

Trabajo de grado para aspirar al título de

Bióloga

Titulado

Evaluación de la red colonial de *Pacifigorgia spp.*
(Octocorallia: Cnidaria) mediante Análisis de Fourier

Presentado por

Ana María González Ángel

Dirigido por

Juan Armando Sánchez, Ph. D

Codirigido por

Nestor Ardila, M. Sc

2008

Abstract

La identificación de los corales tradicionalmente se ha basado en caracteres morfológicos. En este estudio se evaluó si la red colonial cuantificada mediante los ojos de malla que ésta forma refleja la evolución de *Pacifigorgia spp.* (Octocorallia: Cnidaria). Se analizó la red colonial de 19 especies del género con el propósito de estudiar la evolución del carácter en el grupo. Para cada especie se analizaron plantillas con 10 ojos de malla y una escala por colonia mediante un Análisis de Fourier. Dicho análisis y posteriores pruebas estadísticas (Análisis Multivariado y Análisis Discriminante Canónico) arrojaron diferencias entre las especies de *Pacifigorgia* pertenecientes al Pacífico y la única especie del Océano Atlántico. Las especies del Océano Pacífico tienden a agruparse en un conglomerado morfológico posiblemente debido a plasticidad fenotípica, a convergencia evolutiva y/o a hibridación.

Introducción

“Entender la evolución de los caracteres morfológicos es esencial para comprender la evolución de un grupo. La evolución de los caracteres (*e.g.* morfológicos, ecológicos, comportamentales) puede ser plástica y estocástica o, al contrario, los caracteres pueden evolucionar según una tendencia estrechamente ligada a la filogenia del grupo” (Covain, *et al.*, 2008). Cuando los caracteres están ligados a la evolución de un grupo, éstos se convierten en caracteres útiles (sinapomorfias) para separar clados taxonómica y filogenéticamente. Así pues, especies cercanamente emparentadas presentan similitudes genéticas y fenotípicas que las agrupan taxonómica y filogenéticamente. Sin embargo, cada especie tiene una serie de caracteres (autopomorfias) propios de la evolución de dicha especie llamados Caracteres de Diagnóstico. De esta manera la identificación es diferente para cada clado y, a su vez, para cada especie.

En el caso de los corales la clasificación taxonómica para identificar hasta especie utiliza básicamente caracteres morfológicos y anatómicos tanto a nivel macroscópico como microscópico. En cuanto al nivel macroscópico se estudian los detalles de la forma de crecimiento de la colonia y su color (Breedy & Guzmán, 2002); y en cuanto al nivel microscópico se estudia la variación de los escleritos (Breedy & Guzmán, 2002; von Prahl, *et al.*, 1986) y la variación molecular (Aguilar

& Sánchez, 2007; Sánchez *et al.*, 2003a; Sánchez *et al.*, 2003b). No obstante, si bien el tipo de malla es considerado, no se utiliza como un carácter de diagnóstico *per se*. Éste carácter está asociado a los cambios morfológicos generales de la colonia tal que ésta macroestructura resume caracteres de la microestructura de la colonia tales como el tipo de escleritos y su disposición en el cenénquime (Skoufas, 2006). Es decir, el tipo de escleritos de una malla y cómo se agrupan determinan la forma macroscópica de la malla e incluso sus propiedades mecánicas tal como se ha demostrado para algunas especies como *Eunicella singularis* (Skoufas, 2006). Así pues, por ejemplo, en *E. singularis* la función más probable para los escleritos tipo mazo es dar resistencia mecánica a la base de la colonia y la función de los escleritos tipo huso ubicados en la parte más externa de la colonia es defender de los depredadores (Skoufas, 2006). Otro ejemplo de la adaptación de la malla en razón a los escleritos es el caso de la plasticidad fenotípica que tiene *Renilla muelleri* (Cnidaria: Alcyonea) según la presencia de depredadores (Clavico, *et al.*, 2007). Es decir, se ha demostrado que la malla resume caracteres fenotípicos específicos que aportan información ecológica y que éste es un carácter sujeto a la evolución. Por lo tanto el tipo de malla es un carácter óptimo para estudiar las relaciones entre especies. En este caso, el estudio del tipo malla de varias especies de coral abanico debería entonces aportar suficiente información para distinguir una especie de otra y así poder estudiar la evolución del clado. De hecho, es bien sabido que hay mucha variedad interespecífica en cuanto al tamaño, la forma de la red (Breedy & Guzmán, 2004) (ver la Figura 2), y otros caracteres como los patrones de coloración dadas las presiones ambientales (von Prael, *et al.*, 1986).

En este trabajo para estudiar dichos tipos de malla se propuso estudiar los ojos (o calibres) de malla que la colonia forma. El estudio de dichos ojos de malla constituye la aplicación de herramientas morfométricas para resolver preguntas ecológicas y evolutivas. En este caso, la herramienta morfométrica utilizada fue el Análisis de Fourier. El Análisis de Fourier fue inicialmente propuesto por Kuhl & Giardina (1982) como un método alternativo para estudiar contornos biológicos. La propuesta de Kuhl & Giardina era utilizar el Análisis de Fourier basado en un código de cadena (CC, chain code) para aproximar un contorno continuo en

números equivalentes a códigos. Posteriormente el software Shape (Iwata & Ukai, 2002), entre otros, fue diseñado para transformar dichos CC y para obtener 20 valores armónicos cada uno descrito por cuatro coeficientes de Fourier (CF). Los valores armónicos están relacionados con la resolución de la aproximación del contorno, de manera que mientras más haya, más ajustada será la aproximación a la realidad (ver la Figura 1).

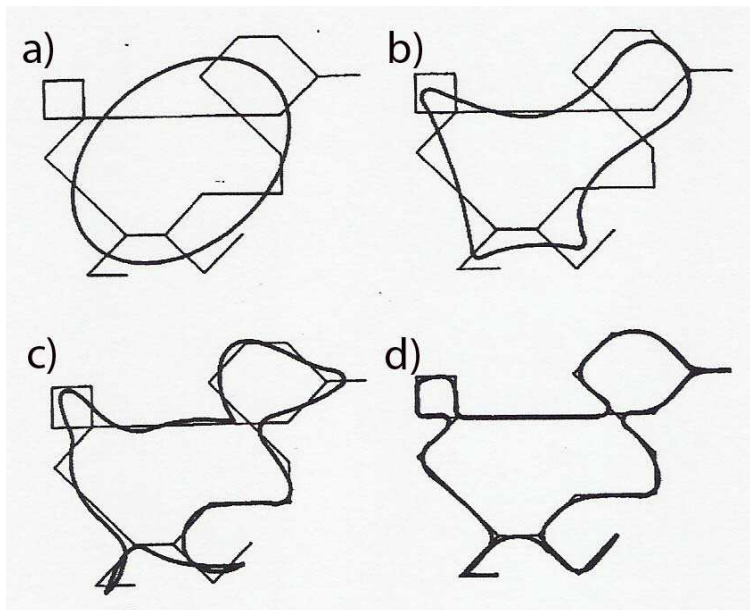


Figura 1: Figura descrita con a) 1 armónico b) 4 armónicos c) 8 armónicos d) 12 armónicos. Tomado de Kuhl & Giardina (1982).

“La ventaja entonces de utilizar los descriptores de Fourier es que éstos no varían ni con la rotación ni con la modificación de tamaño del contorno” (Kuhl & Giardina, 1982) lo cual los hace óptimos para estudiar ojos de malla cuya orientación es muy variable. De hecho, la aplicación de las series de Fourier ha sido ampliamente utilizada en estudios biométricos con mamíferos (Marcolini, 2006), plantas (Yoshioka *et al.*, 2004), braquiópodos (Tort, 2003), peces (Russo, *et al.*, 2007) y otros taxa.

El género *Pacifigorgia* fue descrito como tal por Bayer en 1951 como un género constituido por gorgónidos reticulados carecientes de escleritos escafoides (Breedy & Guzmán, 2002) y carentes de zooxantelas. Éste género se encuentra principalmente en el Océano Pacífico donde es uno de los más abundantes de la

familia Gorgoniidae (Breedy & Guzmán, 2004). Estos corales, llamados comúnmente los corales abanico, se encuentran principalmente en zonas expuestas a fuertes corrientes (Breedy & Guzmán, 2002) y se encuentran orientados perpendicularmente hacia la corriente como casi todos los gorgónidos (Breedy & Calvo, 2000). Aunque el género es principalmente encontrado en las aguas del Océano Pacífico Oriental, hay una especie cuya distribución es atlántica tal que se ha reportado desde Trinidad y Tobago hasta Maranhao en Brasil (Breedy & Guzmán, 2002). Ésta especie es *Pacifigorgia elegans* que fue descrita primera vez por Milne Edwards & Haime en 1857 como *Rhipidogorgia elegans* y que fue nombrada como *Pacifigorgia elegans* en 1959 por Bayer (Breedy & Guzmán, 2002).

El objetivo de este estudio fue utilizar la red colonial como una propuesta nueva de estudio morfométrico en una serie de especies del género *Pacifigorgia* con el propósito de estudiar la evolución del grupo mediante el Análisis de Fourier.

Metodología

Este estudio se basó en el análisis de la malla de una serie de fotografías digitales de 40 colonias de 19 especies del género *Pacifigorgia* más 2 del género *Gorgonia*. *Gorgonia* y *Pacifigorgia* pertenecen a la misma familia, Gorgoniidae cuyas especies se caracterizan por presentar el mismo tipo de escleritos (von Prael, *et al.*, 1986). Dado que *Gorgonia* es un género emparentado con *Pacifigorgia* (Sánchez *et al.*, 2003a) fue incluido en este estudio para ver cómo el método respondía en otro género; es decir, este no es un grupo externo como tal ya que este estudio no es filogenético pero se incluyó para comparar los resultados.

En este estudio se incluyó al menos una muestra de colonia por especie. Dichas especies fueron *Pacifigorgia irene*, *P. rubripunctata*, *P. exilis*, *P. symbiotica*, *P. darwinii*, *P. dampieri*, *P. cathedralensis*, *P. ferruginea*, *P. smithsoniana*, *P. sculpta*, *P. eximia*, *P. rubicunda*, *P. firma* y *P. stenobrochis* en cuanto a las especies del Pacífico. Además fueron utilizadas dos muestras colectadas en Ecuador cuya identificación ha llegado hasta género y se catalogaron para este estudio como sp 6 y sp 7. También fue incluida *P. elegans* que es perteneciente a las aguas del Océano

Pacífico; y dos especies de *Gorgonia* (Octocorallia: Cnidaria, Gorgoniidae), *G. mariae* y *G. ventalina*.

Para el análisis de las muestras se tomaron fotografías digitales a muestras de museo con escala (Colección de Invertebrados Marinos del Museo de Historia Natural Andes) o se utilizaron fotos publicadas (Williams & Breedy, 2004; Breedy & Guzmán, 2002).

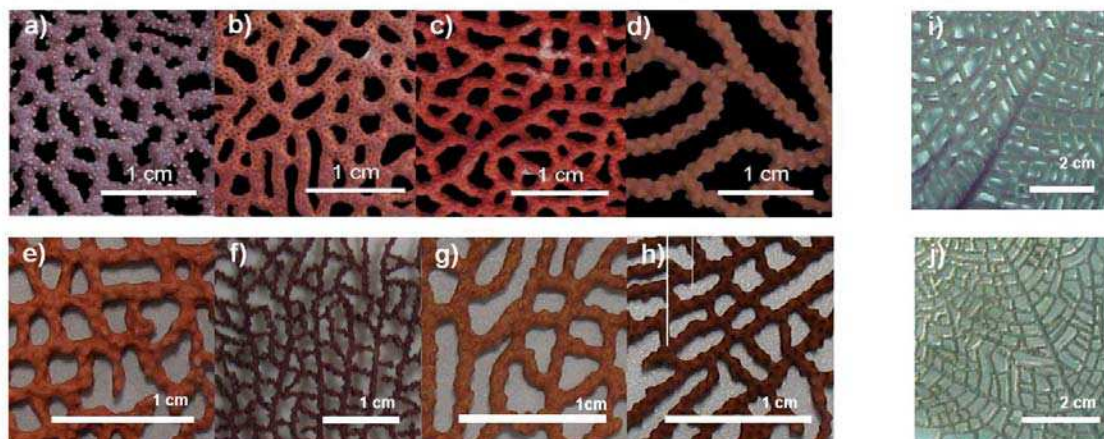


Figura 2: Algunos ejemplos de tipos de malla: *Pacifigorgia catedralensis*, *P. ferruginea*, *P. smithsoniana* y *P. sculpta* son ejemplos de fotografías publicadas (Breedy & Guzmán, 2003). *Gorgonia mariae* y *G. ventalina* fueron tomadas por J.A. Sánchez. a) *Pacifigorgia catedralensis* b) *P. ferruginea* c) *P. smithsoniana* d) *P. sculpta* e) *P. rubripunctata* f) *P. elegans* g) *P. arenata* h) *P. irene* i) *Gorgonia ventalina* j) *Gorgonia mariae*

Dichas fotografías fueron editadas en Adobe Photoshop CS3 V.10.01 para crear una plantilla por fotografía. Cada plantilla contenía 10 ojos de malla escogidos al azar por colonia y la escala. Cada plantilla fue analizada con el software Shape V. 1.3 (Iwata, 2006) el cual calcula los valores de los descriptores de los elípticos de Fourier normalizados para 20 armónicos. Los armónicos de Fourier describen los contornos matemáticamente. Los resultados arrojados por el software fueron 20 valores armónicos cada uno descrito por 4 coeficientes de Fourier por ojo de malla por colonia y por muestra. Ya que el primer armónico es un valor constante dada la ecuación de las series de Fourier éste fue reemplazado por el área superficial en cm^2 de cada ojo de malla calculado previamente con el software Image J V.1.4g

(Rasband, 2007) únicamente en el primer coeficiente de Fourier. Los resultados definitivos se obtuvieron con el paquete estadístico SPSS V.16.0 (SPSS Inc., 2007). Con dicho programa se hizo un Análisis Multivariado seguido de un Análisis Canónico Discriminante a cada matriz (una para cada coeficiente de Fourier) que incluía todos los armónicos tal que ningún dato fue descartado. Esta parte se realizó para evaluar el aporte individual de cada coeficiente de Fourier a la varianza total de la forma de los ojos de malla tal que se utilizaron en el Análisis Discriminante los componentes que explicaban más varianza.

Por otra parte tanto el área (en cm²) como en perímetro (en cm) de cada ojo de malla fueron tomados nuevamente con el software Image J V. 1.4g (Rasband, 2007). Posteriormente estos valores se graficaron para evaluar las relaciones entre ambas variables separadamente para cada especie (ver la Figura 3) y conjuntamente (ver la Figura 4).

Resultados

-Análisis Multivariado y Análisis Discriminante

Con el Análisis Multivariado se obtuvo la Tabla 1. Dado que los valores de P (significancia) de los coeficientes de Fourier A y D son menores a 0.05, según esta prueba hay diferencias altamente significativas entre los armónicos de los coeficientes de Fourier A y D. Es decir, éstos son los coeficientes que aportan varianza a la diferencias en las mallas entre especies, por lo tanto, éstos fueron elegidos para hacer el análisis discriminante. De hecho éste resultado lo comprueba la Tabla 2 que se obtuvo en el Análisis Discriminante (nótese que los Coeficientes de Fourier A y D juntos suman la mayor varianza).

Tabla 1: Valores obtenidos en el análisis multivariado de cada coeficiente de Fourier. Esta tabla se calculó para un valor $\alpha=0.05$.

CF	Wilks' Lambda	F	valor p
A	0.17	1.938	<0.01
B	0.387	1.007	0.457
C	0.441	0.863	0.968
D	0.12	2.355	<0.01

En cuanto al análisis discriminante, en el primer coeficiente de Fourier, A, se incluyeron el área de cada ojo de malla y 19 armónicos como variables. Para los otros coeficientes de Fourier la matriz se dejó exactamente como la arrojó el software Shape (Iwata, 2006) ya que en éstos el primer armónico siempre es diferente. En general, los armónicos de gran amplitud son aquéllos que definen las principales características de la forma de cada ojo de malla, en contraste los armónicos de baja amplitud son los que caracterizan los detalles (Tort, 2003). Sin embargo en este estudio se utilizaron todos los valores para optimizar los resultados sin perder información.

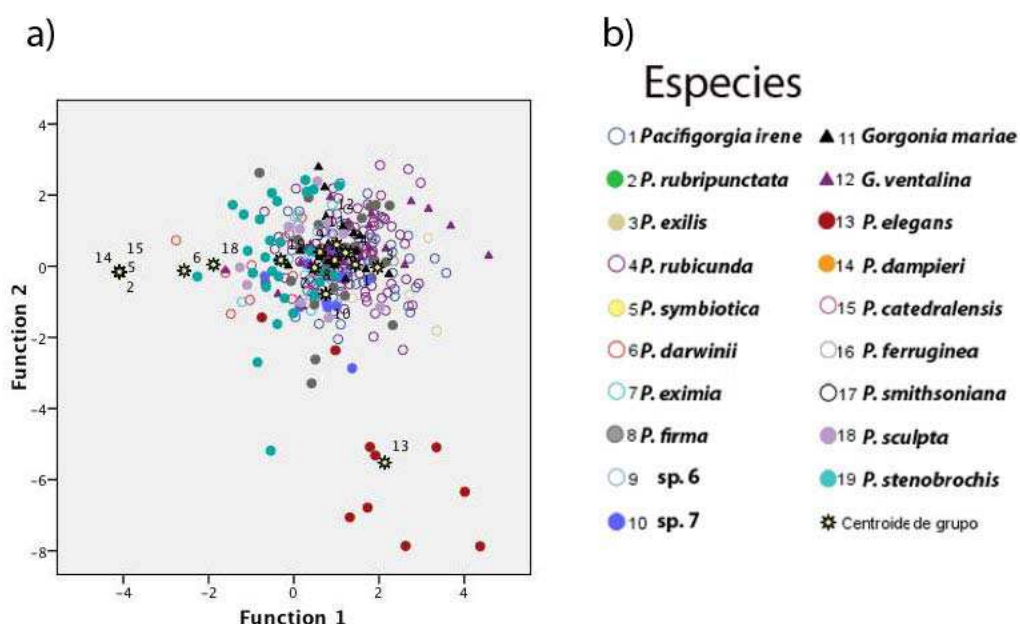


Figura 3: a) Análisis Canónico Discriminante conjunto de los Coeficientes de Fourier A y D. Los ejes están explicados en la Tabla 2. Las especies están indicadas en el apartado b de la figura.

Tabla 2: Descripción detallada de los ejes de las gráficas de cada Análisis discriminante. Cada función explica un eje y se asocia a la variable que más varianza aporta. Nótese que los valores de Lambda de Wilks son altamente significativos para los coeficientes A, D y A+D en esta prueba y en el Análisis Multivariado (ver la Tabla 1).

CF	La función 1 explica (%)	Asociada a	La función 2 explica (%)	Asociada a	Lamba de Wilks	Suma de las funciones
A	33.6	Armónico 3	25.2	Área	<0.01	58.8
B	32	Armónicos 17, 11 y	14.8	Armónicos 3, 4 y 15	0.098	46.8
C	27.8	Armónicos 5 y 14	18.8	Armónico 12	0.900	46.6
D	52	Armónico 1	11.5	Armónico 18	<0.01	63.5
A + D	59	Armónicos D1 y A3	12.1	A12, A20, D18, D4, D13, A16	<0.01	71.1

En cuanto a la gráfica (Figura 3a) hay una clara separación del centroide de *P. elegans* respecto al resto de las especies. Los centroides de *Gorgonia ventalina* y de *G. mariae* se agrupan con las especies de *Pacifigorgia*. Los ojos de malla de *Gorgonia* tienden a ser más cuadrados y/o más definidos por ángulos marcados que aquéllos de *Pacifigorgia* (obs. pers) lo cual sugeriría diferentes distribuciones en un análisis discriminante. No obstante, se sabe que hay convergencia en los patrones de ramificación entre octocorales de especies cercanamente emparentadas (Sánchez, 2004). Es decir, a pesar de haber obvias diferencias a simple vista entre las mallas de *Gorgonia* y *Pacifigorgia* éstas son descritas por series de Fourier similares lo cual indica que en esencia no son tan distintas.

Por otra parte hay cuatro especies que se separan un poco del grupo, aunque no tanto que *P. elegans*. Éstas son *P. rubripunctata*, *P. dampieri*, *P. catedralensis* y *P. symbiotica* nótese que las tres primeras son las especies con la menor relación entre el área y el perímetro (ver la Tabla 3, a continuación).

-Relación Área Vs. Perímetro

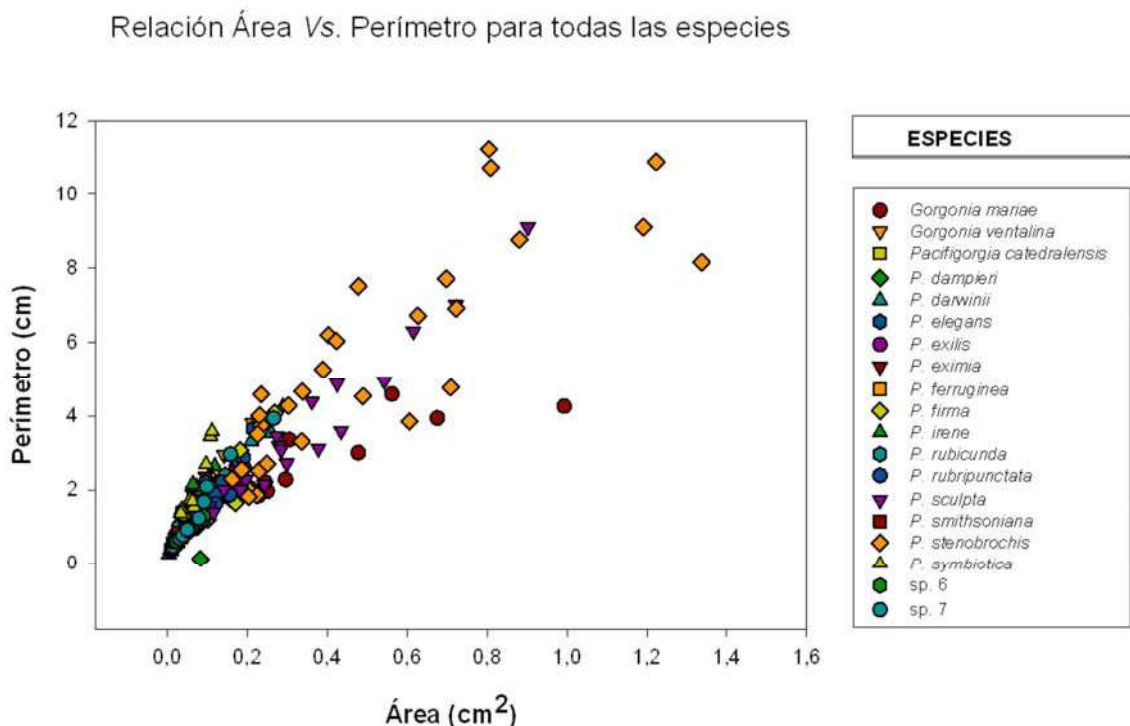


Figura 4: Ésta figura presenta gráficamente la relación entre el área y el perímetro de los ojos de malla de todas las especies incluidas. Para revisar individualmente cada especie ver la Figura 5.

Tabla 3: Coeficiente de determinación (R^2) de cada gráfica Área Vs. Perímetro de cada especie.

Especie	Número de colonias	coef. de determinación (r^2)	coef. de correlación	Especie	Número de colonias	coef. de determinación (r^2)	coef. de correlación
<i>P. irene</i>	5	0.922	0.960	<i>G. mariae</i>	2	0.733	0.856
<i>P. rubripunctata</i>	1	0.093	0.305	<i>G. ventalina</i>	3	0.8	0.894
<i>P. exilis</i>	1	0.94	0.970	<i>P. elegans</i>	1	0.963	0.981
<i>P. rubicunda</i>	9	0.915	0.957	<i>P. dampieri</i>	1	0.00309	0.056
<i>P. symbiotica</i>	1	0.838	0.915	<i>P. catedralensis</i>	1	0.461	0.679
<i>P. darwinii</i>	2	0.845	0.919	<i>P. ferruginea</i>	1	0.781	0.884
<i>P. eximia</i>	1	0.805	0.897	<i>P. smithsoniana</i>	1	0.896	0.947
<i>P. firma</i>	3	0.823	0.907	<i>P. sculpta</i>	2	0.95	0.975
sp. 6	1	0.966	0.983	<i>P. stenobrochis</i>	3	0.714	0.845
sp. 7	1	0.959	0.979				

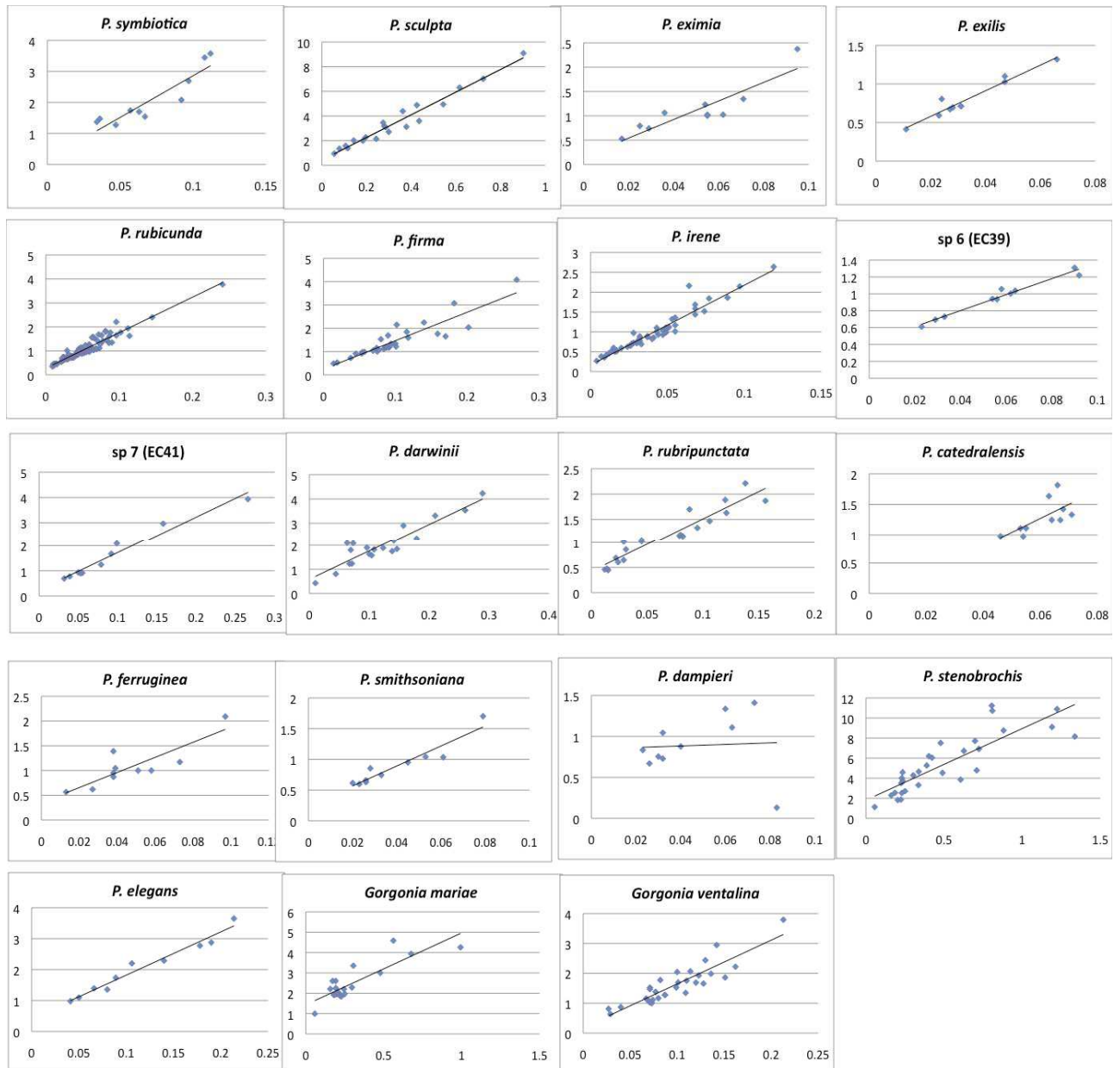


Figura 5: Gráficas separadas de cada especie para las variables área y perímetro del calibre de malla. Todas las gráficas tienen los mismos ejes tal que el eje x representa el área en cm^2 y el eje y representa el perímetro en cm.

En cuanto a la Figura 4 ésta muestra una clara tendencia de las especies a utilizar el área y el perímetro de la misma manera. Así pues, las especies se agrupan en un rango pequeño de área que crece proporcionalmente con el perímetro. En esta figura también se aprecia la separación de tres especies cuyas áreas y, por lo tanto, sus perímetros alcanzan valores muy grandes. Estas especies son *P. sculpta*, *P. stenobrochis* y *G. mariae*.

Respecto al análisis del área *versus* el perímetro por especie se obtuvieron los siguientes resultados (ver la tabla 3). Los coeficientes de determinación (r^2) representan una relación lineal entre y y x . Según este valor se puede decir que en la mayoría de los casos, dada la cercanía a 1 los datos x (área) pueden servir para predecir los valores de y (perímetro). Por otra parte, éste coeficiente es equivalente al cuadrado del coeficiente de correlación cuyos valores oscilan entre 0 y 1 tal que un r muy cercano a 1 indica una fuerte relación lineal entre x e y (Mendenhall & Sincich, 1997). En este caso, entonces hay una alta relación entre el área y el perímetro del calibre de malla de todas las especies salvo *P. rubripunctata*, *P. catedralensis* y *P. dampieri* cuyos valores están ubicados a la izquierda de su columna para ubicarlos más fácilmente (ver la tabla 3).

Discusión

En cuanto al Análisis de Fourier éste reduce la variación a un conjunto de armónicos lo cual permite caracterizar al nivel de especie o género y hacer comparaciones tanto inter como intraespecíficas (Marcolini, 2006). Este análisis es muy acertado para estudios morfométricos ya que es tan aproximado el método que incluso con las matrices se pueden reconstruir los contornos iniciales (Iwata & Ukai, 2002). Por otra parte, este tipo de análisis al ser matemático elimina la subjetividad del ojo humano tal que de estandarizarse como herramienta taxonómica ésta sería muy útil para identificar especies. En el caso particular de este estudio, al Análisis de Fourier hizo posible la cuantificación de las diferencias del tipo de malla. De esta manera la separación fenotípica de *P. elegans* con el resto de sus congéneres fue posible de estudiar desde este punto morfológico, aunque en el caso de *Gorgonia* se esperaban otros resultados.

-Análisis Multivariado y Análisis Discriminante

Los resultados para el género *Pacifigorgia spp.* versus *P. elegans* son acordes con lo esperado ya que al ser ésta la única especie del Atlántico se esperaba que hubiera mucha separación entre su centroide y aquéllos de las otras *Pacifigorgias* en el análisis discriminante. No obstante, todos los demás centroides del resto de *Pacifigorgias* se acercan mucho entre sí lo cual indica que aunque a simple vista los calibres de malla son muy diferentes la descripción matemática es muy similar.

Para el análisis discriminante hay cuatro especies cuyos centroides están separados del grupo aunque no tanto como el centroide de *P. elegans*. Éstas especies son *P. rubripunctata*, *P. dampieri*, *P. cathedralensis* y *P. symbiotica*. Si se comparan los resultados de esta prueba con la Tabla 3 se observa que las tres primeras especies son aquéllas con las menores relaciones área Vs. perímetro. Así pues, estas especies al carecer de una relación área Vs. perímetro posiblemente están modificando, a su vez, la forma de su malla tal que no requieren tanto perímetro. Por lo tanto, su malla presenta diferencias en cuanto a la forma debidas a dicha relación área Vs. perímetro lo cual se refleja luego de un análisis de Fourier. Respecto a *P. symbiotica* ésta presenta una alta relación área Vs. perímetro así que este resultado se podría deber a un sesgo por que sólo se utilizó una colonia de esta especie. Pero también podría deberse a que esta colonia era muy pequeña y en ese caso los ojos de malla también eran pequeños tal que la colonia estaría tratando de maximizar la filtración mediante formas variadas. En general, según estos resultados no parece entonces haber notables diferencias morfológicas en el tipo de ojo de malla de las especies de *Pacifigorgia* que fueron usadas en este estudio. Sin embargo, este resultado podría deberse a un sesgo en la cantidad de los datos ya que en la mayoría de los casos se trabajó una única fotografía por especie. Esto puede haber implicado este agrupamiento de los centroides ya que se sabe que algunas especies de la familia Gorgoniidae presentan mucha plasticidad fenotípica (Sánchez, *et al.*, 2007).

El solapamiento de los centroides (ver la figura 3) de las especies de *Pacifigorgia* que este estudio incluyó puede estar indicando que los caracteres de

la malla tienen una dependencia filogenética. Es decir, dado que son especies cercanamente emparentadas dichos caracteres podrían estar acondicionados a la evolución del grupo como tal más que a la evolución de cada especie en particular. En el caso de este estudio se esperaba que *P. elegans* tuviera una malla matemáticamente diferente de las otras especies del mismo género ya que ésta se encuentra en el Océano Atlántico. Es decir, aunque “la interrupción de la conexión de aguas profundas (2000 metros) entre los Océanos Pacífico y Atlántico sucedió hace 12 millones de años; se estima que la separación definitiva fue hace aproximadamente 3 millones de años” (Coates, 2003). Por lo tanto, *P. elegans* lleva al menos 3 millones de años separada de sus congéneres. Pero no sólo se esperaba una separación debido al tiempo de divergencia alopátrica sino también a los cambios ecológicos que la separación de ambos océanos trajo. Una consecuencia ecológicamente importante de dicha separación fue la desaparición en el Caribe de las microalgas y protozoos (Coates, 2003). Así pues las aguas del Caribe son aguas pobres en nutrientes y en plancton. Y dado que *P. elegans* carece de zooxantelas ésta especie debió adaptarse a un medio pobre y su aislamiento tuvo que provocar diferencias en la malla. Según el Análisis Discriminante ésta suposición se sugiere cierta ya que el centroide de ésta especie está claramente diferenciado de los demás en la Figura 3. De hecho aunque las variables que más aportan varianza en los cuatro coeficientes de Fourier son distintas (ver las Tabla 1 y 2) el centroide de *P. elegans* siempre se separa del resto.

“Por otra parte, las consecuencias de la separación fueron muchas para ambos Océanos. En cuanto al Pacífico, su parte Oriental tiene unas condiciones muy variables y estacionales; tiene abundantes pesquerías pelágicas y arrecifes coralinos poco desarrollados. Además, sus aguas son más frías y densas pero menos saladas que las del Mar Caribe. Las aguas del Pacífico son muy ricas en nutrientes debido a las zonas de afloramiento y a los vientos alisios que estimulan la liberación de nutrientes de las aguas superficiales hacia mar adentro. En cambio, en el Mar Caribe las pesquerías están cercanas a la costa, concentradas en gran medida, alrededor de extensos arrecifes de coral. Dichos arrecifes de coral abundan en estas aguas cálidas y salobres en que se asocian con los manglares y

los ecosistemas de pastos marinos” (Coates, 2003). Es decir, dichas diferencias en las condiciones ecológicas entre el Pacífico Oriental y el Mar Caribe, soportarían la idea de que los corales pertenecientes a ambos ambientes están adaptados a medios muy distintos. Así pues, nuevamente, se esperaba que el carácter ojo de malla permitiera dilucidar esta relación ecológica entre *P. elegans* y sus congéneres. Adicionalmente, se sabe que los corales del Caribe experimentaron un intenso ritmo de evolución hace dos o tres millones de años, cuando las tasas de extinción aumentaron más de diez veces (Coates, 2003). Por lo tanto, debió haber una aceleración en las diferencias fenotípicas en el tipo de malla de *P. elegans* que, a su vez, le permitieran optimizar la toma de alimentos en un mar pobre en plancton.

Respecto a las especies de *Pacifigorgia* propias del Pacífico Oriental su agrupación puede estar indicando varias cosas. Por una parte podría tratarse de un caso de hibridación del grupo. Estas especies aunque están distribuidas en el Océano Pacífico Este y tienen sus distribuciones específicas particulares han estado en relativo contacto sin interrupción. En corales se ha demostrado que la hibridación puede ser un factor de unificación o de separación de los tipos de ramificación tal que hay especies que empiezan a presentar cambios en sus mallas (Sánchez, 2004). Es decir, la hibridación en el caso de las especies incluidas en este estudio podría ser un factor de unificación ya que las mallas son descritas por armónicos muy similares. En la Figura 3 se ve claramente la tendencia de las diferentes especies de *Pacifigorgia* a agruparse. Este resultado podría soportar la hipótesis de hibridación. Por otra parte, Seehausen (2004) propuso la hibridación como una fuente de radiación adaptativa. Según él, la hibridación es un mecanismo de variación genética en que los híbridos tienen una aptitud darwiniana igual o mayor a los parentales cuando se encuentran en condiciones ecológicas nuevas. De esta manera los híbridos podrían fortalecerse mediante la selección disruptiva tal que la separación ecológica favorecería la radiación adaptativa. Dicho lo anterior éste podría ser el caso de la distribución de los centroides de *Pacifigorgia* que denotarían una hibridación dada la cercanía de los centroides entre sí y el solapamiento de las especies. Pero dicha hibridación estaría avanzando hacia

una radiación adaptativa del género. En efecto, estudios moleculares con ITS2 ya habían sugerido la hibridación en *Pacifigorgia spp.* dado que este género ha tenido una radiación reciente (Granados en prep.; Manrique, en prep.). Adicionalmente, Manrique (2008, en prep.) propuso que dicha la evolución del género *Pacifigorgia* ha originado un singameon (“complejo mantenido por selección genéticamente débil pero ecológicamente muy diverso en especies capaces de cambiar material genético” (Seehausen, 2004)). Sin embargo, este no es un estudio filogenético y dicha hibridación debe estudiarse de una manera mucho más intensa con más estudios moleculares (J. Tabima, en prep.), cruces, microarreglos y estudios morfológicos. Es decir, para poder plantear la hipótesis de hibridación hacen falta muchos estudios que aporten información tanto de la biología reproductiva y de la historia natural de este género como de la parte molecular y morfológica.

Por otra parte la plasticidad fenotípica puede estar sesgando estos resultados tal que explicaría el solapamiento de la agrupación pacífica. En el transcurso de este estudio seis muestras identificadas hasta el momento como *P. rubripunctata*, *P. pulcra*, *P. arenata*, *P. exilis* fueron revisadas por la taxónoma Odalisca Breedy cuya conclusión fue que dichos ejemplares eran muestras de diferentes colonias de *P. rubicunda*. La plasticidad que tiene esta especie había favorecido la equívoca identificación de éstas muestras. Otro ejemplo es el de *P. stenobrochis*. *P. stenobrochis* luce muy similar a *Gorgonia* pero también se agrupa con el resto de las especies lo cual indica que en esencia, su malla es muy similar a las otras especies de su género. De hecho, *P. stenobrochis* fue clasificada como *Gorgonia stenobrochis* por Valenciennes (1846) pero en 1951 Bayer la reclasificó como *Pacifigorgia stenobrochis* (Breedy & Guzmán, 2002). Dicha confusión debió darse por la gran variabilidad que presenta esta especie en sus caracteres de diagnóstico (Breedy & Guzmán, 2002) cuyo motivo puede ser la amplia distribución de esta especie (que es incluso la más amplia del género) (Breedy & Guzmán, 2002). Sin embargo, aunque *P. stenobrochis* está agrupada con las otras especies en la Figura del análisis discriminante, en la Figura 4 se muestra una notable diferencia en la relación área Vs. perímetro de su malla. Así pues la plasticidad fenotípica podría

explicar los resultados obtenidos en este estudio. Para descartar este factor se recomiendan estudios con más muestras por especie.

En cuanto a la inclusión de *Gorgonia* en el agrupamiento de *Pacifigorgia* no debe ser más que una convergencia evolutiva, ya que en estudios moleculares previamente realizados (Sánchez, *et al.*, 2003a) la topología indica que *Gorgonia ventalina* y *G. mariae* pertenecen a un mismo clado separado de *Pacifigorgia spp.* Es decir, éste parece ser el resultado de la convergencia evolutiva aunque no era lo esperado ya que *Pacifigorgia* tiene una ramificación alterna y *Gorgonia* tiene una ramificación pinnada (Sánchez, 2004). Adicionalmente, se sabe que tanto *G. ventalina* como *G. mariae* tienen zooxantelas (Kirk, *et al.*, 2005; Withers, *et al.*, 1982) así que se esperaba que sus mallas fueran diferentes de las de *Pacifigorgia*, que carece de zooxantelas y por lo tanto, depende de la filtración. No obstante, es novedoso que *Gorgonia* y *Pacifigorgia* se agrupen en un Análisis de Fourier pues fenotípicamente, a simple vista sus ojos de malla son muy distintos tanto en su forma como en su tamaño (obs. pers).

-Relación Área Vs. Perímetro

La optimización de la malla en términos de área y perímetro la mayoría de las especies presenta una alta tasa de relación entre dichas variables (ver la Tabla 3). Esto hace suponer que hay una clara optimización de la malla acorde con las necesidades particulares de cada especie. Es decir, si bien puede haber algún grado de especialización alimenticia como filtros diferentes según el plancton que el coral quiera capturar cada especie independientemente de sus necesidades optimiza el perímetro dada el área de sus ojos de malla (ver la Tabla 3 y la Figura 5) con ojos de malla muy pequeños. Sin embargo, no debe haber mucha diferencia pues las especies agrupadas en el Pacífico tienen ojos de malla matemáticamente similares; aunque en la Figura 4 se nota una separación de *P. stenobrochis*, *P. sculpta* y *Gorgonia mariae*, cuyas áreas y perímetros fueron los mayores. En cuanto a *P. elegans* el Análisis de Fourier comprobó que matemáticamente los calibres de malla de esta especie son muy distintos a los de las otras especies del mismo género. No obstante, esta especie presenta una relación alta entre el área y el

perímetro de sus ojos de malla lo cual indica que también optimiza su perímetro tal que los pólipos aprovechen al máximo su espacio (ver la Tabla 3).

Conclusiones

Este trabajo de grado se realizó para evaluar si los ojos de malla de las especies (aunque no todas fueron incluidas) del género *Pacifigorgia* podía dilucidar la evolución del clado ya que éste por sí sólo nunca había sido utilizado para diferenciar especies. El ojo de malla, por lo menos, para las especies incluidas en este estudio sí parece ser un carácter que refleja la evolución del clado. Aunque este estudio no es filogenético y habría que estudiar la hibridación profundamente se concluye que los calibres de malla son un carácter útil para estudiar la evolución de *Pacifigorgia*. El método probó ser adecuado tanto en la parte del Análisis de Fourier como en las pruebas estadísticas que permitieron estudiar al mismo tiempo varias especies de aparentes morfologías distintas. El análisis de Fourier, entonces, hizo posible el cumplimiento de este objetivo mediante la transformación de los contornos en números. Los resultados denotan una divergencia fenotípica entre *P. elegans* y el resto del género tal como era esperado. Los resultados también sugieren que las especies del Océano Pacífico tienen mucha platicidad fenotípica o podrían estar hibridando.

Agradecimientos

Le agradezco su colaboración y guía a mi director de tesis J.A. Sánchez; a N. Ardila y a N. Manrique; a mis compañeros de BIOMMAR por sus críticas constructivas; a J. Ramirez por la asesoría con PhotoShop; a I. Galindo por ayudarme con las matrices de Excel; a Odalisca Breedy por facilitarme sus publicaciones; a O. Martínez por asesorarme con las pruebas estadísticas.

También debo agradecerles muy especialmente a M. Ossa, a mis amigos y a mis papás por su apoyo durante toda mi carrera y durante la realización de este trabajo.

Bibliografía

- Aguilar, C. & Sánchez, J. A. 2007. Phylogenetic hypotheses of gorgoniid octocorals according to ITS2 and their predicted RNA secondary structures. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43,774–786
- Breedy, O. & Calvo, A. 2000. La creación de léxico científico: terminología aplicada a la SubClase Octocorallia (Anthozoa: Cnidaria). *Filología y Lingüística XXVI* (1): 81-98
- Breedy, O. & Guzmán, H.M. 2002. A revision of the Genus *Pacifigorgia* (Colenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Proceedings Of The Biological Society* 115 (4): 782 – 839
- Breedy, O. & Guzmán, H.M. 2004. New species of the gorgonian genus *Pacifigorgia* (Coelenterata:Octocorallia: Gorgoniidae) from Pacific Panama. *Zootaxa* 541: 1–15
- Clavico, E.E.G., De Souza, A.T., Da Gama, B.A.P. & Pereira, R.C. 2007. Antipredator Defense and Phenotypic Plasticity of Sclerites From *Renilla muelleri*, a Tropical Sea Pansy. *Biol. Bull.* 213: 135–140.
- Coates, A. G. (Ed). 2003. Paseo Pantera: una historia de la naturaleza y cultura de Centroamérica. Smithsonian Institution.
- Covain, R., Dray, S., Fisch-Muller, S., Montoya-Burgos, J.I. 2008. Assessing phylogenetic dependence of morphological traits using co-inertia prior to investigate character evolution in Loricariinae catfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* Article in Press
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny & Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts and London, England.
- Kirk, N. L., Ward, J.R., Coffroth, M.A. 2005. Stable *Symbiodinium* Composition in the

Sea Fan *Gorgonia ventalina* During Temperature and Disease Stress. *Biol. Bull.* 209: 227–234.

-Kuhl, F. R. & Giardina, C. R. 1982. Elliptic Fourier Features of a Closed Contour. *COMPUTER GRAPHICS AND IMAGE PROCESSING* 18, 236-258

-Manrique, N. A. Phylogenetic Reconstruction of the Genus *Pacifigorgia* (Gorgoniidae: Octocorallia) Using the Internal Transcribed Spacer ITS2. En prep.

-Marcolini, F. 2006. Fourier Analysis Applied to *Mimomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) First Lower Molars – Biochronological Implications. *Mathematical Geology*, Vol. 38, No. 6, pp 667 – 678

-Mendenhall, W. & Sincich, T. 1997. Probabilidad y estadística para ingeniería y ciencias, cuarta edición. Prentice Hall.

-Rice, S.H. 1997. The analysis of ontogenetic trajectories: When a change in size or shape is not heterochrony. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 94, pp. 907–912, February

-Russo, T., Costa, C., & Cataudella, S. 2007. Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream *Sparus aurata* L., 1758. *Journal of Fish Biology* 71, 629–656

-Sánchez, J. A. 2004. Evolution and dynamics of branching colonial form in marine modular cnidarians: gorgonian octocorals. *Hydrobiologia* 530/531:283–290.

-Sánchez, J.A., Aguilar, C., Dorado, D., & Manrique, N. 2007. Phenotypic plasticity and morphological integration in a marine modular invertebrate. *BMC Evolutionary Biology* 7:122

-Sánchez, J. A., Lasker, H.R. & Taylor, D.J. 2003b. Phylogenetic analyses among octocorals (Cnidaria): mitochondrial and nuclear DNA sequences (16S and 18S) support two convergent clades of branching gorgonians.

Molecular Phylogenetics and Evolution 29, 31–42

-Sánchez, J.A., McFadden, C.S., France, S.C & Lasker, H.R. 2003a. Molecular phylogenetic analyses of shallow-water Caribbean octocorals. *Marine Biology* 142: 975–987

-Seehausen, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 19, No. 4, 198 – 206

-Skoufas, G. 2006. Comparative biometry of *Eunicella singularis* (Gorgonian) sclerites at East Mediterranean Sea (North Aegean Sea, Greece). *Marine Biology* (2006) 149: 1365–1370

-Tort, A. 2003. Elliptical Fourier Functions as a Morphological Descriptor of the Genus *Stenosarina* (*Brachiopoda*, *Terebratulida*, New Caledonia). *Mathematical Geology*, Vol. 35, No. 7, pp 873 - 885

-von Prael, H., Escobar, D. & Molina, G. 1986. Octocorales (Octocorallia: Gorgoniidae y Plexauridae) de aguas someras del Pacifico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 34 (I): 13-33

-Williams, G.C & Breedy, O. 2004. The Panamic Gorgonian Genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae) in the Galapagos Archipiélago, with Descriptions of Three New Species. *Proceedings Of The California Academy Of Sciences* Volume 55, No. 3, pp. 55–88, 24

-Withers, N.W., Kokke, W.C.C.C., Fenical, W. & Djerassi, C. 1982. Sterol patterns of cultured zooxanthellae isolated from marine invertebrates: Synthesis of gorgosterol and 23- desmethylgorgosterol by aposymbiotic algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 79, pp. 3764-3768

-Yoshioka, Y., Iwata, H., Ohsawa, R. & Ninomiya, S. 2004. Analysis of Petal Shape Variation of *Primula sieboldii* by Elliptic Fourier Descriptors and Principal

Component. *Annals of Botany*

Software utilizados

-Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>, 1997-2007.

-Iwata, H. and Y. Ukai (2002) SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93: 384 - 385

- Adobe Photoshop CS3 Extended, Version 10.0.1. Adobe ®. 2007.

- SPSS Inc. (2007). *SPSS Base 16.0 for Windows User's Guide*. SPSS Inc., Chicago IL.