

ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LA POBLACIÓN DE LA ESPONJA
Discodermia dissoluta (PORIFERA: DEMOSPONGIAE:
LITHISTIDA) EN EL CARIBE COLOMBIANO

CÉSAR AUGUSTO RUIZ PINZÓN

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA
2009**

ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LA POBLACIÓN DE LA ESPONJA
Discodermia dissoluta (PORIFERA: DEMOSPONGIAE:
LITHISTIDA) EN EL CARIBE COLOMBIANO

CÉSAR AUGUSTO RUIZ PINZÓN

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo Marino

Director

Sven Zea, Ph.D.,

Profesor Asociado, Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Biología y
Centro de Estudios en Ciencias del Mar-CECIMAR)

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA
2009

Nota de aceptación

Firma del presidente del jurado

Firma del jurado

Firma del jurado

Santa Marta, Día: Mes: Año:

DEDICATORIA

A los que nunca se han ido...
...es mucho lo aprendido.
Y nunca lo harán,
mientras los pueda recordar,
Aura, Álvaro y Juan.

AGRADECIMIENTOS

Principalmente a mis papás y mis hermanos, por el apoyo, la confianza, y el amor incondicional.

Este trabajo recopila muchas enseñanzas y experiencias vividas durante la carrera, hay muchas personas que con su amistad, buena disposición y actitud merecen mis agradecimientos.

Especialmente,

Sven, muchas gracias por la confianza y la dirección de este trabajo. Sin duda alguna el resultado mas valioso para mi es todo lo aprendido, y esto fue gracias a tu disposición, correcciones, consejos y apoyo.

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andreis” (INVEMAR):

Al programa de Valoración y Aprovechamiento de Recursos Marinos (VAR), por su apoyo brindado y la oportunidad de trabajar con ustedes, Marisol, Miguel, Javier, Mario.

A toda la familia del Invemar, muchas gracias por todas las atenciones y ayuda prestada. Es muy grato compartir con personas trabajadoras y amables. La gente de Servicios Generales, el Centro de Documentación, el Museo, Coordinación Académica, gracias.

Universidad Jorge Tadeo Lozano:

A los profesores y personas administrativas de la Facultad de Biología Marina, gracias por la dedicación, tiempo y colaboración prestada. En la sede Santa Marta, muchas gracias igualmente al grupo de profesores, a Nélide, Alexis, gente de sistemas, gente del aseo, gente de Mundo Marino, su colaboración fue muy importante y muy apreciada.

Muy especialmente,

A Lina María, por estar siempre conmigo y por ser motivo de muchas sonrisas y alegrías, por ocupar un lugar muy especial en mi vida, esto también es pa ti querida.

RESUMEN

La esponja marina *Discodermia dissoluta* es fuente de sustancias con fuerte actividad farmacológica, especialmente del policétido discodermólido, potente antitumoral que ha llegado hasta fase clínica de investigación. En el área de Santa Marta, donde esta especie se encuentra a menor profundidad que en otras áreas del Caribe, por primera vez se pudieron estudiar por buceo autónomo sus características ecológicas, abundancia y distribución. Mediante análisis histológicos y del esqueleto se confirmó la identidad taxonómica local de la esponja y sus características morfológicas. Haciendo recorridos por la base de los arrecifes (15-25 m de profundidad) se determinó que esta especie prefiere sitios o bahías poco expuestos al oleaje, y vive predominantemente en sustratos duros horizontales a inclinados y en general expuestos a la luz. La presencia de epibiontes es poco frecuente y hay pocos signos de depredación. Censos en algunos sectores donde esta esponja se encuentra, a partir de círculos de 4 m de radio, mostraron densidades moderadas de unos 2-5 ind/50 m², que si bien no son muy bajas, no podrían sustentar su explotación para obtener discodermólido. Por la ubicación de los individuos en el espacio y mediante funciones empíricas de distribución espacial de puntos (F, G y K), se determinó que los individuos de *D. dissoluta* se encuentran agregados en parches a escala de centímetros a unos pocos metros, posiblemente atribuible a dispersión larval de corta distancia o fragmentación, ambas comunes en esponjas. Las tallas de los individuos censados se estimaron como área proyectada a partir de fotos digitales. De una submuestra de 30 individuos recolectados de varias tallas se estableció una regresión multiplicativa entre el área estimada y el volumen real, para así calcular el volumen de todos los individuos censados. En la población hay predominancia de individuos pequeños (<50 ml) y persisten algunos muy grandes (alcanzando los 2000 ml), posiblemente por un alto reclutamiento o fragmentación y por una mayor mortalidad en individuos pequeños que grandes. Se marcaron la mayoría de individuos censados para estudio posterior de dinámica poblacional. Los resultados obtenidos en este trabajo servirán de base para el desarrollo de técnicas de cultivo para la producción de discodermólido y en general para el estudio de la historia natural de organismos sésiles filtradores, como son las esponjas.

Palabras clave: *Discodermia dissoluta*, Lithistida, Caribe, Colombia, discodermólido, talla, patrón espacial de puntos, funciones G, F y K, biología de organismos sésiles.

Abstract. – Ecological aspects of the population of the sponge *Discodermia dissoluta* (PORIFERA: DEMOSPONGIAE: LITHISTIDA) in the Colombian Caribbean. The marine sponge *Discodermia dissoluta* is a source of compounds with strong pharmacological activity, especially the polyketide discodermolide, potent antitumoral agent that has reached clinical trials. In Santa Marta, where this species occurs at shallower depths than in other Caribbean areas, for the first time it was possible to study by SCUBA its ecological characteristics, distribution and abundance. The local taxonomic identity of this sponge and its morphological characteristics were confirmed from skeletal and histological analyses. By searching the base of the reefs (15-25 m in depth) it was found that this species prefers sites or bays with relatively low wave-exposure, dwelling predominantly in hard, horizontal to inclined substrata, generally exposed to light. It shows low-frequency of epibionts and of predator bite marks. Censuses carried out in 4 m-radius circles in sectors where this sponge occurs showed moderate densities (about 2-5 ind/50 m²) that, although not very low, they do not support its exploitation to obtain discodermolide. By locating individuals in the sampling space and using the point pattern distribution functions F, G and K, it was determined that individuals of *D. dissoluta* are aggregated in patches at scales from centimeters to a few meters. This pattern possibly arises from short-distance larval dispersal or fragmentation, both common in sponges. Size of censured individuals was estimated as projected area from digital photos. From a subsample of 30 collected individuals of various sizes, a multiplicative regression of estimated area to real volume was carried out, to then calculate the volume of all censured individuals. In the population, small individuals (<50 ml) predominate, while several very large ones (reaching 2000 ml) persist. This pattern possibly occurs through high recruitment or fragmentation rates, and through a higher mortality of smaller individuals than larger ones. Most censured individuals were marked for future population dynamics studies. These results are the basis for the development of culturing techniques to produce discodermolide, and in general to the study of natural history of sessile filter-feeding organisms, such as sponges.

Key words: *Discodermia dissoluta*, Lithistida, Caribbean, Colombia, discodermolide, size, spatial point pattern, functions G, F and K, biology of sessile organisms.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN Y JUSTIFICACIÓN	2
1. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE	4
2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	9
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
2.2 HIPÓTESIS	9
3. METODOLOGÍA	10
3.1. FASE DE CAMPO	11
3.2. FASE DE LABORATORIO	13
3.3. FASE DE GABINETE	15
4. RESULTADOS	17
5. DISCUSIÓN	28
6. CONCLUSIONES	33
GLOSARIO	34
ANEXOS	35
BIBLIOGRAFÍA	36

INTRODUCCIÓN Y JUSTIFICACIÓN

Las esponjas son un componente estructural y funcional en los arrecifes de coral. Su alta diversidad, abundancia y biomasa las hacen muy importantes en los ecosistemas costeros del Caribe. Sus adaptaciones biológicas, químicas y físicas facilitan la competencia por espacio y una variedad de interacciones con otros animales, tanto sésiles como móviles (Díaz y Rützler, 2001). De esta manera, su estudio es clave en el entendimiento, manejo y conservación de los ecosistemas marinos y en la comprensión de las relaciones bióticas que pueden ser útiles para el ser humano.

Discodermia dissoluta es una esponja que se desarrolla en aguas profundas (>30 m) del Mar Caribe (Kelly-Borges *et al.*, 1994). Ha sido objeto de varios estudios científicos debido a que junto con otras esponjas de la misma familia producen una serie de metabolitos secundarios con propiedades inmunosupresoras y citotóxicas. En particular, el discodermólido, se encuentra en etapa de estudio clínico con humanos en el tratamiento de tumores cancerígenos (Gunasekera *et al.*, 1990; Kelly-Borges *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1995; Kowalski *et al.*, 1997; Pomponi *et al.*, 2001; Cooper, 2004). Debido a que las poblaciones de esta esponja en el Mar Caribe son dispersas, poco densas, y se encuentran en general en aguas profundas, la mayor parte de los estudios clínicos se han realizado a partir de la síntesis química total del compuesto, con gran costo (Smith *et al.*, 1999; Mickel *et al.*, 2004). Aprovechando que en el área de Santa Marta en el Caribe colombiano las poblaciones de *D. dissoluta* aparecen desde los 10-25 m de profundidad (Zea, 1987) se planteó la idea de estudiar las características naturales y del entorno de esta esponja que facilitan su desarrollo (distribución, abundancia, aspectos biológicos y ecológicos). Debido al problema de suministro de discodermólido para la investigación y desarrollo, también se planteó conocer la oferta natural de esta sustancia, así como la posible formulación de experimentos de cultivo con miras a su producción.

Este trabajo constituye el primer aporte al conocimiento científico de la abundancia, distribución y características naturales de la esponja marina *Discodermia dissoluta*, a partir de la población de Santa Marta. Se pretende que sirva además como un caso de estudio de la biología de los organismos sésiles filtradores, como son las esponjas.

El presente estudio está enmarcado en el proyecto “**Evaluación de la oferta natural y potencial de producción de metabolitos bioactivos de la esponja marina *Discodermia dissoluta***”, realizado por la Universidad Nacional de Colombia y el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andrés” - INVEMAR, y financiado principalmente por Colciencias.

1. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

Dentro del grande y diverso grupo de los Metazoos, los Poríferos (esponjas) se encuentran en la parte basal del desarrollo evolutivo. Este filo se subdivide en tres clases: Hexactinellida, Demospongiae y Calcarea. Son animales sésiles filtradores; poseen un efectivo sistema interno de canales para la conducción del agua, de cámaras con células flageladas que la bombean y capturan de ella las partículas de alimento. Un esqueleto sólido conformado por espículas, compuestas de sílice o calcio, y cementadas por fibras de colágeno (espongina) que les da sostén (Müller y Müller, 2007). La organización básica y simple de las esponjas ha persistido con éxito en la historia del desarrollo animal desde el Precámbrico. Desde el Paleozoico han sido representantes abundantes con respecto a otros organismos bentónicos; la mayoría se establecieron y diversificaron en el Cámbrico, mientras que la clase Calcarea, con certeza hacia finales del Paleozoico (Bergquist, 1978).

La zonación en los animales está determinada principalmente por dos factores, el alimento y su motilidad. Después del asentamiento, algunos organismos como esponjas, hidroides, tunicados, balanos, quedan fijos al sustrato, dependiendo en gran medida de las características ambientales, la oferta de alimento y el espacio disponible para crecer. Este último es esencial para el desarrollo y control de las poblaciones de organismos sésiles. La falta de espacio reduce el área para el asentamiento, y puede generar crecimiento deforme, ahogamiento o sofocación debido a la invasión de competidores adyacentes; también limita la luz recibida y el acceso al alimento suspendido en el agua (Barnes y Hughes, 1999).

Dentro de las poblaciones de organismos sésiles, la probabilidad de mortalidad para un individuo decrece con el aumento del tamaño corporal. El crecimiento indeterminado, junto con las propiedades de fragmentación y regeneración de la mayoría de estos organismos facilitan la supervivencia en ambientes cambiantes y propensos a perturbaciones biológicas y físicas (Jackson, 1985).

En la mayoría de los casos es difícil conocer la edad de estos animales por lo que su demografía depende más de su tamaño o estado de desarrollo. En estos modelos demográficos, el estado de una población esta dado por la distribución de individuos en un conjunto de categorías (ver Bonilla, 2004). El análisis de las frecuencias de tallas en una población permite inferir respecto a su probabilidad de supervivencia; también permite comparar la variación de tamaños entre diferentes poblaciones, la talla mas común, la proporción de organismos pequeños y grandes, ayudando a caracterizar la población e inferir acerca de su desarrollo en el tiempo (Bak y Meesters, 1998); además, permiten tener en cuenta procesos importantes como la fragmentación y la disminución del tamaño, que son muy comunes en organismos como corales y esponjas (Bonilla, 2004).

Muchos factores físicos y químicos del ambiente marino afectan la distribución, metabolismo y eficiencia reproductiva de las esponjas. Dependiendo del hábitat determinado, las dificultades para sobrevivir varían (Bergquist, 1978). Las esponjas han colonizado todos los hábitats acuáticos. Algunos grupos, como Calcarea, están restringidos a aguas someras por factores físicos que limitan la deposición del esqueleto calcáreo. Mientras que las Demospongiae pueden encontrarse en todos los ecosistemas acuáticos, desde la zona intermareal hasta la hadal. Además de la variedad de lugares que pueden ocupar, la dominancia ecológica de las Demospongiae es resultado de la variedad de formas, estructuras, capacidades reproductivas y adaptaciones fisiológicas que presentan (Bergquist, 1978). En los mares actuales las esponjas dominan en la mayoría de hábitats crípticos y poco iluminados, como paredes verticales, cuevas, túneles, bajo rocas y corales, en donde no son desplazadas por organismos fotosintéticos de crecimiento relativamente alto como algas y corales (Zea, 1998). Un conjunto de factores, tanto bióticos (e.g. reclutamiento) como abióticos (e.g. inclinación y tipo del sustrato) y en especial aquellos que varían con la profundidad como la turbulencia, intensidad lumínica y competencia con organismos fotosintetizadores de rápido crecimiento, parecen explicar en gran medida los esquemas de distribución las esponjas (Valderrama y Zea, 2003).

Todas las esponjas son microfagas filtradoras. En el curso de su reproducción generalmente pasan por un estado de vida libre, una larva, que tiene un corto periodo de existencia. Algunos factores que influyen en la distribución de las esponjas tienen que ver con la ecología de las larvas, su comportamiento, la duración del estado larval,

las respuestas a estímulos físicos, la selección del sustrato y la mortalidad larval (Bergquist, 1978; Maldonado, 2006).

En general, se ha observado que las larvas de las esponjas se pueden establecer en cualquier superficie, y factores físicos como la luz, turbidez y la gravedad son importantes para su posterior fijación en el sustrato (Bergquist *et al.*, 1970; Bergquist, 1978; Boury-Esnault *et al.*, 1993). Estos factores junto con los diferentes mecanismos de reproducción asexual y sexual dentro del filo explican en gran medida los patrones de dispersión y agregación en las esponjas.

Poca variedad de especies y a veces baja densidad de individuos se han encontrado en ambientes someros, expuestos al oleaje, y con alta luminosidad; conforme aumenta la profundidad, hay un incremento gradual en términos de diversidad y abundancia (ver Zea, 1993 y Valderrama y Zea, 2003 y las referencias allí citadas). El área de Santa Marta, Caribe colombiano, es un buen escenario para el estudio de las esponjas y sus interacciones con otros organismos y con el medio ambiente marino, debido a la relativamente alta turbidez, que al disminuir la iluminación, permite el recubrimiento de las esponjas y ganar espacio con respecto a las algas y los corales (Zea, 1994).

Clasificación taxonómica:

Systema Porifera: a guide to classification of sponges (Hopper y Van Soest, 2002)

Phylum: Porifera

Clase: Demospongiae Sollas, 1885

Demospongiae Lithistida (incertae sedis)

Familia: Theonellidae von Lendenfeld, 1903

Género: *Discodermia* du Bocage, 1869

Discodermia dissoluta Schmidt, 1880

Las esponjas pertenecientes a la clase Demospongiae pueden habitar aguas marinas o dulces; poseen un esqueleto de silicio donde las megascleras (espículas de gran tamaño) son usualmente monoaxónicas o tetraxónicas; y microscleras (de menor tamaño) de diversos tipos. El esqueleto de espículas puede ser reemplazado por un esqueleto de espongina, el cual es utilizado como pegamento para el esqueleto mineral o para formar fibras (Bergquist, 1978).

Las esponjas Lithistida son un grupo polifilético dentro de la clase Demospongiae de clasificación incierta hasta el momento, caracterizadas por su esqueleto compuesto por espículas de silicio articuladas llamadas desmas, que se enlazan entre sí formando una firme red que les confiere la forma y consistencia (Pisera, 1999; Pomponi *et al.*, 2001; Pisera y Lévi, 2002; Kelly-Borges *et al.*, 2007).

Diferentes estudios morfológicos y moleculares han llevado a la descripción y diferenciación de especies y familias dentro del grupo, al igual que la distribución y su composición (Kelly-Borges *et al.*, 1994; McInerney *et al.*, 1999; Kelly-Borges, 2000; Pomponi *et al.*, 2001; Kelly-Borges, 2003; Kelly-Borges, 2007; Kelly-Borges *et al.*, 2007). Dos grandes faunas donde dominan las Lithistida se reconocen actualmente, una en la región occidental del Atlántico tropical y otra en el suroccidente del Pacífico en Nueva Caledonia. Aunque en algunas regiones estas esponjas han sido encontradas en aguas profundas (>100 m) también pueden encontrarse en aguas tropicales a profundidades más someras (ver Kelly-Borges *et al.*, 2007).

Particularmente, las esponjas Lithistida son representantes de una fauna ancestral, desde el Paleozoico, y son claves importantes en la diversificación posterior de las esponjas y su distribución (Pomponi *et al.*, 2001). Wiedenmayer (1994), hace una revisión detallada de la distribución global de las Lithistida desde el Cretáceo, Terciario y presente. La familia Theonellidae esta representada en el Terciario por el género *Discodermia* y junto a Phymatellidae, y Phymaraphiniidae parecen haber sobrevivido hasta el presente.

Este grupo de esponjas es de particular interés biomédico porque las especies recientes son una fuente de compuestos químicos con aplicación farmacológica debido a la actividad biológica que presentan (Pomponi *et al.*, 2001). El género *Discodermia* ha sido reconocido como una fuente de potentes agentes biológicos, como el discodermólido, un policétido aislado de la esponja *Discodermia dissoluta*, de características inmunosupresoras y citotóxicas (Gunasekera *et al.*, 1990; Kelly-Borges *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1995; Kowalski *et al.*, 1997; Cooper, 2004). Como los policétidos en general tienen origen bacteriano, se ha encontrado que varios de ellos provenientes de esponjas son producidos por bacterias simbiotes (Haygood *et al.*, 1999; Piel *et al.*, 2004; Brück *et al.*, 2008). Aunque en la comunidad bacteriana de *D. dissoluta* se han identificado genes que codifican las enzimas involucrados en la síntesis de policétidos, no se ha podido demostrar la presencia de aquellos genes

consistentes con la biosíntesis de discodermólido (Schirmer *et al.*, 2005). El estudio de las células o bacterias responsables de la producción de discodermólido aún está por desarrollarse.

Para el área de estudio, Zea (1987) registra en su catálogo de esponjas marinas del Caribe colombiano a *Discodermia dissoluta* en aguas someras, entre 15 y 25 m de profundidad, debido posiblemente a fenómenos de afloramiento de aguas frías y una buena oferta alimentaria. La presencia en aguas someras de Santa Marta de especies que normalmente viven en aguas profundas en otras áreas parece ser un fenómeno recurrente para esponjas (Zea y De Weerd, 1999; Hooper, Lehnert y Zea, 1999) e incluso para géneros de algas (Bula-Meyer, 1977). Por ello se propuso con esta investigación avanzar en el conocimiento de la historia natural de *Discodermia dissoluta*, y de esta manera comprender las características ecológicas de estos organismos sésiles, y a su vez contribuir con el desarrollo de tecnologías encaminadas al bien de la sociedad, intentando resolver el problema de suministro de discodermólido para la investigación y desarrollo.

2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Este proyecto se llevó a cabo buscando generar y contribuir al conocimiento de la ecología de poblaciones de animales sésiles de hábitos alimentarios filtradores como son las esponjas. Utilizando como caso de estudio la esponja marina *Discodermia dissoluta*, se buscó estudiar su distribución y abundancia locales, y vislumbrar las condiciones abióticas y bióticas que las determinan, así como algunas variables importantes de su historia natural, a partir de su relación de tallas. De esta esponja muy poco se conoce sobre su historia natural y resulta de particular interés para la ciencia debido a su composición química que presenta metabolitos secundarios con actividad inmunosupresora y citotóxica, que se encuentran en fase de investigación para ser aplicados en la medicina.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Confirmar la determinación taxonómica de la especie y evaluar detalles de su morfología y variación por medio del análisis de su esqueleto y espículas.
2. Determinar e interpretar la distribución y abundancia locales de *Discodermia dissoluta* y las variables bióticas y abióticas asociadas (lugar, biotopo, profundidad, sustrato, orientación, posición, epibiosis, interacciones ecológicas potenciales).
3. Deducir algunas características de su historia de vida (tendencias en dispersión larval, reclutamiento y mortalidad) a partir de los esquemas de distribución local y de la distribución de frecuencia de tallas.

2.2. HIPÓTESIS

1. La población local pertenece a la especie *Discodermia dissoluta*.
2. La distribución de *Discodermia dissoluta* es agregada a diferentes escalas en el área de estudio.
3. Existen relaciones entre el tamaño de las esponjas y algunas de las variables cuantificadas (sustrato, inclinación y exposición).
4. La abundancia de la esponja en el Caribe colombiano se presta para hacer estudios, encaminados al cultivo y extracción del discodermólido para fines médicos y experimentales.

3. METODOLOGÍA

El Caribe colombiano se localiza en el extremo noroccidental de Suramérica. Su costa se extiende por 1.642 km, desde 8° 40' N y 77° 21' W en el borde de Panamá-Colombia hacia el nororiente hasta los 11° 55' N y 78° 18' W. Tiene representados prácticamente todos los ambientes y ecosistemas marinos de la región biogeográfica del Atlántico Occidental Tropical, a saber, lagunas costeras, estuarios, manglares, arrecifes coralinos, praderas de pastos marinos, lechos de algas y fondos sedimentarios. La costa Caribe es bastante variable a lo largo de su extensión en sus características geomorfológicas, climáticas e hidrológicas; pero también en su composición florística y faunística (INVEMAR, 2000).

El área de estudio del presente trabajo abarca desde la parte norte de la bahía de Santa Marta (El Morro y Punta Betín), hasta la parte norte de la ensenada de Granate (Punta Aguja) (Figura 1). En el área las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta limitan directamente con el mar, formando una serie de bahías de lados rocosos abruptos. En los acantilados de roca metamórfica se desarrollan formaciones coralinas que van desde los 5-10 m hasta los 20-25 m de profundidad, seguidos de fondos arenosos planos o inclinados (Zea, 1987). Los periodos climáticos que definen la región están regidos por los patrones generales que influyen la Costa Atlántica colombiana. El desplazamiento norte-sur de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) define la época seca y lluviosa, siendo la primera de diciembre a abril y la segunda de mayo a noviembre (Franco, 2005). La surgencia en el Caribe colombiano tiene una marcada estacionalidad. El transporte vertical máximo de aguas subsuperficiales se registra durante la estación seca, mientras que en la época de lluvias, el aporte de aguas profundas disminuye llegando a ser en ocasiones nulo (Cabrera y Donoso, 1992).

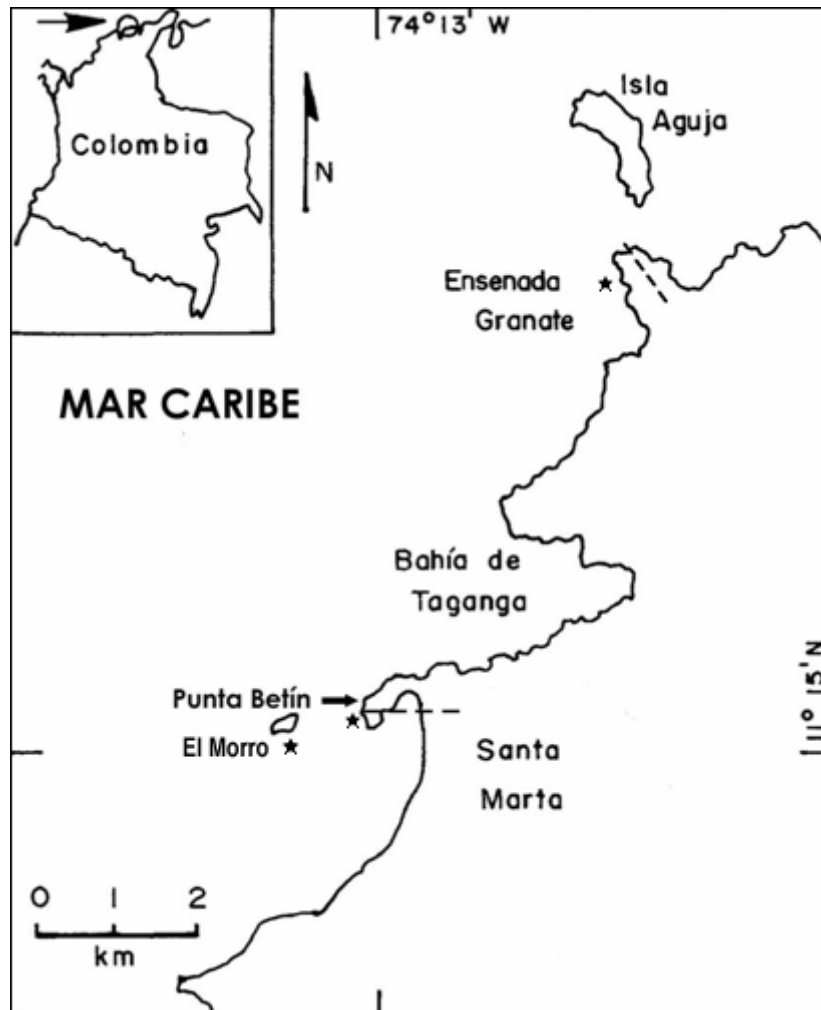


Figura 1. Área de estudio (modificado de Zea, 1993). Los asteriscos marcan los sitios donde se censaron las esponjas en la Ensenada Granate (que corresponden a los sectores A-D, ver texto), y la Bahía de Santa Marta (sector SM, correspondiente al El Morro y Punta Betín).

3.1 FASE DE CAMPO

La toma de datos se realizó mediante buceo autónomo, semanalmente dos faenas de dos inmersiones cada una, hasta tener los suficientes datos para el análisis, entre agosto y diciembre de 2008. Aunque la esponja se registra en el área (Zea, 1987), es relativamente poco abundante, por lo que se llevó a cabo recorridos sistemáticos en la base del litoral (entre unos 15 y 25 m de profundidad), hasta encontrar puntos donde estaba la esponja. Estos recorridos permitieron establecer cualitativamente el grado de agrupación a mayor escala (lugares donde se encuentra) y a una escala intermedia (parches dentro de los lugares). Inicialmente se recorrieron varios lugares del área para establecer la presencia, y luego se hizo un estudio detallado de los individuos en 5 sectores donde se encontraron, ubicados entre la Ensenada Granate y la Bahía de

Santa Marta. Usando como unidad muestral círculos de 4 m de radio, se cuantificó la densidad de la esponja en los lugares muestreados.

Para determinar el tipo de distribución (agregada, azarosa o uniforme) a escala de parches, las distancias entre círculos fueron medidas, así como la posición de cada individuo en el círculo, ubicada con base en la distancia desde el centro y el rumbo (ángulo entre un norte arbitrario y el punto donde se encuentra la esponja, medido con un transportador plástico). Cada una de las esponjas encontradas dentro de los círculos fue valorada según diferentes variables como el sustrato (roca metamórfica, roca coralina, cascajo, otros) y su orientación (horizontal, inclinado, vertical), posición (expuesta, críptica), presencia de epibiosis, signos de depredación y signos de salud (coloración, mortalidad parcial, etc.). Una buena parte de las esponjas encontradas fue marcada para su futura ubicación y medición de crecimiento (no se incluye en esta tesis).

A cada individuo se le midió el área y volumen a partir de imágenes digitales tomadas en campo usando cámaras fotográficas Cannon SD powershot equipadas para el agua y a partir de mediciones *in situ* empleando calibradores de plástico. La fotografía se tomó en orientación perpendicular a la esponja ubicando a su lado como referencia una cuadrícula dividida en centímetros. Los datos del área se calcularon delineando el perímetro de la esponja, usando el programa CPCe 3.5 (Koller y Gill, 2006), calibrando la imagen con la cuadrícula de referencia de la foto (Figura 2). Cada esponja se dibujó a mano alzada de manera esquemática sobre papel sumergible, midiendo y anotando el grosor en varios puntos. El volumen se calculó con base en un cilindro de base plana y perímetro irregular, multiplicando el área por las diferentes medidas de grosor obtenidas directamente en el campo. En caso de duda en la identidad, se tomaron pequeños fragmentos de la esponja para confirmar su identidad en el laboratorio.

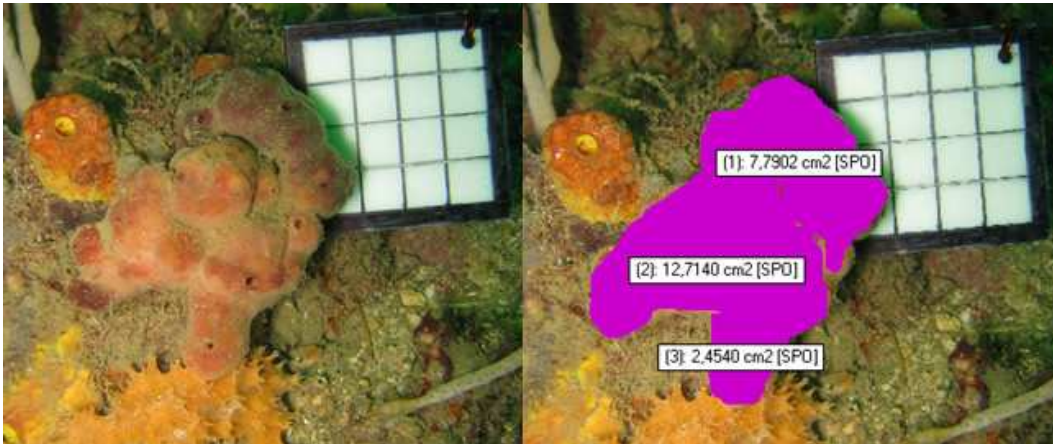


Figura 2. Imagen de *Discodermia dissoluta* tomada en campo (izquierda). Delimitación del perímetro de la esponja para el cálculo del área y el volumen usando el programa CPCe 3.5 (derecha).

Para establecer los sesgos entre el volumen estimado a partir de las fotos y las medidas, y el volumen real, y para extrapolar la oferta potencial de biomasa de la población, se recolectaron individuos completos de esponjas de varios tamaños.

3.2 FASE DE LABORATORIO

A 30 individuos colectados se les midió el volumen y biomasa real inmediatamente se retornó del campo al laboratorio. El volumen se midió por desplazamiento en un cilindro graduado diseñado especialmente para lograr alta precisión (Figura 3), los individuos grandes se fragmentaron y se midieron por partes. La biomasa húmeda se midió en una balanza analítica luego de dejar escurrir la esponja en un papel secante. Los fragmentos recolectados para confirmar la identidad de los individuos fueron analizados en fresco, en montajes temporales, digiriendo una pequeña porción (2 mm^3) en hipoclorito de sodio comercial, para observar las espículas y confirmar la presencia de aquellas propias de la especie (desmas, discotriaenas) (Zea, 1987).

Submuestras de estas esponjas fueron fijadas en etanol al 96% y preservadas en alcohol de 70% después de 2-3 días, para análisis morfológicos. Las espículas fueron observadas en el microscopio en montajes temporales, usando tres individuos de diferentes sectores. Se midieron con micrómetro ocular 30 espículas por cada tipo; el largo y ancho máximo para las alargadas y el diámetro mayor en las discotriaenas. A las desmas se les midió la longitud máxima aproximada (teniendo en cuenta los clones) y el ancho en su parte central.



Figura 3. Cilindro graduado de 250 ml adherido a un recipiente cerrado herméticamente en el cual se ponían las esponjas o fragmentos para determinar el volumen por desplazamiento del agua. Primero se añade agua hasta un límite (prefijado) que llene el recipiente y el nivel inferior del cilindro, se cierra, se pone vertical y se mide el volumen inicial. Luego se acuesta, se abre, se añade el objeto cuyo volumen se desea medir, se cierra, se pone vertical y se registra el volumen final. La diferencia de entre volumen final e inicial es el volumen del objeto, con una precisión determinada por el cilindro. De esta manera se puede medir el volumen de objetos más grandes que la boca del cilindro graduado.

Para el estudio histológico, inicialmente se cortaron con escalpelo las secciones de tejido de interés, de 3-5 mm de grosor, para su posterior inclusión en resina. El protocolo de deshidratación y tinción se realizó según los experimentos desarrollados por López-Victoria (2003) con esponjas excavadoras, tal como se describe en el Anexo 1. Este procedimiento permitió vislumbrar simultáneamente la distribución de tejido y esqueleto de la esponja. La histología tradicional con micrótopo requiere de eliminar las partes duras, en este caso las espículas silíceas, mediante des-silicificación con ácido fluorhídrico.

La inclusión se llevó a cabo usando el kit de resina plástica de baja viscosidad ERL 4206 (*Spurr's low viscosity embedding media, ERL 4206 resin*, Electron Microscopy Sciences, Fort Washington, Philadelphia, EEUU). Con esta resina se logra obtener una mejor penetración en los tejidos sin requerir de vacío, y es soluble tanto en etanol como en solventes no polares (hemo-d, xilol o propileno óxido) (Spurr, 1969). La deshidratación final se realizó con hemo-d, de baja toxicidad.

Los bloques endurecidos fueron cortados con una sierra petrográfica circular de diamante de baja velocidad (Isomet™ Low speed diamond saw, Buehler, Chicago), dividiendo en dos el área de interés para el estudio microscópico. Las dos mitades se pegaron cada una en una lámina portaobjetos usando resina fresca. La lámina portaobjetos con el bloque adherido fue montada en un soporte especial, para posteriormente cortar paralelamente eliminando el resto del bloque y dejando un corte lo más delgado posible (2 mm o menos de grosor), conteniendo el área de interés. El corte adherido a la lámina portaobjetos fue desbastado al menor grosor posible (aprox. 20 μm) mediante una pulidora/desbastadora petrográfica de movimiento controlado y baja velocidad (Minimet 1000® Polisher/Grinder, Buehler, Chicago), usando lijas diamantadas de sucesivamente menor tamaño de grano. Finalmente, el corte fue pulido a mano hasta lograr un acabado vítreo usando primero lija de carburendo de grado 2000 y luego crema brillametal y tela de dulceabrigo. El acabado vítreo permite ver en detalle y en foco la capa superior del corte, y esta se puede resaltar con una tinción final en tibio añadiendo los colorantes saturados en agua sobre la placa por unos minutos. Las láminas portaobjetos con los cortes fueron observadas al microscopio de luz para el análisis tanto de la estructura tridimensional del esqueleto como de la distribución general de los tejidos de *Discodermia dissoluta*.

3.3 FASE DE GABINETE

El tipo de distribución de la esponja (agregada vs. azarosa) y la escala se determinaron a partir de métodos de distancia entre puntos (Point Pattern Analysis) (Bivand *et al.*, 2008), que resultan ser herramientas efectivas en poblaciones donde los individuos están ampliamente dispersos (Ludwing y Reynolds, 1988). Aunque los círculos de cuantificación no siempre estuvieron completamente alineados en el mismo intervalo de profundidad, se asumió que lo estaban y se hizo una representación espacial en el papel de todas las esponjas que se encontraron en cada uno de los sectores en una banda rectangular con coordenadas x y. El área de estas bandas difirió según el sector. Con estas coordenadas, usando el programa estadístico R se realizaron pruebas de completa aleatoriedad (CSR, siglas en inglés Complete Spatial Randomness), usando diferentes funciones empíricas basadas en las distribuciones de las distancias entre eventos (en este caso esponjas). La función G representa la distribución de las distancias desde una esponja a la esponja más cercana; la función F es una medida de la cantidad de espacio vacío entre esponjas, y es representada por la distribución de las distancias entre puntos aleatorios y la esponja más cercana; y la función K representa la fuerza y tipo de interacción entre las esponjas, y está representada por el número de esponjas que se encuentran a una distancia

determinada de una esponja dada. En estas tres funciones, una mayor o menor cantidad de distancias en comparación con la función hipotética bajo CSR (que se representa en una banda), significa que las esponjas están agrupadas o segregadas (uniformemente) a esas distancias (según la función) (Mateu *et al.*, 1998; Bivand *et al.*, 2008).

Esta metodología se llevó a cabo por separado para los diferentes sectores del área de estudio (entre Granate y la Bahía de Santa Marta) en los que se ubicó a la esponja para poder establecer el patrón de distribución espacial en los diferentes sitios de muestreo a una pequeña escala y compararlos con el patrón general de dispersión de la esponja en el área de estudio a gran escala.

La distribución de la densidad de la esponja se estudió según posición geográfica, usando la prueba estadística de Kruskal-Wallis. Las relaciones entre las variables de la esponja y las ambientales se analizaron mediante tablas y gráficas de frecuencia (e.g. porcentaje de individuos en un sustrato, orientación o posición), y pruebas de independencia a partir de tablas de contingencia entre variables bióticas y abióticas (e.g. dependencia entre intervalos de talla y el tipo de sustrato, grado de epibiosis, orientación, epibiosis vs estación e inclinación) (Sokal y Rohlf, 1981).

Las tallas se estimaron como área y volumen. Con los individuos recolectados completos, se estimaron las relaciones entre volumen calculado y volumen real (medido en laboratorio), y entre área calculada y volumen real, mediante regresiones simples, ajustando el mejor modelo (Sokal y Rohlf, 1981). Por la menor precisión de la medida de grosor de la esponja en campo, y debido a la necesidad futura de repetir las medidas en esponjas marcadas (para determinar crecimiento), se decidió tomar solamente la relación área calculada a volumen real. Se consideró además que la precisión de la medida de área era mayor que la del volumen. Para evaluar la precisión de la medida de área, esta se calculó por separado en varias fotos del mismo individuo tomadas a propósito a diferentes ángulos y distancias. Se obtuvo un coeficiente de variación promedio para el área del 11%. Se calcularon entonces los volúmenes ajustados de todas las esponjas medidas a partir de la ecuación de regresión de área a volumen, y con los datos obtenidos se construyeron tablas de distribución de frecuencias.

4. RESULTADOS

Características morfológicas de *Discodermia dissoluta*

D. dissoluta es una esponja masiva, de contorno irregular, generalmente ramificada y/o lobulada; las ramas pueden elevarse, o ser rastreras, creciendo hacia los lados (Figura 4). La consistencia es compresible y más fácil de rasgar en la parte periférica y superior, y dura y quebradiza en la parte basal, por un mayor desarrollo en esta última parte del esqueleto (ver más adelante). El color de la epidermis es generalmente morado oscuro – carmín; muy raras veces se distingue una tonalidad mas clara entre escarlata y naranja; el coanosoma de la esponja presenta un color crema claro.

El análisis histológico permitió vislumbrar claramente la conformación del esqueleto de la esponja, la distribución de las espículas, los canales inhalantes y exhalantes al igual que las cámaras de coanocitos, lo que conllevó a una mayor comprensión de la morfología interna de la esponja (Figura 5).

En el microscopio se pudieron distinguir cinco tipos de espículas.

Espículas megascleras: discotriaenas de forma ovalada o irregular con un diámetro entre 26 y 51 μm ; crepis o espículas precursoras de las desmas; desmas por lo general triaxónicas o tetraxónicas de 209 a 838 μm de longitud máxima aproximada y de 7,1 a 38,7 μm de máximo grosor. Oxeas rectas o ligeramente curvadas, de puntas fusiformes, romas o afiladas, con una longitud de 258 a 632 μm y grosor de 4,6 a 9,5 μm .

Espículas microscleras: de característica rugosa se distinguieron microxeas con una longitud entre 32,2 y 55,3 μm y grosor de 1,7 a 4,6 μm y acantorabdos de menor tamaño con puntas romas, 13,8 a 26,5 μm de largo y de 1,2 a 4,6 μm de grosor (Figuras 6 y 7).

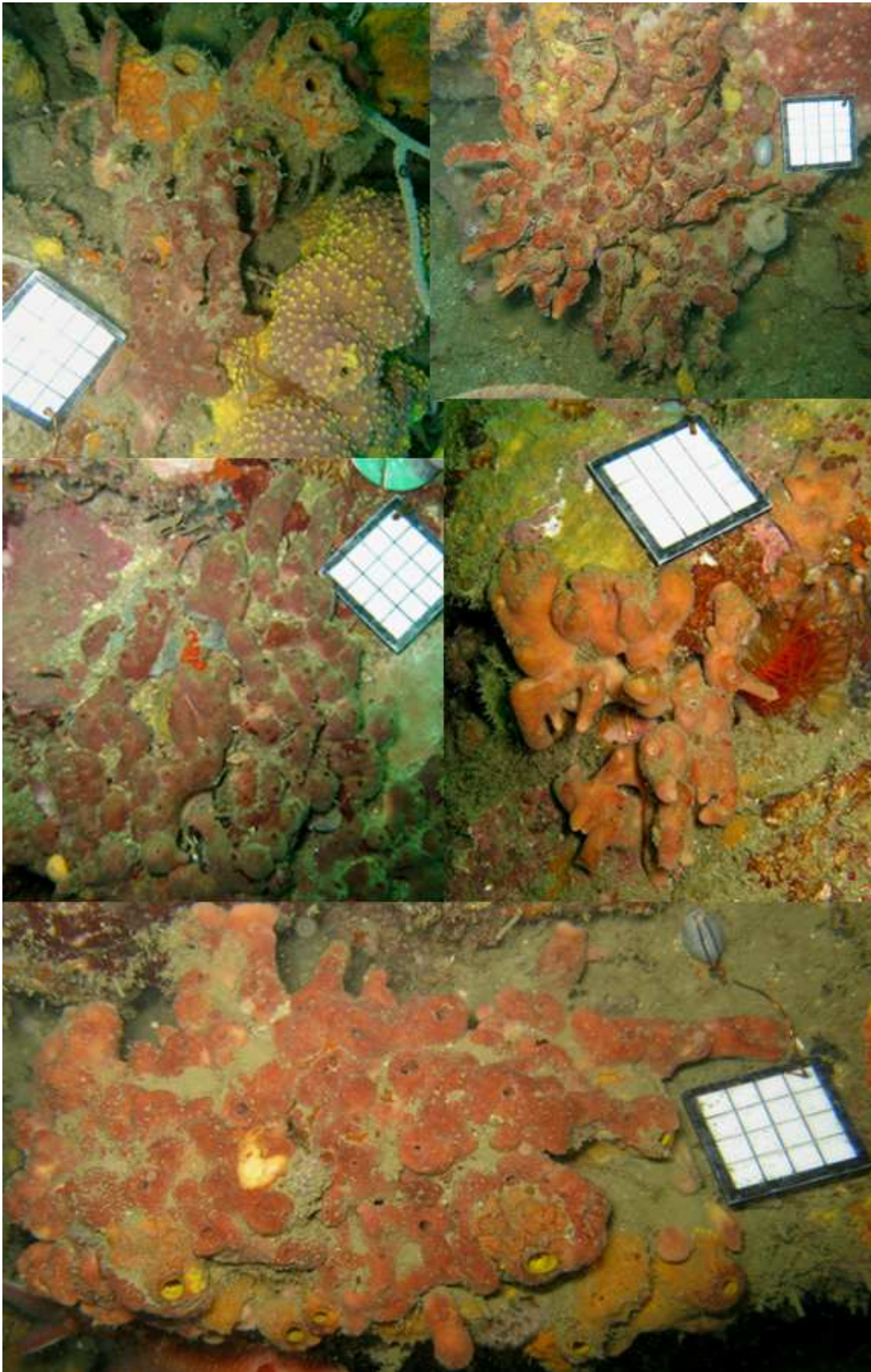


Figura 4. Diferentes formas de crecimiento y tonalidades de color de *Discodermia dissoluta*. Nótese un signo de depredación (socavado amarillo) en el centro de la foto inferior. La cuadrícula esta dividida en centímetros.

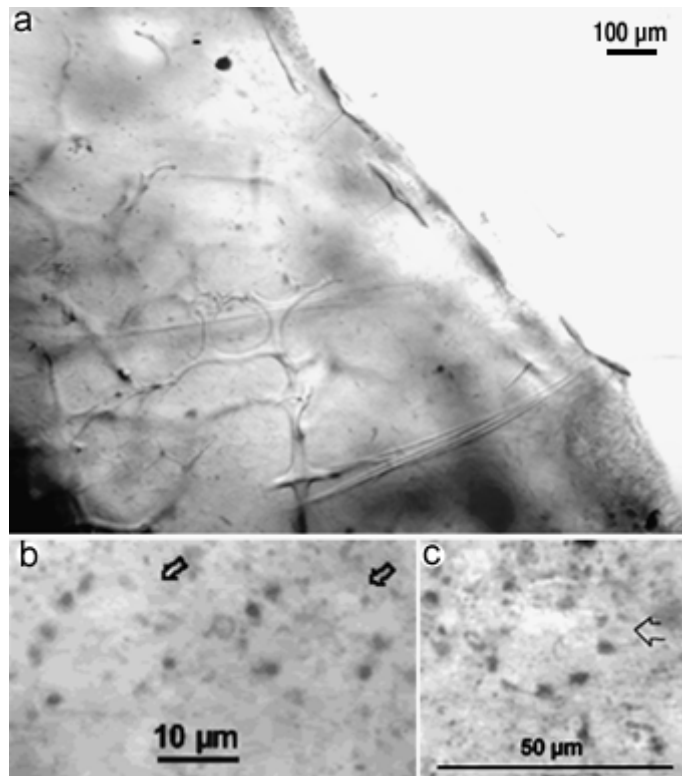


Figura 5. Cortes histológicos de *D. dissoluta*. a: Sección de la epidermis y parte del coanosoma de la esponja, se observan discotriaenas con el disco tangencial a la superficie, tractos de oxeas perpendiculares al ectosoma y algunas desmas. b y c: Cámaras de coanocitos.

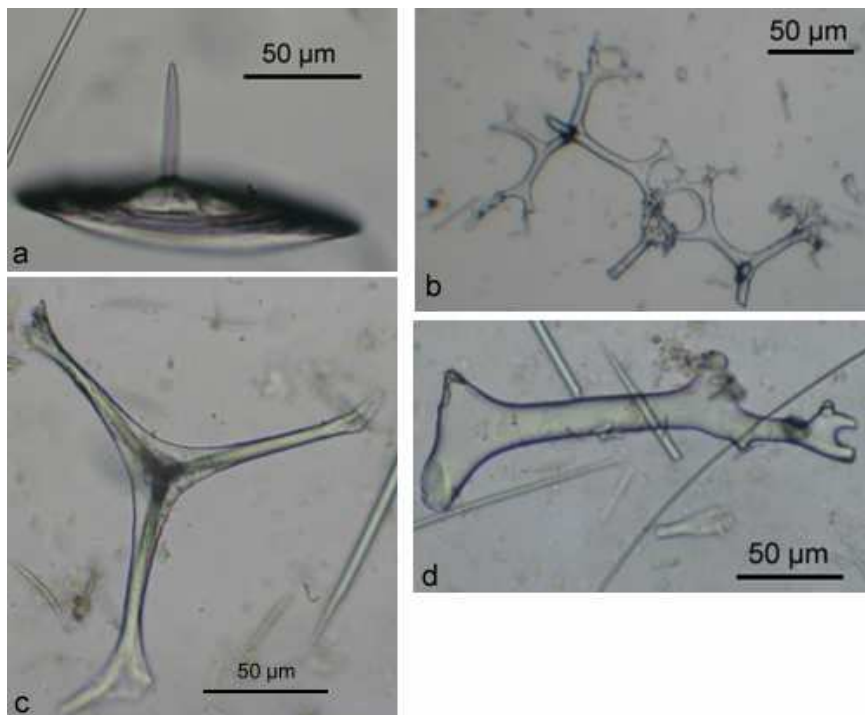


Figura 6. Espículas megascleras: a, discotriaena. b, dos desmas en zigosis. c y d, crepis.



Figura 7. a: microxeas y acantorhabdos (menor tamaño), b: puntas características de las óxeas en *D. dissoluta*.

Observaciones generales del esqueleto revelaron que las discotriaenas están dispuestas en la parte superficial de la dermis con los discos orientados tangencialmente y la punta apuntando hacia el interior de la esponja. Se observaron grupos de oxeas alineadas en tractos perpendiculares a la superficie de la esponja que más adentro se encuentran con el entramado principal de desmas que en conjunto dan la consistencia a la esponja. Las espículas microscleras, en gran número, se encontraron indiscriminadamente en todo el tejido. Se confirma que la especie es *Discodermia dissoluta*, con base en las descripciones de Zea (1987) y Kelly-Borges *et al.* (1994).

Abundancia y densidad

En los círculos se contaron 177 esponjas en un total de 2.359 m². Los recorridos en la base del arrecife en Granate, desde Punta Aguja hacia el centro de la ensenada, llevaron a encontrar las esponjas agrupadas en 4 sectores (denominados consecutivamente A a D), que en general tienen rasgos ambientales y geomorfológicos ligeramente diferentes (inclinación del sustrato, zona del arrecife, especies de coral y formas predominantes). En la bahía de Santa Marta, en el lado protegido (sur) de El Morro el recorrido mostró un solo sector con esponjas, al igual que el lado externo de Punta Betín. Por tener los atributos ambientales y geomorfológicos similares (vertiente inclinada del arrecife franjeante), estas últimas dos localidades fueron agrupadas en un solo sector (SM, refiriéndose a la bahía de Santa Marta) para efectos de los análisis de densidad. La mínima densidad promedio encontrada, en los círculos donde había esponjas, fue 1,9 ind/50 m², mientras que la mayor fue de 4,6 ind/50 m² (Figura 8).

No se encontraron diferencias significativas en la densidad entre los sectores analizados ($H_{(4)} = 5,31$, $p=0,25$, $N=7-14$ círculos por sitio). No se realizó ninguna comparación con la profundidad debido a que el estudio se desarrolló en un intervalo relativamente constante, entre 15 y 24 m.

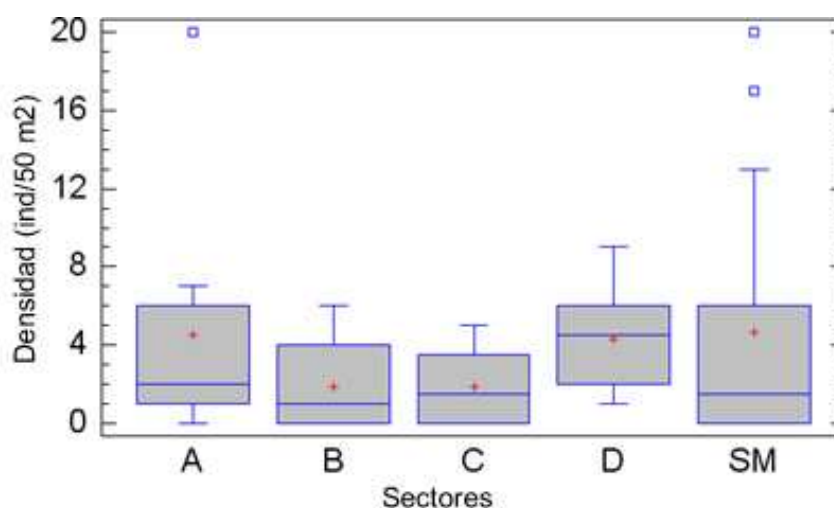


Figura 8. Densidad de *Discodermia dissoluta* para cada uno de los sectores. Las cajas representan el 50% de los datos; la mediana y la media aparecen como una línea horizontal y una cruz dentro de las cajas respectivamente. Las líneas verticales representan el intervalo de datos y los puntos cuadrados son valores extremos.

Patrón espacial

Según se observó en campo, se estableció claramente que la población de *D. dissoluta* se encuentra distribuida en parches o agregada a gran escala (escala macro, de ensenada, bahía). El análisis espacial dentro de los sectores (menor escala, bandas de hasta 94 m de longitud máxima) reveló igualmente agregación a distancias menores a 2 m para todos los sectores pero con algunas diferencias entre ellos. A partir de la matriz de coordenadas (x,y) del rectángulo que representó cada sector [sectores A-D para la Ensenada Granate, El Morro-M para la Bahía de Santa Marta (Punta Betín tuvo muy pocos individuos en total)], se realizó una representación en el espacio de todos los individuos cuantificados ($N=177$), y se probó la hipótesis nula de aleatoriedad en la distribución de los organismos mediante el cálculo de las funciones G, F y K con 99 simulaciones y un nivel de significancia de 0,02 para el test de Monte-Carlo.

En general, hay agrupación en las distancias entre esponjas (funciones G y K) a escala de hasta 2 m en todos los sectores, o bien en todo este intervalo (sectores A y M, Figura 9), o bien en dos intervalos de distancia (menores a 1 m y entre 1,5 y 2 m, para los demás sectores (Figura 9). De otro lado la distribución de los espacios vacíos (función F) dentro de éstos últimos sectores fue aleatoria, mientras que en los primeros si fue agrupada. Las diferentes escalas de agrupación dentro de los sectores no parecen estar relacionadas con las características ambientales y geomorfológicas de cada lugar.

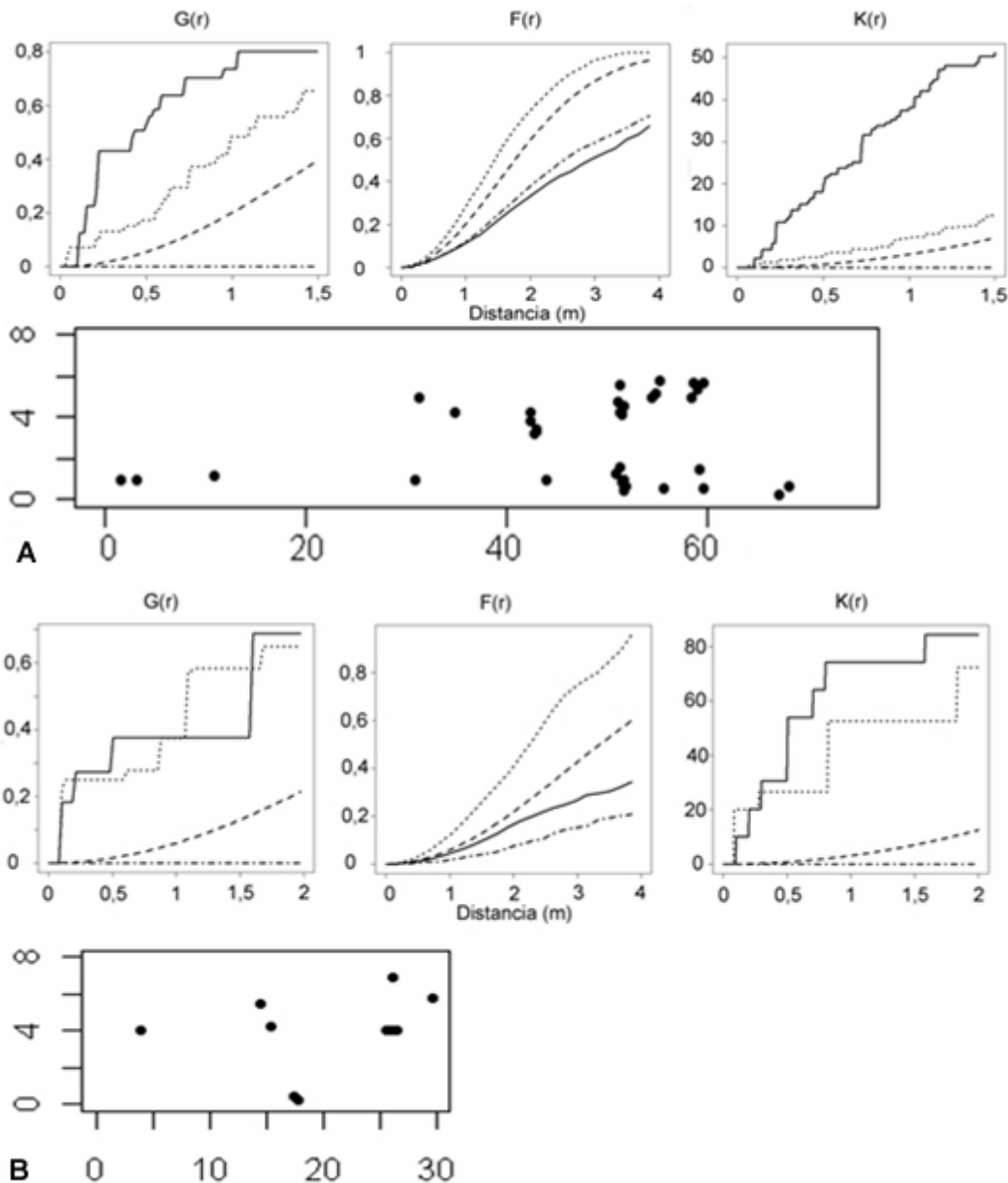


Figura 9. Funciones G, F y K para cada uno de los sectores. En la parte superior aparecen las tres funciones y debajo de estas el rectángulo que representa la banda con la ubicación de cada individuo (distancias en metros). A, sector A de Granate, N=40, banda de 8*70 m. B, sector B de Granate, N=11 banda de 8*30 m. (continua)

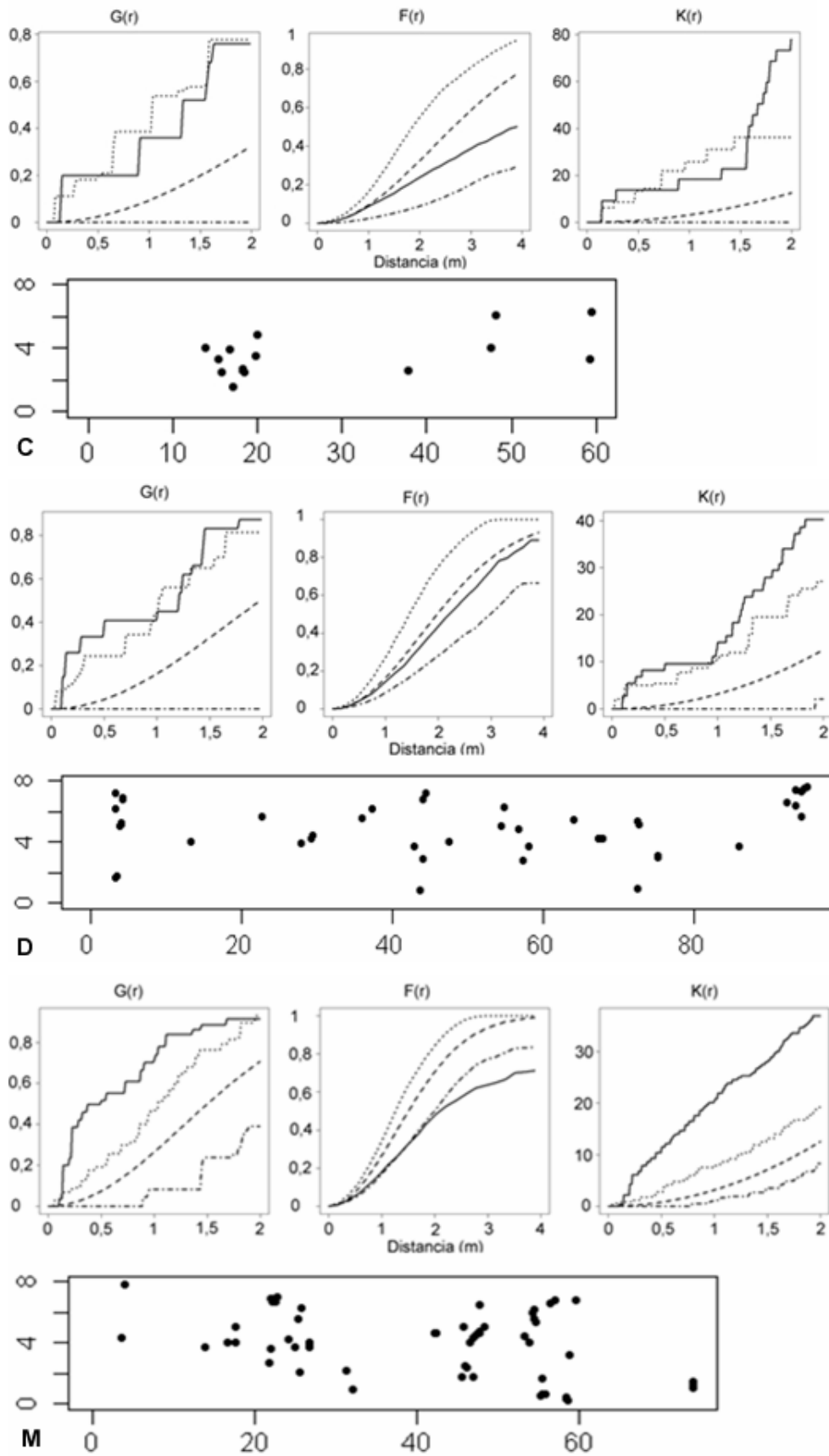


Figura 9 (viene de la página anterior). C, sector C de Granate, N=15, banda de 8*60 m. D, sector D de Granate, N=43 banda de 8*94 m. M, sector de El Morro, N=58, banda de 8*74 m. Para las gráficas de las funciones de distribución la línea continua representa la función de las

distancias reales, y las líneas discontinuas representan la función de completa aleatoriedad CSR (línea central de rayas discontinuas) y la banda o envoltura límite de las 99 funciones calculadas a partir de simulaciones Monte Carlo (líneas discontinuas superior e inferior). Cuando la línea continua de datos reales se sale de la envoltura, hay una desviación significativa de la dispersión completamente aleatoria de las distancias, a las distancias definidas por el eje X. Para el significado de cada función véase Metodología.

Relación volumen-área

El análisis de regresión entre el volumen real medido en el laboratorio y el área calculada a partir de las fotos mostró que la mejor relación ($R^2= 94,82 \%$, $n= 30$) fue multiplicativa es decir $Vol= 0,76* \text{Área}^{1,15}$ (Figura 10). Se encontró que el volumen presenta un mayor aumento con relación al área a medida que los individuos son mas grandes, indicando que después de cierto tamaño, las esponjas crecen más hacia arriba que hacia los costados.

Con esta ecuación, todos los datos de área calculada a partir de fotografías (de 220 individuos) se convirtieron a volumen ajustado, para los análisis subsiguientes.

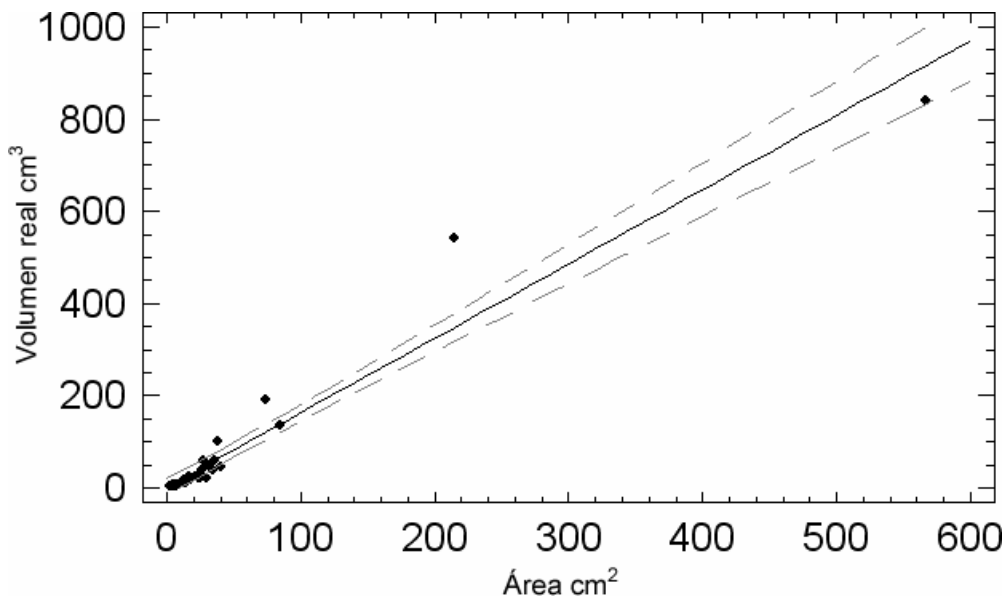


Figura 10. Gráfica de la regresión multiplicativa entre el Volumen real, medido en laboratorio y el área de las esponjas, las líneas entrecortadas representan los límites de confianza de la regresión.

Variables asociadas a la distribución y las tallas

En la tabla 1 se muestran los porcentajes de individuos de *D. dissoluta* asociados a las diferentes variables notadas en campo. Aunque la proporción de individuos según el tipo de sustrato, su orientación e inclinación se pueden considerar preferencias ecológicas de la esponja, no es posible con estos datos determinar si la esponja es selectiva (o si el ambiente la selecciona, o ambas) para las diferentes categorías de estas variables por cuanto no se realizaron estimaciones de su oferta ni su diferencia entre localidades. Por lo anterior y por tener cada sector un número total de individuos relativamente bajo, no se realizaron comparaciones entre sectores sino que se compararon las dos localidades principales, Ensenada de Granate y la Bahía de Santa Marta solamente. En general, *D. dissoluta* se encontró en mayor proporción en sustrato duro (60 %) que en cascajo (38 %) y otros sustratos (2 %). El sustrato duro comprendió roca metamórfica, roca coralina y coral muerto. Los otros sustratos fueron artificiales, octocorales y conchas de moluscos. La distribución entre sustratos ocurrió de manera similar en Granate y Santa Marta. La esponja nunca se encontró en la arena.

Tabla 1. Porcentajes de ocurrencia para las diferentes variables y sus categorías, calculados a partir de 220 individuos (80 en la Bahía de Santa Marta y 140 en Granate).

		Localidad		
		GRANATE	BAHIA SM	TOTAL
SUSTRATO	Duro	62	56	60
	Cascajo	37	39	38
	Otro	1	5	2
POSICIÓN	Expuesta	79	74	76
	Semiexpuesta	7	15	10
	Críptica	12	0	8
	Semicríptica	2	11	6
INCLINACIÓN	Horizontal	36	50	41
	Inclinada	20	31	24
	Vertical	44	19	35
EPIBIOSIS	SI	41	46	43
	NO	59	54	57
DEPREDACIÓN	SI	5	1	3
	NO	95	99	97

La posición de la esponja se basó en su exposición a la luz o si se encontraba bajo una roca o entre grietas. Las esponjas en que la mayoría de su cuerpo estaba expuesta a la luz pero con alguna porción críptica fueron catalogadas como semiexpuestas, y al contrario para las semicrípticas.

En general, la mayoría de las esponjas (aprox. un 80 %) se encontraron expuestas o semiexpuestas a la luz, y el resto crípticas o semicrípticas, de manera aproximadamente igual en las dos localidades. El grado de exposición a la luz no tuvo una incidencia directa en la coloración superior de la esponja (recordar que las partes basales de la esponja tienden a ser claras).

En cuanto a la inclinación de los sustratos en que se encontró *D. dissoluta*, aproximadamente la mitad de los individuos se encontraron en sustrato horizontal o inclinado. Pero hubo cierta tendencia a haber un mayor porcentaje de individuos en sustratos inclinados y verticales en Granate (64 %) que en Santa Marta (50 %), se encontró dependencia estadística entre el lugar (Granate vs. Santa Marta) y la inclinación del sustrato ($X^2_{(2)} = 14,02$ $p = 0,0009$).

La epibiosis fue anotada en campo y confirmada con las fotos digitales. El sedimento fue muy común encontrarlo sobre las esponjas, pero dependió más de la mayor carga de sedimento en suspensión según el momento. Los organismos más comunes encontrados sobre *D. dissoluta* fueron esponjas, hidroides, briozoos, microalgas, algas costrosas y filamentos que posiblemente son tubos blandos de gusanos poliquetos que eran visibles por retener sedimentos. A las esponjas recolectadas se les encontró en el laboratorio fauna asociada, como bivalvos, gusanos, ofiuros, y crustáceos. En general, alrededor de un 40 % de los individuos de *D. dissoluta* se encontraron con algún grado de epibiosis y un 60 % sin epibiontes (con independencia de tener sedimentos sobre el tejido). La presencia de epibiontes no varió significativamente entre Granate y Santa Marta ($X^2_{(1)} = 0,7$ $p = 0,4$). De otro lado, la prueba de independencia para determinar si las proporciones de individuos de *D. dissoluta* con epibiosis variaban con la posición de la esponja (expuesta a críptica), no mostró ninguna relación ($X^2_{(3)} = 0,84$ $p = 0,83$), igual que al ser contrastada con la inclinación del sustrato ($X^2_{(2)} = 0,42$ $p = 0,8$).

La depredación en general fue muy rara, observándose hasta en un 5 % de las esponjas. Los signos parecían ser mordiscos de peces que aparecieron como

depresiones de color blancuzco de no más de 2 cm² (Figura 4). Cuando esto ocurrió fueron casos de uno o máximo dos mordiscos, nada que comprometiera significativamente la supervivencia de la esponja. Los signos de depredación se manifestaron en proporción igual para las dos localidades.

Para relacionar la proporción de individuos en diferentes tallas con otras variables, las tallas fueron clasificadas en las siguientes categorías: muy pequeña: esponjas menores a 10 ml, pequeña: entre 11-100 ml, mediana: entre 101-450 ml, grandes: individuos mayores a 450 ml. No hubo relación alguna entre las proporciones de individuos de diferente talla respecto al sustrato ocupado ($X^2_{(6)}= 12,3$ p= 0,11), entre inclinaciones del sustrato ($X^2_{(6)}= 8,39$ p= 0,21) y según su exposición ($X^2_{(9)}=4,71$ p= 0,85).

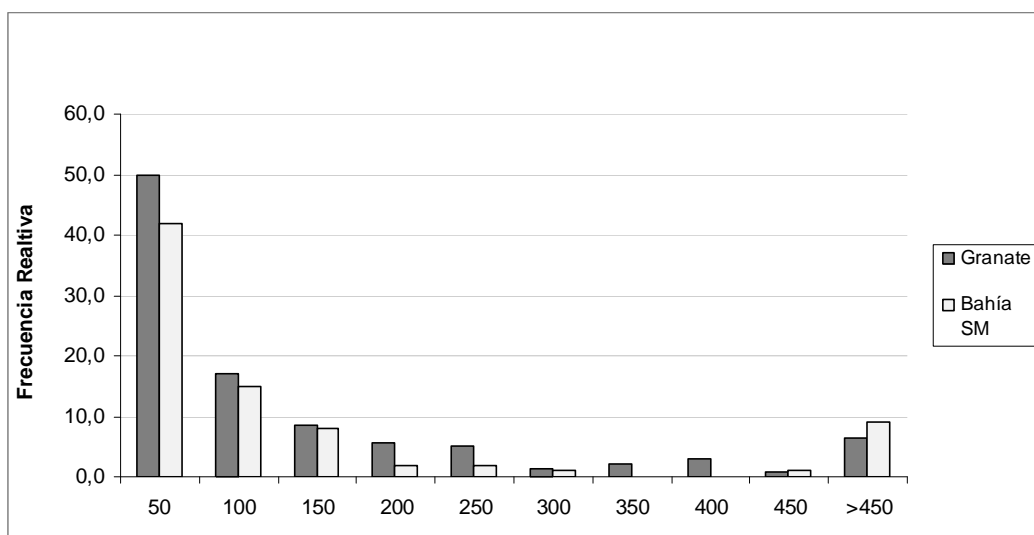


Figura 11. Frecuencias relativas (%) de tallas de *D. dissoluta* para las dos localidades, los valores de las clases representan intervalos de 50 ml.

La distribución de frecuencias de tallas de *D. dissoluta* muestran que la mitad de las esponjas (50 %) son pequeñas (<50 ml), muy pocas de talla media (24 %, 101-450 ml) y algunas grandes (7 %, >450 ml) (Figura 11). Este tipo de distribución se encuentra sesgada positivamente (mayores frecuencias a la izquierda, cola hacia la derecha).

Para establecer si existían diferencias entre la distribución de las tallas respecto a las dos localidades principales (Granate y Bahía de Santa Marta), se realizó el test no paramétrico Kolmogorov – Smirnov, del cual se concluyó que no existen diferencias significativas ($D_{(0.05)}= 0,68$, p= 0,73).

5. DISCUSIÓN

A partir de diferentes atributos bióticos y abióticos, en este trabajo se ha generado por primera vez información base de la población de la esponja marina *Discodermia dissoluta*. Partiendo de las características morfológicas relevantes se confirmó la identidad taxonómica de la especie. Se establece que para el área de Santa Marta en el Caribe colombiano, *D. dissoluta* habita en lugares someros, entre los 16 – 25 m de profundidad, en contraste con otros registros en el Caribe donde han sido colectadas mediante sumergibles a profundidades desde 30 m hasta 200 m (Kelly-Borges *et al.*, 1994; Reed y Pomponi, 1997; Van Soest y Stentoft, 1988). El afloramiento de aguas frías ricas en nutrientes puede ser la causante de la presencia de esta esponja en aguas someras de Santa Marta, al igual que ocurre con otros organismos. Como ejemplo de este fenómeno está el registro de la esponja *Haliclona (Haliclona) epiphytica* para el área; las esponjas del subgénero *Haliclona* están presentes principalmente en aguas templadas del Atlántico norte y rara vez en el cinturón tropical (Zea y De Weerd, 1999). También está el ejemplo de la esponja *Aulospongia samariensis*, que en Santa Marta habita en las bases de los arrecifes y en otras partes del Caribe se encuentra a mayor profundidad (Hooper *et al.*, 1999). También, algas bentónicas características de zonas templadas, afloran durante parte del año o todo el año en Santa Marta como consecuencia de este evento en la región (Bula-Meyer, 1977). De hecho, la baja temperatura parece ser una limitante para que esponjas arrecifales puedan sobrevivir en aguas más profundas del talud (Maldonado y Young, 1998), y la presencia de surgencia costera debe entonces incidir en permitir que esponjas de la profundidad suban a aguas más someras.

La distribución agregada de *D. dissoluta* puede ser el resultado de diversos factores ecológicos y ambientales. A mayor escala, la esponja fue vista solamente en las áreas más protegidas pero a la vez profundas de los arrecifes y litoral duro de las bahías estudiadas (y de otras bahías del Parque Tayrona, observaciones sin publicar). La esponja está ausente en los sitios y las bahías más expuestas al oleaje, en donde existen las mismas condiciones de sustrato y aproximadamente a los mismos intervalos de profundidad. Un fuerte grado de exposición al oleaje puede ser entonces un factor importante en restringir el asentamiento y desarrollo de *D. dissoluta* en el área. En general el grado de exposición al oleaje limita la presencia de esponjas en aguas someras de los arrecifes solo a algunas pocas especies, siendo la riqueza y la abundancia mayores en ambientes crípticos o en la base de los arrecifes, donde abunda *D. dissoluta* (ver revisión en Zea, 1993b). Las esponjas de aguas más

profundas tienen de todos modos intervalos batimétricos relacionados con inclinación del sustrato y su asociación con la profundidad (Maldonado y Young, 1996; Lehnert y Fischer, 1999).

Aunque no se conoce nada respecto al desarrollo o tipos larvales de las Lithistida (Maldonado, 2006), la dispersión y asentamiento larval en muchas esponjas es de corto tiempo y por ende en distancia y las larvas tienden a mantenerse cerca al fondo y con frecuencia reptar sobre éste (Berquist, 1978; Zea, 1993b; Uriz *et al.*, 1998; Maldonado, 2006), lo que de ser el caso de *D. dissoluta* generaría la agregación observada a escala de 1-2 m (ver también Zea, 2001 y referencias allí citadas). De otro lado, la fragmentación y posterior supervivencia de los fragmentos puede generar el esquema encontrado de agregación a esta pequeña escala. Aunque no se encontró evidencia de posibles eventos físicos causantes de fragmentación, la forma ramificada de muchos individuos y la relativa fragilidad de estas ramas puede ser un indicativo de posible fragmentación durante tormentas o por efecto de choque físico de peces grandes. En experimentos realizados en paralelo a esta investigación se han cultivado fragmentos de *D. dissoluta* y estos han sanado y sobrevivido y han mostrado un aparente crecimiento, indicando que la fragmentación puede ser también un mecanismo viable de propagación y agregación de la población a pequeña escala. No se tiene una explicación clara para el esquema de agregación a dos escalas (menor a 0,5 m, de 1,5 a 2 m) encontrado en algunos sectores. Podrían representar la escala diferente a la que estarían ocurriendo el asentamiento larval y la fragmentación, pero con los datos disponibles no es posible determinarlo.

La abundancia de *D. dissoluta* en Santa Marta no es baja, como se suponía en un principio, pero tampoco es alta. En el Urabá chocoano, las esponjas menos abundantes al mismo intervalo de profundidad (19 de 40 especies) tienen densidades de hasta 1,5 ind/50 m², mientras que para las más abundantes (16 de 40 especies) las densidades son mayores a 5 ind/50 m² (Valderrama y Zea, 2003). Para *Discodermia dissoluta*, densidades de 1,9 – 4,6 ind/50 m² representan un valor intermedio. Empero, no son densidades que puedan sostener una explotación para la obtención de productos naturales (Osinga *et al.*, 1999; Sipkema *et al.*, 2006). A pesar de ello, la población sí se presta para posteriores estudios que evalúen técnicas de cultivo sostenibles para la producción de discodermólido. De esta manera el presente estudio es información base para el diseño de metodologías precisas que lleven a resolver problemas de suministro de discodermólido para la investigación y la producción.

No se puede concluir que *D. dissoluta* tenga preferencias por el tipo de sustrato puesto que la demanda del mismo no se midió en campo, pero esta esponja sí se encontró en mayor proporción en sustrato duro con relación al cascajo; además, no fue vista creciendo en fondos arenosos o lodosos. Generalmente, *D. dissoluta* habita asociada a formaciones litorales o al arrecife, precisamente por la disponibilidad de sustrato duro, y crece junto con otros organismos como esponjas, octocorales, hidroides y variedad de invertebrados comunes al arrecife coralino.

Sí parece evidente una preferencia de la esponja a desarrollarse en sustratos expuestos a la luz, donde posiblemente la iluminación juegue un papel importante. *D. dissoluta* posee cianobacterias fotosintéticas en su dermis y se han encontrado diatomeas en el coanosoma (Schirmer *et al.*, 2005). Por esta razón las diferencias en la posición de la esponja en ambas localidades pueden estar relacionadas con la turbidez del agua, teniendo Granate una mayor frecuencia de aguas menos turbias que la bahía de Santa Marta por encontrarse esta última más cerca de las fuentes de descarga continental (Zea, 1994). Así, es posible que si *D. dissoluta* busca un grado mínimo de iluminación, en Granate pueda ocupar la inclinación vertical con mayor frecuencia que en Santa Marta.

La presencia de epibiosis fue muy común dentro de la población, pero parece no comprometer la supervivencia de la esponja. La alta sedimentación observada en algunos casos parece no ser deletérea. Por esta razón, la epibiosis puede tratarse de un modo de comensalismo donde los epibiontes se benefician de la superficie de *D. dissoluta* para su crecimiento sin generar daño alguno a la esponja al no ser evidente tejido muerto. En contraste con *D. dissoluta*, varias esponjas soportan, y quizás buscan, epibiosis por parte de algas y otros invertebrados, para camuflarse, y mantienen los poros inhalantes en depresiones limpias que pueden cerrar para evitar que se tapen (de Voss *et al.*, 1991). Además, muchas especies son altamente resistentes a la epibiosis por otras esponjas y la cooperación entre esponjas sin afectarse entre ellas es un fenómeno común (Rützler, 1970; Wulff, 1997, 2008). Sin embargo, para *D. dissoluta* este fenómeno puede estar afectando su crecimiento y quizás reprimiendo la síntesis de discodermolido, por lo que el cultivo de fragmentos que se realiza paralelamente a este estudio podría revelar datos más concisos que permitan aclarar el tipo de simbiosis y la relación con el desarrollo de la esponja.

Otro aspecto aparentemente poco importante en la ecología de esta esponja es la depredación. Solo el 4% del total de individuos cuantificados ($n= 220$) presentó evidencias de mordiscos. Muchas esponjas producen metabolitos que disuaden la alimentación por depredadores generalistas y de algunos de los especialistas (Pawlik *et al.*, 1995; Pawlik, 1998). Esto podría sugerir que el discodermolido puede tener un papel antidepredatorio o, que además de este metabolito secundario, la esponja puede exudar otras sustancias que actúen como repelentes hacia los principales depredadores de esponjas (Duque *et al.*, 2001, pero ver Pawlik *et al.*, 2002).

La regresión calculada en el presente trabajo permite calcular la talla de las esponjas a partir de medidas del área, para poder inferir a través de este atributo las condiciones de la población. Aunque esta medida tiene mayor precisión hay que resaltar que los individuos grandes tienden a crecer más verticalmente que hacia los costados (Figura 10).

La distribución de frecuencias de talla esta sesgada positivamente, lo que indica una mayor proporción de individuos muy pequeños con relación a las tallas medianas y grandes. Esto puede entenderse como un alto reclutamiento dentro de la población, que puede ser explicado en términos de la reproducción, fragmentación, mortalidad, o de todos, pero no puede concluirse en este momento debido a la escasa información que se tiene sobre la dinámica de reclutamiento, crecimiento y mortalidad de esta especie en particular. Para las esponjas en general todos son mecanismos que influyen significativamente en el mantenimiento de la población junto con la relativa rápida regeneración por ser estos organismos modulares (Hoppe, 1988). A partir de los individuos marcados en un futuro se podrán comenzar a llenar estos vacíos de conocimiento.

Cuando la mortalidad es relativamente alta para individuos pequeños y de tallas medianas, y tiende a disminuir con la edad, resultan varios individuos muy grandes observados dentro de la población. Esto tiene sentido porque usualmente en organismos sésiles de crecimiento indeterminado la mayor talla implica una mayor resistencia a factores de mortalidad porque usualmente esta produce solamente daño parcial al individuo (Jackson, 1985). La población de *D. dissoluta* parecería mantenerse gracias a un relativamente alto reclutamiento, a la escasa depredación que parece sufrir, a la rápida regeneración observada en experimentos paralelos de cultivo de fragmentos, y el aparentemente poco efecto negativo por parte de otros organismos bentónicos y del sedimento que comúnmente fueron observados

creciendo sobre la esponja. Sin embargo, las fuentes de mortalidad para individuos pequeños y medianos, que se infieren de las distribuciones de frecuencias de tallas, no son aún claras y deben ser investigadas.

6. CONCLUSIONES

La población de la esponja *Discodermia dissoluta* esta distribuida agrupadamente en el área de Santa Marta en los sitios y bahías más protegidas. Esta esponja se encuentra primordialmente en la base de los arrecifes y litoral rocoso profundo, entre 10 y 25 m de profundidad, en sustrato duro, expuesta a la luz y en sustrato horizontal a inclinado.

Las condiciones de surgencia estacional local son las que parecen permitir que *D. dissoluta* se desarrolle a densidades ni muy bajas ni muy altas y a profundidades más someras que en el resto del Caribe, permitiendo el estudio de la población y la evaluación de técnicas de cultivo como medio alternativo y sostenible en miras a la producción de discodermolido.

Respecto a las características de la población, el esquema de distribución de tallas muestra muchos individuos pequeños, pocos medianos y algunos muy grandes, indicativos de alto reclutamiento o fragmentación y de mortalidad mayor para tallas pequeñas y menor para tallas grandes. Sin embargo, el presente estudio no define claramente que fuentes de mortalidad pueden estar controlando la población, al encontrarse que la epibiosis, la depredación y la presencia temporal de sedimento no afectan significativamente la supervivencia de *D. dissoluta*.

GLOSARIO

CLON: Brazos de las desmas, generalmente anaxial, el número de brazos depende de la forma inicial de la crepis (modificado de Pisera y Lévi 2002).

COANOCITO: Célula flagelada rodeada por un collar citoplasmático de filamentos diminutos, están organizados comúnmente en cámaras esféricas, ovoides o alargadas. Es la célula fundamental en las esponjas (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

COANOSOMA: Región interna de la esponja, incluye las cámaras de coanocitos (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

CREPIS: el cuerpo inicial a partir del cual se desarrolla una desma (modificado de Pisera y Lévi 2002).

DESMA: Megasclera articulada del coanosoma, usualmente de forma irregular y compleja (modificado de Pisera y Lévi 2002).

ECTOSOMA: La región superficial de una esponja, no tiene cámaras de coanocitos (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

ESPÍCULA: Un componente del esqueleto mineral usualmente de sílica o carbonato de calcio (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

ESPONJA: Metazoo sedentario, que se alimenta por filtración utilizando una capa de células flageladas (coanocitos) para bombear la corriente del agua a través de su cuerpo (modificado de Bergquist, 1978)

DISCOTRIAENA: Espícula del ectosoma con su parte tangencial redondeada u ovalada (llana o ligeramente cóncava). Esta embebida en la dermis de la esponja con su eje dispuesto hacia el interior de la esponja (modificado de Pisera y Lévi 2002).

OSCULO: Abertura por la cual el agua sale de la esponja (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

OXEA: Espícula monoaxónica con ambos extremos terminados en punta, diferentes tipos pueden ser distinguidos según su forma y la morfología de las puntas (modificado de Boury-Esnault y Rützler 1997).

ZIGOMA: Articulación de las desmas (modificado de Pisera y Lévi 2002).

ANEXOS

Anexo 1. Protocolo de deshidratación y tinción para hacer histología de muestras de esponjas usando resina plástica y equipos petrográficos de corte, desbaste y pulido (tomado de López-Victoria, 2003)

Paso	Solvente	Concentración (%) o relación (x a y)	Tiempo de inmersión (horas)	Número de repeticiones
Deshidratación	etanol	70	1	2
		80	1	2
		90	1	2
		96	2	2
Tinción	etanol + fucsina ácida (o básica)	96 saturado	1	1
	etanol + cristal violeta	96 saturado	1	1
Deshidratación	etanol	100	2	2
		100	12	1
Mezcla	etanol al 100% + HemoDe	1 a 1	2	1
		1 a 2	2	1
		1 a 3	2	1
Aclaración	HemoDe	100	2	1
		100	12	1
Inclusión	HemoDe + resina	1 a 1	2	1
		1 a 2	2	1
		1 a 3	2	1
	resina	100	6	1
		100	12	1
		100	24	1
Cocción (60 °C)		100	24	1

BIBLIOGRAFÍA

- Bak, Rolf y E. Meesters. 1998. Coral population structure: the hidden information of colony size-frequency distributions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162: 301-306.
- Barnes, R.S.K y R.N. Hughes. 1999. *An introduction to marine ecology*. Third edition, Londres. 286 p.
- Bergquist, P. 1978, *Sponges*. Hutchinson, Londres 268 p.
- Bergquist P., M. Sinclair y J. Hogg . 1970. Adaptation to intertidal existence: reproductive cycles and larval behavior in demospongiae. *Symp. zool. Soc. Lond.* (23): 247-271.
- Bivand R., E. Pebesma y V. Gómez-Rubio. 2008. *Spatial Point Pattern Analysis*. 154:190. En: *Applied Spatial Data Analysis with R*. Springer. New York.
- Bonilla, M. A. 2004. *Ecología de Poblaciones*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 127 p.
- Boury-Esnault, N., M. Pansini y M. Uriz. 1993. Cosmopolitanism in sponges: The "complex" *Guitarra fimbriata* with descriptions of a new species of *Guitarra* from the northeast Atlantic. *Sci. Mar* 57(4): 367-373
- Boury-Esnault, N y K. Rützler (eds). 1997. *Thesaurus of Sponge morphology*. *Smithson Contrib Zool.* 596: 55 p.
- Bula-Meyer, G. 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un area afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. *An. Ins. Inves. Mar. Punta Betín.* (9): 45-71.
- Brück, W., S. Sennett, S. A. Pomponi, P. Whillenz y P. McCarthy. 2008. Identification of the symbiont *Entotheonella* sp. in the mesohyl of the marine sponge *Discodermia* sp. *Int. Soc. Mic. Ecol.* 1-5.
- Cabrera, E y M. Donoso. 1992. Estudios de las características oceanográficas del Caribe colombiano, región III, zona I, PDCTM. *Memorias del VIII Seminario*

- Nacional de Ciencias del Mar y Congreso Centroamericano y del Caribe en Ciencias del Mar. Santa Marta. 543 p.
- Cooper, E. 2004. Drug discovery, CAM and natural products. Advance Access Publication, 1(3): 215-217.
- De Voss, L., K. Rützler, N. Boury-Esnault, C. Donadey y J. Vacelet. 1991. Atlas of sponge morphology/Atlas de morphologie des éponges. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, xii + 117 p.
- Duque, C., A. Bonilla, E. Bautista y S. Zea. 2001. Exudation of low molecular weight compounds (thiobismethane, methyl isocyanide, and methyl isothiocyanate) as a possible chemical defense mechanism in the marine sponge *Ircinia felix*. Biochem. Syst. Ecol. 29: 459-467.
- Díaz, C y K. Rützler. 2001. Sponges: an essential component of Caribbean coral reefs. Bull. Mar. Sci. 69 (2): 535-546.
- Franco, A. 2005. Oceanografía de la ensenada de Gaira: El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe colombiano. Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 56 p.
- Gunasekera, S., M. Gunasekera y R. Longley, Ross. 1990. Discodermolide: a new bioactive polyhydroxilated lactone from the marine sponge *Discodermia dissoluta*. J. Org. Chem. 55: 4912-4915
- Haygood, M., E. W. Schmidt, S. K. Davidson y D. F. Faulkner. 1999. Microbial symbionts of marine invertebrates: opportunities for microbial biotechnology. Journal of Molecular and Microbiological Biotechnology. 1 (1): 33-34.
- Hoppe, W. F. 1988. Growth, regeneration and predation in three species of large coral reefs sponges. Mar. Ecol. Prog. Ser. 50: 117-125
- Hooper, J.N.A., H. Lehnert y S. Zea. 1999. Revision of *Aulospongia* Norman and review of Raspailiidae with rhabdostyles (Porifera: Demospongiae). Mem. Qld. Mus. 43(2): 649-708.

- Hooper, J. N. A y R. W. Van Soest (eds). 2002. *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges*. Kluwer Academic/Plenum, New York. Publishers, Volume 1: 1101p.
- INVEMAR. 2000. Programa Nacional de Investigaciones en Biodiversidad Marina y Costera-PNIBM. Editado por Juan Manuel Díaz Merlano y Diana Isabel Gómez López. Santa Marta, Colombia: INVEMAR-FONADE, MMA, Santa Marta. 83 p.
- Jackson, J. B. 1985. Distribution and Ecology of Clonal and Aclonal Benthic Invertebrates. 297-355. En: Jackson J. B, L. Buss y R. Cook. (eds). *Population Biology and Evolution of Clonal Organism*. Yale University Press, London. 530 p.
- Kelly-Borges, M., E. V. Robinson, S. P. Gunasekera, M. Gunasekera, N. K. Gulavita y S. A. Pomponi. 1994. Species differentiation in the marine sponge genus *Discodermia* (Demospongiae: Lithistida): the utility of Ethanol Extract profiles as species-specific chemotaxonomic markers. *Biochem. Syst. Ecol.* 22 (4): 353-365.
- Kelly-Borges, M. 2000. Description of a new Lithistid sponge from northeastern New Zealand, and consideration of the phylogenetic affinities of families Corallistidae and Neopeltidae. *Zoosystema*. 22(2): 265-283.
- Kelly-Borges, M. 2003. Revision of the sponge genus *Pleroma* Sollas (Lithistida: Megamorina: Pleromidae) from New Zealand and New Caledonia, and description of a new species. *N Z J Mar Freshw Res.* 37: 113-127.
- Kelly-Borges, M. 2009. The marine fauna of New Zealand: Porifera: Lithistid Demospongiae (Rock Sponges). Wellington: NIWA (National Institute of Water and Atmospheric Research), Auckland. 100 p.
- Kelly-Borges, M., M. Ellwood, L. Tubbs y J. Buckeridge. 2007. The Lithistid Demospongiae in New Zealand waters: species composition and distribution. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*. Brazil: 393-404.

- Kohler, K y S. Gill. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences*, 32 (9): 1259-1269.
- Kowalski, R., P. Giannakakou, S. P. Gunasekera, R. E. Longley, B. W. Day y E. Hamel. 1997. The microtubule-stabilizing agent Discodermolide competitively inhibits the binding of Paclitaxel (Taxol) to tubulin polymers, enhances tubulin nucleation reactions more potently than Paclitaxel, and inhibits the growth of Paclitaxel-resistant cells. *Molecular Pharmacology*. (52): 613-622.
- Lehnert, H. y H. Fischer. 1999. Distribution patterns of sponges and corals down to 107 m off North Jamaica. *Mem. Qld. Mus.* 44: 307-316.
- López-Victoria, M. 2003. Interacciones entre esponjas excavadoras del complejo *Cliona aprica* - *C. langae* - *C. caribbaea* y corales pétreos en el Caribe colombiano. Tesis (Maestría). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, Santa Marta. 105p.
- Ludwig, J y J. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology*. Wiley-Interscience publications, New York: 337p.
- Maldonado, M. y C. M. Young. 1996. Bathymetric patterns of sponge distribution on the Bahamian slope. *Deep-Sea. Res.* 43 (6): 897-915.
- Maldonado, M. & C. M. Young. 1998. Limits on bathymetric distribution of keratose sponges: a field test in deep water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 123-139.
- Maldonado, M. 2006. The ecology of the sponge larva. *Can. J. Zool.* 84: 175-194.
- Mateu, J., J. Usó y F. Montes. 1998. The spatial pattern of a forest ecosystem. *Ecol. Model.* 108: 163-174.
- McInerney, J., C. Adams y M. Kelly. 1999. Phylogenetic resolution potential of 18S and 28 rRNA genes within the Lithistid Astrophorida. *Mem Qld Mus.* (44): 343-351.

- McMurray, S. E., J. E. Blum y J. R. Pawlik. 2008. Redwood of the reef: growth and age of the giant barrel sponge *Xestospongia muta* in the Florida Keys. *Mar. Biol.* 155:159–171
- Mickel, S., D. Niederer, R. Daefler, A. Osmani, E. Kuesters, E. Schmid, K. Schaer y R. Gamboni. 2004. Large-Scale Synthesis of the Anti-Cancer Marine Natural Product (+)-Discodermolide. Part 5: Linkage of Fragments C1-6 and C7-24 and Finale. *Organic Process Research & Development.* 8: 122-130.
- Müller, W y Müller. I. 2007. Porifera: and enigmatic taxon disclosed by molecular biology/cell biology. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability.* Brazil: 89-106.
- Osinga, R.; J. Tramper y R. H. Wijffels. 1999c. Cultivation of marine sponges. *Mar. Biotechnol.* 1: 509-532.
- Pawlik, J.R., B. Chanas, R.J. Tooner, y W. Fenical. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 183-194.
- Pawlik, J., 1998. Coral reef sponges: Do predatory fish affect their distribution? *Limnol. Oceanogr.* 43: 1396-1399.
- Pawlik, J.R., G. McFall y S. Zea. 2002. Does the odor from sponges of the genus *Ircinia* protect them from predators? *J. Chem. Ecol.* 28: 1103-1115.
- Piel, J., D. Huin, G. Wen, D. Butzke, M. Platzer, N. Fusetani y S. Matsunaga. 2004. Antitumor polyketide biosynthesis of an uncultivated bacterial symbiont of the marine sponge *Theonella swinohei*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101 (46): 16222-16227.
- Pisera, A. 1999. Postpaleozoic history of the siliceous sponges with rigid skeleton. En: *Mem Qld Mus.* 44: 463-472.
- Pisera, A y C. Lévi. 2002. 'Lithistid' Demospongiae. En: Hooper, John N.A, van Soest Rob W.M (eds). *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges.* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York: 299-301.

- Pomponi, S., M. Kelly, J. K. Reed y A. E. Wright. 2001. Diversity and bathymetric distribution of Lithistid sponges in the tropical Western Atlantic region. *Bull. Biol. Soc. Wash.* (10): 344-353.
- Reed, J.K. y S. Pomponi. 1997. Biodiversity and distribution of deep and shallow water sponges in The Bahamas. *Proc. 8th. Coral Reef Sym. Panama*, 2: 1387-1392.
- Rützler, K. 1970. Spatial competition among Porifera: solution by epizoism. *Oecologia. Berl.* 5(2): 85-95.
- Schirmer, A., R. Gadkari, C. Reeves, F. Ibrahim, E. DeLong y R. Hutchinson. 2005. Metagenomic analysis reveals diverse polyketid synthase gene clusters in microorganism associated with the marine sponge *Discodermia dissoluta*. *Appl Environ Microbiol.* 71 (8): 4840-4849.
- Smith, A., Y. Qiu, D. R. Jones y K. Kobayashi. 1995. Total synthesis of Discodermolide. *J Org Chem.* (117): 12011-12012.
- Smith, A., M. D. Kaufman, T. J. Beauchamp, M. J. LaMarche y H Arimoto. 1999. Gram-Scale Synthesis of (+)-Discodermolide. *Organic Letters.* 1 (11): 1823-1826.
- Sipkema, D., H. W. Blanch y R.H. Wijffels. 2006. Large-scale production of pharmaceuticals by marine sponges: sea, cells or synthesis? Abstracts, 7th Int. Sponge Symp., Río de Janeiro, 7-13 mayo 2006.
- Sokal, R y J. Rohlf. 1981. *Biometry.* W. H. Freeman and Company, San Francisco: 859 p.
- Spurr, A. R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-46
- Uriz, M.J., M. Maldonado, X. Turon y R. Martí. 1998. How do reproductive output, larval behaviour, and recruitment contribute to adult spatial patterns in Mediterranean encrusting sponges. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167: 137-148.
- Van Soest, R. W. M y N. Stentoft. 1988. Studies on the fauna of Curacao and other Caribbean islands: No. 215. Barbados deep-water sponges. Foundation for

- Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles, Amsterdam. 70: 175 p.
- Valderrama, D y S. Zea. 2003. Esquemas de distribución de esponjas arrecifales (Porifera) del noroccidente del golfo de Urabá, Caribe sur, Colombia. Bol. Invest. Mar. Cost. (32): 37-56.
- Wiedenmayer, F. 1994. Contributions to the knowledge of post-Paleozoic neritic and archibenthal sponges (Porifera). Mémoires suisses de Paléontologie. Kommission der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlung, Basel. 116: 147 p.
- Wulff, J.L. 1997. Mutualism among species of coral reef sponges. Ecology 78(1): 146-159.
- Wulff, J.L. 2008. Collaboration among sponge species increases sponge diversity and abundance in a seagrass meadow. Marine Ecology 29 (2008) 193–204.
- Zea, S. 1987. Esponjas del Caribe colombiano. Catálogo científico, 286 p.
- Zea, S. 1993. Recruitment of Demosponges (*Porifera, Demospongiae*) in Rocky and Coral Reefs Habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean. Mar. Ecol. 14 (1): 1-21.
- Zea, S. 1993b. 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.
- Zea, S. 1994. Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs in Santa Marta, Colombian Caribbean. En: van Soest, R, van Kempen, T y Brakeman, J (eds). Sponges in Time and Space. A.A. Balkema, Rotterdam: 257-264.
- Zea, S. 1998. Estado actual del conocimiento en sistemática de esponjas marinas (Porifera) del Caribe colombiano. Bol. Ecotropica. Ecosistemas. Trop. (33): 45-59.

Zea S. 2001. Patterns of sponge (Porifera, Demospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 25 (97): 579-592.

Zea, S y W. De Weerd. 1999. *Haliclona (Haliclona) epiphytica* N sp. (Porifera, Demospongiae, Haplosclerida), a seaweed-dwelling sponge from the Colombian Caribbean. *Beaufortia.* 49 (13): 171-176.