



Long-term coral colonization by an excavating Caribbean sponge

Colonización a largo plazo de corales por una esponja excavadora del Caribe

Ángela Marulanda-Gómez¹, Mateo López-Victoria^{1*} y Sven Zea²

0000-0002-9760-0779

0000-0002-7307-8680

0000-0002-5657-4877

1. Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Cali, Colombia. angelusca@hotmail.com, malov@puj.edu.co * Autor para correspondencia.
2. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, c/o INVEMAR, Santa Marta, Colombia. sezeas@unal.edu.co

RESUMEN

Las ramas muertas de *Acropora palmata* colonizadas por la esponja excavadora *Cliona tenuis* son propensas al desplazamiento, la rotura y la translocación durante fuerte oleaje o mar de fondo de tormentas o huracanes, lo que favorece la dispersión de esta esponja. En las islas del Rosario (Colombia, Caribe), los adultos de *C. tenuis* transportados por fragmentos de *A. palmata* que cayeron sobre corales masivos vivos colonizaron el nuevo coral y mataron posteriormente el tejido vivo del coral recién invadido. Los corales que reclutaron sobre las ramas caídas de *A. palmata* cubiertas de *C. tenuis* también fueron invadidos una vez que la esponja llegó a su base. Para determinar si la incidencia de este fenómeno aumentó desde 2002, cuando se documentó por primera vez, la prevalencia y el modo de colonización de corales por *C. tenuis* se cuantificó nuevamente en 2014, en el mismo arrecife. Aunque es difícil inferir una tendencia a partir de dos muestreos puntuales, el número de colonias de coral colonizadas por *C. tenuis* se duplicó en 2014 y se encontraron nuevos casos de colonización desde ramas de *A. palmata* portadoras de esponjas. Sin embargo, la frecuencia de colonización por esponjas adultas desde las ramas de *A. palmata* en 2014 fue entre la mitad y un quinto menor que en 2002, lo que sugiere que otras formas de colonización en corales masivos pueden estar aumentando o que las tormentas borran la evidencia de adultos colonizadores por la translocación de las ramas de coral que han servido de vectores, como se observó en un caso monitoreado. A medida que pasa el tiempo y aumenta la fragmentación y la erosión del arrecife, la evidencia de colonización de corales pétreos por *C. tenuis* a través de las ramas de *A. palmata* se desvanece.

PALABRAS CLAVE: *Cliona tenuis*, *Acropora palmata*, colonización de corales, bioerosión, tormentas.

ABSTRACT

Dead *Acropora palmata* branches colonized by the excavating sponge *Cliona tenuis* are prone to dislodgement, breakage, and translocation during heavy surge and swell from storms or hurricanes, favoring the dispersion of this sponge. At Islas del Rosario (Colombia, Caribbean), adult *C. tenuis* carried by *A. palmata* fragments that fell onto live massive corals were able to colonize the new coral, subsequently killing live tissue of the newly invaded coral. Corals that recruited onto fallen *A. palmata* branches overgrown with adult *C. tenuis* were also invaded once the sponge reached their base. To determine if the incidence of this phenomenon has increased since 2002 when it was first documented, the mode and prevalence of colonization of corals by *C. tenuis* was again quantified in 2014 on the same reef. Although a trend is difficult to infer from two surveys, the number of coral colonies colonized by *C. tenuis* doubled by 2014, and new cases of colonization from sponge-carrying *A. palmata* branches were found. However, the frequency of colonization by adult sponges from *A. palmata* branches in 2014 was one-half to one-fifth lower than in 2002, demonstrating that other forms of colonization onto massive corals may be increasing, or that storms erase the evidence of adult colonization by translocating vector coral branches, as was observed in one monitored case of transmission. As time passes and the fragmentation and erosion of the reef increases, the evidence of colonization of stony corals by *C. tenuis* through *A. palmata* branches vanishes.

KEY woRDS: *Cliona tenuis*, *Acropora palmata*, coral colonization, bioerosion, storms.

DOI: 1025268/bimc.invemar.2020.49.1.776

Publicado por INVEMAR

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by INVEMAR

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, la mortalidad coralina en los arrecifes del Caribe ha estado acompañada de un incremento en la abundancia de esponjas excavadoras incrustantes. Estas esponjas pueden matar el tejido coralino y, al mismo tiempo, debilitar el esqueleto de los corales (Rützler, 2002; López-Victoria y Zea, 2005; Ward-Paige *et al.*, 2005; Schönberg y Ortiz, 2008; Chaves-Fonnegra y Zea, 2011). *Cliona tenuis* (Zea y Weil, 2003) (Porifera, Demospongiae, Clionaida, Clionaidae) es una esponja excavadora incrustante zooxantelada de color café a café-negro, que presentó un crecimiento significativo de su población después de la mortalidad masiva del coral cuerno de alce, *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), a principios de la década de 1980, en zonas coralinas de barlovento en el Caribe. La liberación de espacio resultante de la mortalidad de *A. palmata* produjo la ocupación oportunista de esta esponja, la cual continuó aumentando en abundancia desde ese entonces (Cortés *et al.*, 1984; Williams *et al.*, 1999; Aronson *et al.*, 2002; Rützler, 2002; López-Victoria y Zea, 2005). Las larvas de *C. tenuis* parecen asentarse preferiblemente en porciones muertas de corales, crecer lateralmente a través de filamentos de excavación pioneros que penetran el esqueleto debajo de los pólipos y después matar el tejido coralino afectado y bioerodar parcialmente el esqueleto del coral (López-Victoria y Zea, 2005). De esta manera, *C. tenuis* puede desplazar y reemplazar efectivamente la cobertura coralina viva (López-Victoria *et al.*, 2003, 2006; López-Victoria y Zea, 2005). Adicionalmente, los adultos de *C. tenuis* que colonizan ramas de *A. palmata* pueden invadir nuevo tejido vivo de corales masivos cuando las ramas sueltas caen sobre ellos durante fuerte oleaje, dispersando la esponja a lo largo del arrecife y provocando una mayor mortalidad coralina.

Cliona tenuis también puede invadir desde abajo y recubrir nuevas colonias de coral que se han establecido en las ramas de *A. palmata* colonizadas por la esponja (López-Victoria y Zea, 2004). Sin embargo, el auge de la población de *C. tenuis* parece haber alcanzado un punto de equilibrio en el 2000 y durante todo el 2010, ya que su habilidad de ocupar nuevo espacio a expensas de los corales está siendo compensada por el encogimiento del tejido de la esponja a causa del escape del coral por crecimiento ascendente (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017) y por la competencia con macroalgas (González-Rivero *et al.*, 2016).

Cliona tenuis es capaz de sobrevivir a la fragmentación y los trasplantes pueden establecerse nuevamente y crecer en nuevo sustrato (López-Victoria *et al.*, 2003; López-Victoria

INTRODUCTION

Coral mortality over the last decades on Caribbean reefs was accompanied by an increase in the abundance of encrusting excavating sponges, which can directly kill coral tissue while simultaneously weakening coral skeletons (Rützler, 2002; López-Victoria and Zea, 2005; Ward-Paige *et al.*, 2005; Schönberg and Ortiz, 2008; Chaves-Fonnegra and Zea, 2011). *Cliona tenuis* (Zea and Weil, 2003) (Porifera, Demospongiae, Clionaida, Clionaidae) is a dark brown encrusting and excavating, zooxanthellae-bearing sponge, which experienced a significant population increase following the massive die-off of the elkhorn coral, *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), that occurred in the early 1980s across the Caribbean on exposed windward reef zones. The release of space from *A. palmata* mortality led to the opportunistic occupation by this sponge, which increased in abundance thereafter (Cortés *et al.*, 1984; Williams *et al.*, 1999; Aronson *et al.*, 2002; Rützler, 2002; López-Victoria and Zea, 2005). Larvae of *C. tenuis* seem to preferentially settle on recently dead coral portions, grow laterally through pioneer excavating filaments that penetrate the skeleton underneath the polyps, and subsequently kill affected coral tissues and partly bioerode the coral skeleton (López-Victoria and Zea, 2005). Thus, *C. tenuis* can effectively displace and replace live coral cover (López-Victoria *et al.*, 2003, 2006; López-Victoria and Zea, 2005). In addition, adult *C. tenuis* colonizing *A. palmata* branches can invade new live massive corals when loose branches are smashed against them during heavy swell, dispersing the sponge throughout the reef and eliciting further coral mortality.

Cliona tenuis can also invade from below and overgrow new coral colonies that have established on the sponge-colonized *A. palmata* branches (López-Victoria and Zea, 2004). However, the population boom of *C. tenuis* seems to have reached a standstill by the 2000 and throughout the 2010, as its ability to occupy new space at the expense of corals is being compensated by sponge tissue shrinkage, coral escape by upward growth (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017), and by macroalgal competition (González-Rivero *et al.*, 2016).

Cliona tenuis is able to survive fragmentation and transplants can reattach and grow in new substratum (López-Victoria *et al.*, 2003; López-Victoria and Zea, 2005). Strong surge from storms and hurricanes are progressively breaking dead fragments of *A. palmata* previously colonized by *C. tenuis* and thus likely increasing *C. tenuis* translocation throughout the reef (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017). As the

y Zea, 2005). El fuerte oleaje producido por tormentas y huracanes rompe progresivamente fragmentos muertos de *A. palmata* previamente colonizados por *C. tenuis* y, por lo tanto, es probable que aumente la translocación de *C. tenuis* en todo el arrecife (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017). Debido a que la frecuencia e intensidad de tormentas tropicales y huracanes se espera que aumenten con el cambio climático (Knutson y Tuleya, 2004), la hipótesis que surge es que el fenómeno de dispersión y colonización de nuevos corales masivos por la esponja, a través de fragmentos de coral, incrementará con el tiempo (López-Victoria y Zea, 2004). Con el fin de probar esta predicción, en el presente estudio comparamos la frecuencia de colonización de corales masivos por *C. tenuis* mediante la dispersión de ramas muertas de *A. palmata* y por otros medios (*i.e.*, desde abajo), entre 2002 y 2014, en el mismo sector del arrecife en las islas del Rosario, Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

En un estudio realizado en 2002, López-Victoria y Zea (2004) determinaron la proporción de diferentes medios de colonización de *Cliona tenuis* en la parte norte de las islas del Rosario, en un sector al norte de la isla Majayura (ubicada en el complejo de islas de Pajarales). Con el fin de identificar cambios en el área de estudio durante los siguientes 12 años, en julio de 2014 repetimos el muestreo en el mismo sitio, utilizando la misma metodología. Un área de 560 m² del arrecife fue muestreada por medio de transectos de banda (20 x 4 m c/u) desplegados sucesivamente utilizando una cinta métrica extendida como guía. Se contaron los individuos de *C. tenuis* observados a menos de dos metros a cada lado de la cinta, utilizando una varilla de 1 m como referencia, y se registraron sus modos aparentes de colonización. Los mismos cuatro modos de colonización de la esponja definidos por López-Victoria y Zea (2004) fueron empleados: (D) contacto directo, cuando un fragmento de *A. palmata* portador de una esponja adulta estaba aún apoyada contra el coral y la esponja parecía haber colonizado y crecido desde el punto de contacto; (P) posible contacto previo, cuando un fragmento de *A. palmata* portador de esponja estaba cerca (generalmente en o cerca de la base), pero en el momento de la observación no tocaba el coral donde la esponja crecía; (U) desconocido, cuando no se observaba ningún fragmento de *A. palmata* portador de esponja cerca de la colonia de coral colonizada por la esponja; y (S) desde el sustrato, cuando una colonia de coral asentada sobre una rama muerta de *A. palmata* había sido colonizada por la extensión de una esponja adulta ya presente en la rama. Probablemente los casos de colonización (U)

frequency and intensity of tropical storms and hurricanes is expected to increase with climate change (Knutson and Tuleya, 2004), we hypothesized that this phenomenon of sponge dispersion and colonization of new massive corals via coral fragments will increase with time (López-Victoria and Zea, 2004). To test this prediction, we compared the frequency of massive coral colonization by *C. tenuis* through dispersion of dead branches of *A. palmata* and through other modes (*i.e.*, from below), between 2002 and 2014, in the same reef sector at Islas del Rosario, Colombia.

MATERIALS AND METHODS

In a previous study carried out in 2002, López-Victoria and Zea (2004) determined the proportion of different modes of colonization of *Cliona tenuis* in the northern sector of the coral reef of the Pajarales complex at Majayura Island, Islas del Rosario, Colombia. In order to detect changes at the study site over the ensuing 12-year period, in July 2014 we repeated the measurements at the same site following the same methodology. A 560 m² area of the reef was surveyed through successively deployed belt transects (20 x 4 m each) using an extended measure tape as a guide. Individuals of *C. tenuis* observed within two meters of each side of the tape were counted, using a 1 m rod as a reference, and their apparent modes of colonization were recorded. The same four modes of sponge colonization that were defined by López-Victoria and Zea (2004) were used: (D) direct contact, when an adult sponge-carrying *A. palmata* fragment was found still leaning against the coral, and the sponge had apparently colonized and spread from the contact point; (P) previous possible contact, when there was a sponge-carrying *A. palmata* fragment lying close (usually at or near the base), but not currently touching the coral on which the sponge was living; (U) unknown, when the sponge-colonized coral colony did not have any sponge-carrying *A. palmata* fragment lying close by; and (S) from the substratum, when a coral colony that had settled on an *A. palmata* dead branch had been reached and colonized by the spread of an adult sponge already present on the branch. Case (U) colonization was probably occurring from direct larval settlement, but there was no way to confirm it. Changes in the proportion of these four modes of colonization of *C. tenuis* from 2002 to 2014 were compared by a Pearson's Chi-squared test of independence, with the null hypothesis that the proportions of colonization modes were not different between years, using the R `chisq.test(frec)` routine (R Core Team, 2016). Cover of corals and other

ocurrieron debido a contacto directo durante el asentamiento de larvas, pero esto no fue posible de confirmar. Los cambios en la proporción de estos cuatro modos de colonización de *C. tenuis* de 2002 a 2014 se compararon mediante una prueba de independencia Chi-cuadrado de Pearson, con la hipótesis nula de que las proporciones de los modos de colonización no eran diferentes entre años, utilizando la rutina R `chisq.test (frec)` (R Core Team, 2016). La cobertura de corales y de los principales componentes bentónicos, los cuales habían sido estimados en 2001 (López-Victoria y Zea, 2005), se estimaron nuevamente en 2014. El porcentaje de cobertura de área se estimó a partir de las guías de la cinta métrica desplegadas para los transectos de banda (n=3 para 2001, y n=7 para 2014), utilizando la distancia lineal de la cinta que interceptó cada componente, y se calculó como porcentaje de longitud con relación a la longitud total de la cinta. La cobertura de cada componente bentónico fue comparada entre años por medio de la prueba Mann-Whitney U, utilizando la rutina `wilcox.test` (R Core Team, 2016).

Adicionalmente, el progreso de colonización de cuatro colonias de coral masivas colonizadas por *C. tenuis* marcadas entre 2001 y 2002 (López-Victoria *et al.*, 2003) y en 2004 (Márquez *et al.*, 2006; Márquez y Zea, 2012), fueron monitoreadas a partir de series fotográficas y observaciones en campo. Cuando estas colonias de coral fueron marcadas por primera vez, una rama de *A. palmata* portador de esponja estaba inclinada sobre estas. A partir de esta rama, *C. tenuis* inició la colonización del coral hospedero. Estas colonias de coral fueron utilizadas por López-Victoria y Zea (2004) para calcular una fecha aproximada de contacto, y para relacionar esto con la incidencia de tormentas y huracanes. En 2014, localizamos de nuevo estas colonias de coral para evaluar la capacidad de la esponja para sobrevivir en fragmentos de *A. palmata*, y de dispersarse en el coral masivo.

RESULTADOS

El número de colonias de coral vivas colonizadas por *Cliona tenuis* fue más del doble: de 202 en 2002 a 423 en 2014. En 2014, 5,7 % de las interacciones esponja-coral correspondieron a colonización del coral por medio de contacto directo (D) y 4,0 %, a posible contacto previo (P) (Figura 1). Las ramas de *A. palmata* muertas eran relativamente grandes (> 1 m en longitud) y estaban parcial o completamente cubiertas por *C. tenuis*. En 4,7 % de los casos, la esponja colonizó los corales a partir del sustrato (S) mientras que en 85,6 % de los casos, el modo de colonización de la esponja fue desconocido (U). En 2014

major benthic components, which had been estimated in 2001 (López-Victoria and Zea, 2005), were estimated again in 2014. Percent areal cover was estimated from the measure tape guides deployed for the band transects (n=3 for 2001 and n=7 for 2014), by using the linear distance of the tape that intercepted each component, and calculated as percent length relative to the total tape length. Cover of each benthic component was compared between years by Mann-Whitney U tests using the R `wilcox.test` routine (R Core Team, 2016).

The colonization progress of four *C. tenuis*-colonized massive coral colonies that were marked between 2001 and 2002 (López-Victoria *et al.*, 2003) and in 2004 (Márquez *et al.*, 2006; Márquez and Zea, 2012), was also monitored from photographic series and field observations. These coral colonies had, when first marked, a leaning branch of sponge-carrying *A. palmata* from which *C. tenuis* had begun the colonization of the coral host. These coral colonies had been used by López-Victoria and Zea (2004) to calculate an approximate date of contact, and to relate it with major hurricanes or storms. In 2014, we again localized these coral colonies to evaluate the ability of the sponge to survive in the *A. palmata* fragment, and to spread into the massive host coral.

RESULTS

The number of live coral colonies colonized by *Cliona tenuis* more than doubled from 202 in 2002 to 423 in 2014. In 2014, 5.7 % of the sponge-coral interactions accounted for colonization of the coral through direct contact (D), and 4.0 % consisted of previous possible contact (P) (Figure 1). The *A. palmata* dead branches were large (> 1 m in length), and partially or completely covered by *C. tenuis*. In 4.7 % of the cases, the sponges had colonized the corals from the substratum (S), while in 85.6 % of the cases the origin of the colonization by the sponges was unknown (U). In 2014 we observed 24 new sponge-coral interactions in which *C. tenuis* had colonized the massive corals from a sponge-colonized *A. palmata* branch. We assumed these were new interactions because: i) between 2001 and 2004 we meticulously searched for (and marked) all coral colonies affected by *C. tenuis* in the core of the study site where we found the new cases; and ii) the distance advanced by the sponge into the coral was short enough not to have occurred before 2001-2002. Overall, the proportion of the different modes of colonization changed significantly from 2002 to 2014 (Pearson's Chi-squared test of independence $\chi^2 = 87.016$, $df = 3$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$). All modes of colonization

se observaron 24 nuevas interacciones de esponja-coral en las cuales *C. tenuis* colonizó corales masivos a partir de una rama de *A. palmata* portadora de la esponja. Se asume que estas fueron nuevas interacciones porque: i) entre 2001

from adult sponges showed a reduction from a half to almost a fifth in 2014 compared to 2002, while the unknown (U) cases almost doubled in 2014, although still being the more widespread case (Figure 1).

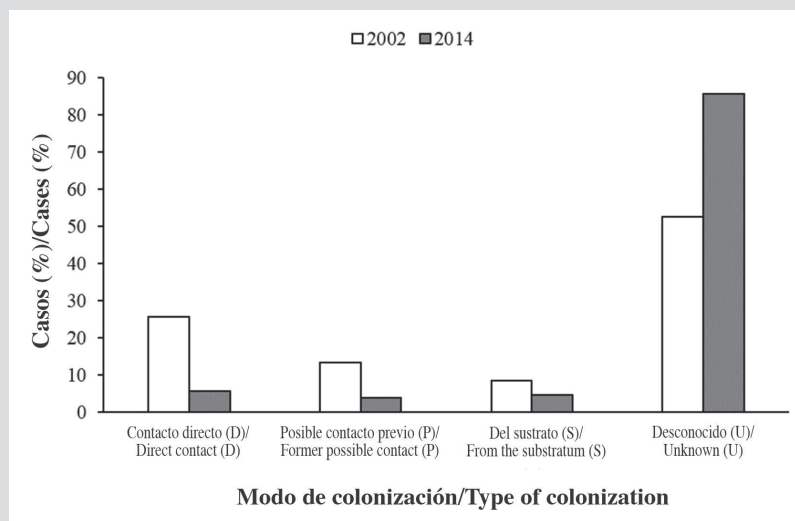


Figura 1. Porcentaje de individuos de *Cliona tenuis* que colonizaron colonias de coral a partir de los cuatro modos de colonización, definidos en el presente estudio, para 2002 y 2014. En ambos años, 560 m² fueron muestreados. Los transectos de banda fueron desplegados en el mismo sector del arrecife.

Figure 1. Percentage of *Cliona tenuis* individuals found colonizing coral colonies from the four modes of colonization defined in this work for 2002 and 2014. In both years, 560 m² were surveyed; band transects were deployed in the same sector of the reef.

y 2004 buscamos y marcamos meticulosamente todas las colonias de coral afectadas por *C. tenuis* en el área de estudio donde encontramos los nuevos casos; y ii) la distancia que la esponja avanzó en el coral fue lo suficientemente corta como para haber ocurrido antes de 2001-2002. En general, la proporción de los diferentes modos de colonización cambió significativamente de 2002 a 2014 (prueba de independencia Chi-cuadrado de Pearson, $X^2 = 87,016$, $df = 3$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$). Todos los modos de colonización de esponjas adultas disminuyeron a la mitad o hasta una quinta parte en 2014 si se compara con 2002. Mientras tanto, los casos desconocidos (U) casi que se duplicaron en 2014. Este siguió siendo el modo de colonización más común (Figura 1).

En 2014, se encontraron diez especies de coral colonizadas por *C. tenuis* a través de contacto directo (D) o desde el sustrato (S). La mayoría de casos de colonización por contacto directo (D) ocurrió en especies masivas grandes como *Pseudodiploria strigosa* (Dana), *orbicella annularis* (Ellis y Solander) y *Siderastrea siderea* (Ellis y Solander) (Tabla 1). Las especies de coral laminares, incrustantes, de montículo bajo, ramificadas o foliosas, como *Undaria agaricites* (Linnaeus), *Millepora alcicornis* (Linnaeus) y *Porites astreoides* (Lamarck) fueron colonizadas

In 2014, we found *C. tenuis* colonizing ten coral species through direct contact (D) or from the substratum (S). Most colonization through direct contact (D) occurred on large, massive-growing species like *Pseudodiploria strigosa* (Dana), *orbicella annularis* (Ellis and Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis and Solander) (Table 1). Laminar, encrusting, low mound, branching or foliose coral species like *Undaria agaricites* (Linnaeus), *Millepora alcicornis* (Linnaeus), and *Porites astreoides* (Lamarck) were colonized mainly from the substratum (S). Colonization through direct contact (D) showed a reduction from 2002 to 2014 for most coral species. *P. astreoides* was not found to be colonized through direct contact (D) in 2014, but it continues to be the coral species more affected by the attack of *C. tenuis* from the substratum (S). Other differences between years include the colonization of *Colpophyllia natans* (Houttuyn) and the colonization from the substratum (S) in *Pseudodiploria* spp. and *Diploria labyrinthiformis* (Linnaeus), events that were not observed in 2002. The decrease of sponge colonization through direct contact is unlikely related to a reduction on coral cover between the studied years since no significant differences in mean percent cover of the major benthic components was observed (Mann–Whitney U-test, $P > 0.05$, Figure 2).

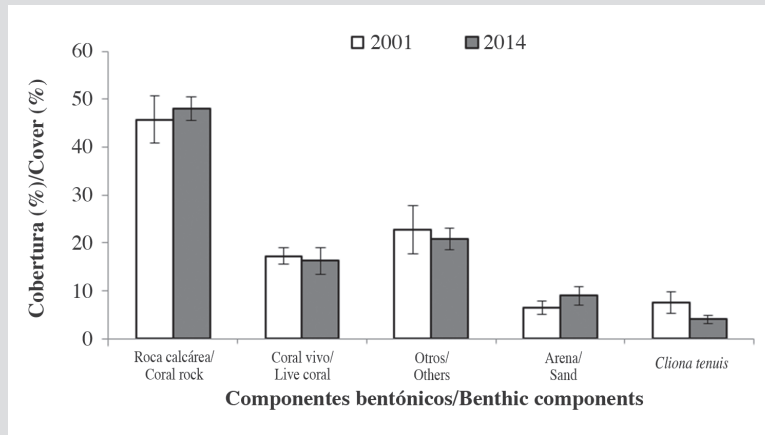


Figura 2. Porcentaje promedio de los principales componentes bentónicos y de *Cliona tenuis* en el área de estudio en 2001 y 2014. Roca coralina: coral muerto y pavimento; arena (que incluye escombros coralinos); otros: macroalgas y otros invertebrados. Datos de 2001 de López-Victoria y Zea (2005). Datos obtenidos de transectos lineales (20 m) desplegados en el mismo sector del arrecife, utilizando las guías de cintas métricas de los transectos de banda; 2001 n=3, 2014 n=7.

Figure 2. Mean percent cover of major benthic components and *Cliona tenuis* in the studied area in 2001 and 2014. Values are means (± 1 SE). cro: coral rock (dead coral and pavement); lco: live coral; snd: sand and rubble; other: macroalgae and other invertebrates; cten: *C. tenuis*. Data for 2001 from López-Victoria and Zea (2005). Data obtained from 20 m linear transects deployed in the same sector of the reef, using the guide measure tapes of the band transects; n=3 for 2001, n=7 for 2014.

Tabla 1. Número y porcentaje de colonias de coral colonizadas por *Cliona tenuis* por contacto directo (D) o desde el sustrato (S) para 2002 y 2014. Datos de 2002 de López-Victoria y Zea (2004).

Table 1. Number and percentage of coral colonies overgrowth by *Cliona tenuis* by direct contact (D) or from the substratum (S) for 2002 and 2014. Data of 2002 from López-Victoria and Zea (2004).

Especies de coral/ Coral species	2002				2014			
	Contacto directo (D)/ Direct contact (D)		Del sustrato (S)/From substratum (S)		Contacto Directo (D)/ Direct contact (D)		Del sustrato (S)/From substratum (S)	
	Conteo total/ Total count	% del total/ % of total	Conteo total/ Total count	% del total/ % of total	Conteo total/ Total count	% del total/ % of total	Conteo total/ Total count	% del total/ % of total
<i>Undaria agaricites</i>			2	11.8			2	10.0
<i>Acropora palmata</i> (viva/live)			1	5.9				
<i>Colpophyllia natans</i>	2	3.8						
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	2	3.8			1	4.3	2	10.0
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	12	23.1			6	26.1	2	10.0
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	1	1.9			1	4.3	1	5.0
<i>Millepora alcicornis</i>			2	11.8			1	5.0
<i>Montastraea cavernosa</i>	1	1.9			1	4.3		
<i>orbicella annularis</i>	7	13.5			6	26.1		
<i>orbicella faveolata</i>	13	25.0			3	13.0		
<i>Porites astreoides</i>	1	1.9	10	58.8			11	55.0
<i>Siderastrea siderea</i>	13	25.0	2	11.8	5	21.7	1	5.0
Total	52	100	17	100	23	100	20	100

principalmente desde el sustrato (S). La colonización a partir de contacto directo (D) presentó una reducción de 2002 a 2014 para la mayoría de especies de coral. No se observó la colonización por contacto directo (D) en *P. astreoides* en 2014, pero siguió siendo la especie más afectada por el ataque de *C. tenuis* desde el sustrato (S). Otras diferencias a resaltar entre años son la colonización de *Colpophyllia natans* (Houttuyn) y la colonización desde el sustrato (S) de

The marked colonies in which *C. tenuis* colonization originated through direct contact (D) revealed both advance and retreat of the sponge over time. The photographs series showed that the sponge increased its surface area during the first four years, but in the forthcoming years, some of the sponges started to show tissue loss (Figure 3) while others continued growing and undermining the coral host until the colony died almost completely. There was a particular colony

Pseudodiploria spp. y *Diploria labyrinthiformis* (Linnaeus), eventos que no fueron observados en 2002. Es poco probable que la disminución en la colonización de la esponja por medio del contacto directo (D) esté relacionada con una reducción en la cobertura coralina entre los años muestreados, ya que no hubo diferencias significativas en el porcentaje promedio de la cobertura de los principales componentes bentónicos (Mann-Whitney U, $p > 0,05$, Figura 2).

Las colonias marcadas donde la colonización de *C. tenuis* ocurrió por contacto directo (D) revelaron que la esponja avanza y se contrae a lo largo del tiempo. Las series

de *P. strigosa* (colony ID 1913, Figure 3) that in 2002 had a large (> 1 m in length) branch of *A. palmata* leaning against it, from which the sponge had colonized the coral, but the coral had partly escaped by upward dome-like growth. In 2014, the *A. palmata* branch was found detached from the massive coral and *C. tenuis* had completely overtaken the space previously shadowed by the *A. palmata* fragment. This case confirmed the sequence of the process of translocation of a sponge-carrying *A. palmata* branch, colonization and spread of *C. tenuis* over a massive coral colony, coral partial escape, and detachment of the sponge-carrying branch (Figure 3).

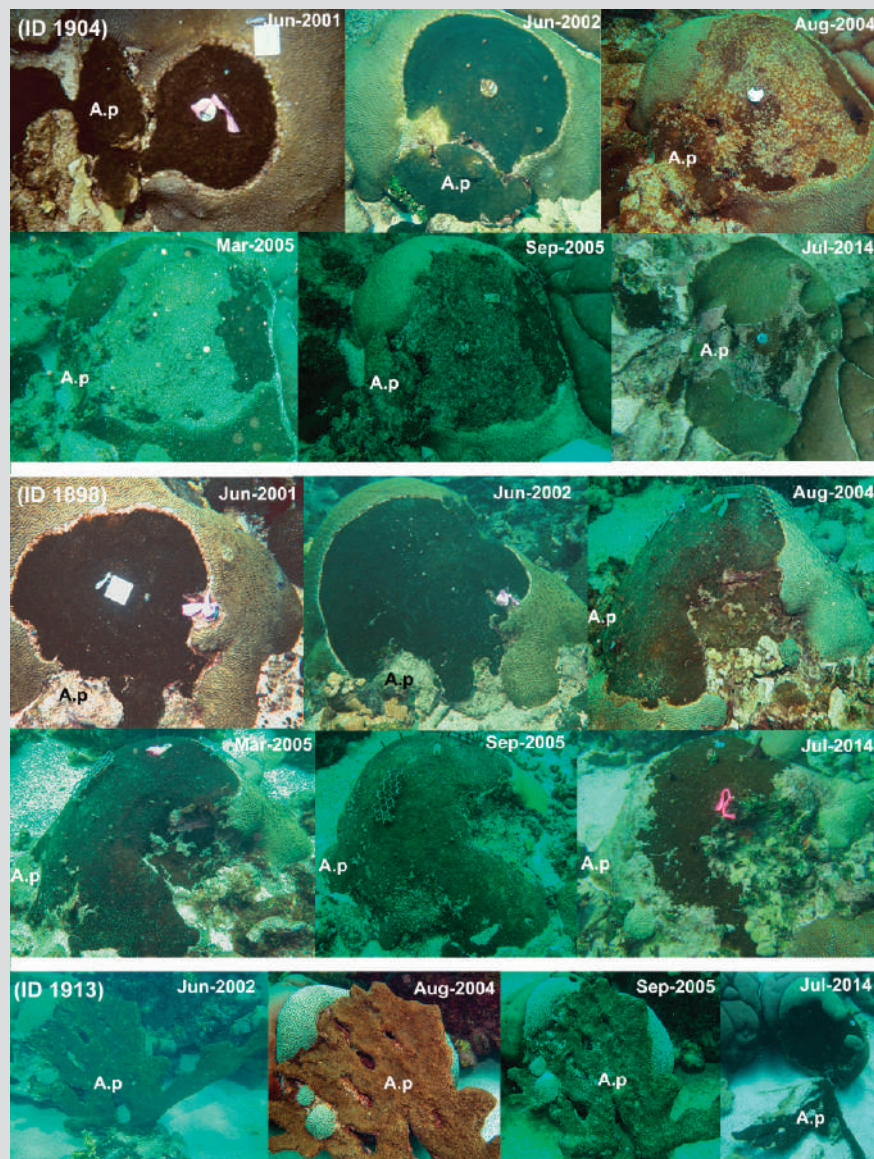


Figura 3. *Cliona tenuis* incrustando y socavando a *Pseudodiploria strigosa*. Fotografía de los individuos de esponja ID 1898, 1904 y 1913 al momento de su marcaje (junio de 2001 o julio de 2002) y en varios intervalos de tiempo, hasta julio de 2014. A.p: fragmento original de *Acropora palmata* acarreado a *C. tenuis*.

Figure 3. *Cliona tenuis* encrusting and undermining *Pseudodiploria strigosa*. Underwater photographs of sponge individuals ID 1898, 1904 and 1913 at marking (June 2001 or July 2002), and at various times until July 2014. A.p: original *C. tenuis*-carrying *Acropora palmata* fragment.

fotográficas mostraron que las esponjas incrementaron su área de superficie durante los primeros cuatro años, pero en los siguientes la pérdida de tejido fue evidente en algunos individuos (Figura 3). Por su parte, otras esponjas siguieron creciendo y socavando el coral huésped hasta ocasionar la muerte completa de la colonia. Un caso particular fue el de una colonia de *P. strigosa* (colonia ID 1913, Figura 3) que en 2002 presentaba una rama grande (> 1 m en longitud) de *A. palmata* encima, desde la cual la esponja colonizó el coral. Aun así, el coral logró escapar parcialmente a la colonización de la esponja por el crecimiento ascendente en forma de domo. En 2014, la rama de *A. palmata* se desprendió del coral masivo y *C. tenuis* colonizó por completo el espacio previamente sombreado por el fragmento de *A. palmata*. Este caso confirma el proceso de translocación a partir de una rama de *A. palmata* portadora de la esponja, la colonización y dispersión de *C. tenuis* en una colonia de coral masiva, el escape parcial del coral y el desprendimiento de la rama portadora de esponja (Figura 3).

DISCUSIÓN

La predicción en el incremento de la dispersión de adultos de *C. tenuis* por medio de fragmentos de *A. palmata* portadores de esponja no fue respaldada por nuestros datos. Por el contrario, los casos de colonización por este método durante los doce años de duración de nuestro estudio (*i.e.*, 2002 a 2014) disminuyeron de la mitad a un tercio. Sin embargo, el método de dispersión y colonización a través de estos fragmentos aún está ocurriendo en el arrecife coralino muestreado. Las observaciones de nuevos corales colonizados por la translocación de ramas de *A. palmata* proporciona evidencia de este fenómeno. El monitoreo de casos de contacto directo (D) previamente marcados confirma cómo opera el proceso de colonización por medio de la translocación de ramas de coral, desde la translocación de la rama hasta la colonización y avance de la esponja, el eventual escape (o muerte) del coral y el posible desprendimiento de la rama.

El oleaje normal del sitio de estudio expuesto al viento no es lo suficientemente fuerte por sí solo como para mover las ramas de *A. palmata*. Por tanto, es más probable que la translocación de fragmentos de *A. palmata* portadores de esponja esté mediada por fuerte oleaje. De hecho, el tiempo inicial de colonización de *C. tenuis* en corales masivos, rastreado en 2002 a partir de las tasas de crecimiento de la esponja, coincide aproximadamente con oleaje de huracanes registrados cerca del arrecife coralino muestreado (López-

DISCUSSION

Our predicted increase of adult *C. tenuis* dispersion via sponge-carrying *A. palmata* fragments was not supported by the data. Instead, the cases of colonization by this method during the intervening 12 years of our study (*i.e.*, 2002 to 2014) decreased by one-half to one-third. However, the method of dispersion and colonization through these fragments is still occurring in the surveyed coral reef. Observations of newly colonized corals through translocation of *A. palmata* branches provides evidence for this phenomenon. Monitoring of previously marked cases of direct contact (D) confirmed how the process of colonization through translocated coral branches operates, from branch translocation, to sponge colonization and advance, to eventual coral escape (or death), and possible branch detachment.

The normal surge of the wind-exposed study site is by itself not strong enough to move the *A. palmata* branches. Thus, the translocation of sponge-carrying *A. palmata* fragments is likely mediated by heavy surge. In fact, initial time of *C. tenuis* colonization on massive corals, traced back in 2002 from sponge growth rates, showed to coincide approximately with hurricane swell reaching the surveyed coral reef (López-Victoria and Zea, 2004). With our finding of new cases in 2014, we confirm the idea that this mode of coral colonization by *C. tenuis* in Caribbean reefs through heavy surge is still occurring. The observed decrease for this mode of colonization from 2002 to 2014 is, however, contradictory, unless the same persistent process of branch translocation is taken into account.

Indeed, we showed that heavy surge can also remove a branch leaning on an invaded coral head, erasing the evidence of previous direct contact and invasion. In fact, four hurricanes and three tropical storms passed close to the studied area from 2002 to 2014 (Table 2) providing a scenario for both further colonization and erasure of evidence to take place. The concomitant absolute and relative increase from 2002 to 2014 of cases with unknown mode of colonization (*i.e.*, part of which may have had the evidence of direct contact erased) further supports this hypothesis.

Tabla 2. Huracanes y tormentas tropicales en el área de estudio entre 2002 y 2014. Huracán: viento sostenido máximo 64 kt (33 ms^{-1}) o más. Huracán mayor: viento sostenido máximo 96 kt (50 ms^{-1}) o más. Tormenta tropical: viento sostenido máximo 34-63 kt ($17-32 \text{ ms}^{-1}$). Fechas basadas en el horario UTC. Incluyen la etapa de depresión tropical. Fuente: División de Investigación de Huracanes de AOML/NOAA (<https://www.aoml.noaa.gov/hrd/>).

Table 2. Hurricanes and tropical storms that affected the study area between 2002 and 2014. Tropical storm: maximum sustained winds 34–63 kt ($17-32 \text{ ms}^{-1}$). Hurricane: maximum sustained winds 64 kt (33 ms^{-1}) or higher. Major hurricane: maximum sustained winds 96 kt (50 ms^{-1}) or higher. Dates based on UTC time and include tropical depression stage. Source: Hurricane Research Division of AOML/NOAA (<https://www.aoml.noaa.gov/hrd/>).

Year/Año	Closest hurricane/Huracán más cercano	Dates/Fechas	Class/Clase
2002	-		
2003	Odette	4-7 dic.	Tropical storm/Tormenta tropical
2004	Earl	13-15 ago.	Tropical storm/Tormenta tropical
2005	Emily	11-21 jul.	Hurricane/Huracán
2006	-		
2007	Felix	31 ago.-5 sep.	Major hurricane/Huracán mayor
2010	Matthew	23-28 sep.	Tropical storm/Tormenta tropical
2010	Thomas	29 oct.-14 nov.	Hurricane/Huracán
2011	-		
2012	Sandy	22 oct.-2 nov.	Hurricane/Huracán

Victoria y Zea, 2004). Con las observaciones de nuevos casos en 2014, confirmamos la idea de que este modo de colonización de corales por *C. tenuis*, mediado por fuerte oleaje, sigue ocurriendo en los arrecifes del Caribe. La disminución de este modo de colonización de 2002 a 2014 es, sin embargo, contradictoria, a menos que se tenga en cuenta el mismo proceso persistente de translocación de ramas.

En efecto, en el presente estudio mostramos que el fuerte oleaje también es capaz de desprender ramas apoyadas en colonias de coral colonizadas por la esponja, lo cual borra la evidencia de contacto directo e invasión previa. Cuatro huracanes y tres tormentas tropicales pasaron cerca del área de estudio entre 2002 y 2014 (Tabla 2), lo cual indica que la colonización por parte de la esponja está ocurriendo a la vez que la evidencia se desvanece. El aumento absoluto y relativo de 2002 a 2014 de casos con un modo desconocido (U) de colonización (*i.e.*, de los cuales se pueden haber borrado la evidencia de contacto directo) respalda aún más esta hipótesis.

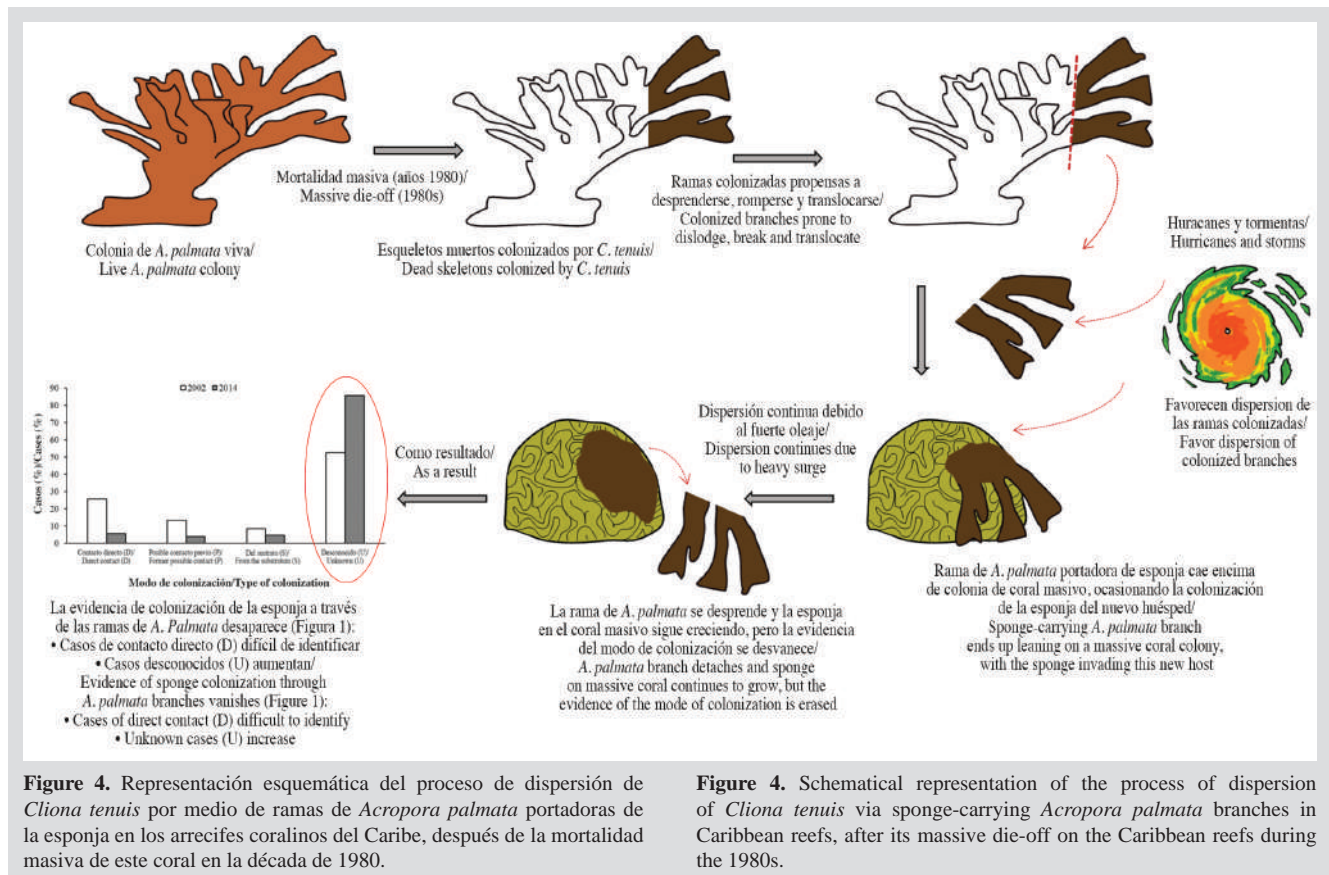
A pesar de que la cobertura y la densidad de *C. tenuis* en el área de estudio no cambió significativamente durante los doce años, cambios en la dinámica de la esponja son evidentes a partir de un aumento en el número de esponjas más pequeñas (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017) y de nuevos casos de colonización. Aunque la abundancia de la población de *C. tenuis* parece estar en estasis, el incremento en la colonización y la mortalidad coralina por parte de la esponja representa un problema a largo plazo para la recuperación de los arrecifes.

Even though cover and density of *C. tenuis* in the studied site has not significantly changed during these 12 years (Figure 2), changes in the dynamics of *C. tenuis* are evident from an increase in the number of smaller sponges (Marulanda-Gómez *et al.*, 2017), and of new colonization cases. Despite the apparent stasis in *C. tenuis* population abundance, its increased coral colonization and mortality represents a long-term problem for reef recovery.

Our results showed that colonization from the substratum (S) increased for massive corals (*P. strigosa*, *P. clivosa* [Ellis and Solander, 1786], and *D. labyrinthiformis*). This likely occurs because these more slowly recruiting and growing species have had time to colonize dead branches of *A. palmata* during the 12 years lapse; the faster recruiting species like *U. agaricites*, *M. alcornis*, and *P. astreoides* were the more frequent colonizers in 2002. All these colonies settling onto dead *A. palmata* are thus more vulnerable to be physically detached. Excavating sponges attack the exposed coral skeleton around its base, which cause the colony to dislodge, frequently dying buried by sediments (Goreau and Hartann, 1963). Carballo *et al.* (2008) found that around 41 % of live coral heads affected by boring sponges were completely detached. Overall, bioeroders, like clionoids, can reduce recruitment success and erode coral reef substrata, causing the breakdown of the reef framework and preventing reef recovery (Glynn and Colgan, 1992; Rützler, 2002), a process which is currently happening at Islas del Rosario.

Los resultados del presente trabajo muestran que la colonización desde el sustrato (S) aumentó para corales masivos (*P. strigosa*, *P. clivosa* [Ellis y Solander, 1786] y *D. labyrinthiformis*). Esto probablemente ocurre porque estas especies de reclutamiento y crecimiento más lento han tenido tiempo de colonizar ramas muertas de *A. palmata* durante el lapso de doce años. Las especies de reclutamiento

In conclusion, *C. tenuis*-carrying *A. palmata* branches persist as vectors that disperse and translocate this sponge during heavy surge, causing further coral death. As time passes and the fragmentation and erosion of the reef increases, the evidence of the colonization of stony corals by *C. tenuis* through *A. palmata* branches vanishes, making it hard to detect previous cases by direct contact (Figure 4).



más rápido como *U. agaricites*, *M. alcicornis* y *P. astreoides* fueron más frecuentemente colonizadas en 2002. Todas estas colonias establecidas en ramas de *A. palmata* muertas son, por lo tanto, más vulnerables al desprendimiento físico. Las esponjas excavadoras atacan el esqueleto expuesto en la base del coral y esto provoca el desprendimiento de la colonia, la cual muere frecuentemente al ser enterrada en los sedimentos (Goreau y Hartmann, 1963). Carballo *et al.* (2008) observaron que alrededor de 41 % de colonias de coral vivas afectadas por esponjas excavadoras fueron desprendidas del sustrato donde crecían. En general, organismos bioerosionadores, como las clionas, pueden reducir el éxito de reclutamiento y erosionar los sustratos de los arrecifes de coral, lo que provoca la ruptura del marco arrecifal y evita la recuperación de los arrecifes

ACKNOWLEDGEMENTS

The field work was funded by Pontificia Universidad Javeriana de Cali and conducted under research permit Resolution 054 of 03/03/2014 from the Colombian Ministry of the Environment and Sustainable Development, and with permission from the Colombian Authority of National Natural Parks. We thank A. Chaves-Fonnegra and L. Castro for their help with the field work. J. Rojas and R. Vieira (CEINER Oceanarium) offered us hospitality and logistical support at Islas del Rosario. The authorities of the Corales del Rosario and San Bernardo National Natural Park provided logistic support. S. Zea's work is contribution N° 494 of Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (CECIMAR), Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe.



(Glynn y Colgan, 1992; Rützler, 2002), un proceso que está ocurriendo actualmente en las islas del Rosario.

En conclusión, las ramas de *A. palmata* portadoras de *C. tenuis* persisten como vectores que dispersan y translocan esta esponja durante fuerte oleaje y causan aún más muerte coralina. A medida que el tiempo pasa y la fragmentación y la erosión del arrecife aumenta, la evidencia de colonización de corales pétreos por *C. tenuis* a partir de ramas de *A. palmata* se desvanece. Ello hace difícil detectar casos previos de contacto directo (Figura 4).

AGRADECIMIENTOS

El trabajo de campo fue financiado por la Pontificia Universidad Javeriana de Cali y llevado a cabo bajo la Resolución 054 del 3 de marzo de 2014 del Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible y con permiso de la Autoridad Colombiana de Parques Naturales Nacionales. Agradecemos a A. Chaves-Fonnegra y L. Castro por su ayuda en campo. J. Rojas and R. Vieira (Ceiner, Oceanario) nos ofrecieron hospitalidad y apoyo logístico en las islas del Rosario. Las autoridades del Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo proporcionaron apoyo logístico. El trabajo de S. Zea corresponde a la contribución n.º 494 del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), de la Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe.

BIBLIOGRAFÍA/LITERATURE CITED

- Aronson, R.B., W. Precht, M. Toscano and K.H. Koltes. 2002. The 1998 bleaching event and its aftermath on a coral reef in Belize. *Mar. Biol.*, 141(3): 435-447.
- Blake, E.S., T.B. Kimberlain, R.J. Berg, J.P. Cangialosi and J.L. Beven II. 2013. Tropical cyclone report: Hurricane Sandy. NHC, 12: 1-10.
- Carballo, J.L., E. Bautista-Guerrero and G.E. Leyte-Morales. 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 356: 113-122.
- Chaves-Fonnegra, A. and S. Zea. 2011. Coral colonization by the encrusting excavating Caribbean sponge *Cliona delitrix*. *Mar. Ecol.*, 32(2): 62-173.
- Cortés, J., M.M. Murillo, H.M. Guzmán y J. Acuña. 1984. Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32(2): 227-231.
- Glynn, P.W. and M.W. Colgan. 1992. Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Niño and coral reef development in the eastern Pacific. *Am. Zool.*, 32: 707-718.
- González-Rivero, M., Y.M. Bozec, I. Chollett, R. Ferrari, C.H.L. Schönberg and P.J. Mumby. 2016. Asymmetric competition prevents the outbreak of an opportunistic species after coral reef degradation. *Oecologia*, 181(1): 161-173.
- Goreau, T.F. and W.D. Hartmann. 1963. Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs: In: Soggnæes, R.F. (Ed.), *Mechanisms of hard tissue destruction*. Publ. Am. Assoc. Adv. Sci., 75: 25-54.
- Knutson, T.R. and R.E. Tuleya. 2004. Impact of CO₂-induced warming on simulated hurricane intensity and precipitation: Sensitivity to the choice of climate model and convective parameterization. *J. Clim.*, 17(18): 3477-3495.
- Lirman, D. 2000. Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): Growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 251: 41-57.

- López-Victoria, M. and S. Zea. 2004. Storm-mediated coral colonization by an excavating Caribbean sponge. *Clim. Res.*, 26(3): 251-256.
- López-Victoria, M. and S. Zea. 2005. Current trends of space occupation by encrusting excavating sponges on Colombian coral reefs. *Mar. Ecol.*, 26(1): 33-41.
- López-Victoria, M., S. Zea and E. Weil. 2003. New aspects on the biology of the encrusting excavating sponges *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* and *Cliona* sp. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 68: 425-432.
- López-Victoria, M., S. Zea and E. Weil. 2006. Competition for space between encrusting excavating Caribbean sponges and other coral reef organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 312: 113-121.
- Márquez, J.C. and S. Zea. 2012. Parrotfish mediation in coral mortality and bioerosion by the encrusting, excavating sponge *Cliona tenuis*. *Mar. Ecol.*, 33(4): 417-426.
- Márquez, J.C., S. Zea and M. López-Victoria. 2006. Is competition for space between the encrusting excavating sponge *Cliona tenuis* and corals influenced by higher-than-normal temperatures? *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 35(1): 259-265.
- Marulanda-Gómez, A., M. López-Victoria and S. Zea. 2017. Coral take over by the encrusting excavating Caribbean sponge *Cliona tenuis* has reached a standstill at Islas del Rosario Archipelago (Colombia). *Mar. Ecol.*, 38(1): e12379.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: www.r-project.org.
- Rogers, C.S., T.H. Suchanek and F.A. Pecora. 1982. Effects of Hurricanes David and Frederic (1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities: St. Croix, US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.*, 32: 532-548.
- Royero, J.C.O. 2012. Exposure of the Colombian Caribbean coast, including San Andrés Island, to tropical storms and hurricanes, 1900-2010. *Nat. Hazards.*, 61(2): 815-827.
- Rützler, K. 2002. Impact of crustose clionid sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geol. Hisp.*, 37(1): 61-72.
- Schönberg, C.H.L. and J.C. Ortiz. 2008. Is sponge bioerosion increasing? In: *Proc. 11th Int. Coral Reef Symp.*, 7-11.
- Tunncliffe, V. 1979. The role of boring sponges in coral fracture. In: Lévi, C. and N. Boury-Esnault (Eds.). *Biologie des spongiaires*. Coll. Int. CNRS, 291: 309-315.
- Ward-Paige, C.A., M.J. Risk, O.A. Sherwood and W.C. Jaap. 2005. Clionid sponge surveys on the Florida Reef Tract suggest land-based nutrient inputs. *Mar. Poll. Bull.*, 51(5): 570-579.
- Williams, E.H., P. Bartels and L. Bunkley-Williams. 1999. Predicted disappearance of coral-reef ramparts: a direct result of major ecological disturbances. *Glob. Change Biol.*, 5(8): 839-845.
- Zea, S. and E. Weil. 2003. Taxonomy of the Caribbean excavating sponge species complex *Cliona caribbaea* - *C. aprica* - *C. langae* (Porifera, Hadromerida, Clionidae). *Caribb. J. Sci.*, 39(3): 348-370.

RECIBIDO/RECEIVED: 11/04/2019

ACEPTADO/ACCEPTED: 27/04/2020