

¿Son las esponjas marinas las próximas dominantes de los arrecifes coralinos del caribe guatemalteco? Una visión sobre su resiliencia y papel ecológico

*Are marine sponges the next dominant of coral reefs in the Guatemalan Caribbean?
A vision on its resilience and ecological role*

Hazel Araujo 

*Centro de Estudios del Mar y Acuicultura, Universidad San Carlos de Guatemala, Guatemala

*Autor al que se dirige la correspondencia: hazelaraujoc@gmail.com

Recibido: 16 de julio 2024 / Revisión: 11 de noviembre 2024 / Aceptado: 26 de febrero 2025

Resumen

En los arrecifes de coral del Caribe guatemalteco, la disminución de los corales plantea importantes desafíos para la estructura y biodiversidad de estos ecosistemas. Frente a la pérdida de corales y el aumento de factores de estrés ambiental, surge la pregunta de si las esponjas marinas, organismos resilientes y adaptables, podrían asumir un rol dominante y funcionalmente relevante en los arrecifes. Este estudio evalúa la resiliencia y papel ecológico de las esponjas en un escenario de cambio climático y crecientes perturbaciones antropogénicas. A través de una revisión de datos sobre la cobertura de esponjas, macroalgas y corales en los arrecifes de Guatemala y la comparación con otras regiones del Caribe, se propone una base científica para desarrollar futuras estrategias de conservación que aprovechen la resiliencia de las esponjas y su rol en la sustentabilidad del ecosistema.

Palabras clave: Cambios de fase, Porifera

Abstract

In the coral reefs of the Guatemalan Caribbean, the decline of corals poses important challenges for the structure and biodiversity of these ecosystems. Faced with the loss of corals and the increase in environmental stress factors, the question arises whether marine sponges, resilient and adaptable organisms, could assume a dominant and functionally relevant role in reefs. This study evaluates the resilience and ecological role of sponges in a scenario of climate change and increasing anthropogenic disturbances. Through a review of data on the coverage of sponges, macroalgae and corals in the reefs of Guatemala and the comparison with other regions of the Caribbean, a scientific basis is proposed to develop future conservation strategies that take advantage of the resilience of sponges and their role in the sustainability of the ecosystem.

Keywords: Phase shift, Porifera



Introducción

Los arrecifes coralinos, pese a cubrir menos del 1% de la superficie oceánica, son uno de los ecosistemas más biodiversos del planeta, proporcionando hábitats a más de un cuarto de toda la vida marina. Debido a su abundancia de especies y complejidad ecológica, a menudo se los compara con los bosques tropicales. Un arrecife saludable es aquel que mantiene un equilibrio ecológico, con una alta cobertura de corales constructores, abundancia de peces herbívoros y una tasa de calcificación que supera la erosión, permitiéndole resistir perturbaciones ambientales (Santoro et al., 2025). En 8 km² de un arrecife saludable hay más especies de peces que especies de aves en toda Norteamérica (Burke et al., 2011). Desde las primeras observaciones de Charles Darwin sobre arrecifes coralinos, los científicos se han cuestionado cómo estos ecosistemas tan productivos y diversos pueden prosperar en entornos marinos con niveles de nutrientes notoriamente bajos. De Goeij et al., (2013) propusieron que una de las respuestas a esta paradoja radica en la presencia de uno de los organismos más simples del arrecife: las esponjas marinas. Conocidos como poríferos, estos organismos juegan un papel crucial en la filtración del agua, el reciclaje de nutrientes y la creación de hábitats complejos. Su resiliencia y adaptabilidad les permiten prosperar en una variedad de entornos, incluyendo arrecifes sometidos a estrés ambiental, lo que ha llevado a algunos investigadores a proponer que podrían estar aumentando su dominancia en ciertos ecosistemas arrecifales degradados (de Goeij et al., 2017; Pawlik & McMurray, 2020).

En contraste, la resiliencia de los corales constructores del arrecife han mostrado una resiliencia variable frente a las crecientes problemáticas ambientales como el cambio climático, la acidificación de los océanos, la destrucción del hábitat y la sobrepesca (Altieri et al., 2017; Alvarez-Filip et al., 2009; Hughes et al., 2018). Aunque su función ecológica sigue siendo fundamental en la producción de carbonato de calcio y la formación de hábitats, la capacidad de recuperación de los corales varía según la especie y la región, siendo las más vulnerables a eventos de blanqueamiento masivo y enfermedades que las esponjas (Hoegh-Guldberg, 2014; de Goeij et al., 2017). Actualmente, más de un tercio de las especies de corales constructores están en peligro de extinción y se proyecta que para 2050 todos los corales se encuentren en estado crítico, con mortalidades de hasta el 75% de sus poblaciones (Burke et al.,

2011; Hughes et al., 2017). En ambientes perturbados por interacciones antropogénicas, la resiliencia coralina puede verse comprometida, favoreciendo la homogeneización del ecosistema y cambios de fase para la dominancia de otras especies arrecifales (Alevizon & Porter, 2014; Clements & Hay, 2019). Uno de los cambios de fase más documentados en los arrecifes es el desplazamiento de los corales por macroalgas, el cual ocurre cuando la disminución de herbívoros (como peces cirujanos y erizos de mar) y el exceso de nutrientes facilitan el crecimiento descontrolado de macroalgas sobre el sustrato coralino, reduciendo la tasa de calcificación de los corales y afectando su capacidad de recuperación (Isaak et al., 2024). Estos cambios de fase no solo alteran la composición biológica del arrecife, sino que afectan su estructura funcional, reduciendo la complejidad tridimensional del hábitat y disminuyendo la diversidad de especies asociadas (Tkachenko et al., 2025). Por lo tanto, aunque los arrecifes puedan experimentar transiciones hacia comunidades dominadas por esponjas o macroalgas, esto no significa que estos organismos puedan reemplazar el rol de los corales como los verdaderos constructores de los arrecifes. En este contexto, el futuro de los arrecifes coralinos dependerá de la capacidad de los corales para mantener sus funciones ecológicas y de la gestión adecuada para evitar cambios de fase irreversibles que comprometan su resiliencia.

Para los arrecifes del Caribe de Guatemala, se ha demostrado que el impacto antropogénico ha llevado a cambios de fase con alta dominancia de macroalgas carnosas. Estas macroalgas pueden superar a los corales en competencia por el espacio, reduciendo la complejidad tridimensional del arrecife y disminuyendo la biodiversidad de los organismos asociados (Giorgi et al., 2022; Rioja-Nieto & Álvarez-Filip, 2019). La principal competencia por dominar el arrecife ocurre entre las macroalgas y los corales, y los estudios indican que en muchas áreas del Caribe, la cobertura de macroalgas ha aumentado hasta en un 150% en las últimas tres décadas, mientras que la cobertura coralina ha disminuido en más del 50% (Tkachenko et al., 2025). Este proceso afecta la resiliencia del ecosistema, reduciendo su capacidad de recuperación tras disturbios como tormentas o eventos de blanqueamiento coralino (Hughes et al., 2017).

Sin embargo, además del crecimiento de macroalgas, también se ha registrado un incremento en la abundancia de esponjas marinas según un informe técnico no publicado de una práctica profesional rea-

lizada en el Caribe guatemalteco (Araujo, 2019). Estudios recientes indican que la cobertura de esponjas en algunos arrecifes ha aumentado hasta en un 30% en la última década, convirtiéndolas en un grupo funcional cada vez más dominante en estos ecosistemas (Giorgi et al., 2022). Algunos investigadores sugieren que los arrecifes tropicales de aguas poco profundas, actualmente dominados por corales, podrían estar en un proceso de transición hacia comunidades dominadas por esponjas (Bell et al., 2013). Sin embargo, a diferencia de los corales escleractinios, ni las esponjas ni las macroalgas pueden cumplir el mismo rol estructural en la formación de arrecifes, ya que no generan carbonato de calcio para la construcción de hábitats tridimensionales estables (Perry et al., 2020).

Por lo tanto, si bien las esponjas pueden proveer refugio y facilitar el reciclaje de nutrientes, su creciente dominancia no enriquece la estructura del arrecife en términos de diversidad de grupos funcionales, sino que representa una transformación en la dinámica del ecosistema arrecifal del Caribe guatemalteco. Explorar los tipos de esponjas predominantes en Guatemala y su capacidad para influir en la dinámica ecológica del arrecife podría ofrecer nuevas perspectivas sobre la conservación de estos ecosistemas. El presente ensayo analiza si las esponjas pueden asumir un papel ecológicamente relevante y cómo su dominancia afectaría la biodiversidad y la estabilidad de los arrecifes coralinos del Caribe guatemalteco.

Contenido

La alta biodiversidad de corales es fundamental para la estructura tridimensional del ecosistema, ya que organismos proporcionan el sustrato necesario para el asentamiento de otras especies y crean microhábitats que facilitan la coexistencia de una gran variedad de vida marina (de Haast et al., 2025; Suan et al., 2025). Según el Índice de Estado de Salud Arrecifal (ISA), un arrecife en buen estado debe presentar al menos un 40% de cobertura coralina y menos del 5% de cobertura de macroalgas carnosas, ya que valores superiores pueden indicar un cambio de fase hacia la dominancia de macroalgas (Donovan et al., 2018; Hughes et al., 2017). Aunque las macroalgas forman parte del ecosistema arrecifal, pueden proliferar descontroladamente en condiciones de eutrofización o reducción de herbívoros, afectando el reclutamiento y la recuperación de los corales (Ennis et al., 2016; Li et al., 2015). Se ha demostrado que las macroalgas, pueden

reducir el reclutamiento y establecimiento de corales, afectando su recuperación ante amenazas naturales y antropogénicas (Birrell et al., 2008).

Las perturbaciones pueden desencadenar cambios en la estructura de la comunidad, un fenómeno conocido como “cambio de fase”, en el que los corales son reemplazados por macroalgas u otros organismos (Hughes et al., 2003). Después de un evento de blanqueamiento coralino, la colonización del sustrato muerto no ocurre exclusivamente por macroalgas, sino que el espacio es ocupado inicialmente por taxones de sucesión temprana, como algas filamentosas, cianobacterias y organismos incrustantes. Posteriormente, si las condiciones de nutrientes y la presión de herbivoría lo permiten, las macroalgas carnosas pueden proliferar y estabilizarse en el ecosistema, dificultando el reclutamiento coralino (Couch et al., 2024; Gil et al., 2016). La velocidad y magnitud de esta colonización dependen de la disponibilidad de sustrato libre, la intensidad del impacto y la presencia de especies herbívoras que regulen el crecimiento algal (den Haan et al., 2016). En el Caribe, se han documentado cambios de fase con macroalgas dominando hasta el 75% del sustrato en arrecifes degradados, lo que compromete la biodiversidad y resiliencia del ecosistema (Perera-Valderrama & Hernández-Arana, 2016). Además de las macroalgas, existen otros organismos que proliferan ante las perturbaciones que enfrentan los arrecifes en la actualidad (Norström et al., 2009). Las esponjas marinas, por ejemplo, han mostrado incrementos significativos en ciertos arrecifes del Caribe tras eventos de blanqueamiento coralino. En Belice, Aronson y colaboradores (2002) reportaron un aumento de hasta el 43% en la cobertura de esponjas, mientras que, en Puerto Rico, estas representaban hasta el 11% de la comunidad bentónica. Estos cambios sugieren que, en un contexto de perturbaciones constantes, las esponjas podrían desempeñar un papel más relevante en la dinámica ecológica arrecifal, aunque su capacidad para reemplazar el rol estructural de los corales sigue siendo incierta.

La simplicidad es la clave de la resiliencia

Históricamente, ciertas especies de esponjas desempeñaron un papel importante en la formación de arrecifes durante el Paleozoico y Mesozoico, particularmente las esponjas calcáreas y hexactinélidas, que contribuyeron a la estabilización de los ecosistemas marinos al consolidar sedimentos y precipitar carbonato de calcio en su esqueleto (Lee & Riding, 2018;

Slaby et al., 2019). Durante el Pérmico y el Triásico, algunas formaciones de esponjas cubrieron extensiones de hasta 7,000 km, pero su capacidad constructora se vio disminuida con el auge de los corales escleractinios en el Mesozoico (Krautter et al., 2001). A pesar de su simplicidad estructural, las esponjas, han demostrado una gran plasticidad celular que les permite adaptarse a condiciones ambientales variables. Una de sus características más notables es la presencia de arqueocitos, células totipotentes que pueden diferenciarse en otros tipos celulares según las necesidades fisiológicas del organismo, lo que las convierte en uno de los pocos grupos animales con capacidad de regeneración continua a lo largo de su vida (Anupama et al., 2023; Henry & Hart, 2005; Thakur & Singh, 2016). A diferencia de los metazoos superiores, donde las células madre están restringidas a etapas tempranas del desarrollo, en las esponjas la producción de arqueocitos persiste durante toda su vida, permitiéndoles recuperarse de daños físicos, cambios en el ambiente y procesos de fragmentación (Bang et al., 2018; Müller, 2006). Es posible que todas estas características sean la razón de la alta resiliencia de las esponjas ante condiciones adversas, como la acidificación del océano y el rápido calentamiento global, que hace 500 millones de años afectaron a los metazoos de arrecifes y cuyo patrón se repite en la actualidad, afectando directamente a los corales (Kiessling & Simpson, 2010). En la actualidad, aunque las esponjas no desempeñan un rol estructural comparable al de los corales en arrecifes tropicales, su resistencia y adaptabilidad sugieren que su función en los ecosistemas marinos puede estar cambiando, especialmente en arrecifes perturbados donde su abundancia ha aumentado.

Incremento de esponjas en el Caribe

En los arrecifes del Caribe se ha documentado un aumento significativo en la abundancia de esponjas, especialmente las bioerosionadoras, ante la disminución de los corales. Estos organismos aprovechan el sustrato generado por mortalidades recientes de corales, en lugar de competir directamente con otras especies por espacio (Precht & Aronson, 2004). La acidificación del océano ha favorecido su expansión, ya que en condiciones de pH reducido, la bioerosión se vuelve más eficiente, facilitando su establecimiento y crecimiento en los arrecifes (de Goeij et al., 2017; Halperin et al., 2016). El incremento de especies bioerosionadoras tendrá implicaciones ecológicas significativas para la

estructura arrecifal, ya que pueden acelerar la degradación del sustrato calcáreo, reduciendo la complejidad tridimensional del ecosistema (Gochfeld et al., 2020). Su capacidad de excavación y crecimiento lateral permite desplazar el tejido coralino vivo, alcanzando tasas de erosión de 1 a 16 cm por año, lo que contribuye al debilitamiento del arrecife (Macdonald & Perry, 2003). Aunque los arrecifes dominados por esponjas mantienen cierto nivel de estructura, su complejidad es menor en comparación con los sistemas dominados por corales, lo que afecta la biodiversidad y la resiliencia del ecosistema (Bell et al., 2023). La reducción del hábitat tridimensional impacta a comunidades de peces y otros organismos coralívoros, disminuyendo la biomasa del ecosistema, ya que pocos dependen de las esponjas como fuente primaria de alimento (Powell et al., 2014).

Además de las especies bioerosionadoras, otras que aportan complejidad estructural también han aumentado. Por ejemplo, una de las especies de esponjas más importantes para la ecología de arrecifes del Caribe, *Xestospongia muta* (Schmidt, 1870), ha registrado aumentos poblacionales en diversas regiones, aunque su distribución y abundancia varían considerablemente (McMurray et al., 2010). Esta especie está presente dentro del Arrecife Mesoamericano, que abarca México, Belice, Honduras y Guatemala, aunque su densidad en arrecifes guatemaltecos es menor en comparación con otras zonas del Caribe (Gress et al., 2019). A pesar de este incremento localizado, *X. muta* sigue siendo menos abundante en comparación con otras esponjas dominantes en los arrecifes tropicales. Sin embargo, en arrecifes profundos y mesofóticos (30-150 m), donde la competencia coralina disminuye y las condiciones ambientales favorecen a los filtradores heterótrofos, su presencia ha aumentado notablemente (Pomponi et al., 2019). Algunos estudios sugieren que, de forma similar, podrían expandirse hacia hábitats menos profundos, a medida que las poblaciones de corales continúan disminuyendo por el estrés ambiental (Rovellini et al., 2024).

¿Cuál es el futuro de las esponjas marinas para el Caribe de Guatemala?

Las esponjas presentan una alta diversidad, en los arrecifes del Caribe, pero su abundancia y riqueza específica son superadas por los corales escleractinios y las macroalgas, seguidos por los octocorales y, en menor medida, por otros organismos filtradores (Schönberg & Carballo, 2017). Aunque su diversidad

puede ser significativa en arrecifes profundos o degradados, su proporción dentro de los ecosistemas arrecifales tropicales es menor en comparación con los corales constructores. Se ha señalado que las esponjas pueden influir en la transición de sistemas dominados por algas y corales, especialmente en ambientes perturbados. En Guatemala, una de las mayores amenazas que enfrentan los arrecifes es la alta descarga de nutrientes, provocando la eutrofización del sitio y la reducción significativa de corales. Como resultado, las macroalgas aprovechan estas condiciones para dominar el arrecife. Sin embargo, existen evidencias de coexistencia entre esponjas y algas, ya que no se ha demostrado que las algas puedan eliminar competitivamente a las esponjas de un ecosistema arrecifal (González-Rivero et al., 2011).

El río Motagua, el más largo de Guatemala, descarga grandes cantidades de sedimentos y nutrientes en los arrecifes del Caribe guatemalteco, lo que contribuye a la eutrofización y al estrés ambiental de estos ecosistemas (Canty et al., 2022). Se ha documentado que su impacto en la calidad del agua favorece la proliferación de macroalgas y reduce la cobertura de corales en la región, exacerbando los cambios de fase en estos arrecifes (Paris & Chérubin, 2008). De acuerdo con los datos recopilados durante una práctica profesional en los arrecifes de Quetzalito y Motaguilla, se obtuvieron valores de macroalgas del 60%, un claro ejemplo de cambio de fase a este grupo. Además, se documentó una presencia de hexacorales del 23% y octocorales del 8%, mientras que los poríferos alcanzaron el 9%, convirtiéndose en el grupo de invertebrados bentónicos más abundante después de los corales, con la esponja excavadora *Cliona* sp. como la más común (Araujo, 2019, práctica profesional no publicada). Este patrón ha sido observado en otros arrecifes del Caribe. En el Santuario Marino Nacional de los Cayos de Florida, debido a los efectos de la eutrofización, la cobertura de coral disminuyó del 11% al 7%, mientras que las abundancias de *Cliona delitrix* (Pang, 1973) y *C. lampa* (de Laubenfels, 1950) aumentaron al 12% (Ward-Paige et al., 2005). De manera similar, en los arrecifes de La Parguera, Puerto Rico, una de las perturbaciones que provocó la drástica disminución de los corales fue la alta sedimentación, lo que facilitó el aumento de organismos bioerosionadores. Este proceso permitió que *Cliona langae* (Pang, 1973) colonizara el sustrato arrecifal, acelerando la degradación del esqueleto coralino y reduciendo la complejidad estructural del arrecife (Bell et al., 2013). Se debe mencionar también el caso de los arrecifes de Channel Cay, en Belice, donde un

blanqueamiento masivo en 1998 provocó una reducción drástica en la cobertura de corales escleractinios, pasando del 40% al 5% en pocos meses. Este evento generó cambios significativos en la composición biológica del arrecife, permitiendo el aumento de ciertos grupos bentónicos (Aronson et al., 2002). En respuesta a la mortalidad coralina, las esponjas experimentaron un crecimiento considerable, destacando *Chondrilla nucula* (Schmidt, 1862), cuya cobertura pasó del 15% al 43%. Sin embargo, la transición hacia un sistema dominado por esponjas no fue homogénea. Mientras que *C. nucula* aumentó en proporción, los hexacorales remanentes representaron un 6% del sustrato, los octocorales un 8% y las macroalgas mantuvieron una cobertura inferior al 10%. En este caso, la alta herbivoría en el sitio desempeñó un papel clave en la regulación del crecimiento de macroalgas, lo que permitió que las esponjas proliferaran en lugar de las algas, facilitando el cambio en la estructura arrecifal (González-Rivero et al., 2011).

Sin embargo, Guatemala difiere significativamente de Belice en términos de herbivoría arrecifal, lo que puede influir en la estructura y composición de los ecosistemas marinos. Según el Índice de Salud Arrecifal (ISA), la biomasa de peces herbívoros en Guatemala se encuentra en estado crítico, con solo 873 g/100 m², mientras que en Belice la biomasa alcanza 2744 g/100 m², casi tres veces más (McField, et al., 2024). Esta diferencia es relevante, ya que una mayor biomasa de peces herbívoros en Belice contribuye al control de macroalgas, favoreciendo condiciones más propicias para el reclutamiento de corales y otros organismos arrecifales (Jackson et al., 2014). En contraste, los arrecifes del Caribe guatemalteco han experimentado una alta dominancia de macroalgas carnosas, impulsada por los impactos antropogénicos, como la descarga de sedimentos y nutrientes del río Motagua, lo que reduce significativamente la complejidad estructural y la biodiversidad del arrecife (Devlin & Brodie, 2023). A pesar de la predominancia de macroalgas, estudios recientes han documentado presencias considerables de poríferos, incluyendo esponjas excavadoras (Glynn & Manzello, 2015; González-Rivero, et al., 2011; Mcfield & Kramer, 2007). Sin embargo, dado el bajo nivel de herbivoría en Guatemala, se sugiere que, sin medidas de gestión enfocadas en la conservación de especies herbívoras, las esponjas podrían no alcanzar los porcentajes de dominancia registrados en Belice (Contreras-Silva et al., 2020).

Para mejorar la situación de los arrecifes, es crucial implementar medidas de gestión y conservación

específicas. La protección de especies herbívoras, la restauración de arrecifes y la reducción de la eutrofización son pasos esenciales para mitigar la degradación arrecifal (Thacker et al., 2001). Además, comparar la situación de los arrecifes de Guatemala con otros países del Caribe puede proporcionar valiosos conocimientos para mejorar las prácticas de conservación (Burkpile & Hay, 2011). Es fundamental investigar más sobre la interacción entre esponjas, macroalgas y corales, y cómo las diferentes especies pueden influir en la resiliencia arrecifal en un escenario de cambio climático (Rasher et al., 2012).

Conclusión

Si bien las esponjas han mostrado una notable capacidad de adaptación a los cambios ambientales, no hay evidencia de que el cambio de fase en los arrecifes ocurra predominantemente hacia la dominancia de las esponjas. En la mayoría de los casos, los cambios de fase en los arrecifes coralinos han sido documentados hacia la dominancia de macroalgas, seguidos por octocorales y otras especies no calcificantes, desplazando así a los corales escleractinios (Hughes et al., 2017; Mumby et al., 2007). A pesar de su resiliencia, la proporción de esponjas dentro de los ecosistemas arrecifales no ha sido suficiente para considerarlas un grupo clave en la estructuración de la sucesión ecológica a gran escala (Schönberg & Carballo, 2017). Las esponjas bioerosionadoras pueden contribuir a la degradación de los esqueletos coralinos, acelerando la erosión del sustrato arrecifal y reduciendo la complejidad estructural del hábitat, lo que afecta negativamente a la biodiversidad y la función del ecosistema (Glynn & Manzello, 2015). En este sentido, el término “constructor de arrecife” se refiere estrictamente a los corales escleractinios (hexacorales), ya que estos fijan carbonato de calcio y son los principales arquitectos del ecosistema arrecifal. Las esponjas y otros grupos bentónicos, aunque pueden desempeñar roles ecológicos importantes como filtradores y recicladores de nutrientes, no cumplen la función de construcción de hábitat tridimensional estable a largo plazo (Perry et al., 2013). Por lo tanto, aunque ciertos arrecifes podrían experimentar un aumento en la abundancia de esponjas en respuesta al deterioro coralino, esto no implica que las esponjas sean capaces de reemplazar a los corales escleractinios en su papel estructural en la formación de arrecifes (Rützler, 2004).

No obstante, aunque no proporcionan la misma complejidad estructural que los corales, las esponjas ofrecen beneficios ecológicos significativos que pueden fomentar la diversidad y la resiliencia de los arrecifes más que las macroalgas. Sus funciones incluyen la biofiltración, el reciclaje de nutrientes, la bioerosión y la creación de hábitats para otras especies marinas. Estas características permiten que las esponjas mantengan un papel crucial en la sostenibilidad de los ecosistemas arrecifales, incluso en condiciones adversas (Pawlik et al., 2016; Pawlik & McMurray, 2020). La investigación en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), y específicamente en los arrecifes del Caribe de Guatemala, ha revelado una alta dominancia de macroalgas carnosas y una notable presencia de esponjas (McField & Kramer, 2007). La falta de herbivoría en Guatemala, en comparación con Belice, sugiere que las esponjas pueden no alcanzar los mismos niveles de dominancia sin medidas de gestión adecuadas (Rützler & Piantoni, 2008). Sin embargo, las esponjas tienen el potencial de competir con las macroalgas y enriquecer la estructura del arrecife si se implementan estrategias de conservación efectivas. Esto resalta la necesidad de proteger las especies herbívoras y de reducir la eutrofización para mejorar la salud de los arrecifes, como se ha documentado en reportes de Healthy Reefs for Healthy People (McField et al., 2024). Además, el cambio climático exacerba las amenazas a los arrecifes de coral, aumentando la importancia de las esponjas como posibles futuras dominantes de los arrecifes. Su capacidad para adaptarse a condiciones de pH más bajo y temperaturas más altas sugiere que podrían tener un papel crucial en la estructura futura de los arrecifes (Rasher et al., 2012). Es fundamental investigar cómo diferentes especies de esponjas pueden influir en la resiliencia y biodiversidad de los arrecifes en un escenario de cambio climático.

Finalmente, el estudio de las esponjas es indispensable para caracterizar, evaluar y monitorear los arrecifes de coral y para predecir su futuro ante las grandes problemáticas del océano. Incrementar los esfuerzos de investigación sobre las esponjas ayudará a entender mejor su papel en los ecosistemas arrecifales y a desarrollar estrategias de conservación más efectivas. Su resiliencia ante condiciones adversas sugiere que podrían jugar un papel clave en el futuro de los arrecifes del Caribe de Guatemala, destacando la necesidad de un enfoque conservacionista que incluya a estos organismos vitales (Pawlik & McMurray, 2020).

Contribución de los autores

Coordinación, elaboración y revisión del Documento: HA

Diseño de la recolección de datos o del trabajo en campo: HA

Recolección o contribución de datos o realización del trabajo de campo: HA

Limpieza, sistematización, análisis o visualización de datos: HA

Participación en análisis: HA

Materiales suplementarios

Este artículo no tiene archivos complementarios.

Referencias

- Alevizon, W. S., & Porter, J. W. (2014). Coral loss and fish guild stability on a Caribbean coral reef: 1974–2000. *Environmental Biology of Fishes*, 98(4), 1035–1045. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0337-5>
- Altieri, A. H., Harrison, S. B., Seemann, J., Collin, R., Diaz, R. J., & Knowlton, N. (2017). Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(14), 3660–3665. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621517114>
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Anupama, K. P., Antony, A., Olakkaran, S., Ramarajan, R., Mallikarjunaiah, S., & Gurushankara, H. P. (2023). An outlook on marine sponges and associated biodiversity addressing conservation strategies. En S. T. Sukumaran & T. R. K. (Eds.), *Sustainable development and biodiversity* (pp. 373–389). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-19-5841-0_15
- Aronson, R. B., Precht, W. F., Toscano, M. A., & Koltes, K. H. (2002). The 1998 bleaching event and its aftermath on a coral reef in Belize. *Marine Biology*, 141(3), 435–447. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0842-5>
- Bang, C., Dagan, T., Deines, P., Dubilier, N., Duschl, W. J., Fraune, S., Hentschel, U., Hirt, H., Hülter, N., Lachnit, T., Picazo, D., Pita, L., Pogoreutz, C., Rädcker, N., Saad, M. M., Schmitz, R. A., Schulenburg, H., Voolstra, C. R., Weiland-Bräuer, N., ... Bosch, T. C. G. (2018). Metaorganisms in extreme environments: Do microbes play a role in organismal adaptation? *Zoology*, 127, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.02.004>
- Bell, J. J. (2008). Sponges as agents of biological disturbance. *Marine Ecology Progress Series*, 368, 127–135. <https://doi.org/10.3354/meps07637>
- Bell, J. J., Davy, S. K., Jones, T., Taylor, M. W., & Webster, N. S. (2013). Could some coral reefs become sponge reefs as our climate changes? *Global Change Biology*, 19(9), 2613–2624. <https://doi.org/10.1111/gcb.12212>
- Bell, J. J., Strano, F., Broadribb, M., Wood, G., Harris, B., Resende, A. C., Novak, E., & Micaroni, V. (2023). Sponge functional roles in a changing world. En C. Sheppard (Ed.), *Advances in Marine Biology* (Vol. 95, Chap. 2, pp. 27–89). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023.07.002>
- Birkeland, C. (2015). *Coral reef ecosystem services*. En C. Birkeland (Ed.), *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 179–194). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_9
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L., & Harrington, L. (2008). Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 129–137. <https://doi.org/10.3354/meps07524>
- Bruno, J. F., Precht, W. F., Vroom, P. S., & Aronson, R. B. (2014). Coral reef baselines: How much macroalgae is natural? *Marine Pollution Bulletin*, 80(1–2), 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.01.010>
- Burke, L., Reyter, K., Spalding, M., & Perry, A. (2011). UNEP Report – “Reefs at risk revisited”. *Management of Environmental Quality: An International Journal*, 22(4). <https://doi.org/10.1108/meq.2011.08322daa.003>

- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2012). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16201–16206. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801946105>
- Canty, S. W. J., Zimmer, D. P., Agudelo, C. A., Robadue, D. D., Toth, J., & Quintero, L. (2022). *Sources and discharge of nitrogen pollution from agriculture and wastewater in the Motagua River watershed, Guatemala*. *Ocean & Coastal Management*, 225, 106229. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106229>
- Charles, M. (2005). *Functions and socio-economic importance of coral reefs and lagoons and implications for sustainable management: Case study of Moorea, French Polynesia* [Master's thesis, Wageningen University]. ResearchGate. <https://www.researchgate.net/publication/274720273>
- Clements, C. S., & Hay, M. E. (2019). Biodiversity enhances coral growth, tissue survivorship and suppression of macroalgae. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 178–182. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0752-7>
- Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, C., Alvarez-Filip, L., & Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10, Artículo 8897. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65801-8>
- Cook, S. E., Conway, K. W., & Burd, B. (2008). Status of the glass sponge reefs in the Georgia Basin. *Marine Environmental Research*, 66(Suppl.), S80–S86. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2008.09.002>
- Couch, C. S., Huntington, B., Charendoff, J. A., Amir, C., Asbury, M., Basden, I., Lamirand, M., Torres-Pulliza, D., Brown, V., & Shantz, A. A. (2024). Coral reef community recovery trajectories vary by depth following a moderate heat stress event at Swains Island, American Samoa. *Marine Biology*, 171, Artículo 218. <https://doi.org/10.1007/s00227-024-04533-z>
- de Goeij, J. M., Lesser, M. P., & Pawlik, J. R. (2017). Nutrient fluxes and ecological functions of coral reef sponges in a changing ocean. En J. Carballo & J. Bell (Eds.), *Climate change, ocean acidification and sponges* (pp. 373–410). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_8
- de Goeij, J. M., van Oevelen, D., Vermeij, M. J. A., Osinga, R., Middelburg, J. J., de Goeij, A. F. P. M., & Admiraal, W. (2013). Surviving in a marine desert: The Sponge Loop retains resources within coral reefs. *Science*, 342(6154), 108–110. <https://doi.org/10.1126/science.1241981>
- de Haast, J. A., Moloney, C. L., Buhl-Mortensen, L., & Karenyi, N. (2025). Relationships between taxa assemblages and substratum types on cold-water coral reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 313, Artículo 109101. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.109101>
- den Haan, J., Huisman, J., Brocke, H. J., Goehlich, H., Latijnhouwers, K. R. W., van Heeringen, S., Honcoop, S. A. S., Bleyenbergh, T. E., Schouten, S., Cerli, C., Hoitinga, L., Vermeij, M. J. A., & Visser, P. M. (2016). Nitrogen and phosphorus uptake rates of different species from a coral reef community after a nutrient pulse. *Scientific Reports*, 6, Artículo 28821. <https://doi.org/10.1038/srep28821>
- Devlin, M., & Brodie, J. (2023). Nutrients and Eutrophication. En A. Reichelt-Brushett (Ed.), *Marine pollution monitoring, management and mitigation* (pp. 75–100). Springer textbooks in earth sciences, geography and environment. https://doi.org/10.1007/978-3-031-10127-4_4
- Donovan, M. K., Friedlander, A. M., Lecky, J., Jouffray, J.-B., Williams, G. J., Wedding, L. M., Crowder, L. B., Erickson, A. L., Graham, N. A. J., Gove, J. M., Kappel, C. V., Karr, K., Kittinger, J. N., Norström, A. V., Nyström, M., Oleson, K. L. L., Stamoulis, K. A., White, C., Williams, I. D., & Selkoe, K. A. (2018). Combining fish and benthic communities into multiple regimes reveals complex reef dynamics. *Scientific Reports*, 8, Artículo 16943. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35057-4>
- Dudgeon, S., Aronson, R. B., Bruno, J. F., & Precht, W. F. (2010). Phase shifts and stable states on

- coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 201–216. <https://doi.org/10.3354/meps08751>
- Ennis, R. S., Brandt, M. E., Wilson Grimes, K. R., & Smith, T. B. (2016). Coral reef health response to chronic and acute changes in water quality in St. Thomas, United States Virgin Islands. *Marine Pollution Bulletin*, 111(1-2), 418–427. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.07.033>
- Gil, M. A., Goldenberg, S. U., Thai Bach, A. L., Mills, S. C., & Claudet, J. (2016). Interactive effects of three pervasive marine stressors in a post-disturbance coral reef. *Coral Reefs*, 35(1281–1293). <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1489-x>
- Giorgi, A., Monti, M., Radawski, J. D., & Olson, J. B. (2022). Long term benthic survey demonstrates a shift in the composition of benthic reef communities at shallow sites in Roatán, Honduras. *Biodiversity and Conservation*, 31, 1689–1708. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02421-w>
- Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: A dynamic balance. En C. Birkeland (Ed.), *Coral reefs in the anthropocene* (pp. 67–97). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_4
- Gochfeld, D. J., Olson, J. B., Chaves-Fonnegra, A., Smith, T. B., Ennis, R. S., & Brandt, M. E. (2020). Impacts of hurricanes Irma and Maria on coral reef sponge communities in St. Thomas, U.S. Virgin Islands. *Estuaries and Coasts*, 43, 1235–1247. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00694-4>
- González-Rivero, M., Yakob, L., & Mumby, P. J. (2011). The role of sponge competition on coral reef alternative steady states. *Ecological Modelling*, 222(11), 1847–1853. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.020>
- Gress, E., Voss, J. D., Eckert, R. J., Rowlands, G., & Andradi-Brown, D. A. (2019). The Mesoamerican Reef. *Coral Reefs of the World*, 12, 71–84. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_5
- Halperin, A. A., Chaves-Fonnegra, A., & Gilliam, D. S. (2016). Coral-excavating sponge *Cliona delitrix*: Current trends of space occupation on high latitude coral reefs. *Hydrobiologia*, 790, 299–310. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3042-x>
- Henry, L.-A., & Hart, M. (2005). Regeneration from injury and resource allocation in sponges and corals - a review. *International Review of Hydrobiology*, 90(2), 125–158. <https://doi.org/10.1002/iroh.200410759>
- Hoegh-Guldberg, O. (2014). Coral reef sustainability through adaptation: Glimmer of hope or persistent mirage? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.01.005>
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., & Marshall, P. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635), 929–933. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>
- Hughes, T. P., Barnes, M. L., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Cumming, G. S., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., van de Leemput, I. A., Lough, J. M., Morrison, T. H., Palumbi, S. R., van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546, 82–90. <https://doi.org/10.1038/nature22901>
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., Heron, S. F., Hoey, A. S., Hoogenboom, M. O., Liu, G., McWilliam, M. J., Pears, R. J., Pratchett, M. S., Skirving, W. J., Stella, J. S., & Torda, G. (2018). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556, 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., & Lam, V. V. (Eds.). (2014). *Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970–2012*. Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN), IUCN. https://www.iucn.org/sites/default/files/import/downloads/caribbean_coral_reefs___status_report_1970_2012.pdf
- Isaak, A. L., Ho, M., Dhillon, M. S., Johnson, M. D., Westphal, H., & Doo, S. S. (2024). Macroalgal presence decreases coral calcification rates more than ocean acidification. *Coral Reefs*, 43, 1133–1137. <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02515-7>
- Kiessling, W., & Simpson, C. (2010). On the potential for ocean acidification to be a general cause of ancient reef crises. *Global Change Biology*, 17(1), 56–67. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02204.x>
- Krautter, M., Conway, K. W., Barrie, J. V., & Neuweiler,

- M. (2001). Discovery of a “Living Dinosaur”: Globally unique modern hexactinellid sponge reefs off British Columbia, Canada. *Facies*, 44, 265-282. <https://doi.org/10.1007/bf02668178>
- Lee, J.-H., & Riding, R. (2018). Marine oxygenation, lithistid sponges, and the early history of Paleozoic skeletal reefs. *Earth-Science Reviews*, 181, 98-121. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.04.003>
- Li, X., Wang, D., Huang, H., Zhang, J., Lian, J., Yuan, X., Yang, J., & Zhang, G. (2015). Linking benthic community structure to terrestrial runoff and upwelling in the coral reefs of northeastern Hainan Island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 156, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.09.021>
- Macdonald, I. A., & Perry, C. T. (2003). Biological degradation of coral framework in a turbid lagoon environment, Discovery Bay, north Jamaica. *Coral Reefs*, 22, 523-535. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0340-3>
- McField, M., & Kramer, P. (2007). *Healthy reefs for healthy people: A guide to indicators of reef health and social well-being in the Mesoamerican reef region*. https://www.researchgate.net/profile/Melanie-Mcfield/publication/228627962_Healthy_Reefs_for_Healthy_People_A_Guide_to_Indicators_of_Reef_Health_and_Social_Well-being_in_the_Mesoamerican_Reef_Region/links/02e7e5376b5be5ff0f000000/Healthy-Reefs-for-Healthy-People-A-Guide-to-Indicators-of-Reef-Health-and-Social-Well-being-in-the-Mesoamerican-Reef-Region.pdf
- McField, M., Kramer, P. R., & Healthy Reefs Initiative. (2024). *2024 Mesoamerican Reef Health Report Card*. Healthy Reefs for Healthy People. <https://www.healthyreefs.org/en/healthy-reefs-data/report-cards>
- McMurray, S. E., Henkel, T. P., & Pawlik, J. R. (2010). Demographics of increasing populations of the giant barrel sponge *Xestospongia muta* in the Florida Keys. *Ecology*, 91(2), 560-570. <https://doi.org/10.1890/08-2060.1>
- Müller, W. E. G. (2006). The stem cell concept in sponges (Porifera): Metazoan traits. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 17(4), 481-491. <https://doi.org/10.1016/j.semdb.2006.05.006>
- Mumby, P. J., Hastings, A., & Edwards, H. J. (2007). Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450(7166), 98-101. <https://doi.org/10.1038/nature06252>
- Norström, A., Nyström, M., Lokrantz, J., & Folke, C. (2009). Alternative states on coral reefs: Beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 376, 295-306. <https://doi.org/10.3354/meps07815>
- Paris, C. B., & Chérubin, L. M. (2008). River-reef connectivity in the Meso-American Region. *Coral Reefs*, 27, 773-781. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0396-1>
- Pawlik, J. R., & McMurray, S. E. (2020). The emerging ecological and biogeochemical importance of sponges on coral reefs. *Annual Review of Marine Science*, 12, 315-337. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419-010807>
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications*, 4, Article 1402. <https://doi.org/10.1038/ncomms2409>
- Perry, C. T., Morgan, K. M., Lange, I. D., & Yarlett, R. T. (2020). Bleaching-driven reef community shifts drive pulses of increased reef sediment generation. *Royal Society Open Science*, 7, Artículo 192153. <https://doi.org/10.1098/rsos.192153>
- Pomponi, S. A., Diaz, M. C., Van Soest, R. W. M., Bell, L. J., Busutil, L., Gochfeld, D. J., Kelly, M., & Slattery, M. (2019). Sponges. En Y. Loya, K. Puglise & T. Bridge (Eds.), *Mesophotic coral reefs of the world* (pp. 563-588). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_32
- Powell, A., Smith, D. J., Hepburn, L. J., Jones, T., Berman, J., Jompa, J., & Bell, J. J. (2014). Reduced diversity and high sponge abundance on a sedimented Indo-Pacific reef system: Implications for future changes in environmental quality. *PLOS One*, 9(1), Artículo e85253. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085253>
- Precht, W. F., & Aronson, R. B. (2004). Climate flickers and range shifts of reef corals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(6), 307-314. [66 |](https://doi.org/10.1890/1540-</p>
</div>
<div data-bbox=)

- 9295(2004)002%5B0307:cfarso%5D2.0.co;2
- Rasher, D. B., Hoey, A. S., & Hay, M. E. (2013). Consumer diversity interacts with prey defenses to drive ecosystem function. *Ecology*, 94(6), 1347-1358. <https://doi.org/10.1890/12-0389.1>
- Rioja-Nieto, R., & Álvarez-Filip, L. (2019). Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*, 140, 616-625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>
- Rovellini, A., Mortimer, C. L., Dunn, M. R., Fulton, E. A., Jompa, J., Haris, A., & Bell, J. (2024). Reduced small-scale structural complexity on sponge-dominated areas of Indo-Pacific coral reefs. *Marine Environmental Research*, 193, Artículo 106254. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106254>
- Rützler, K. (2004). Sponges on coral reefs: A community shaped by adaptive strategies. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 68, 85-148.
- Rützler, K., & Piantoni, C. (2008). Widespread sponge bioerosion in Caribbean reefs: A threat to coral reef sustainability. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 7, 339-343.
- Santoro, E. P., El-Khaled, Y. C., Rosado, P. M., Osman, E. O., & Peixoto, R. S. (2025). The Coral Holobiont. En R. S. Peixoto & C. R. Voolstra (Eds.), *Coral reef microbiome. Coral reefs of the world* (Vol. 20, pp. 95-104). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-76692-3_7
- Schönberg, C. H. L., & Carballo, J. L. (2017). *Sponge diversity of the Caribbean coral reefs*. En J. L. Carballo & J. J. Bell (Eds.), *Climate change, ocean acidification and sponges* (pp. 1-34). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-01>
- Slaby, B. M., Franke, A., Rix, L., Pita, L., Bayer, K., Jahn, M. T., & Hentschel, U. (2019). Marine sponge holobionts in health and disease. En Z. Li (Ed.), *Symbiotic microbiomes of coral reefs sponges and corals* (pp. 81-104). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-024-1612-1_7
- Suan, A., Franceschini, S., Madin, J., & Madin, E. (2025). Quantifying 3D coral reef structural complexity from 2D drone imagery using artificial intelligence. *Ecological Informatics*, 85, Artículo 102958. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102958>
- Thacker, R., Ginsburg, D., & Paul, V. (2001). Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs*, 19, 318-329. <https://doi.org/10.1007/s003380000122>
- Thakur, N. L., & Singh, A. (2016). Chemical ecology of marine sponges. En R. Pallela & H. Ehrlich (Eds.), *Marine sponges: Chemicobiological and biomedical applications* (pp. 37-52). Springer. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2794-6_3
- Tkachenko, K. S., Dung, V. V., & Thi Ha, V. (2025). Ecological status and resilience of coral reefs in South-Central Vietnam (Khanh Hoa Province) in the third decade of the 21st century. *Regional Studies in Marine Science*, 83, Artículo 104074. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104074>
- Ward-Paige, C. A., Risk, M. J., Sherwood, O. A., & Jaap, W. C. (2005). Clionid sponge surveys on the Florida Reef Tract suggest land-based nutrient inputs. *Marine Pollution Bulletin*, 51(5-7), 570-579. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.04.006>