



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Variación morfométrica en octocorales del género *Pacifigorgia*
(OCTOCORALLIA: GORGONIIDAE)**

Katherine J. Mejía Quintero

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR
Santa Marta, D.T.C.H., Colombia

2020

**Variación morfométrica en octocorales del género *Pacifigorgia*
(OCTOCORALLIA: GORGONIIDAE)**

Katherine Johanna Mejía Quintero

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias – Biología, Línea Biología Marina

Director:

Sven Eloy Zea Sjoberg, Ph.D.

Codirector:

Héctor M. Guzmán, Ph.D.

Línea de Investigación:

Biología Marina

Grupo de Investigación:

Fauna Marina Colombiana: Biodiversidad y Usos

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR

Santa Marta, Colombia

2020

Agradecimientos

Este proceso no hubiera sido posible sin el apoyo incondicional de mi familia, por lo cual agradezco muy especialmente a mis padres, por su motivación, sabiduría y paciencia durante mis estudios, igualmente, agradezco a mi hermanita Natalia Pardo por su apoyo en la edición y elaboración de imágenes.

Agradezco especialmente a mi codirector Héctor Guzmán del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales - STRI por apoyarme y motivarme a continuar estudiando con octocorales, a su esfuerzo, dedicación y disposición para cumplir conjuntamente con este aprendizaje; por darme la oportunidad de realizar una pasantía de investigación en su laboratorio para aprender de él y su equipo de trabajo. También agradezco a mi director el profesor Sven Zea de la Universidad Nacional –Sede Caribe, por su enseñanza, paciencia y apoyo en el desarrollo de mis estudios. A ambos por su tiempo en las revisiones y correcciones del documento.

Un agradecimiento a Catalina Gómez y Carlos Guevara del laboratorio de Conservación costera y Ecología Marina del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales - STRI por su apoyo en la colecta de muestras, logística y asesoría. Un especial agradecimiento a Jorge Ceballos del laboratorio de microscopia electrónica de STRI por su enseñanza y paciencia en el manejo del microscopio confocal, por su asesoría en las tantas pruebas de tinción y toma de fotografías. Por su amistad y por todo el apoyo y motivación durante la estancia en Panamá.

Igualmente agradezco a la profesora Odalisca Breedy de la Universidad de Costa Rica, por corroborar la identidad de las especies estudiadas, por su asesoría, enseñanza, motivación y tiempo en aclaración de dudas taxonómicas, y por hacerme enamorar cada vez más de los octocorales. A la profesora Edna Márquez de la Universidad Nacional-Sede Medellín por la acogida en su laboratorio durante la estancia en Medellín y sus enseñanzas, correcciones y aclaraciones en morfometría geométrica y estadística. A las dos, por sus revisiones, comentarios y correcciones que ayudaron a la mejora de este manuscrito

Agradezco mucho al apoyo de las amigas de “la jaula” en Panamá, en especial a Giomar Borrero por transmitirme su calma y sabiduría, por su asesoría y motivación y a todas en

especial por su compañía. A los amigos de toda la vida que han participado del proceso en alguna etapa, que me han escuchado, apoyado y motivado.

Finalmente, un agradecimiento a las instituciones que apoyaron la financiación de esta investigación, al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales - STRI y al laboratorio de Conservación costera y Ecología Marina-STRI; por la pasantía corta durante el 2015-2016. Al Departamento de Ciencia y Tecnología de Colombia – COLCIENCIAS por la beca Joven Investigador 2016-2017 en participación con el grupo de investigación Fauna Marina Colombiana de la Universidad Nacional-Sede Caribe.

Resumen

La identificación taxonómica de los octocorales está basada en caracteres morfológicos que son ampliamente reconocidos por su alta plasticidad con el ambiente. Esto dificulta la delimitación e identificación de las especies, ocasionando sesgos en las estimaciones de diversidad local o regional, de abundancia poblacional y de tolerancia fisiológica, entre otras. Con el fin de reconocer y cuantificar el efecto de la profundidad en algunos caracteres morfológicos del género *Pacifigorgia*, se emplearon dos especies bien definidas taxonómicamente, *P. bayeri* y *P. cairnsi*, comparando colonias entre una zona somera (3-5 m) y una profunda (18-20 m) en el Golfo de Chiriquí, Pacífico panameño. Se evaluaron caracteres estándar externos, medidos sobre las colonias, e internos, medidos en cuatro tipos de escleritas. Para las medidas morfométricas se emplearon imágenes a escala de las colonias, e imágenes de las escleritas en microscopía confocal. Mediante análisis de PERMANOVA y PERANOVA y siguiendo un modelo mixto anidado, se encontró que, externamente, ambas especies variaron significativamente en el número de cálices/cm con la profundidad, aunque en diferente dirección, mayor en la zona somera para *P. cairnsi* y mayor en la zona profunda para *P. bayeri*. Adicionalmente, un mayor diámetro de malla fue encontrado en las colonias de la zona profunda de *P. cairnsi*. Internamente, sólo *P. cairnsi* varió significativamente con la profundidad en la longitud de casi todas las escleritas. Ambas especies, aunque no convergen en la respuesta morfológica en el gradiente de profundidad, sí presentaron variaciones altamente significativas entre las colonias de la misma profundidad, para todas las variables. Finalmente, algunos de estos caracteres taxonómicos, aunque plásticos, no generaron variaciones visualmente perceptibles que pudieran tener un impacto en el reconocimiento taxonómico de las especies.

Palabras clave: Plasticidad fenotípica, Octocorales, *Pacifigorgia*, variación morfológica, taxonomía, Pacífico Oriental Tropical.

Abstract

Morphometric variation in octocorals of the *Pacifigorgia* genus (Octocorallia: Gorgoniidae)

The taxonomic identification of octocorals is based on morphological characters, known for their high plasticity with the environment. This hinders the delimitation and identification of species, which translates in biases in the estimations of local and regional diversity, population abundance and physiological tolerance, among others. In order to recognize and quantify the effect of depth in some morphological characters of the genus *Pacifigorgia*, two taxonomically well-defined species, *P. bayeri* and *P. cairnsi*, were employed, comparing colonies from shallow (3-5 m) and deep (18-20 m) zones in the Gulf of Chiriquí, Panamanian Pacific. The external characters were evaluated from scaled images of the colonies, and the internal ones on confocal microscopy images of four types of sclerites. Following a nested mixed model in PERMANOVA and PERANOVA test, it was found that, externally, both species had a significant variation in the number of calices/cm with depth, although in a different direction, higher in the shallow zone for *P. cairnsi* and higher in the deep zone for *P. bayeri*. In addition, *P. cairnsi* had the widest mesh diameter in the deep zone. Internally, only *P. cairnsi* varied significantly with the depth in the length of almost all sclerites. Both species, although do not converge in their morphological response with depth, they show a highly significant variation between colonies of the same depth. Finally, some of these taxonomic characters, although plastic, did not generate visually perceptible variations that could have an impact on the taxonomic recognition of the species.

Keywords: Phenotypic plasticity, Octocorals, *Pacifigorgia*, Morphological variation, taxonomy, Eastern Tropical Pacific.

Contenido

	PÁG.
RESUMEN	V
ABSTRACT	VI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MÉTODOS	5
2.1. Género <i>Pacifigorgia</i> Bayer, 1951	5
2.1.1 <i>Pacifigorgia bayeri</i> Breedy, 2001	5
2.1.2. <i>Pacifigorgia cairnsi</i> Breedy y Guzman, 2003	7
2.3. Morfometría	9
2.3.1. Morfometría externa (colonia):	9
2.3.2 Morfometría interna (escleritas):	11
2.4. Análisis de datos.....	12
2.4.1. Alometría:	12
2.4.2. Morfometría:	13
3. RESULTADOS	15
3.1. Alometría:	16
3.2. Morfometria	18
3.2.1. Morfometría Externa (Colonias):.....	18
3.2.2. Morfometría Interna (Escleritas):	21
4. DISCUSIÓN	29
5. REFERENCIAS	35

1. Introducción

Los octocorales también conocidos como corales blandos por no poseer un esqueleto calcáreo como los corales escleractinios, son organismos en su mayoría coloniales que se distribuyen globalmente desde las regiones tropicales hasta las polares y a profundidades que van desde las zonas someras hasta las abisales (Schubert et al. 2017). Dada su amplia distribución a escala global y batimétrica, es posible encontrarlos en diferentes hábitats, desde arrecifes coralinos, fondos blandos o arrecifes rocosos someros, hasta montañas submarinas profundas. Los octocorales al presentar estructuras tridimensionales complejas representan un papel importante dentro de los ecosistemas bentónicos como formadores de hábitats (Etnoyer y Morgan 2003; Etnoyer y Warrenchuk 2007) y son considerados uno de los principales componentes de los arrecifes rocosos someros del Pacífico oriental (Bayer 1953; Breedy y Guzman 2003).

Morfológicamente los octocorales presentan gran diversidad en sus formas de crecimiento, por lo cual, son reconocidos comúnmente como abanicos de mar, candelabros, plumas de mar, entre otros. Indiferente a la forma de crecimiento, la mayoría del grupo se caracteriza por poseer microestructuras de calcita (tipo de CaCO_3) denominadas escleritas, que sirven como soporte y defensa a las colonias. Las escleritas junto a otras características morfológicas de las colonias son considerados caracteres fundamentales en los procesos de identificación taxonómica y reconocimiento de las especies (Bayer 1961; Breedy y Guzman 2002). Sin embargo, los octocorales son un grupo en el que es bien reconocida una alta plasticidad fenotípica en sus caracteres morfológicos (Sánchez 2007; Gutiérrez-Rodríguez 2009; Everton et al. 2014; Calixto-Botía y Sánchez 2017), dificultando la identificación de las especies y con esto la estimación de la diversidad a distintas escalas geográficas (*e.g.*, local y regional), la abundancia de las poblaciones y su tolerancia fisiológica (Breedy y Guzman 2007; Breedy et al. 2009; Gomez et al. 2018).

La plasticidad en octocorales ha sido ampliamente documentada (West et al. 1993; West 1997, 1998; Kim et al. 2004; Sánchez et al. 2007; Calixto-Botía y Sánchez 2017), y se considera un mecanismo de respuesta o protección a la condición de ser organismos sésiles (Sultan 2000; Everton et al. 2014) y en algunos casos además a la corta duración larval o reducida capacidad de dispersión (Harri y Kayanne 2003; Guzman et al. 2004; Lasker y Porto-Hannes 2015), lo cual puede actuar como un factor de restricción de diversidad genética en una población. Se reconoce que la plasticidad fenotípica provee una mayor adaptabilidad a los organismos con la habilidad de generar fenotipos adecuados y ajustados a las condiciones locales (Prada et al. 2008). No obstante, en ambientes con una fuerte variación ambiental (*e.g.* gradiente de profundidad), los ambientes contrastantes o extremos (*e.g.*, somero y profundo), pueden limitar la distribución de colonias y poblaciones, generando morfologías opuestas en los extremos del gradiente, donde cada fenotipo es adaptado a su hábitat particular (Prada et al. 2008).

A pesar de ser organismos tan plásticos, no es posible generalizar el patrón de variación entre diferentes octocorales ya que éste parece cambiar incluso de género a género e inclusive entre océanos (Weinbauer 1995). West (1997, 1998) sugiere que esta variabilidad puede ser explicada por algún tipo de presión de selección (*e.g.* profundidad, depredación, oleaje, entre otros). Muchos experimentos en el Caribe con *Briareum asbestinum* (West et al. 1993; West 1997, 1998), *Gorgonia ventalina*, *G. flabellum* y *G. mariae* (Alcolado et al. 1980), *Eunicea flexuosa* (Kim et al. 2004; Prada et al. 2008) y *Antillogorgia bipinnata* (Sánchez et al. 2007, Calixto-Botía y Sánchez 2017), evidenciaron variabilidad en la forma de la colonia y el tamaño y densidad de las escleritas con respecto a la profundidad. De tal forma que presiones ambientales como sedimentación, intensidad de luz, oleaje o depredación ocasionan diferencias en el tamaño de las escleritas y colonias, generando así el desarrollo de morfologías adecuadas que le permitan mayor flexibilidad, resistencia o defensa en las zonas someras vs. profundas. La función de las escleritas según la especie, sea de soporte o defensa, pueden variar su forma y densidad en la colonia, dependiendo de las condiciones donde viva (West 1997, 1998).

Considerando la reconocida y documentada variación morfológica en especies de octocorales del Caribe, es preciso resaltar la diferenciación ecológica existente entre las costas del Caribe y el

Pacífico Oriental Tropical -POT. Estas diferencias, debidas principalmente a los cambios oceanográficos ocasionados por el levantamiento y cierre del Istmo de Panamá (Coats 1992) y a algunas diferencias biológicas en los octocorales asociadas a su divergencia evolutiva (*i.e.* reproductivas, alimenticias); impiden generalizar o comparar la variación fenotípica encontrada en especies del Caribe hacia especies morfológicamente similares del Pacífico. En el POT los octocorales se desarrollan usualmente sobre sustratos rocosos cubiertos de algas coralinas, con fuerte oleaje (Breedy y Guzman 2002), y alto dinamismo por el amplio rango mareal de hasta 3-4 m (Fiedler y Lavín 2017) de la región; y no en áreas arrecifales dominadas por corales escleractinios (Guzman et al. 2008, Sánchez 2016). Adicionalmente, están adaptadas a cambios geológicos y disminuciones de la temperatura en zonas de surgencia y a disturbios de pequeña escala como los eventos asociados al fenómeno del NIÑO (Dominici-Arosamena y Wolff 2006). Entre las características biológicas que presentan los octocorales del POT, se resalta la carencia de asociaciones simbióticas con zooxantelas (van Oppen et al. 2009; Sánchez 2016) y su alimentación activa como suspensívoros (Sánchez 2016). La reproducción es principalmente sexual por liberación de gametos o larvas, sin muchos reportes de reproducción vegetativa en las especies del POT (Sánchez 2016; Gomez et al. 2018), por lo cual se mantiene una mayor diversidad genética.

En el Caribe los octocorales son comúnmente encontrados en los arrecifes coralinos, que presentan un claro patrón de zonación en términos de profundidad, relieve topográfico y dinámica del agua, que pueden presentar variaciones dependiendo de las condiciones del arrecife (Sánchez 2016). Sin embargo, no se presentan cambios abruptos constantes ocasionados por el rango mareal, ya que su variación solo es de pocos cm durante el día. En el Caribe los octocorales en las zonas someras (0-30 m) son comúnmente zooxantelados (Sánchez 2016), y aunque tienen una reproducción de tipo sexual y asexual, algunas especies emplean la reproducción por clonación y fragmentación (asexual) como estrategia para mantener e incrementar el tamaño poblacional (Coffroth y Lasker 1998). Estas estrategias reproductivas tanto en el Atlántico occidental como en el Pacífico oriental están estrechamente ligadas a la demografía y la genética de las poblaciones de sus especies (Sánchez 2016).

Los estudios de octocorales en el POT son recientes con relación al amplio conocimiento de esta fauna en el Caribe (Sánchez 2016), y son aún más escasos los estudios que evidencian variaciones morfológicas en este grupo. La revisión de los géneros más

representativos y ampliamente distribuidos del POT como *Pacifigorgia*, *Leptogorgia*, *Eugorgia* y *Muricea*, han sugerido una alta plasticidad fenotípica (Breedy y Guzman 2002, 2007, 2009, 2015, 2016), posiblemente, en respuesta a factores ambientales como corrientes, oleaje, profundidad o hábitat. En algunas especies estas diferencias morfológicas se encuentran establecidas como “variedades”, sin considerarlas o clasificarlas como una especie diferente. Si bien es claro que no todas las variaciones morfológicas pueden atribuirse a una condición ambiental particular, es conveniente aclarar que, aunque la delimitación de especies es uno de las principales dificultades de los taxónomos, el establecimiento de nuevas especies por simples variaciones en organismos tan plásticos solo puede generar más confusión taxonómica. Soler-Hurtado et al. (2017) a partir de estudios morfométricos en nuevos caracteres morfológicos propuestos en su estudio (área total de la colonia, ángulo y número de ramificaciones, largo de ramas principales), define a *Leptogorgia alba* var. rosada, como una especie diferente, sin considerar los caracteres morfológicos usados tradicionalmente para la definición de la especie, lo cual ignora el complejo de caracteres que la mantenían en el estatus anterior.

Para evitar estas confusiones, es necesario documentar las variaciones morfológicas observadas en especies con amplia distribución geográfica o batimétrica, de tal forma que se reconozca la magnitud del cambio y las estructuras que presentan dicha variación. Por lo anterior, empleando como modelo el género *Pacifigorgia*, el cual es uno de los más abundantes y representativos del POT, se realizó una comparación morfométrica de sus principales caracteres taxonómicos, empleando especímenes recolectados en zonas someras (3-5 m) y zonas profundas (18-20 m). De esta manera, se determinó el efecto de la profundidad en la morfología de dos especies de *Pacifigorgia* y la convergencia en la respuesta morfológica de ambas especies, tanto en magnitud (tamaño) como en dirección del cambio (hacia dónde se da el cambio). La comparación morfométrica se realizó mediante morfometría lineal y no geométrica, ya que la primera es la usualmente empleada en la identificación de especies y adicionalmente, porque la mayoría de estudios morfológicos multivariados como la geométrica requiere de contornos o puntos homologos “landmarks” (Toro et al. 2010), que no son reconocibles en las escleritas o no poseen características homólogas identificables (Carlo et al. 2011).

2. Métodos

2.1. Género *Pacifigorgia* Bayer, 1951

El género *Pacifigorgia* es uno de los más abundantes de la familia Gorgoniidae; tiene 37 especies descritas en el Pacífico oriental y solo una en el Caribe (Cordeiro et al. 2020). En el Pacífico oriental, el 57 % de las especies se ha registrado en Panamá (Guzman y Breedy 2011). Las especies de este género se caracterizan por presentar ramas anastomosadas o entretejidas en forma de malla por lo cual reciben el nombre común de abanicos de mar. Habitan principalmente en aguas altamente dinámicas por corrientes y oleaje, encontrándose de manera habitual en sustratos rocosos como paredes verticales, montañas sumergidas y en algunos casos sustratos arenosos (Breedy y Guzman 2002; Gomez et al. 2014). Son organismos heterótrofos que no presentan simbiosis con zooxantelas, alimentándose activamente de plancton. Aunque la morfología en abanico maximiza la interceptación de partículas, también los hace más vulnerables a desprendimiento y arrastre durante tormentas (Fabricius et al. 2008). Se reconocen morfológicamente por caracteres externos e internos propios de cada especie. Entre los caracteres externos empleados para su identificación están: tamaño de la colonia, grosor de las ramas, forma y proporciones de la malla, y disposición y abundancia de cálices alrededor de las ramas. Las microestructuras internas o escleritas son en general de tres tipos: cabrestantes, husos y barras, sin escleritas de tipo escafoides (Bayer 1961). La variación en tamaño, abundancia y coloración de las escleritas es lo que permite la identificación taxonómica a nivel de especie. (Bayer 1961; Breedy y Guzman 2002).

De este género se seleccionaron dos especies como modelo: *Pacifigorgia bayeri* Breedy, 2001 y *P. cairnsi* Breedy y Guzman, 2003 por ser especies bien definidas taxonómicamente y por habitar a lo largo del gradiente de profundidad a evaluar (0-20 m).

2.1.1 *Pacifigorgia bayeri* Breedy, 2001

Descripción original de la especie (Breedy 2001):

Colonia: abanicos rígidos más anchos que altos, de 70-350 mm de alto por 120-420 mm de ancho, de coloración amarillo intenso y con intermitencias de morado oscuro. Colonias con una base ancha y fuerte; malla delgada con diámetro de malla cerrado con un ámbito de 2-5 mm de diámetro y sin venas centrales prominentes. Ramas de 1-1,5 mm de diámetro, con montículos de los pólipos o cálices ligeramente elevados y rodeados por anillos de escleritas de color amarillo. Cálices muy cercanos entre ellos y a todo el rededor, las ramas de 20-22 por cm. **Escleritas:** escleritas del cenénquime de coloración rojo intenso, amarillo o bicolor, con barras antocodiales amarillas o rosadas con márgenes lobuladas. Los tamaños y forma de los tipos de escleritas se presentan en la Tabla 1 y la Figura 1

Tabla 1. Tipo, tamaño y frecuencia de las escleritas presentes en la especie *Pacifigorgia bayeri*, tomado de Breedy (2001)

Tipo de esclerita	Largo (mm)	Ancho (mm)	Frecuencia
Husos puntiagudos	0,09-0,12	0,05-0,06	Escasos
Husos romos	0,07-0,11	0,03-0,05	Frecuentes
Cabrestantes grandes	0,08-0,10	0,05-0,06	Conspicuos
Cabrestantes pequeños	0,03-0,04	0,02-0,04	Abundantes
Barras antocodiales	0,05-0,10	0,02-0,04	

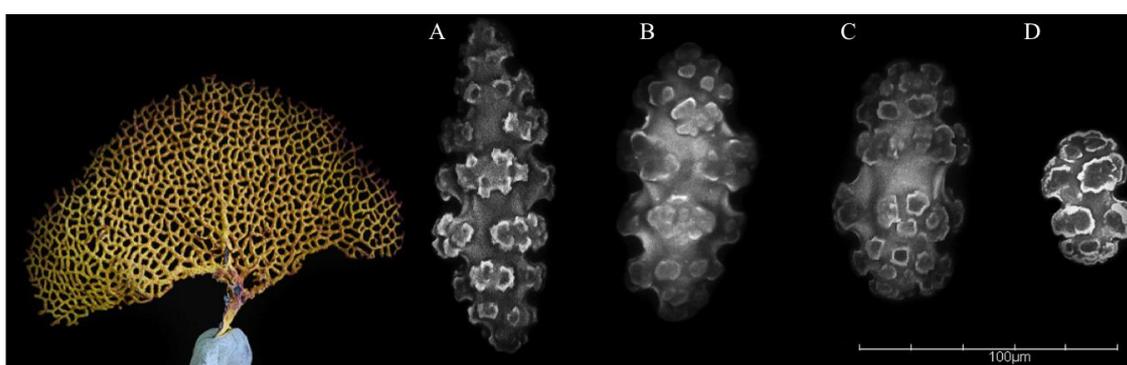


Figura 1. *Pacifigorgia bayeri*. Colonia en seco y tipos de escleritas analizadas en el presente estudio. A. Huso puntiagudo, B. Huso romo, C. Cabrestante grande, D. Cabrestante mediano.

2.1.2. *Pacifigorgia cairnsi* Breedy y Guzman, 2003

Descripción original de la especie (Breedy y Guzman 2003, 9-12p):

Colonia: abanicos grandes, más anchos que altos, cercanos a los 340 mm de alto y 500 mm de ancho y con varios abanicos secundarios. De coloración café-naranja viva o preservada y morado pálido en seco. Malla suelta e irregular, con diámetro de malla de hasta 9,5 x 3,1 mm, con ramitas libres y con venas centrales prominentes y redondeadas. Ramas de hasta 1,3 mm de diámetro con superficie lisa. Cálices redondos, ligeramente elevados y presentes alrededor de las ramas sin un patrón específico. **Escleritas:** escleritas del cenénquima de coloración rojo a rojo intenso, la mayoría de ellas con un halo verde-amarillo; con barras antocodiales planas, amarillas y con márgenes lobulados. Los tamaños de los diferentes tipos de escleritas se presentan en la Tabla 2.

Tabla 2. Tipo, tamaño y frecuencia de las escleritas presentes en la especie *Pacifigorgia cairnsi*, tomado de Breedy y Guzman (2003)

Tipo de esclerita	Largo (mm)	Ancho (mm)	Frecuencia
Husos puntiagudos	0,10-0,12	0,03-0,04	Escasos
Husos romos	0,06-0,08	0,02-0,04	Frecuentes
Cabrestantes	0,04-0,07	0,03-0,04	Frecuentes
Barras antocodiales	0,06-0,12	0,01-0,02	

2.2. Área de estudio y recolección de colonias

El estudio se realizó en el Parque Nacional Coiba-PNC, que se encuentra ubicado en el POT dentro del Golfo de Chiriquí, occidente de Panamá (Figura 3). El Golfo es considerado un sitio Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO y hace parte del “Corredor Marino del Pacífico Tropical Oriental”, el cual incluye las islas continentales de Coiba (Panamá) y Gorgona (Colombia) y las oceánicas Malpelo (Colombia), Galápagos (Ecuador) y Coco (Costa Rica). Dentro del golfo se localiza el PNC, que está conformado por un archipiélago con nueve islas principales y cerca de 30 islotes que abarcan una extensión total de 270.125 ha. Entre estas las islas Coiba y Jicarón son las más extensas (Guzman et al. 2004, Guzman y Breedy 2008).

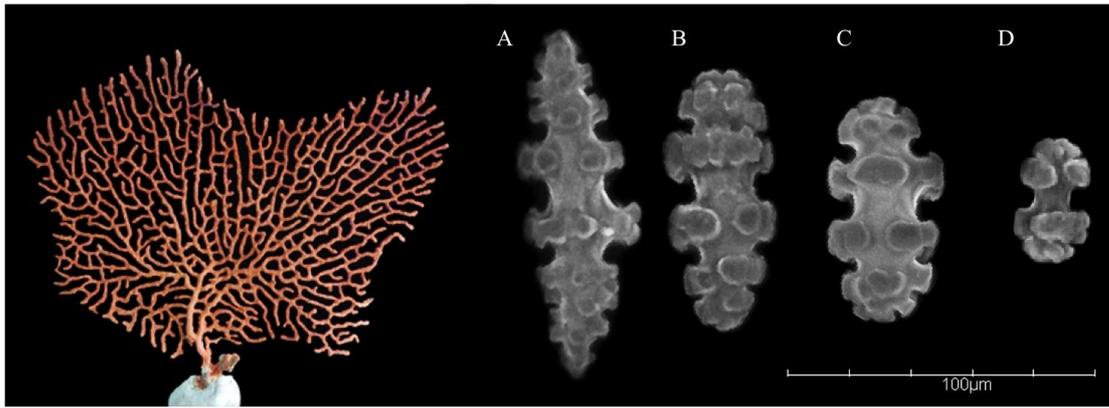


Figura 2. *Pacifigorgia cairnsi*. Colonia en seco y tipos de escleritas de analizadas en el presente estudio. A. Huso puntiagudo, B. Huso romo, C. Cabrestante grande, D. Cabrestante pequeño.

El Golfo de Chiriquí presenta una temperatura del agua relativamente estable durante el año de 27-29 °C (D´Croz y Maté 2004), aunque durante la época seca (enero-abril) la termoclina superficial puede estar a menos de 10 m de profundidad con temperaturas de 24-25 °C o inferiores a los 18°C en ciertos años. El Golfo mantiene una relativa estabilidad en la temperatura ya que no experimenta afloramientos durante la época seca, como sí ocurre en el Golfo de Panamá (< 20 °C) causados por los vientos del invierno boreal (D´Croz y O´Dea 2007) y está protegido de los vientos fríos provenientes del nororiente por la cordillera central del continente (World Heritage datasheet). Sin embargo, sí se ve influenciado por las oscilaciones del sur El Niño (ENSO) cada 2-7 años. El golfo se encuentra en un área que es influenciada por la Corriente Ecuatorial del Norte que proviene del Pacífico Central, principalmente en agosto y que baña las costas de Colombia, Panamá y Costa Rica (Wellington y Glynn 1983).

Las localidades de muestreo fueron establecidas teniendo en cuenta: una alta abundancia de *P. bayeri* o *P. cairnsi* y una distribución de ambas especies a lo largo de un gradiente de profundidad (0-20m) adecuado para la comparación. Para este estudio se asumió la variación con la profundidad como un todo, que involucra y combina variables como la exposición al oleaje, la temperatura, la luz, la sedimentación y la disponibilidad de alimento. Adicionalmente, como las dos especies de estudio usualmente no coexisten en abundancia en los mismos sitios, se recolectaron en diferentes sitios, allí donde se encontraban en abundancia suficiente, pero tomando los mismos intervalos de profundidad. Sólo se realizó una salida de campo para la recolección de las muestras. *P. bayeri* fue recolectada en Roca Hacha (07°25'5" N, 081°51'29" W), y *P. cairnsi* en Roca Prosper (07°46'34.0" N,

081°45'32.5" W). Ambos sitios presentan condiciones ambientales similares, una alta exposición al oleaje por los vientos provenientes de mar afuera, fuertes rompientes en la roca e intensas corrientes. Los sitios se diferencian por su ubicación alrededor de Isla Coiba, siendo Roca Prosper (al norte), el sitio con un mayor riesgo de afectación por los sedimentos a causa de los derrumbes que se presentan en la isla (Figura 3).

Las colonias se recolectaron manualmente mediante buceo autónomo, bordeando la pared vertical y manteniendo la profundidad de interés. En la zona somera fueron recolectadas entre los 3 y los 5 m y las de la zona profunda entre los 18 y 20 m. Para garantizar la aleatoriedad de las muestras, se recolectaron las 15 primeras colonias encontradas de la especie, sin seleccionar por tamaño o alguna otra característica. Las colonias fueron la unidad experimental y para efectos de comparaciones estadísticas se tomaron 15 réplicas por profundidad y por especie, para un total de 30 colonias por especie. Todas se dejaron secar a la sombra para posteriores tratamientos.

2.3. Morfometría

2.3.1. Morfometría externa (colonia):

La morfología de las colonias fue comparada mediante tres variables: grosor de las ramas (Gr), diámetro de malla (Dm) y abundancia de cálices (Número de cálices/cm; C) (Figura 4). El diámetro de las ramas se midió mediante disecciones bajo un estereoscopio empleando un calibrador Vernier digital de 0,02 mm de precisión. Para las medidas de diámetro de malla y abundancia de cálices, cada colonia fue fotografiada a escala empleando una cámara NIKON D80 y las dimensiones de cada variable fueron obtenidas a partir de las fotografías, empleando el software ImageJ v. 1.49 (Rasband 2015) y siguiendo la metodología propuesta por Breedy y Guzman (2002). Cada variable fue medida 20 veces en cada colonia para considerar la variación dentro de cada colonia. Las dimensiones (ancho y largo) de las colonias fueron igualmente estimadas a partir de las imágenes, a fin de evaluar el efecto alométrico.

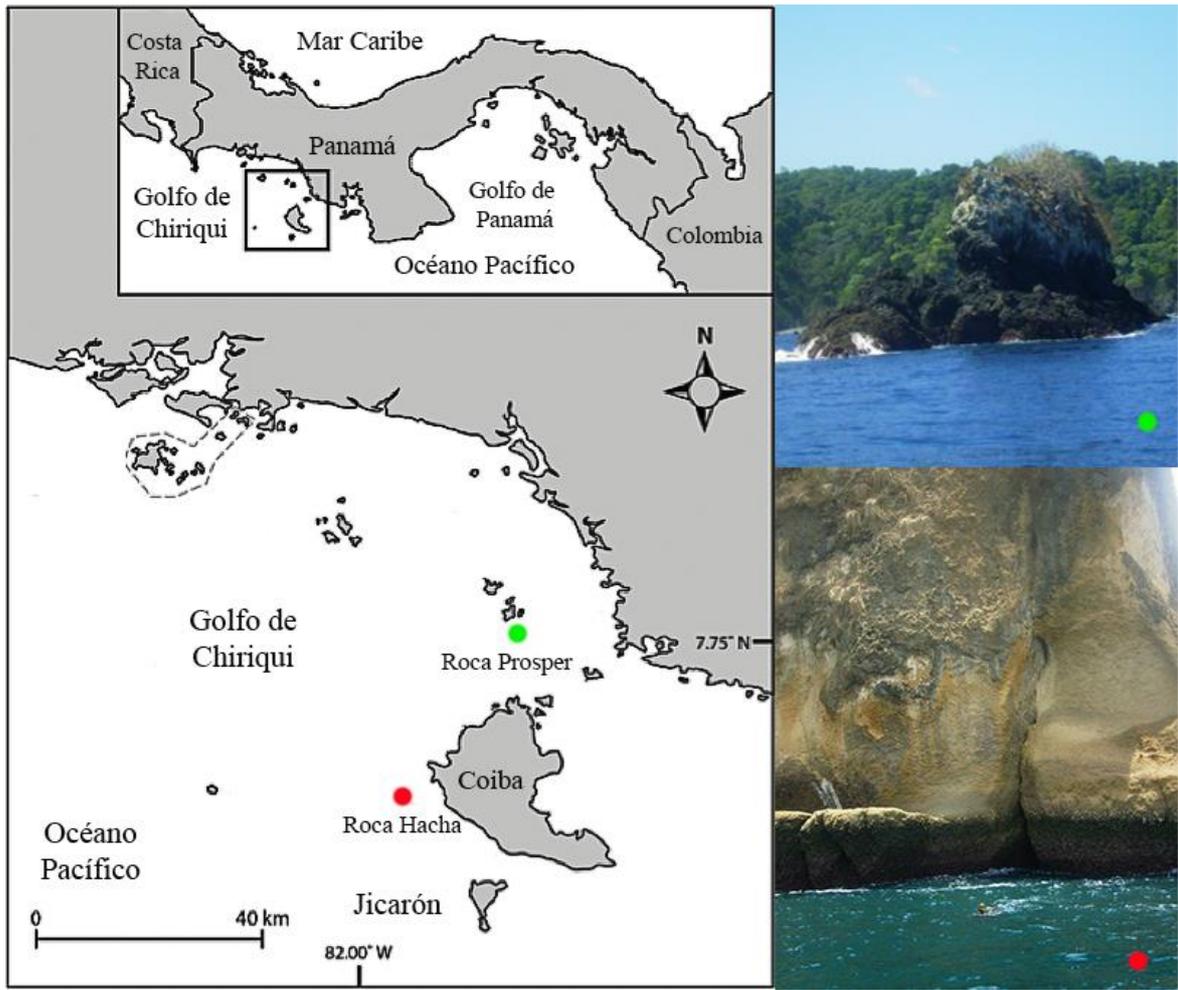


Figura 3. Golfo de Chiriquí – Panamá. Parque Nacional Coiba. Puntos marcados en rojo y verde son las localidades de muestreo. Tomado y modificado de Alvarado et al. (2012).

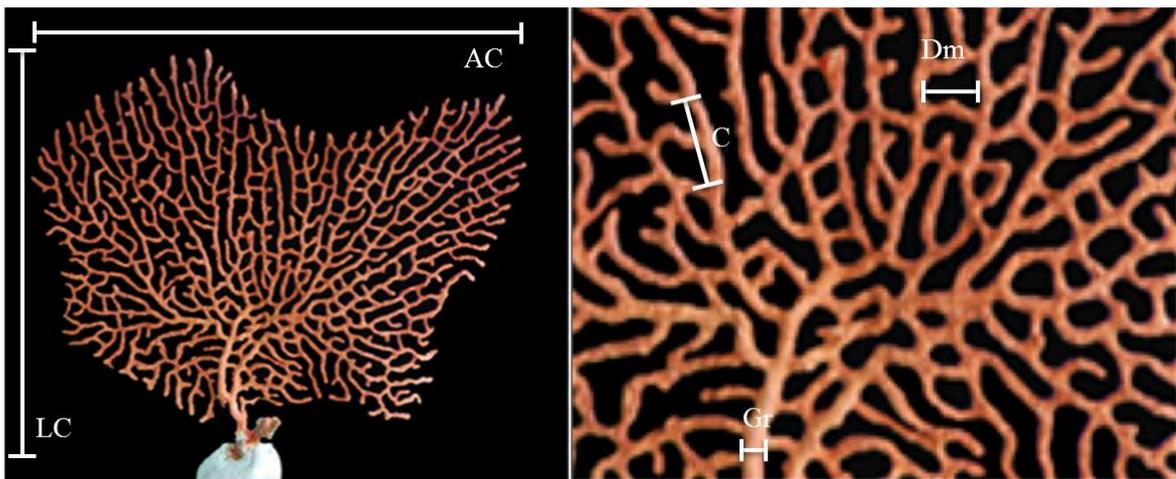


Figura 4. Morfometría externa. Lc: Largo de la colonia, Ac: ancho de la colonia, Dm: diámetro de malla, Gr: Grosor de las ramas, C: abundancia de cálices (número por centímetro lineal de red).

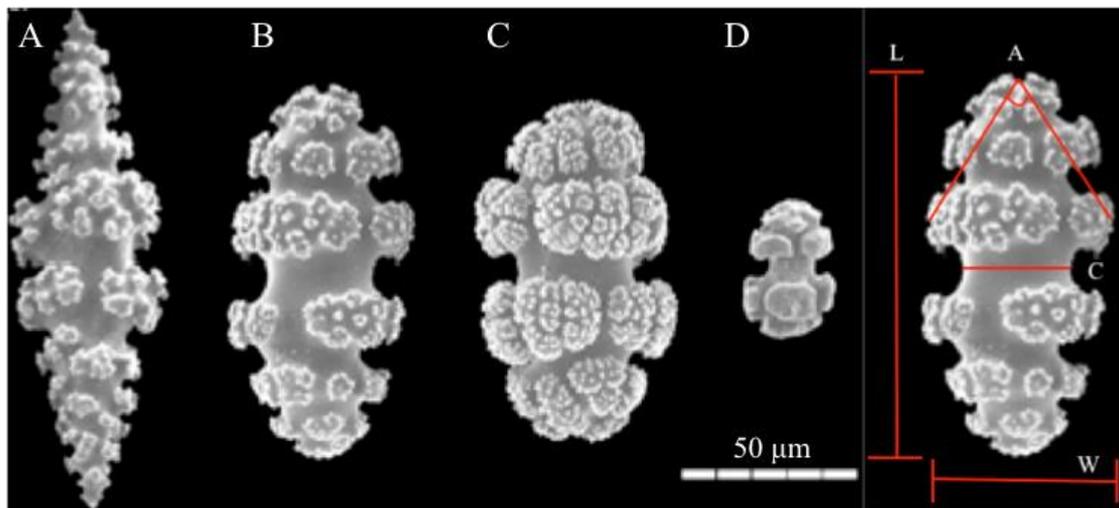


Figura 5. Tipos de escleritas en varias especies de *Pacifigorgia*. A: Huso, B: Huso romo, C: Cabrestante grande, D: Cabrestante pequeño. Morfometría interna: L: Largo, W: Ancho, A: Ángulo terminal, C: Diámetro de cintura. Imágenes en microscopía electrónica de barrido, tomadas y modificadas de Vargas et al. (2010).

2.3.2 Morfometría interna (escleritas):

Para estimar la variabilidad interna se tomaron fragmentos (< 5 cm) de las puntas de las colonias y se extrajeron las escleritas del tejido mediante disolución en hipoclorito de sodio (cloro común o casero) por 20 min. Las escleritas fueron posteriormente lavadas tres veces con agua destilada, y una vez con alcohol al 70 % y por último secadas en el horno (Bayer 1961; Breedy y Guzman 2002). Se tomaron en cuenta cuatro tipos de escleritas para el análisis morfométrico: husos puntiagudos, husos romos, cabrestantes grandes y cabrestantes pequeños (Figura 5). Estos tipos de escleritas fueron seleccionados por ser los más comunes en el género *Pacifigorgia* y por ser un carácter muy variable entre especies (Breedy y Guzman 2002; Vargas et al. 2010). Para cada tipo de esclerita por colonia se tomaron en promedio 20 fotos digitales en forma de mosaico 4x4 en el microscopio confocal (ver detalles abajo). Una vez obtenidas las imágenes, a cada tipo de esclerita se le midieron las siguientes variables: largo – L, ancho – W, cintura – C, ángulo terminal – A (ángulo en grados sexagesimales, distancias en micrómetros- μm) empleando el software ImageJ v. 1.49 (Rasband 2015).

2.3.2.1. Tinción de escleritas y fotografías en MCBL:

Considerando la alta definición requerida en las escleritas para las mediciones morfométricas antes mencionadas (definición del contorno de la estructura), la cantidad

de imágenes requeridas y el costo final asociado, se eligió desarrollar una metodología empleando el microscopio confocal de barrido láser – MCBL Olympus Fluoview FV1000. Teniendo en cuenta que el MCBL emplea la fluorescencia para la detección de la imagen, bien sea mediante la autofluorescencia de la estructura empleada (escleritas con baja fluorescencia) o mediante el uso de fluorocromos o tintes que faciliten su visualización, se desarrolló y se definió una metodología a partir de diferentes pruebas de tinción de escleritas considerando la carencia de estudios previos que hayan empleado esta técnica.

Para definir la metodología de tinción más apropiada para las estructuras de calcita (escleritas) se probaron diferentes tipos de fluorocromos afines al calcio y otros tintes disponibles (Calceína, Eosina, Azocarmín, Naranja C, Hematoxilina de Harrys y de Gills Azul de tripan, entre otros), con variaciones en el porcentaje de dilución y tiempos de tinción. Adicionalmente, se probó la señal de cada fluorocromo (estructura teñida) en el MCBL a partir de las especificaciones técnicas del tinte (según el fabricante) y las distintas longitudes de onda de emisión capturada por los láseres del equipo y otros filtros disponibles en él.

Finalmente, las imágenes de las escleritas fueron tomadas empleando la tinción mediante el fluorocromo Hematoxilina de Gills al 0,1 % en agua. La tinción se realizó por cinco minutos y posteriormente se lavaron tres veces con agua destilada. Para la visualización y obtención de la señal del fluorocromo en las escleritas se empleó el láser 456 y el filtro del equipo Alexa fluor 488. La velocidad de captura fue de 20 μ s/pixel y se aplicó el filtro Kaffman=5 para aumentar la calidad. Las imágenes fueron tomadas con objetivos de 40x y se empleó la platina automática del MCBL para la captura de puntos aleatorios en la muestra.

2.4. Análisis de datos.

2.4.1. Alometría:

Para determinar y corregir el efecto del tamaño (alométrico) de las escleritas y de las colonias en la variación morfológica de los rasgos o caracteres evaluados, se realizaron múltiples análisis de regresión entre las variables largo y ancho de las colonias y de las escleritas con las otras variables de interés.

De igual forma, el efecto del tamaño sobre la variación morfológica fue evaluado mediante estadística multivariada empleando los análisis canónicos libres de tamaño propuesto por DosReis (1990). Este método busca remover el efecto de la variación de tamaño dentro de los grupos a comparar; para esto, realiza un análisis de componentes principales - ACP de todas las variables de interés y considera el primer componente principal (el que acumula la mayor variación) como un “estimador multivariado de tamaño” con el cual se realiza posteriormente una regresión de cada variable (separadamente); luego, se emplean los residuales de las regresiones y se realiza un análisis discriminante. Este método requiere de dos supuestos que permiten determinar si el primer vector propio (eigenvector) del ACP se puede considerar como un “estimador de tamaño”:

3. Si todos los coeficientes del primer vector propio son positivos.
4. Si todos los coeficientes están positivos y significativamente correlacionados con los valores de las otras variables.

De las dos formas anteriores se determinó si las variaciones morfológicas externas e internas podrían estar influenciadas por un efecto alométrico en las colonias y las escleritas.

2.4.2. Morfometría:

Los análisis de variación morfológica entre la zona somera y la zona profunda tanto para la morfometría interna (escleritas) como la externa (colonias), se realizaron teniendo en cuenta un modelo de efectos mixtos anidado con dos factores: Profundidad (niveles: somero y profundo) como efecto fijo, y colonia (niveles: 1-15 en cada nivel de profundidad) como efecto aleatorio, anidado en el factor profundidad.

Para los análisis estadísticos se verificaron los supuestos de normalidad univariada y multivariada mediante la prueba de Shapiro Wilks, homocedasticidad univariada mediante la prueba de Levene y multivariada con la prueba M de Box; todos los supuestos fueron comprobados en los residuales del modelo anteriormente mencionado, a fin de determinar los tipos de estadísticos a emplear.

2.4.2.1. Morfometría externa:

Para las variables ancho de ramas, diámetro de malla y número de cálces/cm se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad univariada y multivariada mediante la transformación $\ln(x+1)$, permitiendo el uso de estadística paramétrica. Se realizó un ACP para evaluar la multicolinealidad de las variables. Se realizaron análisis multivariados (MANOVA) y univariados (ANOVA) de varianza empleando el software STATISTICA v. 8. (StatSoft. Inc. 2008).

2.4.2.2. Morfometría interna:

Para las comparaciones de los cuatro tipos de escleritas entre la zona somera y la profunda se normalizaron los datos ($\mu=0$ y $\sigma=1$) debido a las diferencias en escala de las 4 variables. Dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad ni con transformaciones $\ln(x+1)$, $\log_{10}(x+1)$ y raíz cuadrada, se realizaron análisis de varianza univariados (PERANOVA) y multivariados (PERMANOVA) no paramétricos, calculando el valor p de la prueba estadística mediante 999 permutaciones, y teniendo en cuenta un diseño no balanceado y por ende una suma de cuadrados tipo III. Los análisis PERMANOVA y PERANOVA se realizaron empleando el software PRIMER V. 6 y PERMANOVA (Anderson et al. 2008). De igual forma, se realizó un análisis ACP con el fin de evaluar la multicolinealidad de los datos empleando el software R (R Core Team 2016). Dado que las variables (largo, ancho, diámetro de cintura y ángulo terminal) presentaron correlación entre ellas y los PERMANOVA y PERANOVA emplean matrices de distancias para las comparaciones, se empleó la distancia de Mahalanobis para los análisis multivariados de varianza, pues ésta contempla la covarianza de las variables (Digby y Kempton 1987; De Maesschalck et al. 2000); para los análisis univariados se empleó la distancia Euclidiana.

Los análisis estadísticos multivariados y univariados de las escleritas fueron realizados para cada tipo: husos puntiagudos y romos, cabrestantes grandes y pequeños. Adicionalmente, los análisis se realizaron agrupando las escleritas sin diferenciación de tamaño, es decir, en tipo husos y cabrestantes. Esta agrupación se realizó a fin de comprobar el comportamiento de los datos, sin una diferenciación previa de tamaño dada por algún observador.

3. Resultados

Antes de mencionar las variaciones morfológicas de cada especie respecto a la profundidad, es necesario aclarar algunas diferencias encontradas en la especie *P. bayeri* respecto a su descripción original (Breedy 2001). Considerando las dimensiones de las escleritas dadas por Breedy (2001) (Tabla 1, Tabla 3), se encontró que las colonias de *P. bayeri* en el presente estudio, presentaron pocos cabrestantes pequeños-Cp (30-40 μm ; Tabla 3), y las escleritas que visualmente fueron las más pequeñas en el material revisado superaron los 40 μm (Tabla 3). Teniendo en cuenta la poca presencia de cabrestantes pequeños (< 40 μm) y considerando que los cabrestantes grandes son >80 μm (Breedy 2001); los cabrestantes con tallas entre 40-79,9 μm se denominaron “cabrestantes medianos”-Cm (Figura 1D) para diferenciarlos de los Cp de la descripción original (Breedy 2001). Para la especie *P. bayeri*, dado que no se encontró la cantidad mínima necesaria de Cp para realizar comparaciones estadísticamente válidas, se excluyó este tipo de esclerita de los análisis morfométricos.

Tabla 3. Dimensiones de las escleritas reportadas en la descripción de cada especie y las encontradas en el presente estudio. Las barras antocodiales, aunque medidas, no fueron incluidas en los análisis morfométricos.

Especie	Dimensiones (μm)				Escleritas medidas
	Breedy 2001		Este estudio		
Tipo de esclerita	Largo	Ancho	Largo	Ancho	
<i>Pacifigorgia bayeri</i>	Breedy 2001		Este estudio		
Husos puntiagudos (Hp)	90-120	50-60	70-156	30-62	463
Husos romos (Hr)	70-110	30-50	60-140	26-64	594
Cabrestantes grande (Cg)	80-100	50-60	80-110	34-62	405
Cabrestantes medianos (Cm)			41-79	21-62	764
Cabrestantes pequeños (Cp) +	30-40	20-40			
Barras antocodiales (Ba)	50-100	20-40	44-115	9-36	122
<i>Pacifigorgia cairnsi</i>	Breedy y Guzman 2003		Este estudio		
Husos puntiagudos (Hp)	100-120	30-40	83-139	27-47	426
Husos romos (Hr)	60-80	20-40	56-111	23-49	602
Cabrestantes*	40-70	30-40	31-95	18-50	432
Cabrestantes grandes (Cg)			51-95	22-50	692
Cabrestantes pequeños (Cp)			31-50	18-30	557
Barras antocodiales (Ba)	60-120	10-20	32-132	5-53	432

+ Tipo de esclerita escaso en el presente estudio

* En la descripción de la especie no se diferencian entre pequeños y grandes.

De las 60 colonias evaluadas de *P. bayeri* (N=30) y *P. cairnsi* (N=30) se midieron un total de 2226 y 2277 escleritas respectivamente (Tabla 3). Para ambas especies, las escleritas tipo barras antocodiales a pesar de que fueron medidas (Tabla 3), no fueron tenidas en cuenta en los análisis estadísticos debido al el bajo número encontrado en cada colonia por especie.

Previo a detallar los resultados obtenidos en los análisis estadísticos de las variables morfológicas externas e internas, se detallarán los resultados del efecto alométrico para cada especie, considerando que estos resultados pueden tener un efecto en la variación observada.

3.1. Alometría:

Variables externas (colonias): El efecto alométrico que pudo estar generado por el tamaño de las colonias de *P. bayeri* y *P. cairnsi* no fue posible removerlo ya que no se cumplieron los supuestos requeridos por DosReis (1990) para dicho proceso; esto es, el componente principal (PC1) de los ACP no se pudo considerar como una variable (adimensional) del tamaño y por lo tanto no se pudo remover su efecto sobre las variables externas. El no cumplimiento de los supuesto varió entre las especies: *P. bayeri* no presentó valores positivos en el PC1 (primer supuesto; Tabla 4), mientras que *P. cairnsi* aunque si cumplió el primer supuesto, no cumplió con el segundo supuesto que requería una correlación significativa ($p < 0,05$) entre el PC1 y las variables morfométricas (Tabla 3). Por lo anterior, los resultados de las variables morfométricas externas expresadas y analizadas posteriormente contienen el posible efecto alométrico ocasionado por la diferencia de tamaño de las colonias.

Variables internas (escleritas): El cumplimiento de los supuestos en los diferentes tipos de escleritas varió entre las especies. *P. bayeri* cumplió el primer supuesto (PC1 positivos) únicamente en las escleritas tipo husos (de la zona profunda), husos romos (de ambas profundidades), y cabrestantes medianos (Tabla 5). Sin embargo al evaluar el segundo supuesto, la correlación entre el PC1 con todas las variables, solo se encontraron valores significativos en los husos romos (en negrita, Tabla 5). *P. cairnsi* cumplió el primer supuesto en las escleritas tipo husos romos-Hr (de la zona somera) y cabrestantes pequeños-Cp (de ambas profundidades). Sin embargo, la correlación entre el PC1 y las variables morfométricas sólo fue significativa ($p < 0,05$) para todas las variables (segundo supuesto), en los husos romos y en los cabrestantes pequeños (zona somera).

Tabla 3. Resultados de los análisis de componentes principales - ACP y su correlación con las variables externas para evaluar el efecto alométrico, como lo sugiere DosReis (1990). Se muestran los valores de los vectores propios del primer componente (PC1) para cada especie y las correlaciones (r) con su valor p, entre el primer componente y las variables. En negrita las correlaciones significativas ($p < 0,05$).

Variables externas	<i>P. bayeri</i>		<i>P. cairnsi</i>			
	Profundo	Somero	Profundo		Somero	
	PC1	PC1	PC1	r	PC1	r
Ancho	-0,658	-0,59	0,628	0,916	0,537	0,843
Largo	-0,597	-0,575	0,578	0,844	0,564	0,885
Grosor de ramas	-0,412	-0,36	0,47	0,686	0,427	0,67
Diámetro de malla	0,088	-0,194	0,048	0,071	0,458	0,718
Cálices/cm	-0,181	-0,392	0,218	0,318	0,041	0,064

Teniendo en cuenta que el tamaño de las variables se debe remover dentro de cada uno de los grupos a comparar (DosReis 1990), es decir de las escleritas de la zona somera y la profunda; se requiere para continuar con el proceso metodológico, que ambos grupos cumplan todos los supuestos requeridos. Por lo anterior, el efecto alométrico debe removerse en los dos grupos para ser comparables posteriormente. Considerando lo anterior, únicamente los husos romos-Hr de *P. bayeri* en ambas zonas (profunda y somera) cumplieron los supuestos, por lo cual, siguiendo la metodología de DosReis (1990) se les realizó una corrección morfométrica y una posterior comparación de los residuales para determinar las diferencias entre las escleritas de la zona somera y la profunda. Para los Hr de *P. bayeri* se realizaron análisis con y sin corrección alométrica con fines comparativos. Contrario a *P. bayeri*, los cabrestantes pequeños-Cp de *P. cairnsi* solo cumplieron los supuestos en la zona somera (Tabla 5), por lo cual no fue posible remover el efecto alométrico. Todas las escleritas con la excepción de los Hr de *P. bayeri* fueron analizadas sin una corrección alométrica

Tabla 4. Resultados de los Análisis de Componentes Principales-ACP de las variables morfométricas de las escleritas para evaluar el efecto alométrico, como lo sugiere DosReis (1990). Se muestran los valores de los vectores propios del primer componente-PC1 para cada especie y por profundidad (S: somero; P: profundo). En negrita las

correlaciones significativas ($p < 0,05$) entre PC1 y las variables. Para los códigos de las escleritas ver la Tabla 3.

	Husos		Hp		Hr		Cabrestantes		Cg		Cm/Cp	
	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P
<i>P. bayeri</i>												
Largo	-0,54	0,51	-0,54	-0,56	0,53	0,48	-0,58	-0,58	-0,25	-0,22	-0,57	0,56
Ancho	-0,60	0,62	-0,60	-0,59	0,60	0,61	-0,57	-0,57	-0,65	-0,64	-0,59	0,60
Cintura	-0,59	0,60	-0,59	-0,58	0,58	0,58	-0,56	-0,56	-0,58	-0,55	-0,57	0,57
Ángulo	0,03	0,04	0,07	0,10	0,16	0,24	0,17	0,17	-0,42	-0,49	0,08	0,04
<i>P. cairnsi</i>												
Largo	0,47	-0,61	0,17	-0,26	0,35	-0,57	-0,56	-0,56	-0,57	-0,58	0,53	0,53
Ancho	0,64	-0,48	-0,61	0,56	0,66	-0,55	-0,54	-0,53	-0,58	-0,56	0,64	0,62
Cintura	0,61	-0,51	-0,53	0,47	0,62	-0,58	-0,54	-0,53	-0,58	-0,57	0,56	0,57
Ángulo	-0,06	0,37	-0,57	0,64	0,25	0,16	0,32	0,35	0,07	0,16	0,06	0,11

3.2. Morfometría

3.2.1. Morfometría Externa (Colonias):

Las variables externas (largo, ancho, grosor de ramas, diámetro de malla y número de cálices/cm) medidas sobre las 30 colonias en total de las especies *Pacificorgia bayeri* y *P. cairnsi* presentaron las siguientes variaciones entre la zona somera y la profunda:

***P. bayeri*:** Las colonias en esta especie fueron en promedio ligeramente más largas (0,31 mm) y más anchas (16,8 mm) en la zona profunda que en la somera, con un grosor de las ramas de tamaño similar (0,02 mm de diferencia) y un diámetro de malla casi invariante entre las dos profundidades (3-5 m y 18-20 m), mientras que presentó 0,79 más cálices/cm en la zona profunda que en la somera (Tabla 5, Figura 6).

***P. cairnsi*:** Las colonias en la zona profunda fueron en promedio 16,37 mm más largas y 19,1 mm más angostas o estrechas en la zona profunda. Las ramas fueron 0,02 mm más gruesas en las colonias de la zona profunda y un diámetro de malla 1,78 mm más abierto que las de la zona somera. Esta especie presentó en promedio un menor número de cálices/cm (1,09 cálices/cm) en la zona profunda (Tabla 5; Figura 6), contrario al patrón observado en *P. bayeri*

Tabla 5. Valores promedio de las variables morfométricas externas (colonias) \pm la desviación estándar para las dos especies evaluadas.

	No. Colonias	Largo (mm)	Ancho (mm)	Grosor de ramas (mm)	Diámetro de malla (mm)	Cálices/cm
<i>P. bayeri</i>						
Profundo	15	62,56 \pm 15,55	34,94 \pm 1,09	1,09 \pm 0,27	3,44 \pm 1,21	28,66 \pm 4,43
Somero	15	62,25 \pm 15,77	18,14 \pm 1,11	1,11 \pm 0,28	3,44 \pm 1,20	27,87 \pm 4,27
<i>P. cairnsi</i>						
Profundo	15	138,98 \pm 19,53	37,69 \pm 1,24	1,24 \pm 0,25	8,64 \pm 4,67	21,13 \pm 2,57
Somero	15	122,61 \pm 36,40	56,79 \pm 1,22	1,22 \pm 0,26	6,86 \pm 3,51	22,22 \pm 2,74

Los análisis estadísticos multivariados evidenciaron que las variables externas de *P. bayeri* no varían significativa con la profundidad (MANOVA, $p > 0,05$). Sin embargo, al analizar cada una de las variables de manera individual, las ANOVAs comprobaron que existe una diferencia significativa en el número de cálices/cm entre profundidades para *P. bayeri* (Tabla 6), por lo tanto, la diferencia de 0,79 cálices/cm entre la zona somera y profunda representan una variación morfológica significativa (Figura 6). Para *P. cairnsi*, en cambio, las variables morfométricas de las colonias fueron estadísticamente diferentes entre la zona somera y profunda, tanto en los análisis multivariados como en los univariados (Tabla 6). Empero, al analizar las variables de manera individual, se encontró que sólo dos de las tres variables medidas, diámetro de malla y número de cálices/cm, presentaron diferencias significativas con la profundidad (Tabla 6). Por lo cual, la variación encontrada en *P. cairnsi* de 1,78 mm en el diámetro de malla y la diferencia en 1,09 cálices/cm entre la zona profunda y la somera, constituyen cambios en promedio significativos para la especie (Tabla 5; Figura 6). Es interesante resaltar la respuesta morfológica de ambas especies a la profundidad o la dirección de la variación (disminuye o aumenta), en este caso, fue opuesta en ambas especies para casi todas las variables (significativas o no), es decir, las especies del género *Pacifigorgia* no responden fenotípicamente de la misma forma a la diferencia en profundidad.

Por otro lado, es notable que para todas las variables evaluadas (multivariadas y univariadas), la variación fue más significativa entre colonias de la misma zona (somera y profunda) que entre profundidades (Tabla 6), lo cual podría enmascarar la posible

variación morfológica entre profundidades. Este patrón se encontró tanto para *P. bayeri* como para *P. cairnsi*.

Tabla 6. Resultados análisis multivariados (MANOVA) y univariados (ANOVA) de varianzas para las variables externas de *P. bayeri* y *P. cairnsi*. DF: grados de libertad, MS: cuadrados medios, F: estadístico F, *0,05>p>0,01; **0,01>p>0,001; ***p<0,001

	<i>Pacifigorgia bayeri</i>					<i>Pacifigorgia cairnsi</i>				
MANOVA	Wilks	DF	Error df	F		Wilks	DF	Error df	F	
Intercepto	0,00	3	568,00	375171,76		0,00	3	568,00	478777,86	
Profundidad	0,99	3	568,00	2,59		0,91	3	568,00	19,19	***
Colonia(pr)	0,52	84	1700,07	5,00	***	0,61	84	1700,07	3,63	***
ANOVA	DF	SS	MS	F		DF	SS	MS	F	
Grosor ramas										
Profundidad	1	0,02	0,02	1,46		1	0,01	0,01	1,4	
Colonia(pr)	28	0,55	0,02	1,91	**	28	0,75	0,03	4,3	***
Error	570	5,86	0,01			570	3,58	0,01		
Diametro de malla										
Profundidad	1	0,00	0,00	0,02		1	1,33	1,33	28,76	***
Colonia(pr)	28	2,96	0,11	6,38	***	28	3,10	0,11	2,40	***
Error	570	9,45	0,02			570	26,31	0,05		
Cálices/cm										
Profundidad	1	0,02	0,02	6,0	*	1	0,07	0,07	28	***
Colonia(pr)	28	0,72	0,03	7,1	***	28	0,30	0,01	4	***
Error	570	2,05	0,00			570	1,43	0,00		

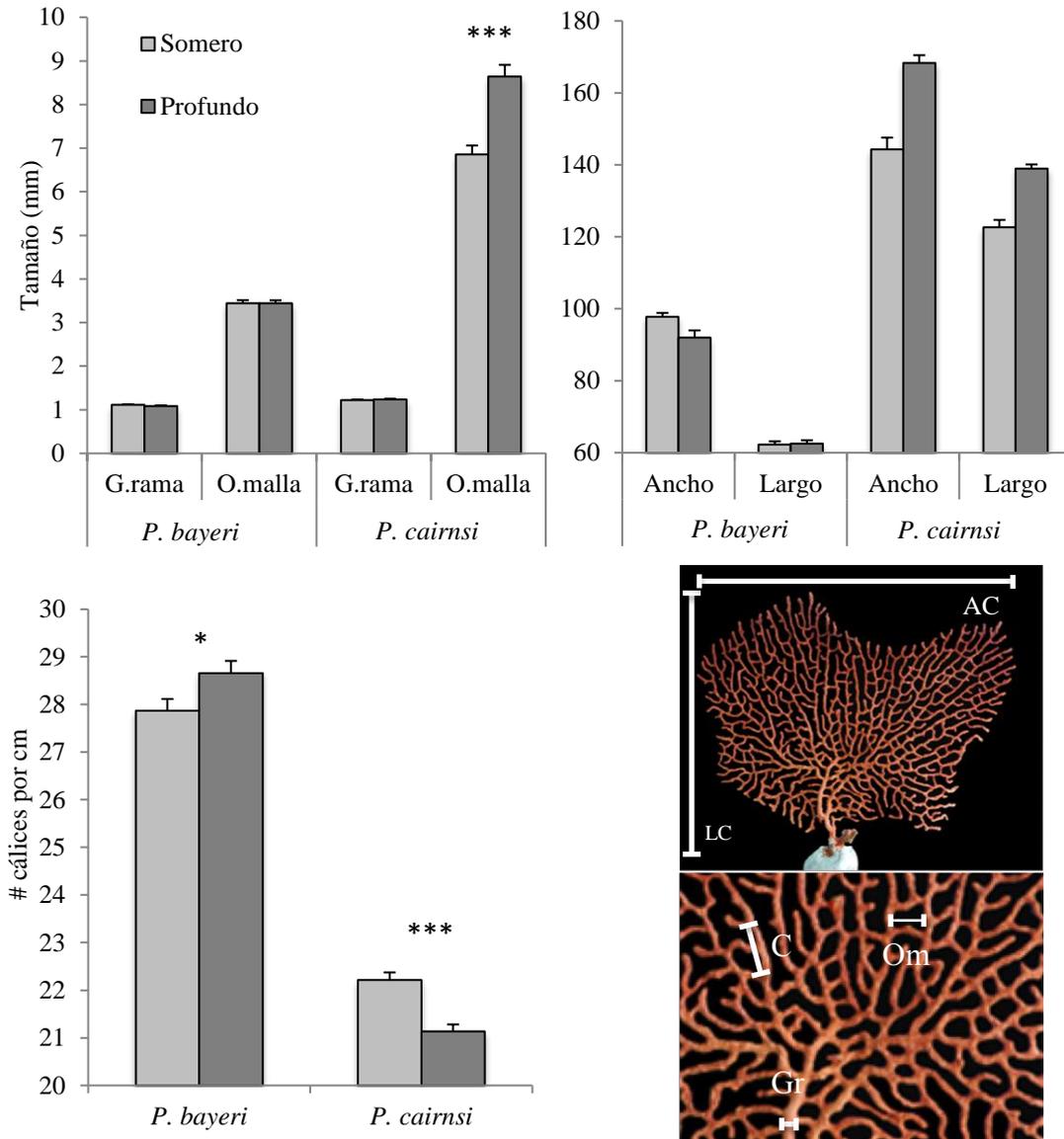


Figura 6. Promedio y error estándar de las variables externas de *Pacifigorgia bayeri* y *P. cairnsi*. Las imágenes insertas abajo a la derecha muestran las variables comparadas, para los códigos ver Figura 4. Los pares de barras marcados con asterisco denotan diferencias significativas entre profundidades para esa variable en el ANOVA (ver Tabla 6). * $0,05 > p > 0,01$; ** $0,01 > p > 0,001$; *** $p < 0,001$

3.2.2. Morfometría Interna (Escleritas):

Las variables morfométricas de todas las escleritas medidas en *Pacifigorgia bayeri* y en *P. cairnsi* se resumen en la Tabla 7 y las variaciones de cada estructura respecto a la zona somera y profunda presentaron los siguientes valores:

Tabla 7. Número total de escleritas medidas por especie y por profundidad. Valores promedio \pm desviación estándar de las variables morfométricas de los cuatro tipos de

escleritas. Hp: husos puntiagudos, Hr: Husos romos, Cg: Cabrestantes grandes, Cp: Cabrestantes pequeños.

	Total escleritas	Largo (μm)	Ancho (μm)	Cintura (μm)	Ángulo ($^\circ$)
<i>Pacifigorgia bayeri</i>					
Hp					
Profundo	254	108,65 \pm 15,01	46,31 \pm 5,39	27,99 \pm 3,72	57,12 \pm 7,27
Somero	209	107,78 \pm 14,34	47,09 \pm 5,51	28,51 \pm 3,91	58,72 \pm 7,50
Total	463	108,26 \pm 14,71	46,66 \pm 5,45	28,23 \pm 3,81	57,84 \pm 7,41
Hr					
Profundo	289	96,93 \pm 11,51	46,02 \pm 6,41	27,88 \pm 4,21	64,60 \pm 7,53
Somero	305	94,75 \pm 11,11	45,80 \pm 6,73	28,02 \pm 4,62	65,78 \pm 6,71
Total	594	95,81 \pm 11,35	45,90 \pm 6,57	27,95 \pm 4,42	65,21 \pm 7,14
Cg					
Profundo	204	89,98 \pm 6,00	47,96 \pm 5,30	28,14 \pm 3,53	74,21 \pm 8,72
Somero	201	87,96 \pm 5,66	47,78 \pm 4,90	28,70 \pm 3,44	75,80 \pm 8,81
Total	405	88,98 \pm 5,91	47,87 \pm 5,10	28,42 \pm 3,49	75,00 \pm 8,79
Cm					
Profundo	360	60,80 \pm 10,88	34,53 \pm 6,40	20,65 \pm 4,26	79,97 \pm 8,03
Somero	404	60,52 \pm 10,91	35,29 \pm 6,13	21,35 \pm 4,12	81,47 \pm 7,47
Total	764	60,65 \pm 10,89	34,93 \pm 6,27	21,02 \pm 4,20	80,76 \pm 7,77
<i>Pacifigorgia cairnsi</i>					
Hp					
Profundo	166	99,76 \pm 11,89	37,05 \pm 3,56	19,46 \pm 2,28	51,26 \pm 7,06
Somero	260	92,29 \pm 11,39	36,16 \pm 3,58	18,71 \pm 2,30	54,51 \pm 8,25
Total	426	95,20 \pm 12,14	36,51 \pm 3,59	19,00 \pm 2,32	53,24 \pm 7,96
Hr					
Profundo	302	81,38 \pm 9,50	36,20 \pm 3,82	18,93 \pm 2,41	61,53 \pm 7,25
Somero	300	79,64 \pm 8,35	34,61 \pm 4,08	17,99 \pm 2,52	61,61 \pm 6,61
Total	602	80,51 \pm 8,98	35,41 \pm 4,03	18,46 \pm 2,51	61,57 \pm 6,93
Cg					
Profundo	381	62,76 \pm 8,66	31,63 \pm 3,69	16,24 \pm 2,53	71,18 \pm 7,28
Somero	311	65,07 \pm 9,17	31,92 \pm 4,58	16,41 \pm 2,76	70,96 \pm 7,30
Total	692	63,80 \pm 8,96	31,76 \pm 4,11	16,31 \pm 2,63	71,08 \pm 7,29
Cp					
Profundo	313	44,25 \pm 3,88	25,08 \pm 2,33	12,52 \pm 1,67	80,10 \pm 6,17
Somero	244	45,67 \pm 3,58	24,69 \pm 2,15	12,20 \pm 1,57	79,23 \pm 6,42
Total	557	44,87 \pm 3,82	24,91 \pm 2,26	12,38 \pm 1,63	79,72 \pm 6,29

***Pacifigorgia bayeri*:** Los husos puntiagudos-Hp medidos (N=463), fueron en general ligeramente más esbeltos en la zona profunda que en la somera, ya que presentaron en promedio estructuras 0,87 μm más largas, 0,78 μm más delgadas (ancho), con menor diámetro de cintura (0,52 μm) y levemente más puntiagudas ($1,6^\circ$) que las de las zona somera (Figura 7, Tabla 7). Los husos romos-Hr (N= 594) fueron en la zona profunda más largos (2,18 μm), más anchos (0,22 μm), con menos diámetro de cintura (0,14 μm) y con un ángulo más cerrado (1,18) que en la zona somera (Figura 7, Anexo 2). Los cabrestantes grandes-Cg (N=405) presentaron un comportamiento similar a las escleritas tipo husos, siendo en la zona profunda 2,02 μm más largos y 0,18 μm más anchos, con un diámetro de cintura 0,56 μm menor y un ángulo $1,59^\circ$ más cerrado que los de la zona somera (Figura 7, Anexo 2). Así mismo, los cabrestantes medianos-Cm (N=764) fueron 0,28 μm más largos, 0,76 μm más delgados, con menos diámetro de cintura (0,7 μm) y un ángulo más cerrado ($1,5^\circ$) que los Cm de la zona somera (Figura 7, Anexo 2).

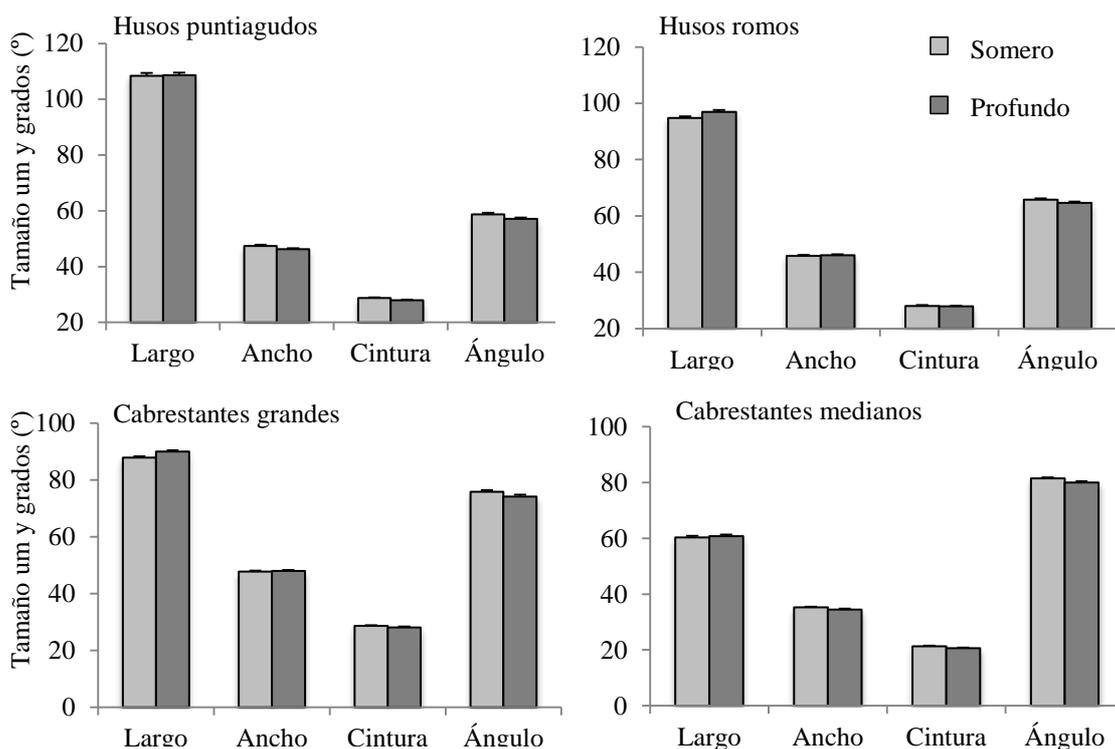


Figura 7. Promedio y error estándar de las variables medidas en cada tipo de esclerita de *Pacifigorgia bayeri* entre la zona somera y profunda. Las variables largo, ancho y cintura están medidas en μm y la variable ángulo en grados ($^\circ$). Ninguna variable fue significativamente diferente entre profundidades (PERANOVA, ver Tabla 8).

***Pacifigorgia cairnsi*:** Los husos puntiagudos-Hp medidos (N=426) en la zona profunda fueron en promedio 7,47 μm más largas, 0,34 μm más anchas, con 0,75 μm más de

diámetro de cintura y $3,26^\circ$ más puntiagudas (ángulo más cerrado) que las de la zona somera (Figura 8, Tabla 7). Los husos romos-Hr (N= 602) fueron en la zona profunda más largos ($1,74 \mu\text{m}$), más anchos ($1,59 \mu\text{m}$), con mayor diámetro de cintura ($0,94 \mu\text{m}$) y con un ángulo solo un poco más cerrado ($0,08^\circ$) que en la zona somera (Figura 8, Tabla 7). Los cabrestantes grandes (N=692) por el contrario fueron $2,31 \mu\text{m}$ más pequeños y $0,29 \mu\text{m}$ más angostos en la zona profunda que la somera, con un diámetro de cintura $0,17 \mu\text{m}$ menor y un ángulo $0,22^\circ$ más abierto que los de la zona somera (Figura 8, Tabla 7). Así mismo, los cabrestantes pequeños (N=557) fueron $1,42 \mu\text{m}$ más pequeños, $0,39 \mu\text{m}$ más gruesos, con mayor diámetro de cintura ($0,32 \mu\text{m}$) y un ángulo $0,87^\circ$ más abierto que en la zona somera (Figura 8, Tabla 7).

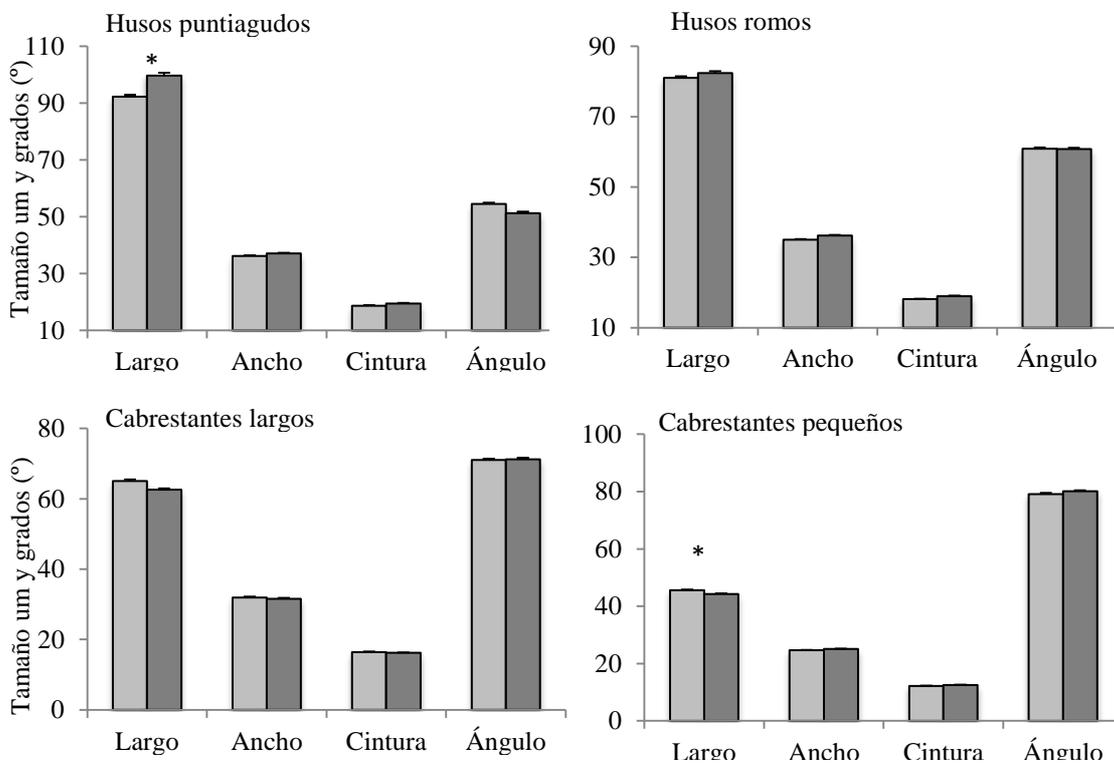


Figura 8. Promedio y error estándar de las variables medidas en cada tipo de esclerita de *Pacifigorgia cairnsi* entre la zona somera y profunda. Las variables largo, ancho y cintura están medidas en μm y la variable ángulo en grados ($^\circ$). Los pares de barras marcados con asterisco denotan diferencias significativas entre profundidades para esa variable en el PERANOVA (ver Tabla 9). * $0,05 > p > 0,01$, ** $0,01 > p > 0,001$, *** $p < 0,001$.

Los análisis estadísticos de las variables morfométricas internas de *Pacifigorgia bayeri* y *P. cairnsi* a las que no se les pudo remover el efecto alométrico, evidenciaron que, todos los tipos de escleritas a excepción de los cabrestantes pequeños de *P. cairnsi*, no existen

diferencias morfológicas significativa ($p > 0,05$) entre la zona somera y la profunda (Tabla 8 y

Tabla 9). Sin embargo, al analizar cada una de las variables (largo, ancho, cintura y ángulo) de manera independiente se encontró que en *P. bayeri* sólo el ángulo de los cabrestantes (agrupados grandes y medianos) variaron significativamente con la profundidad (Tabla 8), mientras que en *P. cairnsi* se presentaron variaciones en el largo de los husos puntiagudos, los cabrestantes pequeños y los cabrestantes agrupados (

Tabla 9). Es relevante mencionar que las variaciones significativas encontradas en los cabrestantes de ambas especies, los cuales contienen de manera agrupada a las escleritas grandes y pequeñas, pueden ser ocasionadas por la diferencia en el número de escleritas medidas en cada grupo (Tabla 7). Sin embargo, la comparación se realizó teniendo en cuenta que la separación por tamaños en los cabrestantes de *P. cairnsi* se estableció en este estudio de manera arbitraria, ya que la descripción original no contempla esa diferenciación por tallas (Tabla 3; Breedy y Guzman 2003).

Cabe resaltar que los análisis morfométricos de las escleritas en ambas especies, univariados y multivariados, reflejaron diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre las colonias de una misma profundidad, es decir, la variación morfométricas es mucho mayor entre las colonias de la zona somera o entre la zona profunda, que entre profundidades.

Tabla 8. Resultados de los análisis multivariados (PERMANOVA) y univariados (PERANOVA) de varianzas para los diferentes tipos de escleritas de la especie *Pacifigorgia bayeri* (999 permutaciones). Hp: husos puntiagúdos, Hr: Husos romos, Cg: cabrestantes grandes, Cm: cabrestantes medianos. DF: grados de libertad, MS: media cuadrada, s-F: pseudo F, * p<0,01; ** p<0,001.

<i>Pacifigorgia bayeri</i>																		
	Husos			Hp			Hr			Cabrestantes			Cg			Cm		
	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F
PERMANOVA																		
Profundidad	1	266,6	1,0	1	79,9	0,7	1,0	79,4	0,6	1	193,1	1,6	1	184,8	2,4	1	79,9	0,5
Colonia(pr)	28	267,9	10,4**	28	140,5	5,9**	28,0	136,2	5,2**	28	124,7	4,4**	28	82,1	3,1**	28	168,1	3,5**
Residuales	1027	25,5		433	23,8		564,0	25,8		1139	27,8		375	25,7		734	48,0	
Total	1056			462			593,0			1168			404			763		
PERANOVA																		
<i>Largo</i>																		
Profundidad	1	2249,9	1,6	1	665,4	0,8	1,0	431,3	0,8	1	1301,5	1,5	1	280,9	3,7	1	120,7	0,4
Colonia(pr)	28	1447,2	8,5**	28	972,2	5,7**	28,0	579,1	5,4**	28	854,7	3,3**	28	81,5	2,6**	28	282,7	2,5**
Error	1027	170,1		433	167,7		564,0	105,4		1139	256,6		375	30,5		734	112,5	
<i>Ancho</i>																		
Profundidad	1	11,0	0,0	1	6,4	0,1	1,0	0,0	0,0	1	4,4	0,0	1	15,3	0,2	1	16,6	0,2
Colonia(pr)	28	292,1	9,5**	28	110,1	4,5**	28,0	219,3	6,3**	28	281,4	4,1**	28	74,1	3,2**	28	96,3	2,6**
Error	1027	30,5		433	24,4		564,0	34,5		1139	67,5		375	22,5		734	37,0	
<i>Cintura</i>																		
Profundidad	1	2,7	0,0	1	0,4	0,0	1,0	16,7	0,2	1	1,1	0,3	1	54,7	1,6	1	43,7	0,8
Colonia(pr)	28	142,2	10,1**	28	55,2	4,6**	28,0	99,9	6,4**	28	4,3	4,6**	28	36,0	3,4**	28	61,1	3,8**
Error	1027	14,0		433	11,9		564,0	15,6		1139	0,9		375	10,4		734	15,8	
<i>Ángulo</i>																		
Profundidad	1	777,9	2,7	1	155,6	1,1	1,0	171,1	1,1	1	1025,1	4,6*	1	402,7	2,3	1	324,2	2,8
Colonia(pr)	28	294,4	4,9**	28	171,3	3,6**	28,0	158,1	3,4**	28	223,8	3,2**	28	184,0	2,6**	28	121,7	2,1**
Error	1027	59,0		433	46,8		564,0	45,4		1139	69,4		375	68,8		734	57,6	

Tabla 9. Resultados de los análisis multivariados (PERMANOVA) y univariados (PERANOVA) de varianza para los diferentes tipos de escleritas de *Pacifigorgia cairnsi* (999 permutaciones). Hp: husos puntiagúdos, Hr: Husos romos, Cg: cabrestantes grandes, Cp: cabrestantes pequeños. DF: grados de libertad, MS: media cuadrada, s-F: pseudo F, *0,05>p>0,01; **0,01>p>0,001; ***p<0,001.

<i>Pacifigorgia cairnsi</i>																		
	Husos			Hp			Hr			Cabrestantes			Cg			Cp		
	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F	DF	MS	s-F
PERMANOVA																		
Profundidad	1	353,1	1,5	1	245,0	3,4	1	498,7	2,9	1	806,1	2,6	1	205,2	0,8	1	1303,0	9,4**
Colonia(pr)	28	249,1	9,6**	26	91,8	4,1**	28	178,5	7,0**	28	316,7	12,6**	28	246,7	10,8**	28	145,6	6,7**
Residuales	955	25,7		218	22,4		709	25,3		1212	25,1		659	22,7		524	21,5	
Total	984			245			738			1241			688			553		
PERANOVA																		
Largo																		
Profundidad	1	376,3	0,7	1	1306,5	6,9*	1	233,5	1,3	1	1678,7	5,4*	1	810,6	2,7	1	264,6	6,8*
Colonia(pr)	28	554,8	3,7**	26	235,8	3,3**	28	179,1	2,4**	28	312,0	2,3**	28	306,8	4,6**	28	40,4	3,1**
Error	955	147,6		218	70,8		709	73,1		1212	131,4		659	66,5		524	12,6	
Ancho																		
Profundidad	1	312,3	3,0	1	39,8	1,3	1	277,7	3,1	1	6,4	0,1	1	4,5	0,0	1	15,8	0,9
Colonia(pr)	28	111,4	9,6**	26	39,6	3,9**	28	94,7	8,3**	28	119,3	5,6**	28	108,5	8,3**	28	18,4	4,2**
Error	955	11,5		218	10,0		709	11,3		1212	21,1		659	13,0		524	4,3	
Cintura																		
Profundidad	1	24,8	3,0	1	6,9	2,6	1	113,5	2,7	1	0,6	0,0	1	1,9	0,0	1	11,6	0,8
Colonia(pr)	28	9,0	12,2**	26	3,5	5,2**	28	43,4	10,0**	28	59,1	7,8**	28	48,0	9,4**	28	14,9	7,6**
Error	955	0,7		218	0,7		709	4,3		1212	7,6		659	5,1		524	2,0	
Ángulo																		
Profundidad	1	21,4	0,1	1	88,5	1,4	1	0,5	0,0	1	128,8	0,4	1	17,1	0,1	1	41,5	0,3
Colonia(pr)	28	344,8	5,4**	26	75,9	2,1**	28	196,8	4,5**	28	344,9	6,0**	28	249,1	5,7**	28	160,2	4,8**
Error	955	63,7		218	35,0		709	43,2		1212	57,3		659	43,6		524	32,9	

Para las escleritas tipo husos romos de *P. bayeri*, las cuales fueron las únicas estructuras a las que se les pudo remover el efecto alométrico, se encontró que no existen diferencias significativas ($p > 0,05$) ni multivariadas ni univariadas entre la zona somera y la zona profunda (Tabla 10); estos resultados fueron encontrados para los datos con y sin efecto alométrico. Sin embargo, se conserva el patrón encontrado en las variables externas, en las cuales, la variación entre las colonias de una misma profundidad si es significativamente diferente ($p < 0,05$).

Tabla 10. Resultados de los análisis multivariados (PERMANOVA) y univariados (PERANOVA) de varianza para los Husos romos (Hr) de *P. bayeri* con corrección morfométrica (999 permutaciones). DF: grados de libertad, MS: media cuadrada, s-F: seudo F, $*0,05 > p > 0,01$; $**0,01 > p > 0,001$; $***p < 0,001$

	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
PERMANOVA					
Profundidad	1	35445	35445	119	0,99
Colonia (Pr)	28	8628,4	308,16	37235	0,001**
Residuales	564	46677	82,76		
Total	593	55305			
PERANOVA					
Largo					
Profundidad	1	0,76951	0,76951	49	0,955
Colonia (Pr)	28	4569,5	163,2	44369	0,001**
Residuales	564	20745	36782		
Total	593	25315			
Ancho					
Profundidad	1	0,12756	0,12756	138	0,904
Colonia (Pr)	28	266,91	95327	39082	0001**
Residuales	564	1375,7	24391		
Total	593	1642,6			
Cintura					
Profundidad	1	0,15127	0,15127	16	0,907
Colonia (Pr)	28	276,21	98648	42432	0,001**
Residuales	564	1311,2	23248		
Total	593	1587,4			
Ángulo					
Profundidad	1				
Colonia (Pr)	28	3515,8	125,56	30466	0,001**
Residuales	564	23245	41214		
Total	593	26760			

4. Discusión

En este trabajo para dos especies del género *Pacifigorgia*, *P. bayeri* y *P. cairnsi*, se encontró que, aunque habitan en ámbitos de profundidad similares (teniendo *P. cairnsi* un ámbito más profundo que *P. bayeri* en algunas localidades), no convergen en la respuesta morfológica a las presiones ambientales que implica una variación en la profundidad. Analizando en conjunto las variables que definen la morfología de las colonias y escleritas, *P. bayeri*, no varió con la profundidad, a diferencia de *P. cairnsi* que varió tanto en su morfología externa como interna. El análisis por variable, es decir de manera individual, reflejó la variabilidad de algunos caracteres taxonómicos al gradiente ambiental (somero-profundo), como es el caso de las variables número de cálices/cm, diámetro de malla, el largo de los husos puntiagudos y los cabrestantes pequeños. Estos caracteres aunque significativamente diferentes entre profundidades, respondieron de manera diferencial entre ambas especies de *Pacifigorgia*, por lo tanto no es posible generalizar una respuesta morfológica hacia el género.

Contrariamente, en ambas especies de *Pacifigorgia* tanto en las variables morfométricas de las colonias como de las escleritas, se encontró una variación estadísticamente significativa entre las colonias de la misma profundidad (variación dentro del grupo), más que entre profundidades (somera/profunda). Lo anterior, considerando la estrategia predominante de reproducción sexual en las especies del POT (Sánchez 2016), y al hecho de haber incluido una diversidad de genotipos (colonias completas y diferentes) y no clones genéticamente iguales durante el muestreo; podría estar reflejando la alta variabilidad genética existente entre las colonias de una especie. Para *P. bayeri* y *P. cairnsi*, aunque no se conoce aún su tipo de reproducción, podría esperarse que sea mediante liberación de gametos con fecundación externa en la columna de agua, como ocurre en la especie *Pacifigorgia ferruginea* (Gomez et al. 2018). Aunque la duración larval y la capacidad de dispersión es aún desconocido para muchas especies del POT, es posible que la variabilidad genética entre colonias esté asociada a una alta conectividad entre sitios someros (<30 m); tal y como lo sugieren Albeytia et al. (2013) para la homogeneidad en la composición de especies encontrado en ambientes someros de México, lo cual permite un aumento en la variabilidad genética de las poblaciones someras.

La plasticidad fenotípica y la genética contribuyen a la variación morfológica de los individuos, sin embargo, los roles de estos dos mecanismos son relativos y difieren entre especies (Kim et al. 2004). Para la especie del Caribe *Eunicea flexuosa* se demostró que ambos mecanismos influyen en la variación morfológica que presenta la especie entre diferentes hábitats del arrecife entre <5-16 m de profundidad (arrecife posterior, arrecife delantero somero y arrecife anterior). Considerando lo anterior, es posible que en el POT la variabilidad genética entre las colonias influya más en la morfología que la misma plasticidad de sus caracteres, ya que, con variabilidad morfológica (en *P. cairnsi*) y sin variabilidad (*P. bayeri*) entre profundidades, siempre fue significativa la variación entre las colonias de una misma profundidad.

Aunque son claras las diferencias ambientales entre las costas de América, hay que resaltar la amplia y documentada variación fenotípica en especies de octocorales del Caribe y del Atlántico occidental, que aunque diferentes, las causas de su variación permiten analizar las diferencias morfológicas encontradas en especies del POT. Para *P. cairnsi* se encontró una variación significativa con la profundidad en las variables diámetro de malla, el número de cálices/cm, el largo de los husos puntiagudos y el largo de los cabrestantes pequeños. Estas variaciones aunque no generaron cambios morfológicos extremos entre las profundidades, que dificultaran su reconocimiento como especies, si representaron una variabilidad morfométrica estadísticamente significativa.

Para especies zooxanteladas del Caribe, la disminución en la densidad de pólipos con la profundidad es reconocida (Schubert et al. 2017) y es considerada una variación común en las gorgonias (West et al. 1993). Esta variación con la profundidad, documentada para *Eunicea flexuosa* (Kim et al. 2004, Prada et al. 2008) y la forma erecta de *Briareum asbestinum* (West et al. 1993) ha sido asociada como respuesta a una posible disminución en la disponibilidad de alimento (Kim y Lasker 1998), un cambio diferencial en las tasas de crecimiento (Kim et al. 2004), o a evitar el auto-sombreado de los pólipos y una reducción en la tasa de fijación de carbono (West et al. 1993, Prada et al. 2008, Schubert et al. 2017). Aunque estas hipótesis están altamente ligadas a variaciones en los aportes energéticos por parte de sus dinoflagelados simbioses, debido al cambio en la intensidad de luz en un gradiente de profundidad, otros estudios sugieren que la densidad o tamaño de los pólipos no está relacionado con la presencia/ausencia de simbioses

algales (Lewis 1982). Para *Alcyonium siderium*, un octocoral con alimentación suspensívora como *P. cairnsi*, se encontró que las colonias de mayor tamaño estaban asociadas a zonas con mayor exposición al oleaje, debido a que un aumento en el movimiento de agua optimiza la captura de alimento y aumenta su tasa de crecimiento (Sebens 1984). A pesar de que el estudio de Sebens (1984) no comprobó una variación en la densidad de cálices, es posible que en *P. cairnsi* una densidad mayor en zonas someras (más oleaje) esté asociado a un mejor aprovechamiento de los recursos, bien sea por la velocidad de flujo de agua o el tamaño disponible de las presas (Sebens 1984; Kaandorp y Kübler 2001; Shubert et al. 2017)

El tamaño del pólipo ha sido comúnmente estimado a partir del diámetro y profundidad o volumen del cáliz (Sánchez y Lasker 2003; Rossi et al. 2018) o como el diámetro de los tentáculos expandidos (Lewis 1982; Lasker 1981). Aunque el tamaño del pólipo, en términos de sus dimensiones o su volumen, no es un carácter taxonómico en el género *Pacifigorgia* (el cual se infiere del número de cálices/cm) y por lo tanto no fue evaluado en este estudio, es posible que la variación encontrada con la profundidad se explique mediante una variación del tamaño del pólipo. Si se considera que *P. cairnsi* no varió el grosor de sus ramas con la profundidad, un aumento en el diámetro de los cálices a causa de un mayor tamaño del pólipo en aguas profundas, explicarían la disminución en el número de cálices/cm y posiblemente también el aumento en el diámetro de las ventanas. De tal forma que en zonas profundas, con menor intensidad de flujo de agua, se permita una mayor capacidad de extensión del pólipo a través de las mallas. Este comportamiento morfológico (*i.e.* menor densidad de pólipos, mayor diámetro de cálices, menor distancia entre cálices) fue observado en *Eunicea flexuosa* y *Antillogorgia bippinata* en las zonas profundas de los diferentes hábitats arrecifales de Caribe (Sánchez 2007; Prada et al. 2008).

La variación encontrada en la densidad de cálices y el largo de las escleritas en *P. cairnsi* podría estar igualmente asociada a la depredación por moluscos ectoparásitos, especialmente los de la familia Ovulidae que son reconocidos por alimentarse de pólipos y tejidos de octocorales y corales negros, (Rosenberg 1992; Schiaparelli et al. 2005). En el POT, ovulidos como *Simnia avena* y *Simnialena rufa* han sido reportados en varios géneros de gorgonias incluido *P. cairnsi* (Sánchez 2013; Sánchez et al. 2016). Estos ectoparásitos fueron observados en profundidades entre 5-15 m y con abundancias que superaron en algunos casos los 10 individuos por colonia en épocas reproductivas del molusco (Sánchez et al. 2016). Aunque se desconoce el impacto sobre las

especies hospederas, es posible que una disminución en el diámetro de los cálices (por ende mayor abundancia) sea una respuesta morfológica a reducir la depredación de sus pólipos en zonas someras. Sin embargo, los cambios morfológicos a causa de la depredación parecen ser más evidentes en las escleritas.

Estudios con fragmentos de *Briareum asbestinum* demostraron que ante laceraciones artificiales en la zona media de las ramas (no en las puntas), simulando afectación por el ovulido *Cyphoma gibbosum*, depredador generalista de varias especies del Caribe (Harvell y Suchanek 1987; Lucas et al. 2014), las colonias desarrollaron escleritas más largas como estrategia disuasoria después de la lesión por el “depredador” (West et al. 1993; West 1997). Una respuesta contraria ocurrió en las puntas laceradas de la misma especie, donde las escleritas fueron más pequeñas y abundantes, con el fin de conferir mayor rigidez a las colonias, dejando menores espacios de matriz deformable para mayor resistencia. Esta respuesta morfológica que le confiere rigidez a la colonia es vital en especies que carecen de un axis central proteínico como en *B. asbestinum*, sin embargo, también podría aumentar el soporte y la rigidez en colonias con axis central como *P. cairnsi* que habitan en zonas someras con mayor intensidad y dinámica por oleaje y corrientes como en el POT. No obstante, el largo de las escleritas en *P. cairnsi* tuvo una respuesta diferencial a la profundidad, los husos puntiagudos fueron más cortos en la zona somera, mientras que los cabrestantes pequeños fueron más largos en la misma zona. Una variación en la abundancia de algunos de los tipos podría ayudar a definir si la respuesta morfológica de las escleritas en *P. cairnsi* podrían estar más asociadas a factores físicos que biológicos como la depredación.

En suma, las variaciones morfológicas externas e internas en las especies estudiadas de *Pacifigorgia* parecen estar más asociadas a diferencias genotípicas entre colonias, que al efecto consistente de factores ambientales que implica un gradiente de profundidad (West 1997; Bayer, 1961). Una variación similar fue evidente en *Pacifigorgia stenobrochis*, en la cual se presenta variación en la forma, dominancia y color de las escleritas (Breedy y Guzman 2002), aun en especímenes colectados en ambientes similares y en un mismo punto de colecta (Hickson 1928). De cualquier manera, las variaciones morfológicas encontradas no generaron morfotipos extremos en ambientes considerados “contrastantes”; para *P. cairnsi* esta variación aunque significativa, no superó los 3 μm en magnitud promedio para las escleritas y cerca de 2 mm para el diámetro de las ventanas, por lo cual, el impacto que taxonómicamente tiene esta variación puede ser poco para

la especie. Aunque estas variaciones morfológicas pueden ser biológicamente relevantes al conferirles algún tipo de adaptabilidad o un mejor aprovechamiento de los recursos a las especies; la variación encontrada es casi imperceptible al momento de identificar taxonómicamente un espécimen. Lo anterior fue comprobado para *Antillogorgia bippinata*, en donde una magnitud de variación de 10 μm en las escleritas tipo escafoides fue imperceptible a los ojos de un especialista (Everton et al. 2014).

Aunque para *P. bayeri* no se encontró una variación morfológica con la profundidad, es relevante resaltar la escasa presencia de cabrestantes pequeños en las 30 colonias evaluadas en este estudio (Tabla 1), mientras que en la descripción del holotipo se resalta su abundancia (Breedy 2001). Taxonómicamente, el resto de caracteres morfológicos permitieron confirmar las colonias evaluadas como *P. bayeri*, sin embargo, esta variación encontrada puede ser efecto de la escala geográfica o regional, como ocurre en las espículas de algunos pepinos de mar (Borrero-Pérez et al., 2009) o en algunas esponjas (Zea, 1987). Esta especie fue descrita con especímenes de Isla del Caño en Costa Rica (localidad tipo; Breedy 2001), donde la especie se encuentra únicamente entre 5-8 m de profundidad, por lo cual, factores como intensidad del oleaje, corrientes, depredación u otras características del sitio, pueden estar ocasionando una mayor producción o regeneración de este tipo de escleritas (Breedy com. pers). Lo anterior, evidencia la necesidad de realizar descripciones detalladas de los sitios de colecta, en términos de oleaje, corrientes, profundidad, especies asociadas, depredadores, organismos incrustantes o cualquier otro factor ambiental y biológico que permita identificar mejor los hábitats donde las especies se desarrollan. Adicionalmente, sería ideal la descripción de especies con más de un ejemplar, lo cual permitiría documentar de manera más precisa los rangos de variación de los caracteres morfológicos, aún más, en especies con una reconocida plasticidad fenotípica. La variación de *P. bayeri* entre Costa Rica y Panamá son un claro ejemplo de variación intraespecífica geográfica, que, aunque se desconoce la fuerza que induce el cambio, sigue siendo la misma especie (Breedy com. pers).

La variación intra-específica en dos especies del género *Pacifigorgia* sugiere un efecto ambiental y genético sobre algunos de los caracteres morfológicos comúnmente empleados en su taxonomía. Estas variaciones y el rol de ambos mecanismos deberían ser probados en estudios que involucren otras especies del género y metodologías enfocadas en comprobar la plasticidad fenotípica en especies del POT. No obstante, los resultados obtenidos demuestran que, aun en los caracteres

más “plásticos” con la profundidad, la magnitud de su variación no parece afectar el reconocimiento y la identidad de las especies. Sin embargo, también refleja la importancia de basar la identificación taxonómica de los octocorales, en un conjunto de características morfológicas y no en caracteres individuales o específicos como color o cálices/cm (como sugieren Breedy y Guzman 2016).

La búsqueda de nuevos caracteres morfológicos y el uso de taxonomía integrativa basada en la combinación de técnicas morfológicas y moleculares, constituyen las mejores herramientas para facilitar y reducir la subjetividad en la taxonomía de octocorales. Sin embargo, desligar el conocimiento morfológico tradicional en los nuevos estudios podría no resultar conveniente. Como los resultados lo demuestran, aún con presencia de algunos caracteres con cierta plasticidad, el uso y reconocimiento de los caracteres como conjunto, permiten un acercamiento a la definición de las especies. Por lo cual, la relevancia sobre un único carácter en organismos con una reconocida plasticidad fenotípica; y el establecimiento de nuevas especies a partir de variaciones morfológicas puntuales (como de un solo carácter), solo incrementa la complejidad en la taxonomía del grupo.

Un ejemplo de lo anterior es el establecimiento como nueva especie de la variedad rosada de *Leptogorgia alba*, considerada un eco-tipo distinto de la variedad blanca de esta misma especie en el POT. *Leptogorgia manabiensis* (sp. nov), fue diferenciada morfométricamente de *L. alba* a partir del análisis de nuevos caracteres tales como, tasa de bifurcación, tamaño de ramas principales y el ángulo de las ramas, sin una congruencia en los análisis moleculares (Soler-Hurtado et al. 2017). Estos análisis morfométricos aunque significativamente diferentes entre los morfotipos (Soler-Hurtado et al. 2017); son indiferenciables a partir de los caracteres morfológicos comúnmente empleados en el género (Breedy y Guzman 2007). Sin embargo, estas diferencias encontradas por Soler-Hurtado et al. (2017), pueden ser tan finas que se hacen visualmente imperceptibles. Por lo cual se termina separando en dos especies, una variedad en la que solo difiere el color de la colonia, pero que mantiene el resto de características que la define como *L. alba*, aumentando la complejidad taxonómica que ya mantienen los octocorales.

La identificación de los octocorales se considera difícil debido a la falta de un conjunto confiable de caracteres diagnósticos o estados de caracteres discretos entre la mayoría de los géneros

(Sánchez 2007), sumado a esto, los estudios moleculares con genes mitocondriales y nucleares muestran poca resolución en especies estrechamente relacionadas (Aguilar y Sánchez 2007, Ament-Velásquez et al. 2016). Muchos estudios han demostrado que la taxonomía integradora (es decir, morfología, biología molecular, ecología y biogeografía) es una herramienta poderosa para dilucidar las relaciones filogenéticas entre este grupo (Sánchez 2007). Además, ayuda a comprender mejor su taxonomía, revelando caracteres de importancia taxonómica que son poco empleados en el proceso de identificación (Pérez et al. 2016). Finalmente, esto funcionaría sin olvidar la indudable importancia de la taxonomía basada en la morfología tradicional con el apoyo de otras técnicas, siendo la conciliación de la morfología y los datos moleculares como proponen McFadden et al. (2010).

Por último, cabe resaltar que la metodología de visualización y medición de escleritas empleadas en este estudio, mediante el uso de microscopía confocal de barrido láser y la tinción de escleritas, ofrecen una alternativa de buena resolución y menor costo, lo cual resulta ideal para estudios morfométricos que requieran contornos definidos y un gran volumen de muestra. Dada la novedad de la metodología y a su comprobada utilidad, se recomienda probar su uso en otras especies de octocorales y explorar otros tintes o fluorocromos que permitan mejorar cada vez más la resolución y nitidez de estas estructuras bajo el microscopio de barrido láser.

5. Referencias

- Abeytia R, Guzman HM, Breedy O. 2013. Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Rev. Biol. Trop.* 61:3. DOI:10.15517/RBT.V61I3.11910
- Aguilar C, Sánchez JA. 2007. Molecular morphometrics: contribution of ITS2 sequences and predicted RNA secondary structures to octocoral systematics. *Bull. Mar. Sci.* 8(3): 335-349.

- Alcolado PM, Corvea A, González A. 1980. Variaciones morfológicas internas y externas de los abanicos de mar (*Gorgonia spp.*) y su valor adaptativo. *Ciencias Biológicas*. 5:47-56.
- Alvarado JJ, Guzman HM, Breedy O. 2012 .Distribution and diversity of echinoderms (Asteroidea, Echinoidea, Holothuroidea) in the islands of the Gulf of Chiriqui, Panamá. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 47 (1):13–22.
- Ament-Velásquez SL, Breedy O, Cortés J, Guzman HM, Wörheide G, Vargas S. 2016. Homoplasious colony morphology and mito-nuclear phylogenetic discordance among Eastern Pacific octocorals. *Molec. Phylogenet. Evol.* 98: 373-381. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.02.023>
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke RK. 2008. *Permanova. PRIMER: guide to software and statistical methods*. PRIMER-E, Plymouth, UK. 214 p.
- Bayer F. 1953. Zoogeography and evolution in the octocorallian family Gorgoniidae. *Bull Mar Sci.* 3 (2):100-119.
- Bayer F. 1961. *The shallow-water Octocorallia of the West Indian Region*. Martinus Nijoff, La Haya, 373p.
- Borrero-Pérez GH, Pérez-Ruzafa A, Marcos C, González-Wanguemert M. 2009. The taxonomic status of some Atlanto-Mediterranean species in the subgenus *Holothuria* (Echinodermata: Holothuroidea: Holothuriidae) based on molecular evidence. *ZOOLOGICAL J LINN SOC-LOND.* 157: 51-69. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00529.x>
- Breedy O. 2001. A new species of *Pacifigorgia* from the eastern Pacific (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Bull. Biol. Soc. Wash.* 10: 181-187.
- Breedy O, Guzman HM. 2002. A revision of the genus *Pacifigorgia* (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 115: 782-839.
- Breedy O, Guzman HM. 2003. Octocorals from Costa Rica: The genus *Pacifigorgia* (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Zootaxa.* 281: 1-60. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.281.1.1>
- Breedy O, Guzman HM. 2007. A revision of the genus *Leptogorgia* Milne Edwards y Haime, 1857 (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae) in the eastern Pacific. *Zootaxa.* 1419: 1-90. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1419.1.1>
- Breedy O, Guzman HM, Vargas S. 2009. A revision of the genus *Eugorgia* Verrill, 1868 (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Zootaxa.* 2151: 1-46. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2151.1.1>

- Breedy O, Guzman HM. 2015. A revision of the genus *Muricea* Lamouroux, 1821 (Anthozoa, Octocorallia) in the eastern Pacific. Part I: *Eumuricea* Verrill, 1869 revisited. *ZooKeys*. 537:1-32. <https://doi.org/10.3897/zookeys.537.6025>
- Breedy O, Guzman HM. 2016. A revision of the genus *Muricea* Lamouroux, 1821 (Anthozoa, Octocorallia) in the eastern Pacific. Part II: *Muricea* Verrill, 1869 revisited. *ZooKeys*. 581:1-69. <https://doi.org/10.3897/zookeys.581.7910>
- Calixto-Botía I, Sánchez JA. 2017. A case of modular phenotypic plasticity in the depth gradient for the gorgonian coral *Antilloorgia bippinata* (Cnidaria: Octocorallia). *BMC Evol. Biol.* 17:55. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0900-8>
- Carlo JM, Barbeitos MS, Lasker HR. 2011. Quantifying Complex Shapes: Elliptical Fourier Analysis of Octocoral Sclerites. *Biol. Bull.* 220:224-237.
- Coates AG, Jackson JB, Collins LS, Cronin TM, Dowsett HJ, Bybell LM, Jung P, Obando JA. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geol. Soc. Am. Bull.* 104 (7): 814–28.
- Coffroth MA, Lasker HR. 1998. Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution*. 52: 379–393.
- Cordeiro R, McFadden C, van Ofwegen L, Williams G. 2020. World List of Octocorallia. *Pacifigorgia* Bayer, 1951. World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=267665>. Access 2020-10-04
- D’Croz L, Mate’JL. 2004. Experimental responses to elevated water temperature in genotypes of the reef coral *Pocillopora damicornis* from upwelling and non-upwelling environments in Panama. *Coral Reefs*. 23, 473e483
- D’Crox, L. y A. O’Dea. 2007. Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panamá and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* XX:1–16 p.
- De Maesschalck R, Jouan-Rimbaud D, Massart DL. 2000. The Mahalanobis distance. *Chemom. Intell. Lab. Syst.* 50(1): 1-18. [https://doi.org/10.1016/S0169-7439\(99\)00047-7](https://doi.org/10.1016/S0169-7439(99)00047-7)
- Digby PGN, Kempton RA. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. *Population and Community Biology*. Editorial Chapman and Hall. Londres y Nueva York. 206 p.

- Dominici-Arosemena A, Wolff M. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol Mar Res.* 60: 287–305. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0045-4>
- DosReis SF, Pessoa LM, Strauss RE. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies geographic differentiation. *Rev. Brasil. Genet.* 13(3): 209-520.
- Etnoyer P, Morgan LE. 2003. Occurrences of habitat forming deep-sea corals in the Northwest Pacific Ocean. Final Report. (Silver Spring, FL: NOAA Office of Protected Resources). 32 p.
- Etnoyer P, Warrenchuk J. 2007. A catshark nursery in a deep gorgonian field in Mississippi Canyon, Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 81: 553-559.
- Everton OJ, Carlo JM, Lasker HR. 2014. Plasticity and conservatism in sclerites of a Caribbean octocoral. *Hidrobiologia.* 1-10.
- Fabricius KE y De´ath G. 2008. Photosynthetic Symbionts and Energy Supply Determine Octocoral Biodiversity in Coral Reefs. *Ecol. Appl.* 89 (11): 3163-3173.
- Gomez CG, Guzman HM, Gonzalez A, Breedy O. 2014. Survival, growth, and recruitment of octocoral species (Coelenterata: Octocorallia) in Coiba National Park Pacific Panamá. *Bull. Mar. Sci.* 90 (2): 1-28. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1092>
- Gomez CG, Gonzalez A, Guzman HM. 2018. Reproductive traits and their relationship with water temperature in three common octocoral (Anthozoa: Octocorallia) species from the tropical eastern Pacific. *Bull. Mar. Sci.* 94 (4): 1527-1541. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1051>
- Gutiérrez-Rodríguez C, Barbeitos MS, Sánchez JA, Lasker HR. 2009. Phylogeography and morphological variation of the branching octocoral *Pseudopterogorgia elisabethae*. *Mol. Phylogenetics Evol.* 50: 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.019>
- Guzman HM, Guevara CA, Breedy O. 2004. Distribution, diversity, and conservation of coral reefs and coral communities in the largest marine protected area of the Pacific Panama (Coiba Island). *Environ Conserv.* 31:111–121. <https://doi.org/10.1017/S0376892904001250>
- Guzman HM, Benfield S, Breedy O, Mair JM. 2008. Broadening reef protection across the marine conservation corridor of the Eastern Tropical Pacific: distribution and

- diversity of reefs in Las Perlas Archipelago, Panama. *Environ. Conserv.* 35: 46-54.
<https://doi.org/10.1017/S0376892908004542>
- Guzman HM, Breedy O. 2008. Distribución de la diversidad y estado de conservación de los arrecifes coralinos y comunidades coralinas del Pacífico Occidental de Panamá (Punta Mala, Punta Burica). TNC. 40p.
- Guzman HM, Breedy O. 2011. *Pacifigorgia marviva* (Anthozoa: Octocorallia) a new species from Coiba National Park, Pacific Panama. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 92 (04): 693-698. <https://doi.org/10.1017/s0025315411000373>
- Harii S, Kayanne H. 2003. Larval dispersal, recruitment, and adult distribution of the brooding stony octocoral *Heliopora coerulea* on Ishigaki Island, southwest Japan. *Coral Reefs.* 22: 188-196.
- Harvell CD, Suchanek TH. 1987. Partial predation on tropical gorgonians by *Cyphoma gibbosum* (Gastropoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38:37-44
- Hickson SJ. 1928. The Gorgonacea of Panama Bay together with a description of one species from Galapagos Island and one of Trinidad. *Videnskavelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kovenhav for Aarene.* 85: 325-422.
- Kaandorp JA, Kübler JE. 2001. *The Algorithmic Beauty of Seaweeds, Sponges and Corals.* Springer. The Virtual Laboratory. Heidelberg, Alemania. 192 p.
- Kim K, Lasker HR. 1998. Allometry of resource capture in colonial cnidarians and constraints on modular growth. *Funct. Ecol.* 12(4): 646-654.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00228.x>
- Kim E, Lasker HR, Coffroth MA, Kim K. 2004. Morphological and genetic variation across reef habitats in a broadcast-spawning octocoral. *Hydrobiologia.* 530: 423-432.
<https://doi.org/10.1007/s10750-004-2646-8>
- Lasker HR. 1981. A Comparison of the Particulate Feeding Abilities of Three Species of Gorgonian Soft Coral. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 5:* 61-67.
- Lasker HR, Porto-Hannes I. 2015. Population structure among octocoral adults and recruits identifies scale-dependent patterns of population isolation in The Bahamas. *PeerJ3:e1019.* <https://doi.org/10.7717/peerj.1019>

- Lewis JB, Post EE. 1982. Respiration and energetics in West Indian gorgonacea (Anthozoa, octocorallia). *Comp. Biochem. Physiol. A Comp. Physiol.* 71: 457–459. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90434-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90434-0)
- Lucas MQ, Rodríguez LR, Sanabria DJ, Weil E. 2014. Natural Prey Preferences and Spatial Variability of Predation Pressure by *Cyphoma gibbosum* (Mollusca: Gastropoda) on Octocoral Communities off La Parguera, Puerto Rico. *Int Sch Res Notices*. 13 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/742387>
- McFadden C, Sanchez JA, France SC. 2010. Molecular phylogenetic insights into the evolution of Octocorallia: a review. *Integr Comp Biol* 50: 389–410. <https://doi.org/10.1093/icb/icq056>
- Prada C, Schizas NV, Yoshioka PM. 2008. Phenotypic plasticity or speciation? A case from a clonal marine organism. *BMC Evol. Biol.* 8: 47. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-47>
- Pérez CD, Neves BM, Cordeiro RT, Williams GC, Cairns SD. 2016. Diversity and Distribution of Octocorallia. 109-123. En: Goffredo S, Dubinsky Z. (eds.). *The Cnidaria, Past, Present and Future*. Springer International Publishing. 119-123. DOI 10.1007/978-3-319-31305-4_8
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistica computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rasband WS. 2015. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <http://imagej.nih.gov/ij/>,
- Rosenberg G. 1992. An introduction to the Ovulidae (Gastropoda: Cypraeacea). *Am. conchol.* 20: 4-7.
- Rossi S, Schubert N, Brown D, Oliveira M, Grosso V, Rangel-Huerta E, Maldonado E. 2018. Linking host morphology and symbiont performance in octocorals. *Sci Rep.* 8, 12823. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31262-3>
- Sánchez JA. 2007. A new genus of Atlantic octocorals (Octocorallia: Gorgoniidae): systematics of gorgoniids with asymmetric sclerites. *J. Nat. Hist.* 41(9-12): 493-509. <https://doi.org/10.1080/00222930701237315>
- Sánchez JA. 2013. Remarkable specialization in Eastern Pacific sea fan ectoparasites (*Neosimnia*). *Coral Reefs.* 32: 891-891. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1049-6>

- Sánchez JA. 2016. Diversity and Evolution of Octocoral Animal Forests at Both Sides of Tropical America. En: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas Saco del Valle C. (eds) Marine Animal Forests. Springer, Cham.
- Sánchez JA, Aguilar C, Dorado D, Manrique N. 2007. Phenotypic plasticity and morphological integration in a marine modular invertebrate. BMC Evol. Biol. 7, 122. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-122>.
- Sánchez JA, Fuentes-Pardo AP, Ni Almhain I, Ardila-Espitia NE, Cantera-Kintz J, Forero-Shelton M. 2016. The masquerade game: marine mimicry adaptation between egg-cowries and octocorals. PeerJ. 4: e2051.
- Schiaparelli S, Barucca M, Olmo E, Boyer M, Canapa A. 2005. Phylogenetic relationships within Ovulidae (Gastropoda: Cypraeoidea) based on molecular data from the 16S rRNA gene. Mar. Biol. 147:411-420. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-1566-0>
- Schubert N, Brown D, Rossi S. 2016. Symbiotic Versus Non-symbiotic Octocorals: Physiological and Ecological Implications. En: Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas Saco del Valle C. (eds) Marine Animal Forests. Springer, Cham. 1-32. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17001-5_54-1
- Sebens KP. 1984. Water flow and coral colony size: Interhabitat comparisons of the octocoral *Alcyonium siderium*. Proc. Natl. Acad. Sci. 84: 5473-5477. <https://doi.org/10.1073/pnas.81.17.5473>
- Soler-Hurtado MM, Megina C, Machordom A, López-González P. 2017. Foxed intra- and interspecific differentiation in *Leptogorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae). A description of a new species based on multiple sources of evidence. Sci. Mar. 81, 147-157. <https://doi.org/10.3989/scimar.04509.01C>
- StatSoft. Inc. 2008. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science 5 (12): 537-542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- Toro IMV, Manriquez SG, Suazo GI. 2010. Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. Int. J. Morphol. 28(4): 977-990.

- Vargas S, Breedy O, Siles F, Guzman HM. 2010. How many kinds of sclerites? Towards a morphometric classification of gorgoniid microskeletal components. *Micron*. 41:158-164. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.08.009>
- Van Oppen MJH, Baker AC, Coffroth MA, Willis BL. 2009. Bleaching resistance and the role of algal endosymbionts. En: Van Oppen MJH, Lough JM, (editors). *Coral Bleaching. Ecological Studies*. Heidelberg: Springer; 83–102.
- Weinbauer MG, Velimirov B. 1995. Morphological variation in the Mediterranean sea fan *Eunicella cavolini* (Coelenterata: Gorgonacea) in relation to exposure, colony size and colony region. *Bull. Mar. Sci.* 56 (1): 283-295.
- Wellington GM, Glynn PW. 1983. Environmental influences on skeletal banding in eastern Pacific (Panama) corals. *Coral Reefs*. 1: 215–222. <https://doi.org/10.1007/BF00304418>
- West JM, Harvell CD, Walls AM. 1993. Morphological plasticity in a gorgonian coral (*Briareum asbestinum*) over a depth cline. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94(1): 61-69.
- West JM. 1997. Plasticity in the Sclerites of a Gorgonian Coral: Test of water motion, light level, and damage cues. *Biol. Bull.* 192(2): 279-289. <https://doi.org/10.2307/1542721>
- West JM. 1998. The dual role of sclerites in a gorgonian coral: Conflicting functions of support and defense. *Evol. Ecol.* 12: 803-821. <https://doi.org/10.1023/A:1006542515553>
- Zea S. 1987. *Esponjas del Caribe colombiano*. Primera edición. Colombia: Editorial Catálogo Científico. 285 p.