 ± 592.20	19.60 ± 4.77
Entoproctos [†]	62.80 ± 37.01	5.80 ± 2.76	0.67 ± 0.67 ^b	0.00 ^{*D}	0.00 ^b	0.00 ^b
Poliquetos [†]	28.70 ± 3.83	2.80 ± 1.04	6.00 ± 3.94 ^b	0.00 ^{*D}	5.70 ± 1.66 ^b	0.00 ^{*D}
Esponjas [†]	6.00 ± 2.12	1.00 ± 0.45	1.22 ± 0.43 ^b	0.67 ± 0.47 ^E	0.30 ± 0.21 ^b	0.00 ^{*D}
Ascïdias [†]	3.30 ± 0.37	0.20 ± 0.20	0.22 ± 0.15 ^b	0.00 ^{*E}	0.50 ± 0.22 ^b	0.00 ^{*E}
Briozoos [†]	2.20 ± 0.53	1.20 ± 0.53	0.67 ± 0.24 ^E	0.00 ^{*D}	0.20 ± 0.13 ^b	0.00 ^{*D}
Cirripedios	0.50 ± 0.22	0.20 ± 0.20	0.33 ± .17	0.00 [*]	0.20 ± 0.13	0.00 [*]
Algas	0.20 ± 0.13	0.00 [*]	0.00	0.00	0.10 ± 0.10	0.00 [*]
mf 1	0.50 ± 0.50	0.00 [*]	0.00	0.00	0.00	0.00
mf 2	0.10 ± 0.10	0.00 [*]	0.00	0.00	0.00	0.00
mf 3	0.10 ± 0.10	0.00 [*]	0.00	0.00	0.00	0.00
Total General	2483 ± 580	25.4 ± 3.1	2050 ± 611 ^a	20.4 ± 9.0 ^a	2190 ± 592 ^a	19.6 ± 4.8 ^a
Sin el grupo hidroïdes	104.4 ± 38.5	11.2 ± 3.8	9.1 ± 1.5 ^b	0.2 ± 0.2 ^b	7.0 ± 1.9 ^b	0.0 ^b

DISCUSIÓN

Muchas interacciones entre organismos que implican respuestas de ataque y defensa no involucran factores físicos sino agentes químicos (Whittaker y Feeny, 1971; Engel y Pawlik, 2000). La mayoría de estos agentes pueden cumplir dos o más funciones adaptativas en un organismo (Bakus *et al.*, 1985) y pueden estar afectando directamente la supervivencia de una población, como la estructura y función de una comunidad o un ecosistema. La evaluación del papel de compuestos químicos está influenciada significativamente por el tipo de ensayo, los organismos empleados en el ensayo, la concentración de los compuestos a ensayar y la duración de los experimentos (Becerro *et al.*, 1997). Por lo tanto, debe tenerse en cuenta que el presente trabajo es una primera aproximación experimental en ensayos ecológicamente relevantes, sobre el papel que pueden desempeñar los compuestos químicos contenidos en los extractos orgánicos crudos de las esponjas excavadoras en estudio.

Alelopatía

En su hábitat natural los corales en interacción directa con las tres especies de esponjas estudiadas presentaron deterioro de sus tejidos en la zona de contacto, observándose principalmente palidecimiento, blanqueamiento y muerte actual de los pólipos adyacentes. Esto supone que las agresiones causadas por este tipo de esponjas sean la causa directa de deterioro del tejido coralino, que podría presentarse: 1) cuando la esponja y el coral están en contacto directo (efecto físico o químico), especialmente en la noche cuando los pólipos se extienden, 2) cuando la esponja y el coral están en cercanía, por medio de exudación de los compuestos (efecto químico a distancia), o 3) a través de los filamentos excavadores por contacto directo o exudación a distancia sobre la base de los pólipos. En el presente estudio no se pusieron en contacto directo esponja y coral, sino que se desagregaron las características físicas de las químicas de la esponja. Los experimentos de alelopatía por contacto fueron diseñados para determinar el efecto químico por contacto de los extractos sobre el tejido del coral, obteniendo como resultado la muerte del tejido del coral, tanto bajo controles como tratamientos. Lo anterior pudo deberse, al menos en parte, al posible efecto físico producido por la presión de contacto de los geles, como a que se cubrieron los pólipos y no recibieron luz durante los cuatro días del experimento. Sin embargo, las diferencias entre controles y tratamientos permitieron establecer que hubo un efecto deletéreo adicional en los pólipos bajo los geles con extracto de las esponjas, que bajo los controles debido a los compuestos contenidos en los extractos.

Las observaciones y el experimento realizado, permiten sugerir que en las esponjas excavadoras los mecanismos de perforación del sustrato actúan en conjunto con mecanismos alelopáticos, por medio de la liberación de compuestos químicos directamente de tejido a tejido en los puntos de contacto, tanto superior a través de la dermis, como inferior a través de los filamentos excavadores; o por la exudación y posterior difusión de éstos compuestos superficial o internamente, alcanzando el tejido coralino. Estos procesos debilitarían y matarían los pólipos del coral previa o paralelamente al proceso de relleno, perforación y avance sobre y entre el sustrato de carbonato. Empero, la evidencia experimental y las observaciones no permiten discernir si hay un efecto deletéreo natural a distancia a través de la exudación y difusión de compuestos. En otros estudios con la esponja excavadora *Aka* (= *Siphonodictyon*) sp. se encontró que el compuesto sifonodictidina se presenta en el mucus de la esponja y parece ser responsable de mantener zonas muertas de coral alrededor de los ósculos, aunque el compuesto no se ha probado directamente sobre el tejido coralino. Además, podría actuar en forma pasiva inhibiendo la fijación y crecimiento de epífitos o disuadiendo a depredadores generalistas (Sullivan *et al.*, 1983; Sullivan y Faulkner, 1985). Así mismo, dos especies de esponjas excavadoras, (*Aka*= *Siphonodictyon*) *coralliphagum* y *Aka* (= *Siphonodictyon*) sp. involucran diferentes compuestos (sifonodictiales 1-7 y sifonodictidina, respectivamente) con la función de matar los pólipos de coral (Sullivan y Faulkner, 1985). Así mismo, la esponja no excavadora *Plakortis zygompha* en contacto directo con el coral *Agaricia lamarcki* produce efectos de blanqueamiento sobre el tejido coralino (Targett y Schmal, 1984). Empero, se requeriría comprobar si el mucus solo es el responsable de la acción deletérea, independientemente de si contiene los metabolitos o no. También, en el caso de los experimentos en que el extracto se incluye en un medio que se pone en contacto directo con el tejido coralino, falta comprobar si el efecto químico es inducido por el efecto físico del gel, que de por sí produce sombreado y ahogamiento local del tejido mientras dura el experimento.

Se ha afirmado previamente que los Clionidae incrustantes no parecen producir compuestos alelopáticos que afecten las colonias de coral, ya que al hacer implantes de la esponja *Cliona tenuis* (como *C. caribbaea*) en colonias sanas de *Diploria labyrinthiformis*, *Montrastraea annularis* y *Acropora palmata*, los pólipos no se vieron afectados y las esponjas no se extendieron en el coral (Rützler, 2002). En estos casos, claramente las esponjas no poseían los filamentos pioneros socavadores y por ello sucumbieron a las defensas del coral (McKenna, 1997; Schönberg y Wilkinson, 2001; López-Victoria *et al.*, 2003). Aunque las esponjas puedan exudar compuestos químicos alelopáticos o

nocivos (Duque *et al.*, 2001), el coral tiene mecanismos de agresión y defensa que contrarrestan el efecto de éstos exudados. Sólo cuando las esponjas excavadoras desarrollan los filamentos pioneros (Schönberg y Wilkinson, 2001; Rützler, 2002; López-Victoria *et al.*, 2003) y pueden socavar por debajo de la capa de los pólipos, evitando las defensas del coral, pueden avanzar contra coral vivo. Es posible que la penetración de estos filamentos pioneros permita que los compuestos químicos sean difundidos internamente en el tejido coralino vivo, aunque esto está por comprobarse.

Se ha considerado que las especies sésiles químicamente agresivas, por el costo metabólico de producir las sustancias, tienden solo a mantener el espacio ganado, mientras las no defendidas, invierten en crecimiento rápido, ganando espacio recubriendo o tapando los vecinos (Aerts y van Soest, 1999). Esponjas excavadoras incrustantes como *Cliona aprica*, *C. caribbaea* y *C. tenuis* parecen emplear ambas estrategias para avanzar contra los corales, pero socavando por debajo y empleando quizás compuestos alelopáticos. Esto podría deberse, al menos en parte, al aporte energético de sus zooxantelas, como lo ha planteado Hill (1996) para *Cliona varians*. Por su parte, el éxito de *C. delitrix*, especie que no contiene este tipo de simbiontes (Rützler, 2002), podría radicar en el empleo de compuestos de mayor efecto alelopático, evidente en anchos halos de mortalidad a su alrededor. Empero, aún no se conocen las tasas de avance lateral contra coral de esta especie para ser comparada con las otras.

Antiepibiosis

Según Henrikson y Pawlik, (1995), después de 21 días en agua de mar los geles a base de Phytigel™ aún contienen en promedio 56% de la cantidad inicial de extracto. Se consideró por tanto que a los 22 días el efecto podría ser observable, encontrándose diferencias entre los geles control y tratamiento. Otras observaciones realizadas en este estudio con los mismos geles vueltos a sumergir por un periodo de 15 días más y a 2 m de profundidad corroboraron esta suposición pues se continuó presentando inhibición del asentamiento (Chaves-Fonnegra, 2003). Sin embargo, la existencia de compuestos antiepibióticos en el extracto no necesariamente demuestra que están siendo liberados naturalmente al medio por parte del organismo que los produce o que se encuentran en las células epiteliales que podrían estar en contacto con los organismos epibiontes.

En los geles experimentales de antiepibiosis, los hidroides fueron el grupo más representativo de organismos asentados, tanto en abundancia como en cobertura, concordando con su abundancia natural en el área (Bandel y Wedler, 1987). El asentamiento de estos organismos no se vió inhibido o incrementado por los extractos de *Cliona aprica* y *C. caribbaea* + *C. tenuis*, lo

que es posible se deba a su método de crecimiento de estolones rastreros o ejes verticales (Jackson, 1979), con puntos de fijación espaciados y limitados, a sus estructuras de protección (p. ej. perisarco), asentándose sobre superficies sin estar los tejidos directamente en contacto con el sustrato (Hughes, 1977), y a su capacidad para engrosar sus tubos adhiriendo gran cantidad de partículas.

Los extractos en cambio sí generaron un efecto inhibitorio de crecimiento sobre otros invertebrados de crecimiento incrustante y masivo como poliquetos, briozoos, esponjas, ascidias y entoproctos, lo que posiblemente los hace más vulnerables a la acción de sustancias aleloquímicas contenidas en los extractos. Sin embargo, se debe tener en cuenta que para las ascidias sólo se manifestó el efecto en términos de abundancia, que de todos modos fue muy baja. Es posible que a largo plazo o en otra época climática el reclutamiento de éstos organismos sea mayor y el efecto de los extractos sea más notorio.

Así mismo, es posible que otros grupos de organismos que reclutan preferiblemente en otra época del año, como los cirripedios (*Balanus trigonus*) (García, 1991), y que se presentaron en baja abundancia y cobertura, puedan ser inhibidos por los extractos de las esponjas. Sería necesario hacer colectas estacionales y pruebas en las diferentes épocas climáticas, o durante un período de tiempo mayor, para saber si los extractos tienen o no, un efecto antiepibiótico sobre esos grupos. Aunque el experimento se desarrolló en época de tendencia al incremento de reclutamiento larval en Punta de Betín (Zea, 1992; García y Salzwedel, 1993), debe tenerse en cuenta que el efecto de los extractos en los organismos puede variar estacionalmente y de acuerdo a los picos larvales en la columna de agua (Henrikson y Pawlik, 1998). Por tanto, el experimento permite elucidar el efecto que los extractos de las esponjas provenientes de San Andrés, y de Islas del Rosario pueden tener sobre los principales grupos de organismos epibiontes, que en general se encuentran tanto en Santa Marta como en el Caribe, y no a nivel específico.

Disuasión de la depredación

Las esponjas *Cliona caribbaea* y *C. tenuis* perforan e incrustan las colonias de coral exponiendo una delgada capa de su cuerpo a los depredadores. En campo se observó que algunas esponjas presentaban marcas (raspaduras o mordiscos) causadas por peces loro, los cuales se observaron alimentándose sobre los bordes de la interacción coral-esponja, probablemente aprovechando el tejido coralino debilitado y vulnerable por causa de la perforación (López-Victoria, 2003; López-Victoria *et al.*, 2003). Se ha encontrado que varios peces loro consumen esponjas en su dieta (Randall y Hartman, 1968; Wulff, 1997; Dunlap y Pawlik, 1998), aunque en Bonaire y las

Antillas Holandesas se alimentan casi exclusivamente en asociaciones de algas con sustratos de coral muerto (Bruggemann *et al.*, 1994), y ocasionalmente pueden morder coral vivo en los bordes de sus territorios (Bruckner y Bruckner, 1998).

En experimentos adicionales a este estudio, conociendo la cantidad de “pellets” control con que se lograba saciar a cada uno de los individuos usados del pez *Stegastes partitus*, se evaluó qué porcentaje de esa cantidad era rechazado cuando se ofrecían los “pellets” con extracto, pero en condiciones de ayuno. Se encontró que el rechazo por los peces fue mayor para alimento con extracto de *Cliona delitrix* (63.9 % ± 8.35) que para alimento con extracto de *C. caribbaea* + *C. tenuis* (25.37 % ± 8.74) y *C. aprica* (14.67 % ± 8.13) (Chaves-Fonnegra, 2003). Estos resultados permiten considerar que la capacidad disuasoria de los extractos de *C. delitrix* es mayor que la de *C. caribbaea* + *C. tenuis*, y que la menor corresponde a *C. aprica*, esto último en concordancia con los experimentos de disuasión. *C. delitrix*, *C. caribbaea* y *C. tenuis* se encuentran principalmente en estadio de crecimiento beta (Pang, 1973; López-Victoria *et al.*, 2003), aunque la primera engruesa en mayor grado su tejido (observaciones de los autores), mientras que *C. aprica* se encuentra en estadio de crecimiento alfa y beta incompleto, en ambos casos no llegando a recubrir totalmente toda la superficie del sustrato (López-Victoria *et al.*, 2003). Por lo tanto, es posible que el mayor grado de disuasión contra depredadores de las tres primeras esponjas esté relacionado con el mayor grado de exposición del tejido de la esponja al medio, en comparación con *C. aprica*.

En casi todos los casos en que se probaron, los extractos crudos de las esponjas excavadoras en estudio presentaron un efecto deletéreo en contacto con el tejido coralino vivo, inhibieron el asentamiento de animales bentónicos sésiles y disuadieron la alimentación del pez *Stegastes partitus* (Tabla 4). Lo anterior, sumado a su capacidad para perforar por debajo el sustrato de sostén de los pólipos coralinos, conferiría a estas esponjas excavadoras una ventaja adaptativa para crecer exitosamente y competir por el sustrato.

Tabla 4. Síntesis de los resultados obtenidos en los experimentos de alelopatía por contacto, antiépibiosis y disuasión a la alimentación de depredadores. + = el extracto presentó efecto en la prueba, - = el extracto no presentó efecto, n.p = el extracto no se probó. * = efecto cualitativamente positivo pero estadísticamente no significativo por el bajo número de réplicas.

	Antiépibiosis	Disuasión Alimentaria	Alelopatía
<i>C. aprica</i>	+	-	+
<i>C. caribbaea</i> + <i>C. tenuis</i>	+	+	-*
<i>C. delitrix</i>	n.p	+	+

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se enmarcó en el programa de Biodiversidad de Ecosistemas Marinos (BEM) del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andreis” (INVEMAR), dentro del proyecto de investigación de la Universidad Nacional de Colombia titulado “Taxonomía del complejo de esponjas excavadoras de coral *Cliona aprica* - *C. langae* - *C. caribbaea* y su impacto sobre algunos arrecifes coralinos del Caribe colombiano” (110109-10387 COLCIENCIAS). Contó con el apoyo del proyecto “Origen de la biodiversidad del Caribe: Sistemática y biogeografía de las esponjas del género *Agelas*” (110109-11241 COLCIENCIAS- UNAL), del CEINER (Centro de Investigación, Educación y Recreación Oceanario Islas del Rosario, Colombia) y de SIGMA XI (The Scientific Research Society). Muchas gracias a todas las personas que nos prestaron su ayuda, en especial a Joe Pawlik y a Micha Ilan por las ideas en los varios métodos, especialmente el de alelopatía por contacto. Este trabajo es resultado directo del Trabajo de Grado de A.C-F. de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Biología Marina.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, L.A.M. y D. Kooistra. 1999. Ecological strategy and competitive ability in the excavating reef sponge *Anthosigmella varians*. En: Sponge - Coral Interactions on Caribbean reefs. Tesis de PhD, Univ. Amsterdam, Holanda, 157 p.
- Aerts, L.A.M. y R.W.M. van Soest. 1999. The role of toxicity in competition for space between sponges and corals. En: Sponge - Coral Interactions on Caribbean reefs. Tesis de PhD, Univ. Amsterdam, Holanda, 157 p.
- Allen, G.R. 1991. Damselfishes of the world. Mergus Publishers, Melle, Alemania, 271 p.
- Assmann, M., E. Lichte, J.R. Pawlik y M. Köck. 2000. Chemical defenses of the Caribbean sponges *Agelas wiedenmayeri* and *Agelas conifera*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 207: 255-262.
- Bakus, G.J., B. Schulte, S. Jhu, M. Wright, G. Green y P. Gómez. 1985. Antibiosis and antifouling in marine sponges: Laboratory versus field studies. 3d Int. Sponge. Conf.: 102-108.
- Bandel, K. y E. Wedler. 1987. Hydroid, Amphineuran and Gastropod Zonation in the Littoral of the Caribbean Sea, Colombia. Senckenbergiana Maritima, 19 (1-2): 1-130.
- Becerro, M.A., X. Turon y M.J. Uriz. 1997. Multiple functions for secondary metabolites in encrusting marine invertebrates. J. Chem. Ecol., 23 (6): 1527-1547.
- Bruckner, A.W. y R.J. Bruckner. 1998. Rapid wasting syndrome or coral predation by stoplight parrotfish? Reef Encounter, 23: 18-22.

- Bruggemann, J.H., J. Begeman, E.M. Bosma, P. Verburg y A.M. Breeman. 1994. Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viridae*: II. Intake and asimilation of food, protein and energy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 106: 57-71.
- Chanas, B. y J.R. Pawlik. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. II. Spicules, tissue toughness, and nutritional quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127: 195-211.
- _____. 1996. Does the skeleton of a sponge provide a defense against predatory reef fish?. *Oecología*, 107: 225-231.
- _____. 1997. Variability in the chemical defense of the Caribbean reef sponge *Xetospongia muta*. *Proc. 8th Int. Coral. Reef. Sym.*, 2: 1363-1368.
- Chanas, B., J.R. Pawlik., T. Lindel y W. Fenical. 1996. Chemical defense of the Caribbean sponge *Agelas clathrodes* (Smidt). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 208: 185-196.
- Chaves-Fonnegra, A. 2003. Evaluación del posible papel ecológico de los extractos orgánicos crudos de las esponjas excavadoras *Cliona aprica* Pang, 1973, *C. caribbaea* Carter, 1882, *C. delitrix* Pang, 1973 y *C. tenuis*, Zea y Weil, sp.nov. Tesis Biol. Mar., Univ. Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, 127 p.
- Díaz-Ruíz, M. C. 2002. Ensayos de actividad biológica y ecología química de los extractos orgánicos crudos de algunas macroalgas del Caribe colombiano. Tesis Biol. Mar., Univ. Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta,, 73 p.
- Dueñas, A. 2000. Ensayos sobre bioactividad y ecología química de extractos orgánicos crudos de la esponja marina *Axinyssa ambrosia* (Clase: Desmospongiae, Familia: Halichondridae). Tesis Biol., Univ. Nacional, Bogotá, 92 p.
- Dumdei, E.J., J.W. Blunt, M.H.G. Munro, C.N. Battershill y M.J. Page. 1998. The whys and whats of sponge chemistry: Why chemist extract sponges and what problems does this cause?: 353-364. En Watanabe, Y. y N. Fusetani (Eds.): *Sponge Sciences. Multidisciplinary Perspectives*. Spring Verlag, Tokyo.
- Dunlap, M. y J.R. Pawlik. 1998. Spongivory by parrotfish in Florida mangrove and reef habitats. *P.S.Z.N.I Mar. Ecol.*, 19 (4): 325-337.
- Duque, C., A. Bonilla, E. Bautista y S. Zea. 2001. Exudation of low molecular weight compounds (thiobismethane, methyl isocyanide, and methyl isothiocyanate) as a possible chemical defense mechanism in the marine sponge *Ircinia felix*. *Bioch. Syst. Ecol.*, 29: 459-467.
- Dyrynda, P.E.J. 1983. Modular sessile invertebrates contain larvotoxic allelochemicals. *Develop. Compar. Inmun.*, 7: 621-624.
- Engel, S. y J.R. Pawlik. 2000. Allelopathic activities of sponge extracts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 207: 273-281.
- García, C.B. 1991. Comparison of successional patterns on hard substrata: The Caribbean Sea and the North Sea. Bremen. Tesis Doctoral, Univ. Bremen, 148 p.
- García, C.B. y H. Salzwedel. 1993. Recruitment patterns of sessile invertebrates onto fouling plates in the bay of Santa Marta, colombian Caribbean. *An. Inst. Invest. Mar. Punta de Betín.*, 22: 30-44.

- Gerhart, D.J., D. Rittschof y S.W. Mayo. 1988. Chemical ecology and the search for marine antifoulants: Studies of a predatory-prey symbiosis. *J. Chem. Ecol.*, 14 (10): 1905-1917.
- Hauser, H. 1984. Book of marine fishes. Pisces Books Gulf Publishing Company. Huston-Texas, 192 p.
- Henrikson, A.A. y J.R. Pawlik. 1995. A new antifouling assay method: results from field experiments using extracts of four marine organisms. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 194: 157-165.
- _____. 1998. Seasonal variation in biofouling of gels containing extracts of marine organisms. *Biofouling*, 12 (1-3): 245-255.
- Hill, M.S. 1996. Symbiotic zooxanthellae enhance boring and growth rates of the tropical sponge *Anthosigmella varians* forma *varians*. *Mar. Biol.*, 125: 649-654.
- Hughes, R.G. 1977. Aspects of the biology and life-history of *Nemertesia antennina* (L.) (Hydrozoa: Plumulariidae). *J. Mar. Biol. Ass.*, 57: 641-657.
- Jackson, J.B.C. 1979. Morphological strategies of sessile animals: 499 -555. En Larwood, G. y B.R. Rosen (Eds.): *Biology and systematics of colonial organisms*. Academic Press, London.
- Jackson, J.B.C. y L.W. Buss. 1975. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 72: 5160-5163.
- Lang, J.C. 1971. Interspecific aggression by scleractinian corals. I. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne Edwards and Haime). *Bull. Mar. Sci.*, 21: 952-959.
- _____. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. II. Why the race is not only to the swift. *Bull. Mar. Sci.*, 23: 261-279.
- Lewis, S.M. 1982. Sponge-Zoanthid associations: Functional interactions: 465-474. En Rützler, K. y I.G. Macintyre (Eds.): *The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I structure and communities*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- López-Victoria, M. 2003. Interacciones entre esponjas excavadoras del complejo *Cliona aprica* - *C. langae* - *C. caribbaea* y corales pétreos en el Caribe colombiano. Tesis M.Sc. Biol. Mar., Univ. Nacional-INVEMAR, Santa Marta, 105p.
- López-Victoria, M. y S. Zea. 2004. Storm-mediated coral colonization by an excavating Caribbean sponge. *Clim Res*, 26: 251-256.
- López-Victoria, M. S. Zea y E. Weil. 2003 (2004). New aspects on the biology of the encrusting excavating sponges *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona* sp. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 68: 425-432.
- Mckenna, S.A. 1997. Interactions between the boring sponge *Cliona lampa* and two hermatipic corals from Bermuda. *Proc. 8th Int. Coral. Reef. Sym.*, 2: 1369-1374.
- Palermo, J.A., M.F. Rodríguez-Brasco y A.M. Seldes. 1996. Stornamides A-D: Alkaloids from a Patagonian sponge *Cliona* sp. *Tetrahedron*, 52 (8): 2727-2734.
- Pang, R.K. 1973. The systematics of some Jamaican excavating sponges. *Postilla*, 161: 1-75.

- Pawlik, J.R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 30: 273 - 335.
- _____. 1993. Marine invertebrate chemical defenses. *Chem. Rev.*, 93 (5): 1911-1922.
- _____. 1997. Fish predation on Caribbean reef sponges: An emerging perspective of chemical defenses. *Proc. 8th Int. Coral. Reef. Sym.*, 2: 1255-1258.
- Pawlik, J.R., B. Chanas, R.J. Toonen y W. Fenical. 1995. Defenses of caribbean sponges against predatory reef fish: I. Chemical deterrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127: 183-194.
- Pomponi, S.A. 1976. An ultrastructural study of boring sponges cells and excavated substrata. *Scanning Electron Microscopy*, 8: 569-576.
- _____. 1977. Etching cells of boring sponges: an ultrastructural analysis. *Proc. 3rd. Int. Coral Reef Sym.*, Miami.2. *Geologia*: 485-490.
- _____. 1979. Ultrastructure and cytochemistry of the etching area of boring sponges. *Coll. Int. C.N.R.S.*, 291: 317-332.
- Porter, J.W. y N.M. Targett. 1988. Allelochemical interactions between sponges and corals. *Biol. Bull.*, 175: 230-239.
- Randall, J.E. y W.D. Hartman. 1968. Sponge -feeding fishes of the west Indies. *Int. J. Life. Oceans. Coastal. Waters.*, 1 (3): 216 -225.
- Rützler, K. 2002. Impact of crustose clionid sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geol. Hisp.*, 37 (1): 61-72.
- Rützler, K. y G. Rieger. 1973. Sponge burrowing: Fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata. *Mar. Biol.*, 21: 144-162.
- Schönberg, C.H.L. y C.R. Wilkinson. 2001. Induced colonization of corals by a clionid bioeroding sponge. *Coral Reefs*, 20: 69-76.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica: Aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas, S.A. México, 438 p.
- Simpson, T.L. 1984. *The cell biology of sponges*. Springer-Verlag, New York, 662 p.
- Sullivan, B. y D.J. Faulkner. 1985. Chemical studies of burrowing sponge *Siphonodictyon coralliphagum*: 45-50. En K. Rützler (Ed.): *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Sullivan, B. y L. Webb. 1983. Siphonodictidine, a metabolite of the burrowing sponge *Siphonodictyon* sp. that inhibits coral growth. *Science*, 221: 1175-1176.
- Targett, N.M. y G. Schmahl. 1984. *Chemical ecology and distribution of sponges in the Salt River Canyon, St. Croix, U.S.V.I. USA*: NOAA Technical memorandum OAR NURP-1. 29 p.
- Thacker, R.W., M.A. Becerro, W.A. Lumbang y V.J. Paul. 1998. Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology*, 79 (5): 1740-1750.
- Vicente, V.P. 1978. An ecological evaluation of the west indian Demosponge *Anthosigmella varians* (Hadromerida: Spirastrellidae). *Mar. Bull. Sci.*, 24 (4): 771-777.
- Waddell, B. y J.R. Pawlik. 2000a. Defenses of Caribbean sponges against invertebrate predators: I. Assays with hermit crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 195: 125-132.

- _____. 2000b. Defenses of Caribbean sponges against invertebrate predators: II. Assays with sea stars. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 195: 133-144.
- Wahl, M. y B. Banaigs. 1991. Marine epibiosis: III Possible antifouling defense adaptations in *Polysyncraton lacazei* (Giard) (Didemnidae, Ascidiacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 145: 49-63.
- Whittaker, R.H. y P.P. Feeny. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science*, 171: 757-770.
- Wilkinson, C.R. 1983. Role of sponges in coral reef structural processes: 263-274. En Barnes D.J. (Ed.): *Perspectives on coral reefs*. Brian Clouston Publisher, Manuka, Australia.
- Wulff, J.L. 1997. Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Mar. Biol.*, 129: 41-52.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, New Jersey, USA, 662 p.
- Zea, S. 1992. Estimation of demosponge (Porifera, Demospongiae) larval settlement rates from short-term recruitment rates: preliminary experiments. *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 46 (3): 293-300.
- Zea, S. y E. Weil. 2003. Taxonomy of the Caribbean excavating sponge species complex *Cliona caribbaea* - *C. aprica* - *C. langae* (Porifera, Hadromerida, Clionidae). *Caribb. J. Sci.*, 39 (3): 348-370.

FECHA DE RECEPCIÓN:03/06/04

FECHA DE ACEPTACIÓN:11/02/05

DIRECCIÓN DE LOS AUTORES

Departamento de Biología y Centro de Estudios en Ciencias del Mar-CECIMAR, Universidad Nacional de Colombia, INVEMAR, Cerro Punta de Betín, A.A. 10-16, Santa Marta, Colombia, andia@invemar.org.co, parra@science.uval.nl, szea@invemar.org.co. (A.C-F., F.P-V. y S.Z.). Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, Km 17 recta Cali-Palmira (CIAT), A.A. 6713, Santiago de Cali, Colombia, mateo@invemar.org.co. (M.L-V).

