

COMPARACIÓN DE LA ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE ALGUNAS CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPONJAS DEL GENERO *Ircinia* (PORIFERA: DEMOSPONGIAE) EN DOS LOCALIDADES CONTRASTANTES DEL AREA DE SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO

Fernando J. Parra-Velandia y Sven Zea

RESUMEN

En ambientes litorales tropicales, el material orgánico en suspensión favorece la presencia de organismos sésiles filtradores, como las esponjas, sobre los predominantemente fototróficos como las algas y los corales. En el área de Santa Marta, Caribe colombiano, la productividad se incrementa por pulsos alternantes de afloramiento costero y descarga continental, resultando en una importante diversidad y abundancia de esponjas. Las especies del género *Ircinia* (*I. campana*, *I. felix* e *I. strobilina*) son conspicuas y abundantes en los biotopos rocoso-coralinos del área. Para establecer la influencia de las condiciones ambientales predominantes sobre la distribución de las tres especies, sus densidades, tallas, preferencia de microhábitat, forma, color, y presencia de signos de depredación, epibiontes e interacciones agresivas con los vecinos, se compararon en profundidad (5-20 m) entre dos localidades contrastantes por sus regímenes de turbidez y turbulencia. Al igual que en otras áreas del Caribe, el orden de abundancia general fue *Ircinia felix*>*I. strobilina*>*I. campana*, lo cual indica diferencias intrínsecas en sus estrategias e historias de vida. En relación aparente con la cantidad de materia orgánica en suspensión, fuente principal de alimento de estas especies, se encontró que la densidad y el tamaño de los individuos de *Ircinia* fueron significativamente mayores en la localidad de aguas turbias y relativamente calmadas, en comparación con la localidad de aguas más claras y mayor turbulencia; la densidad fue también mayor en aguas someras y medias en la localidad de mayor turbidez. En relación con el efecto que ejercen las fuerzas hidrodinámicas sobre la forma de los organismos sésiles, las formas bajas preponderaron a todas las profundidades en la localidad más turbulenta, y fueron proporcionalmente más frecuentes en aguas someras que en aguas profundas en la localidad más calmada, lo cual quizás se debe a la ocurrencia esporádica de fuertes mares de leva en el área. En estas especies la intensidad del color decreció con la disminución de la luz (con la profundidad y comparando microhábitats expuestos y crípticos). La menor penetración de luz en la localidad con la mayor turbidez también implicó una ligeramente mayor proporción de individuos de colores claros en aguas someras. En las dos localidades, estas especies se encuentran preferentemente en posición expuesta a la luz y sobre sustrato duro, aunque *I. strobilina* puede encontrarse frecuentemente anclada en cascajo. Los signos de depredación y la epibiosis fueron raros, en correlación con las defensas químicas ya conocidas. Aunque en el muestreo no se detectaron casos claros de competencia por espacio, en el área de estudio éstas especies pueden recubrir parcialmente tejido coralino.

PALABRAS CLAVES: *Ircinia*, Distribución, Tamaño, Forma, Historia natural

Contribución No. 781 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR y No. 211 del Programa de Posgrado en Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia

ABSTRACT

Distribution and abundance of sponges of the genus *Ircinia* (Porifera: Demospongiae) in the Santa Marta area, Colombian Caribbean. In tropical littoral environments, suspended organic matter favors the presence of sessile filter feeder organisms such as sponges, over those predominantly phototrophic such as algae and corals. In the Santa Marta area in the Colombian Caribbean, productivity is enhanced by alternating pulses of coastal upwelling and continental runoff, resulting in an important diversity and abundance of sponges. Species of the genus *Ircinia* (*I. campana*, *I. felix* and *I. strobilina*) are conspicuous and abundant in the rocky and reef biotopes of the area. To establish the influence of predominant environmental conditions on the distribution of these three species, their density, size and microhabitat preference, their form and color, the occurrence of predation signs, the incidence of epibionts and the existence of aggressive interactions with neighbors, were compared across depth (5-20 m), in two localities contrasted by their turbidity and turbulence regimes. As in other Caribbean areas, the general ranking of abundance was *Ircinia felix*>*I. strobilina*>*I. campana*, indicating intrinsic differences between species in their life history traits. In apparent relationship to the amount of suspended organic matter, the main food source for these species, it was found that density and individual size were significantly greater in the locality with turbid and calmer waters, in comparison with the locality with clearer and more turbulent waters; density was also greater in shallow and mid depths in the more turbid locality. Related to the effect that hydrodynamical forces exert on the shape of sessile organisms, the lower forms predominated in the more turbulent locality at all depths, and were proportionally more frequent in shallow waters than in deeper waters in the more calmer locality. The latter is perhaps due to the sporadic occurrence of generalized strong swells in the area. In these species the intensity of the color decrease with decreasing light (with depth and comparing cryptic vs. open microhabitats). The lower light penetration of the locality with greater turbidity also implied a slightly greater proportion of individuals with lighter colors in shallow waters. In the two localities, these species are found preferentially exposed to the light and on hard substratum, although *I. strobilina* could be often found tightly anchored to rubble. Predation signs and epibiosis were rare, in correlation with known chemical defenses. Although during the sampling clear cases of space competition were not recorded, in the study area these species can partially overgrow coral tissues.

KEY WORDS: *Ircinia*, Distribution, Size, Shape, Natural history

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de alimento en suspensión, la baja iluminación y la relativamente alta sedimentación son factores que facilitan la presencia de densas poblaciones de esponjas, especialmente las heterotróficas (Wilkinson y Trott, 1985; Wilkinson, 1986; Wilkinson y Cheshire, 1989). Los arrecifes coralinos del mar Caribe sostienen una mayor biomasa de esponjas que los del Indo-Pacífico, y predominan las de tipo heterotrófico y mixotrófico sobre las fototróficas, aún comparando localidades cercanas al continente u oceánicas; esto ocurre al parecer por una mayor productividad general en el Mar Caribe (Wilkinson, 1987; Wilkinson y Cheshire, 1990). En el área de Santa Marta, en la parte septentrional de la costa continental de Suramérica, la productividad de las aguas es relativamente elevada por la alternancia estacional entre surgencia costera y descarga continental (Márquez, 1982; Bernal y Zea, 2000), el desarrollo coralino es limitado y las esponjas representan un componente importante en riqueza y cobertura de los fondos duros (Zea, 1993). En el área de estudio se ha demostrado que la riqueza de especies, cobertura y abundancia de corales escleractinios es menor cerca de Santa Marta, al suroccidente, y mayor hacia el nororiente, mientras que el esquema contrario ocurre con la riqueza de especies, cobertura y abundancia de las esponjas. Estas diferencias se han asociado a la concentración de la descarga continental en el lado surroccidental (Zea, 1994). Las masas de agua de la

descarga continental llegan con menor frecuencia a los sitios progresivamente alejados de la Bahía de Santa Marta. Esto no se refleja en diferencias claras en algunas variables ambientales (temperatura, salinidad, silicatos), pero sí en las tasas de sedimentación medidas en trampas, que son acumulativas (Acosta, 1993; Zea, 1990; 1994). En general, el porcentaje de penetración de la luz incidente hasta 25 m de profundidad también sigue un gradiente geográfico de aumento desde la Bahía de Santa Marta y hacia el noreste (Kielman, datos no publicados tomados entre junio de 1990 y agosto de 1991). Adicionalmente, según datos de INVEMAR (2001) la concentración de coliformes totales en 1995 era dos órdenes de magnitud mayor en la Bahía de Santa Marta que en la Bahía de Chenge, al nororiente.

El esquema batimétrico de distribución de las esponjas en el área es el típico de los arrecifes coralinos (ver Sarà y Vacelet, 1973), existiendo las mayores densidades y coberturas totales en las partes profundas, y presentándose abundancias importantes en aguas someras únicamente en los ambientes crípticos; esta distribución se debe a una combinación de factores, dependientes de la profundidad, como son la competencia por espacio con organismos fotosintéticos de crecimiento rápido (algas, corales), la turbulencia y, posiblemente, el exceso de luz (ver discusión en Zea, 1993). De todos modos, al igual que en otros arrecifes, en Santa Marta existen algunas excepciones a este esquema, en especies con adaptaciones para aprovechar (o protegerse de) la luz o resistir la turbulencia. El género *Ircinia* en particular, con tres especies, es un componente importante de la fauna sésil de los litorales rocosos-coralinos del área de Santa Marta, siendo generalmente conspicuo y abundante en zonas expuestas a la luz y turbulencia moderada en el litoral rocoso y las formaciones coralinas. En este trabajo se pretendió comparar los esquemas de distribución de la abundancia, formas, tamaños, color, incidencia de epibiontes e interacciones agresivas con organismos vecinos en las especies del género *Ircinia* entre dos localidades contrastantes a lo largo del gradiente de influencia de la descarga continental.

ÁREA DE ESTUDIO

La bahía de Santa Marta está ubicada en el NE de Colombia en el Mar Caribe. Allí las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta se precipitan abruptamente en el mar, formando bahías arenosas relativamente profundas, flanqueadas por acantilados rocosos. Existen comunidades de coral de profundidad media (10-12 m a 15-25 m) a lo largo del litoral rocoso, y algunos parches coralinos en el interior de las bahías (Wells, 1988; Díaz *et al.*, 2000). Las aguas de la región poseen condiciones oceanográficas de régimen bimodal; durante la estación seca, de diciembre a abril, cuando la influencia de los vientos alisios del norte es muy marcada, se produce un fenómeno de afloramiento de aguas subsuperficiales frías (21-25 °C), saladas (37) y relativamente ricas en nutrientes; durante la estación lluviosa, de mayo a noviembre, la costa se ve afectada por pulsos de agua estuarina y/o dulce, localizados predominantemente hacia el SW, ocasionando un aumento en la temperatura del mar (27-31 °C), baja en la salinidad (24 - 36), alta turbidez y aumento en la oferta de nutrientes y materia orgánica en suspensión (Márquez, 1982; Bula, 1985).

Para comparar el efecto de la cantidad de material en suspensión (que determina la cantidad de alimento y la penetración de la luz) y la turbulencia predominantes, se seleccionaron dos localidades que difieren marcadamente en estas condiciones. Punta de Betín (PB) en la Bahía de Santa Marta ($11^{\circ} 15' 13''$ N, $74^{\circ} 13' 29''$ W), e Isla Aguja (IA) ($11^{\circ} 19' 08''$ N, $74^{\circ} 11' 52''$ W), localizada unos 7,5 km al NE de la primera. Descripciones detalladas de estos sitios se encuentran en literatura (Antonius, 1972; Erdhardt y Werding, 1975; Werding y Sánchez, 1988; Zea, 1994; Parra, 1997) (Figura 1).

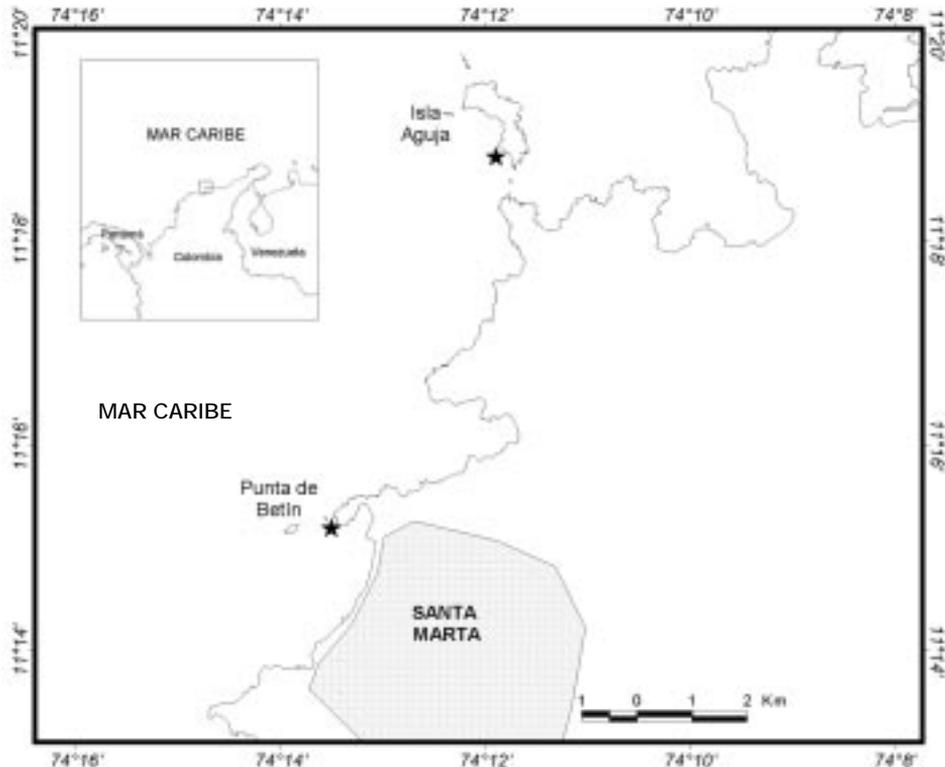


Figura 1. Ubicación de las localidades en el área de estudio.

Punta de Betín es una península rocosa sometida a presión contaminante debida a las actividades del puerto de Santa Marta, las descargas de los ríos Manzanares y Gaira y el vertido cercano de las aguas residuales de la ciudad; presenta relativamente baja visibilidad, menor penetración de la luz y alta sedimentación durante la mayor parte del año. La cobertura coralina arrecifal ha disminuido en los últimos 25 años (Werding & Sánchez, 1988; Acosta, 1993; Zea, 1990; 1994). Isla Aguja está menos expuesta a la contaminación antropogénica y descargas continentales, en comparación con Punta de Betín; la visibilidad y la turbulencia son más altas y la sedimentación es menor (Zea, 1990; 1994).

El género *Ircinia*: El género *Ircinia* (Clase Demospongiae, Orden Dictyoceratida, familia Irciniidae) esta representado con tres especies en las aguas litorales de la región de Santa Marta: *I. campana* (Lamarck, 1816), *Ircinia felix* (Duchassaing y Michelotti, 1864) e *I. strobilina* (Lamarck, 1816) (Zea, 1987). *I. campana* tiene forma predominante de copa, con los ósculos en la superficie interior, y la exterior tapizada por cónulos bajos (1-2 mm de altura); su color es frecuentemente marrón-rojizo oscuro, pero puede variar hasta muy claro a crema. *I. felix* tiene el mismo esquema de color y superficie conulosa que la anterior, pero su forma va desde revestimiento delgado hasta masiva; sus ósculos se distribuyen irregularmente sobre la superficie y presentan comúnmente un reborde blanco u ocasionalmente marrón oscuro. *I. strobilina* va desde masiva a hemisférica, frecuentemente con la base más angosta que el resto del cuerpo, y los ósculos se agrupan generalmente en una depresión de la parte superior central; posee en su superficie cónulos más grandes, altos y espaciados (hasta 1-2 cm); y un color gris oscuro, casi negro. El color de *I. campana* e *I. felix* es conferido por la cianobacteria simbiote *Aphanocapsa feldmanni*, común en el tejido superficial de varios grupos de esponjas; ésta no se encuentra en *I. strobilina* (Vicente, 1990). Aunque puede existir traslocación de nutrientes entre el simbiote fotosintético y el tejido (Wilkinson, 1979), lo que permitiría catalogarlas como mixo- o heterotróficas, estas esponjas al parecer son predominantemente heterotróficas (cf. Wilkinson, 1986; Wilkinson y Cheshire, 1990) y se alimentan principalmente de bacterias (Pile, 1997). Además de ser de consistencia muy tenaz (difíciles de arrancar, rasgar y cortar), las especies de *Ircinia* producen importantes cantidades de metabolitos bioactivos, algunos de los cuales son altamente volátiles, poseen un olor fétido muy fuerte, y se exudan al medio como una especie de barrera protectora, por lo cual podrían estar defendiéndolas de depredadores y ayudándolas a prevenir la epibiosis y participando en la competencia por espacio (Pawlik *et al.*, 1995; Chanas y Pawlik, 1995; Martínez *et al.*, 1997; Aerts y van Soest, 1997; Aerts, 1999; Zea *et al.*, 1999; Duque *et al.*, en prensa). Estas características, junto con la posibilidad de combinar la alimentación heterotrófica de material suspendido (Pile, 1997) y material proveniente de la fotosíntesis de cianobacterias endosimbiontes (Vicente, 1990), parecen ser responsables de su ubicuidad en los arrecifes del Caribe y de Santa Marta. De *I. felix* se conocen además las tasas de crecimiento exponencial (Wilkinson y Cheshire, 1988) y las posibles causas de su límite de distribución batimétrica (Maldonado y Young, 1998). De *I. strobilina* se conoce también sobre su crecimiento y otros aspectos de su historia natural (Hoppe, 1988a; 1988b) y dinámica poblacional (Schubauer *et al.*, 1990).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para estimar la densidad de población y establecer las características de las especies del género *Ircinia*, entre agosto/95 y enero/96 en cada localidad se hicieron, con equipo autónomo, en cuatro profundidades (5, 10, 15 y 20 m.), transectos de banda paralelos a la línea de costa, de 1 m de ancho por 40-45 m de largo, utilizando como referencia un cuadrado de tubo de PVC (1 m de lado) que se desplazó a lo largo de la banda. Se contaron y evaluaron las esponjas del género *Ircinia* encontradas, notándose las siguientes características:

Forma. Teniendo en cuenta el eje de crecimiento predominante y la altura alcanzada, se clasificaron así: (R) revestimiento delgado: crecimiento lateral pre-

dominante y una altura menor a 2 cm; (C) cojín: crecimiento lateral predominante y una altura entre 2 y 10 cm; (M) masivo-globoso: con crecimiento lateral y vertical sin que predomine ninguno y tendiendo a producir hemisferios con una altura superior a 10 cm; (L) cilindros: crecimiento vertical predominante y una altura mayor a 10 cm.

Tamaño individual. Se midieron al cm más cercano los ejes perpendiculares principales de cada individuo. Luego se calculó el volumen aproximado, asignando cada forma a una figura ideal. Las formas revestimiento delgado (R) y cilíndrica (L) se aproximaron a un cilindro con base elíptica (Figura 2a) y las formas masiva (M) y cojín (C) se aproximaron a un semielipsoide (Figura 2b).

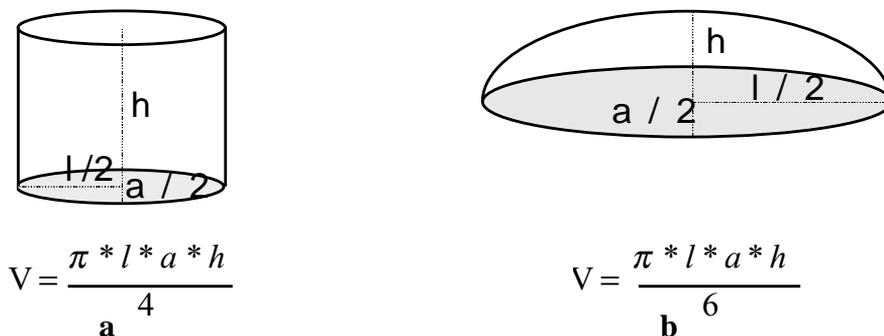


Figura 2. Formas idealizadas de cada especie del genero *Ircinia* y sus fórmulas volumétricas.

Microhábitat. Se anotó el tipo de sustrato, duro o blando (cascajo), sobre el que se encontró cada individuo, y si estaba o no expuesto a la luz directa (expuesto vs. críptico)

Color. En *I. felix* e *I. campana* se discriminaron los colores marrón oscuro (MO), marrón claro (MC) y blancuzco (B); en *I. strobilina* los colores gris oscuro (GO), gris claro (GC) y blancuzco (B).

Signos de depredación. Se notó la presencia de signos de depredación (mordeduras, presencia de depredadores sobre la esponja, cicatrices).

Epibiontes. De los organismos que se encontraron viviendo sobre cada individuo se notó el grupo taxonómico, el estado de la esponja (normal o afectada), y el estado del epibionte (normal o afectado). Se estimó la cobertura del epibionte sobre la esponja en tres categorías, así: mas de 50%, entre 10% y 50% y menos de 10%.

Interacciones. Se estableció la existencia de interacciones competitivas (crecimiento en márgenes paralelos, bordes levantados, recubrimientos, daños en las fronteras), entre *Ircinia* y sus vecinos en un radio de 10 cm a partir del borde de cada individuo.

Las frecuencias absolutas (normalizadas a 40 m² de sustrato) de las diferentes características por especie se compararon entre localidades y profundidades utilizando tablas de contingencia y pruebas de independencia (Prueba de G); los efectos de localidad y profundidad sobre la altura, el diámetro y el volumen se determinaron mediante ANOVA a dos vías (las réplicas fueron los individuos encontrados en cada transecto de banda) y se usaron las sumas de cuadrados tipo III, para evitar sesgos debido al tamaño

desbalanceado de las muestras. En cada caso se probaron los supuestos del ANOVA: homocedasticidad y normalidad; para las comparaciones de medias se usó la prueba de Duncan (Sokal y Rohlf, 1981).

RESULTADOS

Abundancia y densidad

Ircinia felix fue la especie más abundante (126 individuos, 27 IA, 99 PB), seguida de *I. strobilina* (75, 26 IA, 49 PB) y de *I. campana* (60, 15 IA, 45 PB). En Isla Aguja se encontraron menos individuos de todas las especies combinadas (68) en comparación con Punta de Betín (193). Por transecto, *I. felix* presentó densidades entre 4,4 y 48,0 ind./40 m², *I. strobilina* entre 4,0 y 16,2 ind./40 m², e *I. campana* entre 1,8 y 32 ind./40 m². El esquema de variación en densidad (número de individuos en 40 m²) con la profundidad varió significativamente con la localidad para *Ircinia campana* (G=17,6, p<0,05) e *I. felix* (G=9,8, p<0,05). Así, en Isla Aguja la densidad no cambió mucho con la profundidad en ambas especies, pero en Punta de Betín hubo mayor densidad a los 5 m para ambas especies; la densidad fue mayor que en Isla Aguja para todas las profundidades en *I. felix* (Figura 3). Para *I. strobilina* solamente hubo un ligero incremento de la densidad a profundidades medias en Punta de Betín (Figura 3), pero no de manera significativa (G=5,6, p>0,05).

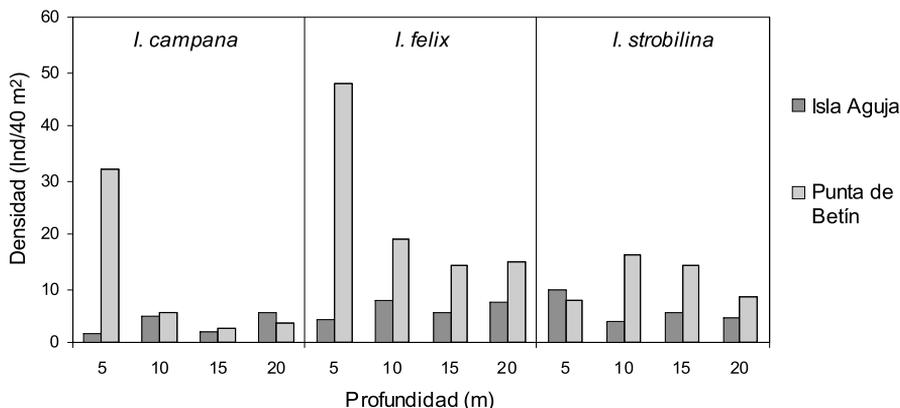


Figura 3. Distribución y abundancia de las tres especies del género *Ircinia* por localidad y profundidad.

Forma y tamaño

Forma. *Ircinia felix* presentó las formas revestimiento (R), cojín (C) y masiva (M), mientras que *I. campana* e *I. strobilina* presentaron las formas C, M y cilindro (L). Predominaron las formas poco elevadas (<10 cm de altura, R y C) en todas las especies (81,6% de los individuos). En Isla Aguja hubo una menor proporción (8,8%) de formas de alturas mayores a 10 cm y desarrollo lateral y vertical (M y L) que en Punta de Betín (21,8%). No hubo un esquema claro de variación en la proporción de formas con la profundidad.

Altura, área y volumen. En concordancia con la predominancia de formas, el ANOVA a dos vías (localidad vs. profundidad) mostró que existe una mayor altura promedio por individuo en Punta de Betín que en Isla Aguja para las tres especies (*Ircinia campana*, $p=0,02$; *I. felix*, $p=0,01$; *I. strobilina*, $p=0,006$) (Figura 4). El área y el volumen promedio presentaron el mismo esquema que la altura en *I. campana* ($p=0,024$ y $p=0,011$ respectivamente) e *I. felix* ($p=0,046$ y $p=0,003$ respectivamente). En *I. strobilina*, aunque el área y el volumen promedio tuvieron mayores valores en Punta de Betín que en Isla Agua. Por la gran variación entre los individuos, las diferencias no fueron significativas ($p=0,14$ y $p=0,13$ respectivamente). Los esquemas anteriores se repitieron a todas las profundidades (interacción localidad vs. profundidad no significativa), y no hubo diferencias significativas entre profundidades combinando las dos localidades ($p>0,05$).

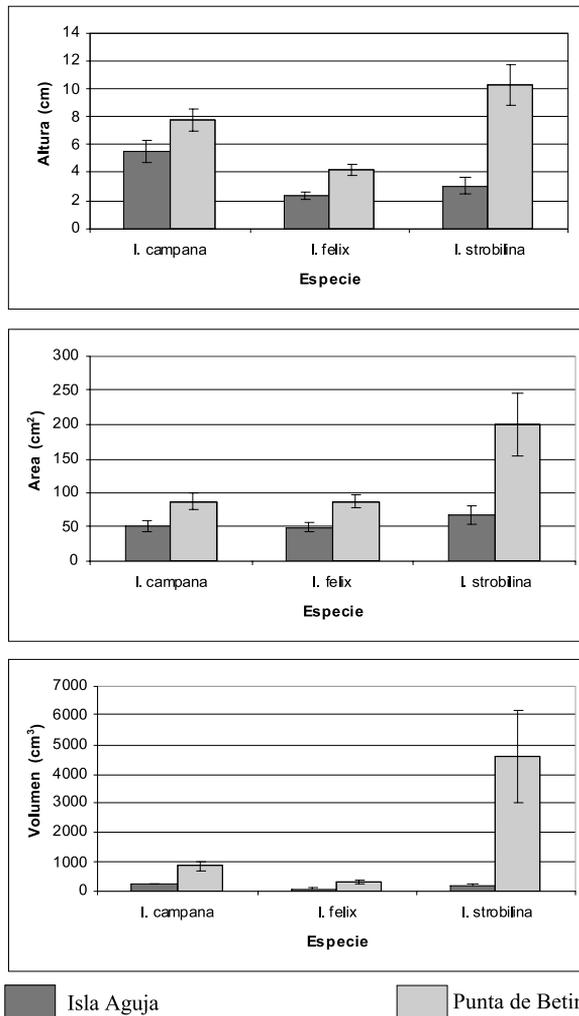


Figura 4. Distribución de la altura, área y volumen promedio de las tres especies del género *Ircinia* por localidad.

Intervalos de tamaño. La Figura 5 muestra el porcentaje de individuos por intervalo de volumen (200 cm³). El porcentaje combinado para los intervalos 0-200 cm³ y 201-400 cm³ fue más alto en Isla Aguja (*Ircinia campana* 87%, *I. felix* 96% e *I. strobilina* 85%) que en Punta de Betín (*I. campana* 60%, *I. felix* 73% e *I. strobilina* 55%), mostrando que en la primera localidad existe la tendencia a una mayor proporción de individuos pequeños. Adicionalmente, en Punta de Betín las tres especies poseen entre 9% y 28% de individuos con mas de 1000 cm³; en Isla Aguja solo *I. strobilina* tiene un 4% de individuos con talla mayor a 1000 cm³.

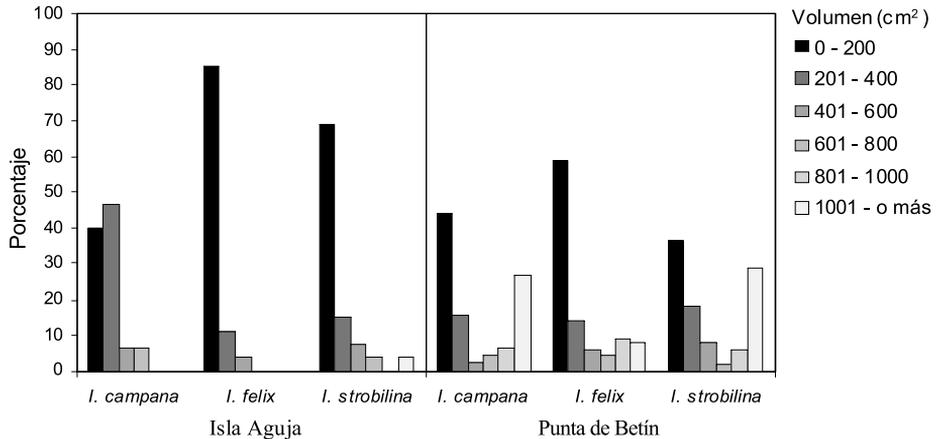


Figura 5. Distribución de los tamaños (volumen) en las tres especies del género *Ircinia* por localidad.

Microhábitat

Tipo de sustrato. Las proporciones de sustrato duro y blando (arena y cascajo) en los transectos de las dos localidades fueron similares en todas las profundidades, siendo el duro entre un 70% y un 94% del total. *Ircinia campana* e *I. felix* se fijaron predominantemente sobre sustrato duro en las dos localidades y en las diferentes profundidades, con un total general respectivamente del 92 % y 90% de los individuos sobre sustrato duro. En cambio, *I. strobilina* se encontró apenas en un 51% de los casos sobre sustrato duro, principalmente en Punta de Betín a profundidad media (10-15 m).

Exposición a la luz. La mayoría de los individuos en las tres especies se encontraron en una posición expuesta hacia la columna de agua, en general (90% para *Ircinia campana*, 83% para *I. felix* y 88% para *I. strobilina*) y en las diferentes profundidades. Aunque no se obtuvieron datos de la disponibilidad relativa de microhábitat expuesto vs. críptico, es claro que las especies de *Ircinia* se encuentran preferentemente en posición expuesta.

Color

Mientras que un 78% de las esponjas ubicadas en microhábitats crípticos de poca luz tuvieron colores claros (11% de éstas blancuzcos), sólo un 14% de aquellas en posición expuesta a la luz fueron claras (0,5% blancuzcas), mostrando un efecto positivo del grado de

iluminación sobre la intensidad de la coloración superficial. Teniendo en cuenta sólo las esponjas expuestas a la luz, la proporción de colores no varió significativamente con la profundidad en ninguna de las especies en las dos localidades (prueba de G, $p > 0,05$). De otro lado, no hubo diferencias entre localidades en la proporción total de individuos claros y oscuros para las tres especies. Sin embargo, en Isla Aguja sólo aparecieron individuos claros desde los 15 m hacia abajo en *I. campana* y a partir de los 10 m en *I. felix*, y todos los individuos de *I. strobilina* fueron oscuros (Figura 6). En Punta de Betín, en contraste, hubo individuos claros desde los 5 m en *I. campana* e *I. felix*. Aquí *I. strobilina* sí presentó individuos claros desde los 10 m. Estos resultados muestran un ligero efecto del grado de iluminación general de la localidad sobre la presencia o no de individuos claros en aguas someras.

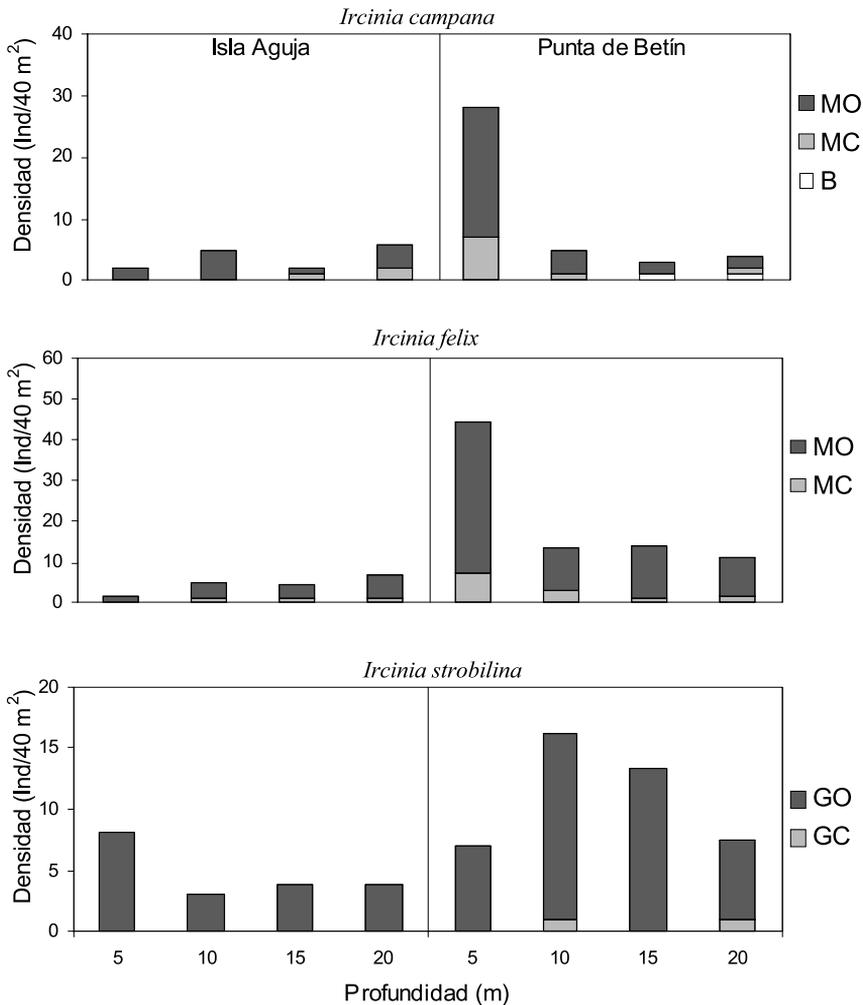


Figura 6. Distribución de los colores en las tres especies del género *Ircinia* por localidad y profundidad (MC = Marrón Claro, MO = Marrón Oscuro, B = Blancuzco, GC = Gris Claro, GO = Gris Oscuro)

Signos de depredación, epibiontes e interacciones

En ningún caso se encontraron huellas claras o discernibles de depredación, o depredadores ubicados sobre las esponjas. Los porcentajes de individuos con epibiontes fueron bajos en las dos localidades y a todas las profundidades, no sobrepasando el 6,7%, 7,4% y 11,5% de los individuos de *Ircinia campana*, *I. felix* e *I. strobilina* respectivamente, los niveles fueron ligeramente menores en Isla Aguja con respecto a Punta de Betún. En Isla Aguja ningún epibionte presentó una cobertura mayor del 10% de la superficie de la esponja. En Punta de Betún hubo un mayor porcentaje de la superficie de las esponjas con epibiontes, en algunos casos sobrepasando el 50%, especialmente en *I. strobilina*. En ningún caso se observó daño aparente ni en las esponjas sustrato ni en sus epibiontes.

No se observaron casos de bordes levantados o recubrimiento de individuos de *Ircinia* sobre otros macroorganismos vecinos en ninguna de las dos localidades. Igualmente, no se detectaron huellas de daño ni en *Ircinia* ni en sus vecinos en el radio de 10 cm del borde. Entre los vecinos cercanos hubo tanto organismos abundantes como raros (datos no incluidos), indicando que éstos no se seleccionan ni positiva ni negativamente. No se encontraron casos de crecimiento en bordes paralelos.

DISCUSIÓN

El esquema general de aumento en la abundancia de las esponjas hacia las localidades cercanas a las fuentes de descarga continental en el área de Santa Marta, con mayor turbidez y carga de material orgánico en suspensión (Zea, 1994), se repite para el género *Ircinia* en particular. Este esquema se atribuye a la dependencia alimentaria de la mayoría de esponjas del Caribe (Wilkinson y Cheshire, 1990) y las especies de *Ircinia*, de material particulado en suspensión, especialmente nano y ultraplanton (Pile, 1997; 1999) y posiblemente de materia orgánica disuelta, aprovechada a través bacterias endosimbióticas (Wilkinson y Garrone, 1980; Díaz y Ward, 1997). Se han encontrado similares o mayores densidades del género *Ircinia*, en la laguna interna de Bimini, Bahamas (datos en ind./40 m²: Wiedenmayer, 1977: hasta 74 para *I. felix*, vs. hasta 48 en Santa Marta; hasta 18 en *I. strobilina* vs. hasta 16,2 en Santa Marta) y en los Cayos de Exuma, Bahamas (24-100 ind./40 m² en *I. felix*, Maldonado y Young, 1998). Estas altas densidades contrastan con las más bajas de áreas oceánicas remotas con aguas muy claras y relativamente poco productivas, como los atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia en el Caribe suroccidental (datos en ind./40 m²: *I. campana*, 1,5-2,0 vs. 1,8-32,0 en Santa Marta; *I. felix*, 3,1-12,0; *I. strobilina*, 1,6-6,3, datos no publicados; resumen en Zea, 1996). En otras áreas con grados presumiblemente intermedios de material en suspensión, la densidad de *Ircinia* varía entre estos extremos (Wiedenmayer, 1978; Alcolado, 1979, 1985; Schubauer *et al.*, 1990; Schmahl, 1990; Alvarez *et al.*, 1990; Pile, 1997).

Concomitantemente, la concentración de alimento en zonas someras o protegidas explica que se forme además un esquema batimétrico de abundancia en las localidades en que la densidad de *Ircinia* es alta. En Santa Marta, sólo en las localidades de aguas más turbias (Punta de Betún y el Morro, ver Zea, 1993) hubo mayores densidades de *I. felix* e *I. campana* en las aguas someras (5 m) y de *I. strobilina* en profundidades intermedias (10-15 m). En las Bahamas, los altos valores de densidad en *I. felix* ocurrieron sólo en localidades someras protegidas o encerradas (Wiedenmayer, 1977; Maldonado y Young, 1998). La

carencia de un esquema batimétrico de densidad de *Ircinia* en áreas con aguas claras sugiere además que la cantidad de energía ganada por autotrofia, que puede ser muy importante en otras especies con simbiontes fotosintéticos (Wilkinson, 1981; Wilkinson *et al.*, 1988), no es tan importante como la ganada por filtración de material particulado. En este sentido, *I. felix* (y probablemente *I. campana*) es mixotrófica, y puede sobrevivir e incluso crecer cuando pierde las cianobacterias simbiontes al ser transplantada a profundidades mayores a 100 m (Maldonado y Young, 1998) o cuando vive en sitios oscuros, o es cambiada de sitio, o es sombreada (Sánchez, 1984; Zea *et al.*, 1999). Tanto *I. felix* como *I. strobilina* consumen no selectivamente en plancton de tamaño menor a 10 μm (Pile, 1997).

Con algunas excepciones, en donde puede faltar una de las tres especies, o donde hay poblaciones localizadas (ver Wiedenmayer, 1978; Alcolado, 1979; 1985, entre otros), el orden de abundancia general de las tres especies en las áreas es aparentemente el mismo (*Ircinia felix* > *I. strobilina* > *I. campana*). Esto indica diferencias en las estrategias e historias de vida que se manifiestan de manera general en su abundancia y distribución (ver p.ej. Pronzato *et al.*, 1998), y que aún no han sido estudiadas en forma comparativa.

En la localidad de mayor disponibilidad de alimento en suspensión, no sólo se encontró una mayor densidad del género *Ircinia*, sino que también los individuos de las tres especies tuvieron formas más desarrolladas y de mayores tamaños (tanto en altura, como área y volumen), y una mayor proporción de individuos grandes a todas las profundidades. Sin embargo en general en las dos localidades las alturas no sobrepasaron los 20 cm (max. 10,3 cm en promedio) por lo que la disponibilidad de alimento ultraplancónico, que se encuentra usualmente concentrado en los primeros 20 cm sobre el fondo en áreas coralinas (Pile, 1999), no es una limitante. Sin embargo, a diferencia de la densidad, no se evidenció un patrón de mayores tamaños en las profundidades someras y medias de Punta de Betín, y tal vez otras variables están limitando allí el crecimiento individual en aguas superficiales.

Pile (1997) hipotetizó que las mayores eficiencias de captura de alimento particulado pequeño en *I. strobilina* en relación con *I. felix* podrían ser explicadas por su morfología más alta y masiva. Esto implicaría unidades acuíferas más largas que combinadas con un mayor volumen de agua procesado por ósculo por unidad de tiempo, generan un tiempo de residencia más largo del agua dentro de la esponja y un incremento en la eficiencia de captura de partículas pequeñas. Similaridades y diferencias en la organización del sistema acuífero en relación con la forma y la eficiencia alimentaria han sido encontradas también para otras esponjas (p.ej., Reisswig, 1975; Pronzato *et al.*, 1998; Galera *et al.*, 2000). Ello podría explicar los mayores tamaños alcanzados por *I. Strobilina* allí donde la oferta de alimento en suspensión es mayor.

Aunque en Santa Marta no hubo un esquema batimétrico en relación con la altura y la forma predominante, en Isla Aguja sí hubo una menor proporción de formas altas que en Punta de Betín. En Isla Aguja, en general de mayor turbulencia (Zea, 1994; Parra, 1997), las formas sencillas ofrecerían un menor perfil a la fuerza de arrastre ejercida por el oleaje predominante (ver también Pronzato *et al.*, 1998; Bell y Barnes, 2000). De todos modos, la gran turbulencia que ocasionalmente se genera en el área de estudio durante mares de leva puede estar determinando también que las esponjas de aguas someras en Punta de Betín se vean afectadas y no alcancen alturas mayores. Así mismo, la preferencia similar por sustrato duro de *I. campana* e *I. felix*, independientemente de la localidad y la profundidad, indican que éstas especies podrían ser desarraigadas si no

están fijas a una base sólida. En contraste, *I. strobilina* se puede encontrar fija tanto a sustrato duro como a cascajo, esto último especialmente a profundidades medias en Punta de Betín. Quizás sus mayores tamaños y consecuente mayor peso, así como el fuerte arraigo al cascajo y aglutinamiento de arena y partículas que hacen penetrar el tejido dentro del sustrato (obs. pers.) logren mantenerla anclada aún en fuertes turbulencias. Aunque colonizadoras secundarias de biohermas de esponjas en el gran banco de las Bahamas (Wiedenmayer, 1978), *I. felix* e *I. strobilina* podrían estar ayudando a consolidar el sustrato blando (cf. Wulff, 1984).

Las esponjas del género *Ircinia* en los biotopos rocoso-coralinos de Santa Marta presentan una mayor preferencia por sustratos expuestos que por crípticos, aunque son abundantes en sustratos abiertos pero sombreados como los pilotes de muelles (Sánchez, 1984; Zea *et al.*, 1998). Esto sugiere nuevamente que la luz no es un requisito fundamental para el balance energético de estas especies mixotróficas. De otro lado, Bakus (1981) halló que la citotoxicidad por metabolitos secundarios es mayor en las esponjas en microhábitats expuestos que en microhábitats crípticos, lo que aparentemente ayuda a las primeras a evitar mejor la depredación. De todos modos, independientemente de si se encuentran expuestas o crípticas, las esponjas del género *Ircinia* producen furanosesterterpenos lineales (Martínez *et al.*, 1997; Parra, 1997; Zea *et al.*, 1998) que disuaden la alimentación por parte de depredadores generalistas (Pawlik *et al.*, 1995), y que les permiten colonizar sustratos expuestos.

El color en *I. campana* e *I. felix* es conferido por la cianobacteria simbiote *Aphanocapsa feldmanni* (Vicente, 1990). En menores niveles de iluminación, sus colores tienden a palidecer hasta desaparecer. Colores fuertes en aguas someras pueden entonces ser utilizados como defensa frente a la excesiva iluminación (Sarà & Vacelet, 1973; Wilkinson & Vacelet, 1979).

De otro lado las concentraciones de clorofila *a* en el tejido superficial de *I. felix* en Punta de Betín tienen su mayor valor a 10 m, disminuyen ligeramente hacia 5 m, y disminuyen en mayor grado a mayor profundidad (F. Parra-Velandia, datos no incluidos). La menor concentración de estos pigmentos a 5 m puede explicarse por fotoinhibición. En cambio, la disminución de la concentración de clorofila y de la intensidad del color al disminuir el grado de iluminación apuntan, nuevamente, a que la dependencia de estas esponjas por productos fotosintéticos no es absoluta, pues esponjas predominantemente fototróficas sí incrementan sus concentraciones de pigmentos al disminuir la iluminación (Seddon *et al.*, 1992). En este sentido, Zea *et al.* (1999) han postulado que *Ircinia* posiblemente utilice también metabolitos secundarios bioactivos para evitar que las cianobacterias las parasiten cuando la iluminación no es suficiente como para compensar su respiración.

Claramente, las especies de *Ircinia* en la región de Santa Marta evitan la epibiosis. Los organismos sésiles pueden utilizar para evitar la epibiosis métodos mecánicos (espículas, cilios vibrátiles), físicos (superficies libres de iones, con subsecuentes cambios en la adhesión) ó químicos (pHs extremos, exudación de sustancias tóxicas) (Wahl, 1989). La exudación pasiva de metabolitos bioactivos tóxicos en *Ircinia* (Bonilla, 1997; Duque *et al.*, en prensa) podría servir de mecanismo para prevenir la epibiosis. Un grado ligeramente mayor de epibiosis en Punta de Betín no tiene una explicación clara.

La carencia de huellas visibles de depredación en las esponjas del género *Ircinia* en Santa Marta puede tener dos causas: una rápida regeneración de las heridas, o un total

rechazo a los depredadores por parte de las esponjas por medio de algún mecanismo físico o químico (Bakus, 1981; Wahl, 1989; Chanas & Pawlik, 1995; Pawlik *et al.*, 1995). En el primer caso, experimentos realizados en los cuales se hirió *I. felix* in-situ mostraron que el proceso de cicatrización dura semanas (Parra, 1997; Zea *et al.*, 1998). Heridas sobre *I. strobilina* cicatrizan en 2-3 días (Storr, 1976) y 13-33 días, dependiendo del tamaño y de la ubicación (Hoppe, 1988b). En cuanto al segundo caso, la tenacidad del tejido de *Ircinia* (Chanas y Pawlik, 1995) puede prevenir la depredación. Por otra parte, como ya se mencionó, los furanosesterterpenos lineales han demostrado ser disuasores de la depredación, si bien algunas especies de *Ircinia* son depredadas, aunque no de manera intensiva, por peces esponjívoros (Randall y Hartman, 1968; Wulff, 1994). Las sustancias fétidas y tóxicas exudadas por *Ircinia*, en cambio, parecen no tener un papel en la disuasión de depredadores generalistas (Pawlik *et al.*, en evaluación).

De otro lado, la presencia de vecinos con altas y bajas abundancias alrededor de los individuos de las tres especies de *Ircinia*, y la carencia de recubrimiento hacia otros organismos y de signos de daño sobre vecinos, no permiten inferir a un efecto claro de agresión directa o alelopático. Esto está en contradicción con lo encontrado por Aerts y van Soest (1997) y Aerts (1999) para estas especies en la misma área de estudio, pues *I. felix* e *I. strobilina* mostraron recubrimiento sobre corales respectivamente en un 2,7 y 4,2% de los casos en que se encontraron dentro de 5 cm de distancia de ellos, y las tres especies de *Ircinia* tuvieron contacto de tejido con corales con una frecuencia entre 20% y 31%. Las diferencias con éste estudio se pueden deber a que dichos autores realizaron un mayor esfuerzo de muestreo y en localidades con mayor cobertura coralina, lo que implica una mayor probabilidad de contacto con tejido coralino.

En conclusión, el orden de abundancia general para Santa Marta y otras áreas del Caribe es *Ircinia felix*>*I. strobilina*>*I. campana*, indicando diferencias intrínsecas en las estrategias e historias de vida de estas especies. La densidad y el tamaño de las esponjas del género *Ircinia* en la región de Santa Marta varían con la localidad en correlación con la disponibilidad de material orgánico en suspensión, que es la fuente principal de alimento en estas especies. El régimen de turbulencia predominante según la localidad parece también limitar la presencia de morfologías altas. En estas especies cuya intensidad de color disminuye con la disminución de la luz, la menor penetración de luz asociada a mayor material en suspensión también implica un ligero efecto sobre la proporción de individuos de colores claros en aguas someras. En general, estas especies se encuentran preferentemente en posición expuesta a la luz en el litoral, y sobre sustrato duro, aunque *I. strobilina* puede encontrarse frecuentemente anclada en cascajo. Los signos de depredación y la epibiosis son raros en estas especies, aparentemente gracias a sus defensas químicas. Aunque no se detectaron casos claros de competencia por espacio, en el área éstas especies pueden recubrir parcialmente corales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren expresar su agradecimiento al Instituto Colombiano de Ciencia y Tecnología “Francisco José de Caldas” COLCIENCIAS (proyectos 1101-09-039-90, 101-09-129-95, contrato 228-95), a la Comunidad Económica Europea (proyecto CII*.0448.C[JR]) y a la Universidad Nacional de Colombia por la financiación de este

trabajo, al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR por la infraestructura logística en la fase de campo, al INVEMAR y COLCIENCIAS que proporcionaron una beca de investigación al primer autor dentro del programa “Estímulo a Investigadores Jóvenes”. Especial gratitud se le debe a Carmenza Duque, Directora del grupo de investigación “Estudio y Aprovechamiento de Productos Marinos y Frutas Tropicales de Colombia” del Departamento de Química de la Universidad Nacional de Colombia. Finalmente a Juan Manuel Díaz y Manuel Maldonado, quienes revisaron este manuscrito, por sus comentarios y críticas. Este estudio es parte del trabajo de grado del primer autor para optar al título de Biólogo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L.A. 1993. Contamination gradient and its effect on the coral community structure in the Santa Marta area, Colombian Caribbean: 233-239. En Ginburg, R.N. (Ed.): Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, hazards and history. University of Miami, Miami.
- Aerts, L.A.M. 1999. Sponge-coral interactions on Caribbean reefs. Tesis doctoral, Universidad de Amsterdam, Amsterdam, 157 pp.
- _____. & R.W.M. van Soest. 1997. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Colombia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148: 125-134.
- Alcolado, P.M. 1979. Estructura ecológica de la comunidad de esponjas de un perfil costero de Cuba. *Cien. Biol.* 3: 105-127.
- _____. 1985. Estructura ecológica de las comunidades de esponjas en Punta del Este, Cuba. *Rep. Invest. Inst. Oceanol* 38: 1-65.
- Alvarez, B., M.C. Díaz & R.A. Laughlin. 1990. The sponge fauna on a fringing reef in Venezuela, I: composition, distribution and abundance: 358-366. En Rützler, K. (Ed.): *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Antonius, A. 1972. Occurrence and distribution of stony corals (Anthozoa and Hydrozoa) in the vicinity of Santa Marta, Colombia. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.* 6: 89-103.
- Bakus, G. 1981. Chemical defense mechanisms on the Great Barrier Reef, Australia. *Science* 211: 497-499.
- Bell, J.J. & K.A. Barnes. 2000. The influence of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 80: 707-718.
- Bernal, A. & S. Zea. 2000. Estructura de la comunidad de zooplancton en condiciones de descarga continental y de afloramiento costero en Santa Marta, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 29: 3-26
- Bonilla, A. 1997. Caracterización Química y Actividad Antimicrobiana de los Volátiles de la Esponja Marina *Ircinia felix*. Tesis profesional (Química Farmacéutica), Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 80 pp.
- Bula, G. 1985. Un nuevo núcleo de surgencia en el Caribe Colombiano detectado en correlación con las macroalgas. *Bol. Ecotrópica* 12: 3-25.
- Chanas, B., & Pawlik, J. R. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. II. Spicules, tissue toughness, and nutritional quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 195-211.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G. H., Parra-Velandia, F., Pinzón, J., Vargas-Angel, B., Zapata, F. A. & Zea, S. 2000. “Áreas Coralinas de Colombia” INVEMAR Serie Publicaciones Especiales No. 5, Santa Marta, 176p.
- Díaz, M.C. & B.B. Ward. 1997. Sponge-mediated nitrification in tropical benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 156: 97-107.
- Duque C, Bonilla A, Bautista E, & Zea S. En prensa. Exudation of low molecular weight compounds (thiobismethane, methyl isocyanide, and methyl isothiocyanate) as possible chemical defense mechanism in the marine sponge *Ircinia felix*. *Biochem. Syst. Ecol.*
- Erhardt, H. & B. Werding. 1975. Los corales (Anthozoa e Hydrozoa) de la Bahía de Santa Marta, Colombia. *Bol. Mus. Mar* 7: 3-50.

- Galera, J., X. Turon, M.J. Uriz & M.A. Becerro. 2000. Microstructure variation in sponges sharing growth form: the encrusting demosponges *Dysidea avara* and *Crambe crambe*. *Acta Zool.* (Stockholm) 81: 93-107.
- Hoppe, W.F. 1988a. Reproductive patterns in three species of large coral reef sponges. *Coral Reefs* 7: 45-50.
- _____. 1988b. Growth, regeneration and predation in three species of large coral reef sponges. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 117-125.
- INVEMAR. 2001. Diagnostico y evaluación de la calidad ambiental marina en el Caribe y Pacifico colombiano. Red de vigilancia para la conservación y protección de la calidad de las aguas marinas y costeras. Santa Marta. INVEMAR. 380 p.
- Maldonado, M. & C.M. Young. 1998. Limits on bathymetric distribuion of keratose sponges: a field test in deep water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 123-139.
- Marquez, G. 1982. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: Generalidades. *Ecología Tropical. Rev. Soc. Col. Ecol.* 2: 5-15.
- Martínez, A., C. Duque, N. Sato, & Y. Fujimoto. 1997. (8Z,13Z,20Z)-strobilinin and (7Z,13Z,20Z)-felixinin: new furanosesterterpene tetroneic acids from marine sponges of the genus *Ircinia*. *Chem. Pharm. Bull.* 45: 181-184.
- Parra, F.J. 1997. Aproximación al posible papel ecológico de la producción de metabolitos secundarios en la esponja marina *Ircinia felix* (Porífera: Demospongiae). Tesis profesional (Biología). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 80 p.
- Pawlik, J., B. Chanas, R. Toonen & W. Fenical. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrency. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 183-194.
- _____. G. McFall & S. Zea. En evaluación. Alternative defensive functions of natural products from sponges of the genus *Ircinia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Pile, A.J. 1997. Finding Reiswig's missing carbon: quantification of sponge feeding using dual-beam cytometry. *Proc. 8th. Int. Coral. Reef Sym.*, 2: 1403-1410.
- _____. 1999. Resource partitioning in Caribbean coral reef sponges: Is there enough food for everyone? *Mem. Qld. Mus.* 44: 457-462.
- Pronzato, R., B. Bavastrello & C. Cerrano. 1998. Morpho-functional adaptantions of three species of *Spongia* (Porífera, Demospongiae) from a Mediterranean vertical cliff. *Bull. Mar. Sci.* 63: 317-328.
- Randall, J.E. & W.D. Hartman. 1968. Sponge-feeding fishes of the West Indies. *Mar. Biol.* 1: 216-225.
- Reiswing, H.M. 1975. The aquiferous systems of three marine Demospongiae. *J. Morphol.* 145: 493-502.
- Sánchez, H. 1984. Poriferengesellschaften an einer Hafemole in Santa Marta, Kolumbien, unter dem Einfluß unterschiedlicher Lichtexposition. Disertación doctoral, Universidad Justus-Liebig, Giessen, 211 p.
- Sàra, M. & J. Vacelet. 1973. Ecologie des Démosponges: 426-576. En P.-P. Grasse (Ed.): *Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie* 3(1). Masson et. Cie. Eds., Paris.
- Schmahl, G.P. 1990. Community structure and ecology of sponges associated with four Southern Florida coral reefs. Pp. 376-383 en: Rützler, K. (Ed.). *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Schubauer, J.P., T.P. Burns & T.H. Richardson. 1990. Population dynamics of five Demospongiae in Jamaica: variation in time and space: 443-451 En Rützler, K. (Ed.): *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Seddon, S., A. Cheshire & C. Wilkinson. 1992. Photophysiology and acclimation of the coral reef sponge *Cymbastela concentrica* across a depth gradient. *Proc. 7th. Int. Coral Reef Sym.* 2: 847-852.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2a. Edición. W.H. Freeman, San Francisco, 859 pp.
- Storr, J.F. 1976. Field observations of sponge reactions as related to their ecology: 277-282. En Harrison, F.W. & R.R. Cowden (Eds.). *Aspects of sponge biology*. Academic Press, Nueva York.
- Vicente, V.P. 1990. Response of sponges with autotrophic endosymbionts during the coral-bleaching episode in Puerto Rico. *Coral Reefs* 8: 199-202.
- Wahl, M. 1989. Marine epibiosis. I. Fouling an antifouling: some basic aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58: 175-189.
- Wells, S. 1988. *Coral reefs of the world*, Vol. 1: Atlantic and Eastern Pacific. UNEP/IUCN, Gland, Suiza, 373 pp.
- Werding, B. & H. Sánchez. 1989. The coral formations and their distributional pattern along a wave

- exposure gradient in the area of Santa Marta. *Medio Ambiente* 10: 61-68.
- Wiedenmayer, F. 1977. Shallow-water sponges of the western Bahamas. Birkhauser Verlag, Basel y Stuttgart, 278 p.
- _____. 1978. Modern sponge bioherms of the Great Bahama Bank. *Eclogae geol. Helv.* 71: 699-744.
- Wilkinson, C.R. 1979. Nutrient translocation from symbiotic cyanobacteria to coral reef sponges. *Coll. Int. C.N.R.S.* 291: 373-380.
- _____. 1981. Significance of sponges with cyanobacterial symbionts on Davies Reef, Great Barrier Reef. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposim.* 2. pp 705-712.
- _____. 1986. The nutritional spectrum of coral reef benthos. Or sponging one another for dinner. *Oceanus* 29: 68-75.
- _____. 1987. Interocean differences in size and nutrition of coral reef sponge populations. *Science* 236: 1654-1657.
- _____. & _____. 1988. Growth rate of Jamaican coral reef sponges after hurricane Allen. *Biol. Bull.* 175: 175-179.
- _____. & _____. 1989. Patterns in the distribution of sponge populations across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 8: 127-134.
- _____. & _____. 1990. Comparisons of sponge populations across the barrier reefs of Australia and Belize: evidence for higher productivity in the Caribbean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 285-294.
- _____. & R. Garrone. 1980. Nutrition of marine sponges. Involvement of symbiotic bacteria in the uptake of dissolved carbon: 157-161. En Smith, D.C. y Y. Tiffon (Eds.): *Nutrition in the lower Metazoa.* Pergamon Press, Oxford.
- _____. & L.A. Trott. 1984. Light as a factor determining the distribution of sponges across the central Great Barrier Reef. *Proc. 5th. Int. Coral Reef Congr.* 5: 125-130.
- _____. A.R. Cheshire, D.W. Klump, & A.D. McKinnon. 1988. Nutritional Spectrum of Animals with Photosynthetic Symbionts - Corals and Sponges. *Proc. 6th. Int. Coral Reef Sym.* 3: 27-30.
- _____. & J. Vacelet. 1979. Transplantation of marine sponges to different conditions of light and current. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 91-104.
- Wulff, J.L. 1984. Sponge-mediated coral reef growth and rejuvenation. *Coral Reefs* 3: 157-163.
- _____. 1994. Sponge feeding by Caribbean angelfishes, trunkfishes, and filefishes: 265-271. In van Soest, R.W.M.; van Kempen, Th.M.G.; & Breakman, J.C. (eds): *Sponges in Time and Space: Proceedings of the 4th Int. Porifera Congress.*
- Zea, S. 1987. Esponjas del Caribe colombiano. *Dictyoceratida, Dendroceratida, Verongida, Haplosclerida, Poecilosclerida, Halichondrida, Axinellida, Desmophorida y Homosclerophorida.* Editorial Catálogo Científico, Bogotá, 286 p.
- _____. 1990. Establecimiento de estaciones base para monitorear el efecto de condiciones naturales y de origen humano en comunidades coralinas de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona. Informe final. Sven Zea. Santa Marta: INVEMAR. 62 p.
- _____. 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea. *Caribb. J. Sci.* 29: 75-88.
- _____. 1994. Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean: 257-264. En Soest, R.W.M. van, T.M.G. van Kempen y J.-C. Braekman (Eds.): *Sponges in Time and Space.* Balkema, Rotterdam.
- _____. 1996. Random patterns of sponge distribution in remote, oceanic reef complexes of the Southwestern Caribbean. Abstracts, 8th Int. Coral Reef Sym.: 215.
- _____. F.J. Parra, A. Martínez & C. Duque. 1999. Production of bioactive furanosesterterpene tetronic acids as possible internal chemical defense mechanism in the sponge *Ircinia felix*. *Mem. Qld. Mus.* 44: 687-697.

FECHA DE RECEPCIÓN: 19/12/00

FECHA DE ACEPTACIÓN. 20/12/02

DIRECCION DE LOS AUTORES

Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Biología), INVEMAR, A.A. 10-16, Santa Marta, Colombia. e-mail: szea@invemar.org.co (FJP-V y SZ).