

COMUNIDADES DE ESPONJAS DE LOS ARRECIFES DEL ARCHIPIÉLAGO SABANA-CAMAGÜEY, CUBA

Pedro M. Alcolado

RESUMEN

La investigación se realizó con el fin de conocer la composición y estructura de las comunidades de esponjas de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey y de ensayar su uso como indicadores de la severidad y pronosticabilidad ambiental, así como de los tensores más importantes del ese territorio. Para ello, se realizaron muestreos de estaciones en 10 transecciones de arrecifes entre 5 y 20 m de profundidad. Las especies que más frecuentemente aparecieron dominando son típicas de ambientes sometidos a fuerte sedimentación y a la agitación del agua, lo que sugiere que estos son, además de la iluminación, los tensores ambientales más determinantes de la estructura y composición de las comunidades de esponjas en los arrecifes estudiados. El desarrollo de densos tapetes de algas es también determinante en las estaciones poco profundas. Los índices de heterogeneidad y riqueza de especies, y la densidad tendieron a ser más elevados en las estaciones más hondas, lo que indica un aumento de la favorabilidad ambiental para las esponjas con la profundidad. La equitatividad tendió a ser más homogénea a lo largo del margen de profundidades estudiado. Sus valores fueron generalmente altos lo que sugiere ambientes relativamente constantes para las esponjas. El índice de heterogeneidad estuvo más frecuentemente influido por la equitatividad que por la riqueza de especies. Por esta razón, se sugiere una mayor influencia de la estabilidad ambiental que de la favorabilidad ambiental en los altos valores de dicho índice en los arrecifes estudiados. Mediante un proceso de meta-análisis, se pudo analizar la posición de los valores de algunos índices dentro de su universo de variación. A más de 10 m de profundidad los índices de diversidad tendieron a ser relativamente altos que en otros arrecifes de Cuba. Aplicando meta-análisis también se clasificaron las estaciones en un gradiente bidimensional de severidad y de pronosticabilidad ambiental. Los índices univariados y las especies dominantes, complementados con métodos multivariados dependientes de las especies permiten inferir los tensores más importantes, la severidad y la pronosticabilidad del ambiente.

PALABRAS CLAVES: comunidades, esponjas, arrecifes coralinos, Cuba.

ABSTRACT

Sponges communities the coral reef of the Archipelago Sabana-Camagüey, Cuba.

The research was carried out in order to know the sponge community composition and structure of the Archipelago Sabana-Camagüey, and to assay their use as indicators of the environmental severity and predictability, as well as of the most important stressors of this territory. For this purpose, sampling was done at stations located in 10 reef transects (between 10 and 20 m deep). Species which occurred more frequently with numerical dominance are typical of environments submitted to strong sedimentation and turbulence, which suggests that these environmental stressors and light are the main determinants of sponge community structure and composition in the studied reefs. The development of dense algal mats is also determinant in shallow stations. Species heterogeneity and

species richness, and density tended to be higher toward deeper stations, which indicates an increase of environmental favorability for sponges with depth. Equitability tended to be more homogeneous across the studied depth range. Its values were generally high, which suggests relatively constant environments for sponges. Heterogeneity index was more frequently influenced by equitability than by species richness. For that reason, a greater influence of environmental stability than environmental favorability on the high values of this index in the studied reefs is suggested. By means of a meta-analysis process, the position of the values of some indexes within their universe of variation was analyzed. At more than 10 m in depth diversity indexes tended to be relatively higher than in other Cuban reefs. Also by applying meta-analysis, stations were classified within a bidimensional gradient of environmental severity and environmental predictability. Univariate indexes and the dominant species, complemented with species dependent multivariate methods permit to infer the most important stressors, and environmental severity and predictability.

KEY WORDS: communities, sponges, coral reefs, Cuba.

INTRODUCCION

El Archipiélago Sabana-Camagüey (ASC) se extiende como una franja a lo largo de aproximadamente 465 km en el norte central de Cuba. Está formado por alrededor de 2.517 cayos que en número representan aproximadamente 60 % de todos los cayos de Cuba. Por su área y extensión de la zona costera, así como por su posición geográfica, debe jugar un papel muy relevante en el aporte de propágulos que influye en la biodiversidad del norte del Gran Caribe. Los resultados de varios lanzamientos de tarjetas de deriva (datos inéditos) muestran que una cantidad importante de tarjetas llega a dicha zona.

Los manglares están profusamente distribuidos en los cayos y a lo largo de varios tramos de la costa de la Isla Principal. Están comprendidas más de 100 km de playas en las costas del norte de los cayos bordeantes, y todo el contorno externo de la plataforma se encuentra festoneado por alrededor de 500 km de arrecifes frontales y más de 100 km de crestas arrecifales. Grandes extensiones de pastos marinos tapizan la plataforma marina. Esta variedad de hábitats marinos y costeros encierra una gran diversidad de flora y fauna, y los cayos albergan un alto nivel de endemismo vegetal y animal (moluscos, insectos, arácnidos, anfibios, reptiles, mamíferos, etc.), lo que ubica a la zona entre las más ricas en biodiversidad de Cuba y del Gran Caribe (CUB/92/G31, 1997). El Archipiélago Sabana-Camagüey, por sus grandes valores naturales y riesgos de exposición a la contaminación marina (debido al intenso tráfico de buques por el Canal de las Bahamas) ha sido declarada

Zona Marítima Especialmente Sensible por la Organización Marítima Internacional (OMI). Esta zona es objeto de grandes planes de desarrollo turístico y en ella se extrae más del 20% de la pesca cubana. Por ello no cabe duda que en el contexto conservacionista, esta zona es muy importante y altamente representativa del ambiente típico de cayos a nivel nacional y caribeño. Por este motivo se ejecutó el Proyecto GEF/PNUD CUB/92/G31 "Protección de la biodiversidad y establecimiento de un desarrollo sostenible en el Ecosistema Sabana-Camagüey".

La presente investigación se ejecutó en el marco de dicho proyecto y tuvo como objetivos conocer la estructura y composición de las comunidades de esponjas de los arrecifes de la región (cuyos arrecifes no habían sido estudiados con anterioridad) con el fin de disponer de una línea base para registrar cambios en el futuro; contribuir a conocer el nivel relativo biodiversidad estableciendo comparaciones con otros arrecifes de Cuba y ensayar la utilidad de dichas comunidades para hacer inferencias sobre cuáles son los factores principales de estrés ambiental y el grado de severidad y de pronosticabilidad del ambiente abiótico.

Las esponjas, por su alta conexidad sistema-ambiente (*sensu* Bradbury, 1977), son recomendables como bioindicadoras ambientales. La utilidad de las características de las comunidades de esponjas como bioindicadoras ambientales en el Atlántico Occidental Tropical ha sido sugerida por Alcolado (1984, 1990, 1992 y 1994), Alcolado y Herrera-Moreno (1987), Muricy (1989) y Alcolado, Herrera-Moreno y Martínez-Estalella (1994); y en otras áreas geográficas, por Muricy (1991), Carballo et al. (1994), Zea (1994), y Carballo et al. (1996). Por este motivo, las esponjas, además de las algas, corales pétreos y gorgonáceos, fueron incluidas en el mencionado proyecto.

MATERIALES Y METODOS

La expedición de investigación de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey tuvo lugar del 23 de marzo al 13 de mayo de 1994, a bordo del Buque de Investigaciones Científicas "Ulises". El muestreo se realizó mediante buceo autónomo, a lo largo de 10 transecciones, con 3

estaciones cada una ubicadas perpendicularmente al borde de la plataforma, a profundidades de 5 a 20 m aproximadamente. Se trató de que las tres estaciones de cada transección estuvieran lo más cercanas posible a 5 m, 10 m y 20 m. Los niveles de profundidad bajo (4-6 m), intermedio (9-16 m) y profundo (18-21 m) se refieren con las letras a, b y c, respectivamente, acompañando al número de la transección. Cuando no existía fondo duro a 20 m se optó por muestrear en el escarpe que se encuentra generalmente entre 12 y 15 m de profundidad (figura 1; tabla 1).

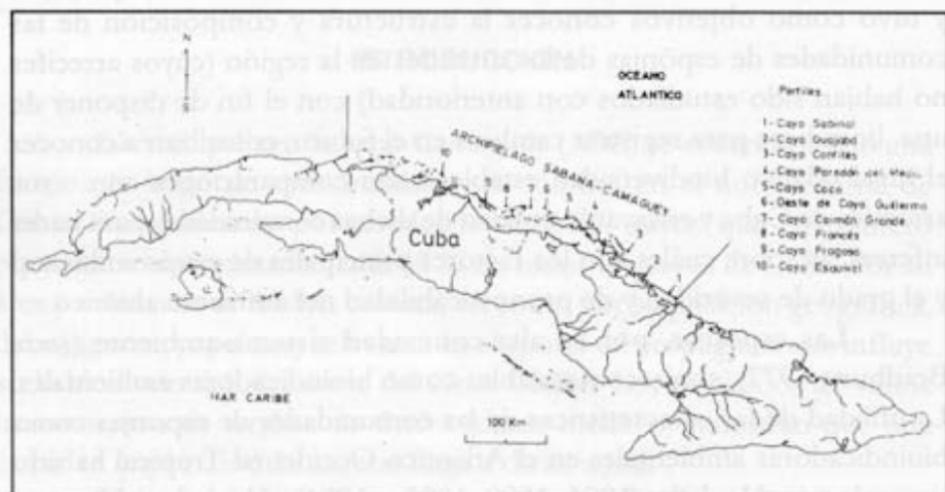


Figura 1. Área de estudio y distribución de las transecciones.

Para el análisis de las comunidades, con los datos de abundancia numérica por especie en cada estación, se determinaron los índices de diversidad: heterogeneidad H' de Shannon (Shannon y Weaver, 1949), riqueza de especies R_1 de Margalef (1951), equitatividad J' de Pielou (1966), y equitatividad E_5 (cociente de Hill modificado) de Ludwig y Reynolds (1988), éste último para probarlo y compararlo con el anterior. Donde correspondía, se utilizaron logaritmos neperianos.

La selección de los índices se basó en la comparación con otros, la que arrojó fuertes correlaciones. El coeficiente de correlación entre R_1 y el índice de riqueza a de la serie logarítmica de Fisher et al. (1943) fue 0.97; entre R_1 y el número de especies para 100 esponjas colectadas (S_{100}), 0.90; entre R_1 y el número total de especies observados dentro y

Tabla 1. Ubicación y características de las estaciones, y coordenadas de las transecciones. Biomasa total de algas en peso seco (sin descalcificar) en espacio libre de corales: Baja = 0-0.44 kg/m²; Moderada = 0.45-0.64 kg/m²; Alta = 0.65-1.30 kg/m²; Muy alta = 1.31-1.50 kg/m² (datos ofrecidos por Beatriz Martínez-Daranas). Estimado visual de cubrimiento por corales: Muy bajo = 0-15%; Bajo 16-30%; Moderado = 31-50%; Alto >51-75% (datos ofrecidos por Grisel Menéndez-Macia).

No. de la transección y localidad	Estración	Profundidad (m)	Tipo de fondo*	Biomasa de algas	Cubrimiento por corales	Índice de turbulencia (%)	Coordenadas de las transecciones
							Lat. N Long. W
1. Cayo Sabinal	1c	5-6	Pavimento rocoso	Baja	Muy bajo	21.9	21°43'48" 77°14'48"
	1b	10	Terraza coralina	Alta	Muy bajo	51.2	
	1a	18-20	Escarpe suave profundo	Alta	Muy bajo	83.6	
	2c	5-6	Pavimento rocoso	Alta	Muy bajo	-	21°54'36" 77°31'24"
2. Cayo Guajaba	2b	10-11	Cameliones anchos	Alta	Muy bajo	54.5	
	2a	20	Cameliones anchos y elevados	Alta	Muy bajo	56.6	
	3c	5-6	Pavimento rocoso sinuoso	Alta	Bajo	25.9	
	3b	9-10	Cameliones anchos	Alta	Muy bajo	66.1	22°09'36" 77°41'44"
3. Cayo Confitas	3a	20	Contrafuertes (bustresses)	Alta	Muy bajo	77.2	
	4c	5-6	Pavimento rocoso	Baja	Bajo	18.5	
	4b	10-11	Irregular con cabezos roca y arena	Baja	Bajo	15.2	22°28'54" 78°12'00"
	4a	14-16	Irregular con mayor relieve	Alta	Muy bajo	61.7	
5. Cayo Cocco	5c	5-6	Cameliones anchos erosionados	Baja	Moderado	24.2	
	5b	9-10	Irregular con cabezos roca y arena	Baja	Moderado	13.4	22°33'42" 78°26'30"
	5a	12-15	Escarpe con mucho relieve	Baja	Moderado	33.2	
	6c	5-6	Cameliones anchos erosionados	Baja	Moderado	8.3	22°37'48" 78°43'10"
6. W de Cayo Guillermo	6b	10-11	Gran parche coralino sobre arena	Moderada	Muy bajo	51.5	
	6a	14-15	Escarpe con mucho relieve	Alta	Muy bajo	82.1	
	7c	5-6	Pavimento rocoso	Moderada	Alto	11.9	22°42'04" 78°54'40"
	7b	10	Cameliones anchos y planos	Alta	Muy bajo	57.9	
7. Cayo Caimán Grande	7a	19-20	Escarpe y cabezos en la base	Alta	Muy bajo	84.5	
	8c	5-06	Pavimento con capa fina de arena	Baja	Bajo	30.1	22°38'38" 79°12'12"
	8b	10-11	Pavimento con capa fina de arena	Baja	Bajo	45.0	
	8a	14-16	Pavimento con capa fina de arena	Moderada	Bajo	66.6	
9. Cayo Fragoso	9c	4-6	Pavimento sinuoso	Baja	Alto	3.4	22°44'30" 79°26'36"
	9b	10-11	Gran parche coralino	Baja	Moderado	33.4	
	9a	19-21	Escarpe de gran parche coralino	Muy alta	Bajo	70.8	
	10c	4-6	Pavimento rocoso	Baja	Bajo	7.4	23°04'24" 80°04'05"
10. Cayo Esquivel	10b	10-11	Cameliones anchos	Moderada	Muy bajo	35.0	
	10a	19-20	Escarpe muy irregular	Moderada	Muy bajo	33.9	

* Cuando se hace mención a cameliones se refiere a los sistemas conocidos como surcos y espolones (Colombia) macizos y canales (México) o *spurs and grooves* (Estados Unidos). El pavimento rocoso se refiere a las también llamadas terrazas o explanadas abrasivas, terraza superior, zona de *Pseudopterogorgia* o *limonite pavement*.

fuera de los marcos (S_{total}), 0.96; y entre $ExpH'$ y el índice heterogeneidad de Simpson modificado por Williams (1964; $1/\lambda'$), 0.97. Sin embargo, la correlación entre los índices J' y E_5 fue de sólo 0.77 (tabla 2).

Los datos de diversidad y densidad se sometieron a un proceso de meta-análisis. Datos de muestras aisladas de diferentes sitios, que por sí solas no dicen mucho, al ser analizadas en conjunto muestran fenómenos interpretables y sirven de referencia para el estudio de casos en que se quiere conocer la importancia o posición relativa del valor de una variable en relación a su universo de variación conocido (ver Warwick y Clarke, 1993, quienes aplicaron el meta-análisis al análisis multivariado de composición de comunidades). Para ello se llevaron a gráficos todos los datos previos de diversidad y abundancia en arrecifes coralinos y sus respectivas profundidades. De este modo en la nube de puntos se delimitan con curvas suaves los márgenes superior e inferior de variación de dichas variables tocando solamente los puntos más extremos (Alcolado, 1994). Posteriormente, los datos del Archipiélago Sabana-Camagüey fueron graficados sobre el entorno de variación obtenido, para conocer su posición espacial en éste, y cómo se modifican los contornos previos.

Este tipo de análisis también se realizó con H' en la ordenada y J' en la abscisa, según el método de Alcolado (1992). Este se basa en la delimitación del entorno de variación de pares de valores de H' y J' provenientes de más de 100 estaciones de investigaciones anteriores. Estos entornos gráficos permiten conocer espacialmente la posición relativa de la estación con respecto a un universo más amplio de referencia, y libera de la necesidad de muestras controles para hacer interpretaciones. Éste método es una ampliación del método de interpretación ambiental empleado por Preston y Preston (1975) con comunidades de gorgonáceos. Está basado, por una parte, en la no necesaria correlación entre la severidad y la constancia del ambiente (de hecho hay ambientes constantemente severos como los hay constantemente favorables). Por otra parte, se sustenta en las hipótesis de varios autores sobre la relación directa (dentro de determinados límites) entre la heterogeneidad de especies y la favorabilidad ambiental, y en que bajo ambientes menos fluctuantes o predecibles la equitatividad tiende a ser mayor al permitir que un mayor número de especies exploten al máximo su capacidad de

prosperar (reclutarse y desarrollarse) en el hábitat. Cuando se usa el término favorabilidad ambiental se hace referencia al medio abiótico y se excluye el componente de estabilidad o constancia del medio.

Alcolado (1992) agregó a esta hipótesis que bajo condiciones de extrema severidad, aunque haya constancia en el factor de estrés implicado, la equitatividad disminuye ya que sólo una especie puede prosperar de forma sobresaliente bajo estas condiciones. Este alto grado de severidad se considera extremo en los arrecifes cuando a la existencia de un fuerte tensor constante (como el oleaje habitual), se suma el efecto de fuertes eventos no pronosticables (ciclones). Es el caso de la gran dominancia del coral *Acropora palmata*, del gorgonáceo *Gorgonia flabellum* y de la esponja *Cliona aprica* en zonas de embate constantemente batidas por el fuerte oleaje y esporádicamente afectada por ciclones.

Para determinar el patrón general de variación de la composición específica de las comunidades y de las abundancias relativas de las especies se empleó el análisis de agrupamiento a partir de la disimilitud porcentual, empleando el método de promedio no ponderado de pares de grupos (Sneath y Sokal, 1973).

Para analizar las diferencias de comunidades en relación con las características del medio, tomando en cuenta la identidad de las especies (lo que no hacen los índices univariados), se aplicaron el análisis de componentes principales (sin rotación de ejes) a la matriz de datos de abundancia relativa de las especies, y el método de ordenamiento escalado multidimensional no métrico (conocido en inglés como MDS) empleando la matriz del análisis de agrupamiento (Clarke, 1993).

Para inferir comparativamente a *grosso modo* el grado de agitación del agua se empleó el índice de turbulencia IT de Alcolado (1981) basado en el porcentaje de colonias de gorgonáceos pertenecientes a especies muy resistentes a la tensión hidrodinámica (tabla 2).

Tabla 2. Índices y datos del muestreo. Las estaciones que llevan "a" son las más profundas (> 16 m), las que llevan "b", son las intermedias (= 10 m), las poco profundas (= 5 m). H' = índice de heterogeneidad de Shannon, J' = Índice de equitatividad de Pielou, E_s = índice de equitatividad de Cociente de Hill modificado, $1/\lambda'$ = índice de heterogeneidad de Simpson (Williams, 1964), R_1 = índice riqueza de Margalef, α = índice de diversidad alfa de la distribución de la serie logarítmica, S_{100} = número de especies para $n=100$, S_{total} = número de especies incluyendo las vistas fuera de los marcos, D = densidad (número de indiv./m²), A = área de muestreo (m²), n = número de individuos contados.

Estación	H'	J'	E_s	$1/\lambda'$	R_1	S_{100}	S_{total}	D	A	n	
1a	3.034	0.87	0.75	15.89	6.67	15	29	32	3.25	32	104
1b	2.876	0.83	0.69	12.55	5.91	10	27	42	5.13	37	190
1c	2.488	0.84	0.77	9.49	3.64	5	17	20	3.11	45	140
2a	3.137	0.88	0.79	18.14	6.88	13	25	36	3.35	48	161
2b	2.859	0.85	0.69	12.31	5.89	11	22	29	1.46	79	116
2c	2.039	0.79	0.75	6.02	2.52	3.5	13	13	2.07	56	116
3a	3.023	0.82	0.68	13.62	7.31	15	26	39	4.89	37	181
3b	3.152	0.88	0.81	19.08	7.08	15	33	38	1.79	78	140
3c	1.744	0.63	0.56	3.65	2.96	3.5	13	19	2.78	57	159
4a	3.324	0.86	0.64	17.67	8.58	18	30	47	12.63	19	240
4b	2.754	0.83	0.61	9.99	4.73	7	21	29	10.03	30	301
4c	2.185	0.67	0.51	5.024	4.6	7.5	19	31	4.54	50	227
5a	3.011	0.85	0.78	16.03	6.19	11	23	34	10.89	19	207
5b	3.046	0.87	0.74	15.88	5.93	11	25	33	5.94	37	220
5c	2.634	0.75	0.54	7.992	6.12	10	20	38	3.97	47	187
6a	3.315	0.88	0.84	22.41	7.72	15	29	44	12.47	21	262
6b	3.381	0.89	0.84	24.43	8.04	16	32	49	5.53	43	238
6c	2.696	0.76	0.68	10.4	5.98	10	20	36	5.2	48	250
7a	2.945	0.77	0.54	10.81	7.71	14	28	46	18.75	16	300
7b	3.196	0.83	0.72	17.79	7.73	13	24	47	10.9	31	338
7c	3.031	0.86	0.79	16.12	6.05	10	25	35	6	39	234
8a	3.344	0.88	0.79	22.61	8.14	17	32	43	5.79	34	197
8b	2.863	0.81	0.67	12.02	6.2	10	24	36	4.25	48	204
8c	2.478	0.75	0.63	7.84	4.74	7.5	16	27	5.1	47	240
9a	2.889	0.82	0.63	11.65	6.17	11	27	35	7.27	29	211
9b	2.813	0.74	0.54	9.49	7.42	13	29	44	8	36	288
9c	2.7	0.84	0.67	10.31	4.72	7.5	22	25	3.22	50	161
10a	3.507	0.87	0.74	24.99	10.05	20	40	57	12.47	19	237
10b	3.324	0.85	0.73	20.57	8.86	18	36	50	3.57	63	225
10c	2.608	0.78	0.65	9.19	5.33	8.5	22	31	5.33	49	159

RESULTADOS

Composición de las comunidades

Las especies que más frecuentemente aparecieron dominando numéricamente con más de 4.5% del número de esponjas contadas en la muestra fueron: *Aphysina cauliformis* (principalmente a 10-20 m) > *Scopalina ruetzleri* (a todas la profundidades) > *Tectitethya crypta* (principalmente a 5 m) = *Aphysina fistularis* (principalmente a 5-10 m) = *Spirastrella coccinea* (principalmente a 5 m) > *Niphates digitalis* (principalmente a 5-10 m) > *Iotrochota birotulata* (principalmente a 10-20 m) = *Mycale laevis* (principalmente a 10 m) = *Cliona varians* (principalmente a 5 - 10 m).

De forma desglosada, por niveles de profundidad, se tienen las siguientes proporciones de estaciones en que aparecieron, con el mismo criterio de selección anterior (> 4.5%):

Nivel poco profundo (4-6 m): *Tectitethya crypta*, *Spirastrella coccinea* (en 80% de las estaciones), *Aphysina fistularis* f. *aggregata*, *Scopalina ruetzleri* (en 50% de las estaciones), *Cliona varians*, *Cliona* (= *Sphaciospongia*) *vesparia* y *Clathria virgulosa* con forma incrustante (en 40% de las estaciones).

Nivel intermedio (9-16 m): *Aphysina cauliformis* (en 70% de las estaciones), *Niphates digitalis*, *Mycale laevis* (en 50% de las estaciones), *Ircinia felix*, *Calyspongia armigera*, *Scopalina ruetzleri* y *Aphysina fistularis* (en 40% de las estaciones)

Nivel profundo (18-21 m): *Aphysina cauliformis* (en 70% de las estaciones), *Ectyoplasia ferox* (en 50% de las estaciones), *Amphimedon compressa*, *Mycale laxissima* y *Iotrochota birotulata* (en 40% de las estaciones).

El apéndice brinda una lista de las especies identificadas que aparecieron en el muestreo.

Indices de diversidad

No se observó que las transecciones con mayor riqueza o heterogeneidad de especies en una de las estaciones las tuviera también más altas en las otras. Por ello no es fácil comparar y ordenar las transecciones de acuerdo con su diversidad de especies. No obstante, las transecciones que más sobresalieron por los valores de diversidad de

algunas de sus estaciones fueron la 10 (Cayo Esquivel, a 10-20 m de profundidad), 6 (W de Cayo Guillermo, a 10-15 m), 4 (Cayo Paredón del Medio, a 15 m) y 7 (Cayo Caimán Grande, a 5 m).

El meta-análisis de los índices de heterogeneidad H' y riqueza R_1 dentro del contexto de los márgenes de variación de esos índices obtenidos anteriormente en varios arrecifes cubanos (Alcolado, 1994) tendieron a mostrar valores relativamente altos o superiores (figura 2). El índice H' superó los registros máximos previos para 5 y 10 m de profundidad (3.031 y 3.362 natios respectivamente) y coincidió con los máximos previos para 15 y 20 m (3.344 y 3.507 natios, respectivamente). En todas las estaciones de 10 m ó más de profundidad H' fue superior a 2.9 natios. Todos los valores encontrados están por encima de la mediana imaginaria que dividiría el entorno de variación por el eje de la ordenada. R_1 también mostró valores superiores a los registros máximos previos a 5, 10, 15 y 20 m de profundidad ($R_1 = 6.12; 8.86; 8.58$ y 10.05 , respectivamente).

Se destaca, a diferencia de lo observado en investigaciones en otros arrecifes de Cuba, el hecho que en 70% de las estaciones los valores del índice de equitatividad J' fueran mayores que 0.8, y que en el 90% de las estaciones con más de 10 m de profundidad ocurriera lo mismo. Sólo en 6% de las estaciones los valores fueron inferiores a 0.7 y no menores que 0.6 (dos casos de 5 m de profundidad).

El concepto de heterogeneidad de especies (que aquí se representa como H') tiene un carácter mixto por tener dos conceptos componentes, el de riqueza de especies (que se aquí representa como R_1) y el componente equitatividad de especies (que se representa como J'). Al analizar el peso relativo con que uno u otro componente influyó sobre la heterogeneidad de especies, con el fin de inferir en qué medida influye la favorabilidad (indicada por R_1) o la estabilidad ambiental (indicada por J'), se observó que los valores del índice H' estuvieron más frecuentemente influenciados por la equitatividad que por la riqueza (figura 3). Con la profundidad, la influencia de la riqueza creció pero la equitatividad mantuvo su marcado nivel de influencia.

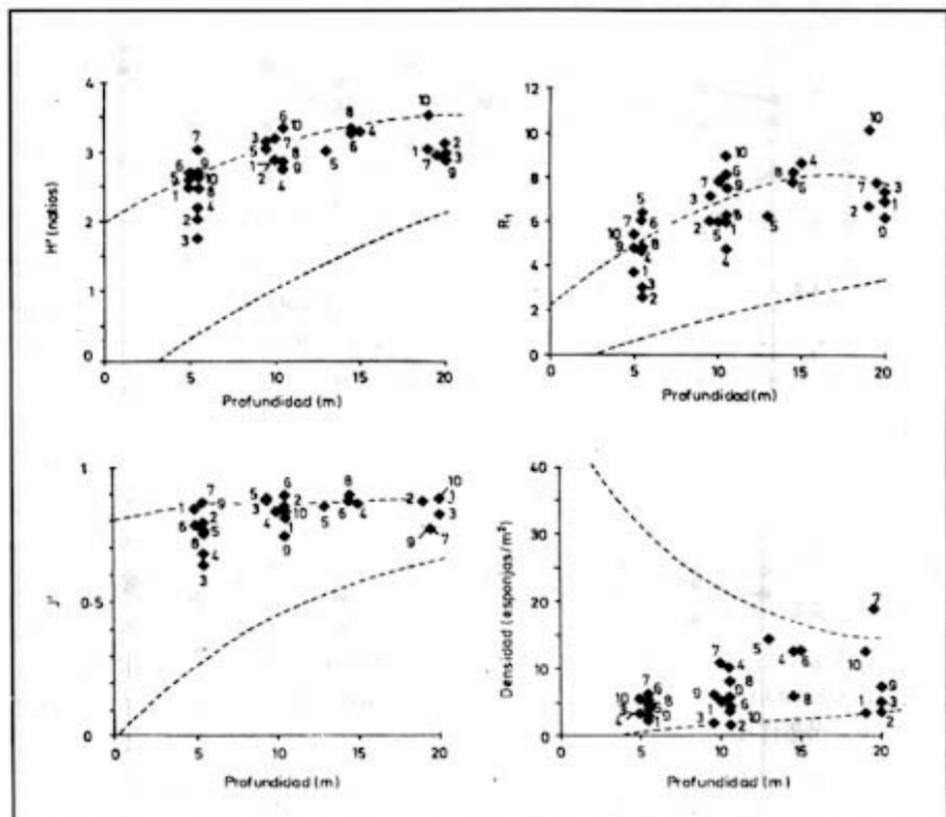
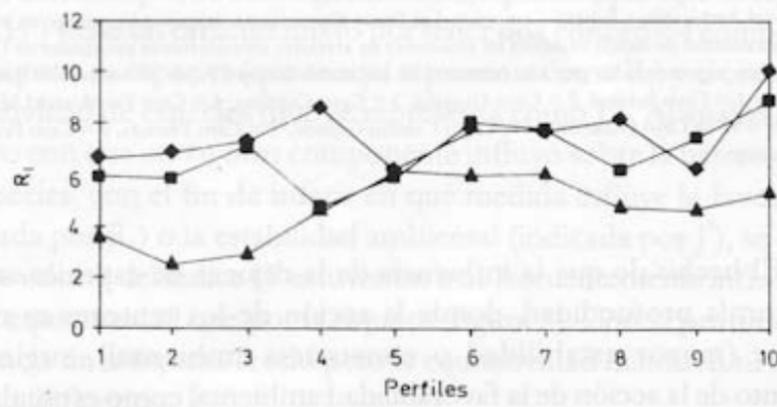
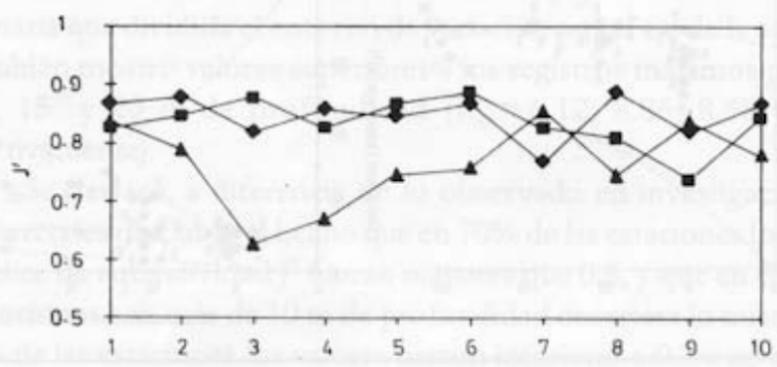
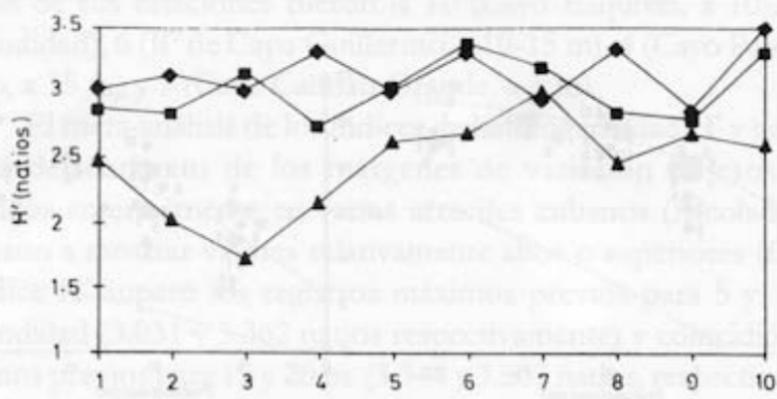


Figura 2. Distribución de los valores de H' , R_1 , J' y densidad con relación a la profundidad en las estaciones de arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey. Las líneas discontinuas delimitan los márgenes superior e inferior de la variación de dichas variables en estaciones de arrecifes anteriormente estudiadas en Cuba. Las estaciones están representadas por los números de las transecciones y por su ubicación batimétrica. Transecciones: 1 = Cayo Sabinal, 2 = Cayo Guajaba, 3 = Cayo Confites, 4 = Cayo Paredón del Medio, 5 = Cayo Coco, 6 = W de Cayo Guillermo, 7 = Cayos Caimán Grande, 8 = Cayo Francés, 9 = Cayo Fragoso, 10 = Cayo Esquivel.

El hecho de que la influencia de la riqueza de especies se hace mayor con la profundidad, donde la acción de los tensores es menos frecuente (mayor estabilidad o constancia ambiental), sugiere un incremento de la acción de la favorabilidad ambiental como estimuladora, junto con la constancia ambiental, de un mayor valor de la heterogeneidad de especies (H').



◆ 15-20m ■ 10m ▲ 5m

Figura 3. Variación de H' , J' y R' en las diferentes transecciones y profundidades.

En varias estaciones de 5 m de profundidad y en algunas estaciones de 10 m, densamente cubiertas por algas (tabla 1), paradójicamente se obtuvieron valores relativamente altos de heterogeneidad, riqueza y equitatividad (tabla 2). Las densidades de esponjas fueron muy bajas y predominaron las de tallas pequeñas (generalmente de menos de 2 cm en el eje mayor), en condiciones virtualmente crípticas entre y bajo el tapete de algas. A ello se añade que la mayoría de las especies dominantes de esas estaciones han aparecido típicamente en muchos arrecifes de Cuba con evidencias de intensa sedimentación (*Tectitethya crypta*, *Cliona varians*, *Aplysina fistularis* forma *aggregata*, *Aplysina cauliformis*) y de fuerte agitación del agua (*Tectitethya crypta*, *Spirastrella coccinea*, *Cliona varians*), o pueden ser muy crípticas (*Scopalina ruetzleri*, *Spirastrella coccinea*).

Según el meta-análisis de H'-J' (método de Alcolado, 1992), a grandes rasgos, a 15-20 m las comunidades de esponjas de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey "interpretan" a su ambiente como favorable a extremadamente favorable y constante; a 10 m, como favorable a extremadamente favorable y casi constante a constante; y a 5 m, como severo a favorable e impredecible a constante (figura 4).

Los índices de correlación lineal entre H' y el índice de turbulencia, aunque tienden a ser más bien elevados, fueron muy variables y se comportaron de la siguiente manera: $r = -0.999$ en las transecciones 1, 8 y 9; $r = -0.76$ a -0.88 en las transecciones 4 y 6; $r = -0.60$ a -0.63 en las transecciones 3 y 10, y no se observó correlación alguna en la 7. En la transección 2 no se pudo calcular el índice de turbulencia en la estación profunda, y por ello no se pudo incluir.

Densidad comunitaria

Aunque con amplia dispersión de los valores, la densidad tendió a ser más elevada a mayor profundidad (figura 2). En el arrecife de Cayo Caimán Grande (transección 7) se produjo un nuevo récord de máximo de densidad para 20 m de profundidad (18.75 esponjas/m²). Las densidades mayores que 10 esponjas/m² sólo fueron encontradas a más de 10 m de profundidad. El 70% de las estaciones mostró valores menores que 6 esponjas/m². Las densidades menores estuvieron asociadas con

un marcado predominio de tallas muy pequeñas de las esponjas, gran cobertura del fondo por algas oportunistas (*Cladophora catenata* y *Dictyosphaeria cavernosa*, principalmente, según comunicación personal de Beatriz Martínez-Daranas) y condiciones de fuerte energía, a juzgar por los valores elevados del índice de turbulencia, que fueron generalmente de 57-85% (unidad en % de colonias de gorgonáceos pertenecientes especies muy resistentes a la turbulencia) a 5 m de profundidad (tabla 2).

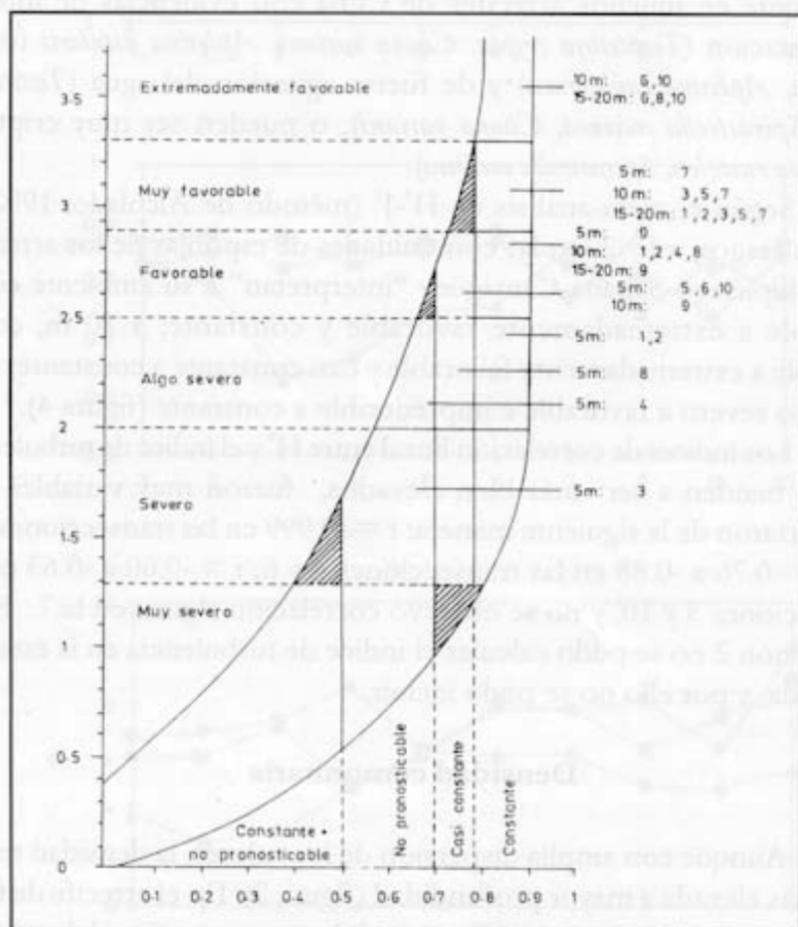


Figura 4. Diagrama de inferencia de severidad y pronosticabilidad ambiental (modificado) de Alcolado (1992) y ubicación de los grupos de estaciones dentro del sistema de clasificación ambiental. Por razones de limitación espacio para la representación, sólo se ofrecen las transecciones y profundidades a que pertenecen las estaciones incluidas dentro de la clase y no su ubicación puntual en el gráfico. Transecciones: 1 = Cayo Sabinal, 2 = Cayo Guajaba, 3 = Cayo Confitas, 4 = Cayo Paredón del Medio, 5 = Cayo Coco, 6 = W de Cayo Guillermo, 7 = Cayos Caimán Grande, 8 = Cayo Francés, 9 = Cayo Frago, 10 = Cayo Esquivel.

El pequeño tamaño de las esponjas (frecuentemente menores de 2 cm en su eje mayor) parece deberse al predominio del reclutamiento reciente sobre la persistencia, ya que no hay señales de limitación de sustrato disponible para el crecimiento y se trata de esponjas que habitualmente son capaces de crecer mucho más. Estas esponjas suelen aparecer lo mismo creciendo bajo los tapetes de algas, que sobre ellos (por ejemplo, *Pseudaxinella reticulata*, *Cinachyrella* spp., *Tectitethya crypta*, *Akaxamaycaense* y *Ancorina megastylifera*, por debajo; y *Scopalina ruetzleri*, *Hyrtios violacea*, *Dysidea etheria* y *Dictyonella funicularis*, frecuentemente sobre o entre las algas).

Patrones de composición y de estructura de las comunidades

El dendrograma del análisis de agrupamiento pone de relieve una notable similitud entre la mayoría de las estaciones de 5 m de profundidad, no así en las de 10 a 20 m (figura 5). Esto sugiere que la fuerza determinística es mayor a menor profundidad donde existe una mayor selección de las especies según sus características adaptativas (ambientes más severos o restrictivos). La abundancia relativa de *Tectitethya crypta*, evidentemente adaptada al oleaje, abrasión y sedimentación, y otras especies comunes también tolerantes son determinantes en ese agrupamiento. El carácter más estocástico de la estructuración de las comunidades a mayores profundidades debe inducir en grado importante la gran heterogeneidad observada, no descontando cierto efecto determinístico de algunas diferencias específicas en las variables físicas locales (turbulencia, corrientes, orientación y otras características del sustrato, sedimentación, etc.). A 10-20 m de profundidad se observan algunos vínculos entre estaciones vecinas (cayos Coco y Guajaba).

Por otra parte, el análisis de componentes principales reveló una gran dispersión de las estaciones a lo largo del eje 1 (figura 6). Esta dispersión es también mucho menor con las estaciones de 5 m de profundidad. Esto último parece responder, como se dedujo del análisis de agrupamiento, al carácter más restrictivo del ambiente abiótico en esa profundidad y por lo tanto a un efecto más determinístico en la composición y estructura de las comunidades (de ahí su mayor parecido

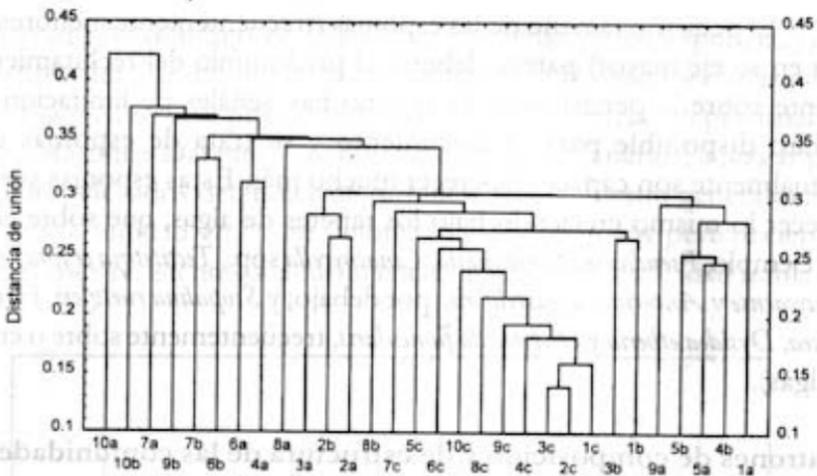


Figura 5. Análisis de agrupamiento de las estaciones por la composición y estructura de sus comunidades de esponjas.

entre sí). Las mayores diferencias a 10-20 m estarían explicadas por un mayor efecto del caos, es decir del azar ("efecto de lotería", según Begon et al. 1990). El eje 2 muestra obedecer a la profundidad. Este gradiente de profundidad ha de tener implícito un gradiente de favorabilidad ambiental dado por la disminución de la turbulencia, menor intensidad luminosa, menor frecuencia de resuspensión de sedimentos del fondo y mayor complejidad estructural del sustrato (la complejidad del sustrato facilita el escurrimiento de sedimentos en las porciones salientes y verticales y diversifica la intensidad de la luz incidente). Se observa una tendencia a la ubicación de las estaciones más severas y poco profundas hacia abajo, tanto si se analizan todas las transecciones en conjunto, como cuando se analizan por separado.

Las estaciones de 10 y 15 m de profundidad de la transección de cayo Francés tienen una ubicación comparativa e inesperadamente muy baja en el gráfico, determinada por la abundancia de *Tectitethya crypta* (figura 6), lo que parece dar al traste con la sugerencia de la favorabilidad como cofactor del eje 2, y no es así. Esta ubicación pone en evidencia condiciones de estrés severo en esas dos estaciones, en una diferencia de lo que se infiere a partir de sus valores más bien altos de diversidad de especies ya mostrados. Estos índices son altos al parecer no debido a

una supuesta favorabilidad ambiental sino a una heterogeneidad o mezcla en muestreo de sustratos con características selectivas muy diferentes. El fondo 10 y 15 m es un pavimento rocoso de escaso relieve con una delgada capa de arena, lo que evidencia una importante influencia del oleaje y la sedimentación a esas profundidades. En este sustrato predominan *T. crypta* y en menor grado *Cliona vesparia* (con hábito alfa y beta), ambas resistentes a esos tensores. Además, existen algunos pequeños promontorios coralinos (cabezos) que admiten la fijación relativamente abundante de otras especies como *Ircinia felix*, *Aplysina cauliformis* y *A. fistularis*. De esta forma la mezcla de sustratos eleva la riqueza y equitatividad de especies en la muestras. Es conveniente añadir que la gran mayoría de las esponjas eran de pequeño tamaño (menos de 2 cm) denotando poco tiempo de vida o restricción en el crecimiento y aboga a favor de la existencia de condiciones de tensión ambiental.

Los resultados del MDS también exhiben un mayor agrupamiento de las estaciones de 5 m de profundidad y la ubicación muy alejada de la estación de 15 m de cayo Francés de sus congéneres de profundidad. El valor del estrés del ordenamiento fue 0.194. La dimensión 1 también muestra la misma distribución de los grupos de estaciones a lo largo de un gradiente de profundidad/favorabilidad (figura 6).

DISCUSION

Especies dominantes

La mayoría de las especies de esponjas que frecuentemente dominan en el Archipiélago Sabana-Camagüey, aparte de evidenciar ser tolerantes a la iluminación intensa por ser muy comunes en aguas poco profundas, son típicas de ambientes donde se han observado indicios de fuerte agitación del agua y sedimentación (Wiedenmayer, 1977; Alcolado y Gotera, 1985; Schmahl, 1990). A la dominancia de esas especies acompaña, según G. Menéndez-Macía (com. pers.) el predominio del escleractinio *Siderastraea radians*, especie ampliamente reconocida entre las más resistentes a la sedimentación.

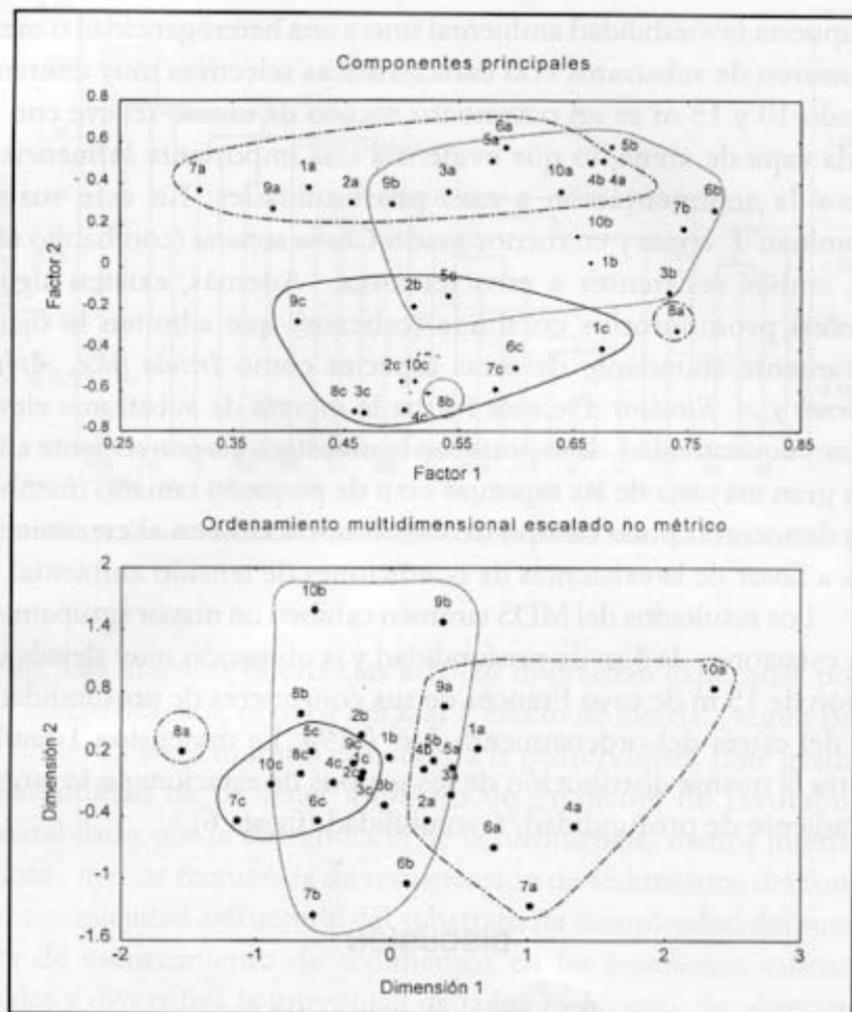


Figura 6. Configuración de los análisis de componentes principales y de ordenamiento escalado multidimensional no métrico (distribución de las estaciones). La línea continua encierra las estaciones poco profundas; la línea de puntos, las intermedias; y la línea interrumpida con puntos y rayas, las más profundas.

La dominancia de esas especies de poríferos permite inferir que estos son los tensores ambientales abióticos más determinantes de la estructura y composición de las comunidades de esponjas en los arrecifes de este territorio. No se observó dominancia de especies consideradas como indicadoras de contaminación por Alcolado y Herrera-Moreno (1987; *Clathria venosa*), Muricy (1989; *Mycale microsigmatosa*) y Zea (1994; *Scopalina ruetzleri* y *Clathria venosa*).

Indices de diversidad

El meta-análisis de los índices de diversidad (figura 2) pone de relieve que los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey poseen una diversidad de esponjas comparativamente elevada dentro del contexto del archipiélago cubano (Alcolado, 1994). Se han registrado en varias estaciones valores superiores a los consultados en la literatura de la región (Díaz et al., 1990; Schmahl, 1990). Esto indica que en los arrecifes de dicho archipiélago existen condiciones comparativamente favorables para el desarrollo de las comunidades de esponjas, principalmente en las estaciones intermedias y profundas.

Los tensores físicos ya inferidos como principales a partir de la identidad de las especies dominantes (iluminación, turbulencia y sedimentación), parecen tener un comportamiento casi constante en el marco del tiempo de generación de las esponjas, a juzgar por los valores muy predominantemente elevados de equitatividad (figura 2).

La importancia de la estabilidad ambiental como determinante de la estructura de las comunidades de esponjas del Archipiélago Sabana-Camagüey se encuentra también reflejada en la mayor influencia, ya comentada, de la equitatividad sobre la heterogeneidad que el componente riqueza de especies (figura 3). El último evento meteorológico de importancia acaecido en ese territorio antes del muestreo de hecho tuvo lugar 8 años antes, en noviembre de 1985 (ciclón "Kate") y no fue muy intenso, lo que pudiera dar margen para la recuperación de las comunidades de esponjas. Según Bonem (1984), los arrecifes se recuperan alrededor de 10 años después de una catástrofe de sedimentación. Por su parte, Shinn (1976) refiere que la recuperación en los arrecifes de Florida afectados por un huracán es relativamente rápida. Según dicho autor, los arrecifes de Florida son afectados por un huracán cada 6 años como promedio. Wilkinson y Cheshire (1988) consignan que la exuberante comunidad de esponjas que existía en Discovery Bay antes del paso del huracán "Allen" en 1980, aún no se había recuperado en 1986. Pero en este caso existía un efecto sinérgico de excesiva proliferación de algas por nutrificación.

Hay que considerar que el plazo de recuperación de las esponjas debe ser mucho más corto que el de los corales escleractínios, por su

más rápido crecimiento y la capacidad potencial de regeneración de los remanentes que quedan de la esponja dañada. De este modo, es menos necesario el reclutamiento de nuevas larvas. Además, el muestreo se hizo sobre la base de número de esponjas y no biomasa o cubrimiento, por lo que el presente caso se trataría simplemente de una recuperación de la estructura numérica de las comunidades.

Se observaron concentraciones algo elevadas y generalizadas de fosfato reactivo soluble, por encima de los umbrales de Lapointe et al. (1992) para arrecifes coralinos, con valores frecuentes de 0.2 a 0.58 $\mu\text{moles/L}$ en el momento del muestreo de las esponjas. Esto explica en parte el notable desarrollo de algas oportunistas sobre todo en las partes bajas de los arrecifes como se muestra en la tabla 1 (CUB/92/G31, 1997).

Puede decirse que los valores inesperada y relativamente altos de diversidad en las estaciones poco profundas, cubiertas por algas y aparentemente sometidas a fuerte estrés, se deben a lo siguiente:

1. La heterogeneidad elevada de especies se debe, en parte, a una alta equitatividad de la comunidad dada por un comportamiento casi constante del ambiente (aunque no favorable debido al efecto multivariado de la sedimentación, turbulencia, cobertura de algas e intensidad luminosa), al menos en el plazo de los 8 años en que, como se dijo, no se ha producido el paso de un ciclón por el territorio, aparte de haber sido el último ("Kate") poco intenso.
2. Por otro lado, la elevada riqueza de especies está principalmente por especies con especímenes aparentemente muy jóvenes que aún no parecen haber rebasado la fase crítica de colonización (*sensu* Reiswig, 1973). Por lo tanto, no debe haberse completado el proceso de selección ambiental a favor de las especies más tolerantes que conduciría a un marcado predominio de una o unas pocas. Esto aumenta la equitatividad y el número de especies presentes, que no alcanzan gran desarrollo por la mortalidad temprana, y por los gastos energéticos impuestos por la agitación del agua y la inestabilidad de los sedimentos. No hay evidencias de que el cubrimiento de corales pétreos sea una limitación para la fijación y crecimiento de las esponjas ya que en general es bajo (tabla 1).

Por lo tanto, no parece tratarse de una comunidad madura, como podría inferirse a partir de los valores altos de los índices de diversidad, sino más bien de una comunidad con elevado componente de esponjas transitorias. Esta complicación trae a colación la posible necesidad de valorar la conveniencia de no incluir individuos muy pequeños en los muestreos. Cuál sería el límite de talla a excluir, sería un aspecto que merece ser investigado.

Coincidiendo con lo referido por varios autores (Alcolado, 1990, 1994; Díaz, et al., 1990; Schmahl, 1990; y Zea, 1993, entre otros), en las estaciones más profundas se produce una mejoría dada por la disminución del nivel de sedimentación y abrasión (menor frecuencia e intensidad de la resuspensión de sedimentos por el oleaje, pendientes mayores e irregularidad del fondo), de la agitación del agua (menos frecuencia de la influencia del oleaje), y de la intensidad luminosa (profundidad, mayores pendientes e irregularidad del fondo). Por otra parte, a 20 m de profundidad el fondo no escapa a cierto nivel de disturbio producido por ciclones o huracanes que impiden una estabilidad a tan largo plazo que promueva el monopolio de especies fuertemente competidoras por el espacio (Hipótesis del disturbio intermedio de Connell, 1978). Lo anterior, unido a la existencia de un mayor número, en los poríferos, de especies que no toleran la luz intensa, entre otros posibles mecanismos, podrían explicar los altos valores de riqueza, heterogeneidad y equitatividad de especies. Sin embargo, en relación al riesgo de monopolio potencial de unas pocas especies, hay que tener en cuenta el planteamiento de Sarà (1970), Rützler (1970) y Wulf (1977) de que las esponjas más bien tienden a cooperar entre sí que a competir. De ser así, la hipótesis de disturbio no tendría en las esponjas la misma connotación que en otros grupos como los escleractínios.

La variabilidad observada en las correlaciones entre H' y el índice de turbulencia puede estar indicando el carácter multivariado de la influencia del ambiente, en que otros factores, como sedimentación, pendiente del sustrato, tapetes de algas, pueden llegar a enmascarar la acción de la turbulencia.

El meta-análisis de H' - J' ha mostrado una vez más su utilidad en análisis de las comunidades con los resultados del Archipiélago Sabana-

Camagüey, como medio gráfico para mostrar (en el contexto de la severidad y pronosticabilidad ambiental) la ubicación y comparación de las estaciones, en particular, y de la región, en general, en un marco de variación que pretende, con el aporte de más información, en convertirse en más definitivo (figura 4). El hecho de que no hayan caído puntos fuera del contorno de variación obtenido por Alcolado (1992) muestra que la información con que contó el autor para la elaboración del diagrama refleja bastante bien el universo real de variación. Es interesante observar que no aparecieron en la región de estudio estaciones ubicadas dentro del área gráfica de ambiente muy severo con tensión impredecible superpuesta a tensión crónica o constante. En el trabajo de Alcolado (1992) esta área gráfica apareció ocupada por estaciones de zonas de embate de arrecifes del sudoeste de Cuba, zona muy frecuentemente afectada por ciclones. Además, con el presente estudio se añade un área (categoría) gráfica de inferencia a las 11 previamente existentes bajo la denominación de "extremadamente favorable y constante", dado los muy elevados valores de H' encontrados.

Por último, a pesar de que Ludwig y Reynolds (1988) refieren que el índice E_s parece ser ventajoso sobre J' por no depender del número real de especies y estar mucho menos correlacionado con la heterogeneidad H' (en el presente caso: $E_s = 0.0001H' + 0.3492$, con $r = 0.52$, mientras que $J' = 0.0001H' + 0.4491$, con $r = 0.81$; $n = 30$ estaciones), el análisis del comportamiento de E_s a lo largo de las transecciones estudiadas, a diferencia de J' , no mostró un patrón consistente ni interpretable ya que no se observaron tendencias lógicas con relación a la profundidad, sino un comportamiento caótico. La opción del índice de dominancia de Simpson presenta el inconveniente de que a partir de él se calcula el índice (recíproco) de heterogeneidad de Williams (1964), que a su vez está muy fuertemente correlacionado con $\text{Exp}H'$ ($r = 0.97$). Por esta razón a pesar de las reconocidas imperfecciones del índice J' , éste parece quedar aún como único índice alternativo para la inferencia de la estabilidad ambiental a partir de comunidades sésiles con elevada conexidad sistema-ambiente.

Abundancia de esponjas

Coincidiendo con Zea (1993), la abundancia de las esponjas no presentó un patrón que se explique por un solo factor. Su distribución evidencia tener un carácter multivariado donde juegan los factores ya explicados al analizar la diversidad de especies. En los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey, la cobertura de algas parece estar limitando la densidad de esponjas. Sobre este aspecto discute Zea (1993), quien plantea que la proliferación de algas, a causa de altos niveles de iluminación ambiental en substratos abiertos (como sucede en las estaciones de 5 m y algunas de 10 m), puede impedir el asentamiento de larvas de esponjas y corales, o causar su muerte posterior por medio de asfixia, sombreado, o liberación de sustancias aleloquímicas. Esto último podría explicar en parte porqué las densidades son bajas y el desarrollo de las esponjas no va más allá de cierto límite, y que parezca mantenerse un proceso dinámico de reclutamiento y mortalidad temprana. De hecho Zea (1993) ha encontrado que la mortalidad de los reclutas de esponjas es mayor en los substratos horizontales que en los inclinados. El origen de la eutroficación, que además de la luz también debe haber estado estimulando la proliferación de algas, está en las bahías aledañas que han rebasado la capacidad de amortiguar los efectos de la contaminación orgánica proveniente de la isla principal (principalmente la agro-industria azucarera y los asentamientos humanos). No existen asentamientos humanos de consideración en los cayos cercanos a los arrecifes, sino unas pocas (menos de 10) instalaciones turísticas e infraestructura de apoyo con sistemas de tratamiento de aguas residuales, en los cayos Coco y Guillermo.

Análisis de agrupamiento y multivariado

El que se haya podido descartar, mediante métodos multivariados, la inferencia errónea, hecha a partir de los altos valores de heterogeneidad, de que el ambiente en las dos estaciones de Cayo Francés a 10 y 15 m era favorable, muestra la conveniencia de usar de forma combinada métodos univariados (índices de diversidad) y multivariados (que tienen

en cuenta la identidad de las especies). Por ello se coincide con Carballo et al. (1996) quien, de igual modo que Manus y Pauly (1990), plantea que el estrés ecológico no puede ser inferido sólo a partir de la diversidad sino también de la estructura de la comunidad.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo se realizó en marco del Proyecto GEF/PNUD CUB/92/G31 "Protección de la biodiversidad y establecimiento de un desarrollo sostenible en el Ecosistema Sabana-Camagüey". El muestreo se llevó a cabo desde el buque de investigaciones científicas "Ulises" cuya tripulación y buzos brindaron su apoyo de forma muy cordial y eficiente. Deseo expresar mi mayor gratitud por sus valiosos comentarios y señalamientos críticos a los Doctores Sven Zea, María Cristina Díaz y Eduardo Hajdu.

BIBLIOGRAFIA

- Alcolado, P.M. 1981. Zonación de los gorgonáceos someros de Cuba y su posible uso como indicadores comparativos de tensión hidrodinámica sobre los organismos del bentos. Informe Cient. Téc., Inst. Oceanol., Acad. Cien. Cuba, 187: 1-43.
- _____. 1984. Utilidad de algunos índices ecológicos estructurales en el estudio de comunidades marinas de Cuba. Cien. Biol., 11: 61-77.
- _____. 1990. General features of Cuban sponge communities. 351-357 pp. En: New Perspective in Sponge Biology (K. Rützler, ed.), Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- _____. 1992. Sobre la interpretación del ambiente marino mediante el empleo de los índices de diversidad y equitatividad. Cien. Biol., 24: 124-127.
- _____. 1994. General trends in coral reef sponge communities of Cuba. 251-255 pp. En: Sponges in time and space (RWM van Soest, Th. M.G. van Kempfen y J.C. Braekman eds.), Balkema, Rotterdam.
- _____. y G.G. Gotera. 1985. Estructura de las comunidades de esponjas en arrecifes cubanos. Contribuciones del Simposio de Ciencias del Mar y VII Jornada Científica del Instituto de Oceanología XX Aniversario, 1: 11-15.
- _____. y A. Herrera-Moreno. 1987. Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas en el litoral de La Habana, Cuba. Rep. Invest. Inst. Oceanol., Acad. Cien. Cuba, 68: 1-17.
- _____. ; A. Herrera-Moreno y N. Martínez-Estalella. 1994. Sessile communities as environmental bio-monitors in Cuban coral reefs, 1993. 27-33 pp. En: Proceeding of the colloquium and forum on global aspects of coral reefs: Health, hazards, and history (R.N. Ginsburg ed.) Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Sciences, University of Miami.

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. Ecology: individuals, populations, and communities. Blackwell Sci. Publ. Brookline Village, 945 p.
- Bonem, R. M. 1984. Sedimentological development of lagoonal patch reefs. Abs. of Papers. Adv. in Reef Sci., Miami, Florida, 12-13 pp.
- Bradbury, R.H. 1977. Independent lies and holistic truths: towards a theory of coral reefs communities as complex systems. Proc. Third Int. Coral Reef Symp. Miami, Florida. 1: 2-17.
- Carballo, J.L., J.E. Sánchez-Moyano y J.C. García-Gómez. 1994. Taxonomical and ecological remarks on boring sponges (Clionidae) from the Strait of Gibraltar (southern Spain): tentative bioindicators Zool. J. Linnean Soc., 112: 407-424.
- _____; S.A. Naranjo y J.C. García-Gómez. 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (southern Iberian Peninsula). Mar. Ecol. Progr. Ser., 135: 109-122.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian J. Ecol., 18: 117-143.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199: 1302-1310.
- CUB/92/G31. 1993. Protección de la biodiversidad y establecimiento de un desarrollo sostenible en el Ecosistema Sabana-Camagüey. Informe del Proyecto GEF/PNUD CUB/92/G31, Cuba. 257 p.
- Díaz, M.C., B. Alvarez y R.A. Laughlin. 1990. The sponge fauna on a fringing coral reef in Venezuela, II: Community structure. 365-375 pp. En: New Perspectives in Sponge Biology (K. Rützler, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. y C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of animal population. J. Anim. Ecol., 12: 42-58.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 54: 427-432.
- Lapointe, B.E., M.M. Littler y D.S. Littler. 1992. Modification of benthic community structure by natural eutrophication: the Belize barrier reef. 323-334 pp. En: Proceeding of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam (R.H. Richmond ed.), Vol. 1. University of Guam Press, Mangilao.
- Ludwig, J.A. y J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology: A primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York. 337 p.
- Manus J.W y D. Pauly. 1990. Measuring ecological stress: variations on a theme by R.M. Warwick. Mar. Biol. 106: 305-308.
- Margalef, R. 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona., 9: 5-27.
- Muricy, G. 1989. Sponges as pollution bio-monitors at Arraial do Cabo, Sotheastern Brazil. Revta. Brasil. Biol., 49 (2): 347-354.
- _____. 1991. Structure des peuplements de spongiaires autour de l'égout de Cortiou (Marseille, France). Vie et Milieu, 41(4): 205-221.
- Preston, E.M. y J.L. Preston. 1975. Ecological structure in a West Indian gorgonian fauna. Bull. Mar. Sci., 25: 248-258.
- Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measurement of specific diversity: its use and misuse. Am. Nat., 100: 463-465.
- Reiswig, H. M. 1973. Population dynamics of three Jamaican Demospongiae. Bull. Mar. Sci., 23 (2): 191-226.
- Rützler, K. 1970. Spatial competition among Porifera: solution by epizoism. Oecologia 5: 85-95.
- Sarà, M. 1970. Competition and co-operation in sponge populations. En: The biology of the Porifera, W.G. Fry (de.). Symp. zool. Soc. London, academic Press, London y New York, 25: 273-284

- Shannon, C.E. y W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Illinois Press. 117 p.
- Shinn, E. A. 1976. Coral reef recovery in Florida and Persian Gulf. *Environmental Geol.* 1: 241-254.
- Schmahl, G.P. 1990. Community structure and ecology of sponges associated with four Southern Florida Coral Reef. 376-383 pp. En: *New perspectives in Sponge Biology* (K. Rützler, Ed.), Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Warwick, R.M. y K.R. Clarke. 1993. Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 221-231.
- Wiedenmayer, F. 1977. Shallow-water sponges of the Western Bahamas. *Experientia Supplementum*, Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart, 28:1-287.
- Williams, C.B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. L.; New York Acad. Press. 324 p.
- Wilkinson, C.R. and A.C. Cheshire. 1988. Growth rate of Jamaican coral reef sponges after hurricane Allen. *Biol. Bull.* 175: 175-179.
- Wulff, J.L. 1997. Mutualism among species of coral reef sponges. *Ecology*, 78(1): 146-159.
- Zea, S. 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea. *Caribb. J. Sci.* 29 (1-2): 75-88.
- _____. 1994. Patterns of coral and sponge abundance in degraded vs. still healthy coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. 258-264 pp. En: *Sponges in time and space*. (RWM van Soest, van Kempelen and Braekman eds.), Balkema, Rotterdam.

FECHA DE RECEPCION: mayo 5, 1998

FECHA DE ACEPTACION: abril 8, 1999

DIRECCION DEL AUTOR:

Instituto de Oceanología, Ave 1ª No. 18406, Reparto Flores, Playa, Ciudad de La Habana C.P. 12100, Cuba. E-mail: alcolado@esc.cub.unep.net y alcolado@oceano.inf.cu

APENDICE

Lista de esponjas identificadas en los muestreos de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba

Phylum Porifera

Clase Demospongiae

Orden Homosclerophorida

Familia Plakinidae

Plakortis angulospiculatus (Carter, 1879)

Orden Astrophorida

Familia Ancorinidae

Ancorina megastylifera (Winterman-Kilian y Kilian, 1984)

Ancorina sp.

Asteropus ketostea (Laubenfels, 1936)

Asteropus niger Hajdu y Soest, 1992

Familia Geodiidae

Erylus bahamensis

Geodia neptuni (Sollas, 1886)

Orden Spirophorida

Familia Tetillidae

Cinachyrella alloclada (Uliczka, 1929)

Cinachyrella kuekenthalii (Uliczka, 1929)

Cinachyrella sp.

Orden Hadromerida

Familia Chondrillidae

Chondrilla nucula Schmidt, 1862

Chondrosia reniformis Nardo, 1847

Familia Clionidae

Cliona aprica Pang, 1973 (*C. caribbaea*?)

Cliona delitrix Pang, 1973

Cliona lampa Laubenfels, 1950

Cliona langae Pang, 1973 (*C. caribbaea*?)

Cliona laticavicola Pang, 1973

Cliona varians (Duch. y Mich., 1864)

Cliona vesparia (Lamarck, 1815)

Cliona sp. 1

Cliona sp. 2

Familia Spirastrellidae

Spirastrella coccinea (Duch. y Mich., 1864)

Spirastrella cunctatrix Schmidt, 1868

Familia Polymastiidae

Polymastia nigra Alcolado, 1984

Familia Tethyidae

Aaptos duchassaingii Topsent, 1889

Tethya aurantia (Pallas, 1766)

Tectitehya crypta (Laubenfels, 1949)

Orden Halichondrida

Familia Axinellidae

Axinella burtoni (Laubenfels, 1934)

Axinella morchella (Wiedenmayer, 1977)

Pseudaxinella reticulata (Ridley y Dendy, 1886)

Pseudaxinella tubulosa (Alcolado y Gotera, 1986)

Pseudaxinella zeai Alvarez, Soest y Rützler, 1998

Ptilocaulis walpersi (Duch. y Mich., 1864)

Familia Desmoxiidae

Myrmekeioderma gyroderma (Alcolado, 1984)

Myrmekeioderma styx Laubenfels, 1953

Familia Dictyonellidae

Dictyonella funicularis (Rützler, 1981)

Scopalina ruetzleri (Wiedenmayer, 1977)

Scopalina hispida (Hechtel, 1965)

Familia Halichondriidae

Halichondria sp.

Topsentia cf. *ophiraphidites* (Laubenfels, 1934)

Hymeniacion caerulea Pulitzer-Finali, 1986

Orden Agelasida

Familia Agelasidae

Agelas sceptre (Lamarck, 1815)

Agelas dispar Duch. y Mich., 1864

Agelas conifera (Schmidt, 1870)

Agelas schmidti Wilson, 1902

Orden Poecilosclerida

Familia Microcionidae

Artemisina melana Soest, 1984
Clathria calla (Laubenfels, 1934)
Clathria echinata (Alcolado, 1984)
Clathria minutus (Soest, 1984)
Clathria oxeotus (Soest, 1984)
Clathria schoenus (Laubenfels, 1936)
Clathria spinosa (Wilson, 1902)
Clathria venosa (Alcolado, 1984)
Clathria virgulata (Duch. y Mich., 1864)
Clathria sp.

Pandaros acanthifolium Duch. y Mich., 1864

Familia Raspailiidae

Cyamon vickersi (Bowerbank, 1864)
Ectyoplasia ferax (Duch. y Mich., 1864)
Eurypon laughlini Diaz, Soest y Pomponi, 1993
Eurypon psammophylus? (Pulitzer Finali, 1986)

Familia Anchinoidae

Phorbas amaranthus Duch. y Mich., 1864

Familia Phoriospongiidae

Batzella cf. *rosea* Soest, 1884

Batzella sp.

Phoriospongia rubra (Alcolado, 1984)

Strongylacidon sp.

Familia Tedaniidae

Tedania ignis (Duch. y Mich., 1864)

Familia Desmacididae

Holopsamma beluzi Laubenfels, 1936

Familia Coelosphaeridae

Coelosphaera hechteli Soest, 1984

Xytopses osburnensis (George y Wilson, 1919)

Familia Myxiliidae

Istrochota birotulata (Higgin, 1877)

Familia Crambeidae

Monanchora arbuscula (Duch. y Mich., 1864)

Familia Mycalidae

Mycale angulosa (Duch. y Mich., 1864)

Mycale laevis (Carter, 1882)

Mycale laxissima (Duch. y Mich., 1864)

Mycale? scarlatum (Alcolado, 1984)

Familia Desmacellidae

Biemna cribaria (Alcolado y Gotera, 1986)

Orden Haplosclerida

Familia Chalinidae

Acervochalina molitba (Laubenfels, 1949)

Haliciona curacaoensis Soest, 1980

Familia Niphatidae

Amphimedon complanata (Duch., 1850)

Amphimedon compressa Duch. y Mich., 1864

Cribrochalina vasculum (Lamarck, 1814)

Niphates amorpha Wiedenmayer, 1977

Niphates digitalis (Lamarck, 1814)

Niphates erecta Duch. y Mich., 1864

Familia Callyspongiidae

Callyspongia armigera (Duch. y Mich., 1864)

Callyspongia debilis Wiedenmayer, 1977

Callyspongia fallax Duch. y Mich., 1864

Callyspongia plusifera (Lamarck, 1813)

Callyspongia tenerrima Duch. y Mich., 1864

Callyspongia vaginalis (Lamarck, 1813)

Orden Petrosida

Familia Petrosiidae

Petrosia pellasarca (Laubenfels, 1934)

Petrosia weinbergi Soest, 1980

Strongylophora davilai Alcolado, 1979

Xestospongia carbonaria (Lamarck, 1813)

Xestospongia muta (Schmidt, 1870)

Xestospongia subtriangularis (Duch., 1850)

Xestospongia sp.

Familia Phloeodictyidae

Aka coralliphaga (Rützler, 1965)

Aka siphona (Laubenfels, 1949)

Aka xamaycaense (Pulitzer-Finali, 1986)

Aka sp.

Oceanapia bartschi (Laubenfels, 1934)

Orden Dictyoceratida

Familia Spongiidae

Hyattella cavernosa (Pallas, 1766)

Spongia sp.

Familia Thorectidae

Hyrtios proteus Duch. y Mich., 1864

Hyrtios violacea (Duch. y Mich.) 1864

Hyrtios sp.

Ircinia felix (Duch. y Mich., 1864)*Ircinia hummelincki* Soest, 1978*Ircinia strobilina* (Lamarck, 1816)*Smenospongia aurea* (Hyatt, 1825)*Smenospongia conulosa* Pulitzer-Finali, 1986**Orden Dendroceratida****Familia Dysideidae***Dysidea etheria* Laubenfels, 1936*Dysidea fragilis* (Montagu, 1818)*Dysidea janiae* (Duch. y Mich., 1864)**Familia Darwinellidae***Chelonaphysilla* cf. *erecta* Tsurumai, 1967**Familia Halisarcidae***Halisarca caerulea* Vacelet y Donadey, 1987**Orden Verongida****Familia Aplysinidae***Aplysina archeri* (Higgin, 1825)*Aplysina cauliformis* (Carter, 1882)*Aplysina fistularis* (Pallas, 1766)*Aplysina lacunosa* (Lamarck, 1814)*Verongula gigantea* (Hyatt, 1875)*Verongula rigida* (Esper, 1794)**Familia Aplysinellidae***Aiolochoira crassa* (Hyatt, 1875)**RESUMI**

Nota: 24 fenotipos no pudieron ser identificados, varios de ellos por no haberse colectado por limitaciones de tiempo de buceo (especies incrustantes muy delgadas).

ABSTRA

En el presente estudio se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes. Se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes.

Palabras clave: esponjas, Bahía de Santa Marta, Colombia.

En el presente estudio se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes. Se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes.

Palabras clave: esponjas, Bahía de Santa Marta, Colombia.

En el presente estudio se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes. Se describen 24 fenotipos de esponjas de la familia Irciniidae y de las familias Halisarcidae, Verongidae y Aplysinidae, colectados en el arrecife de la zona de la Bahía de Santa Marta, Colombia. Los fenotipos de las especies de Ircinia y Smenospongia se caracterizan por ser especies de vida libre, mientras que las especies de Halisarca, Verongula y Aiolochoira son especies incrustantes.

Palabras clave: esponjas, Bahía de Santa Marta, Colombia.