

Análisis de la estructura de tamaños de un gorgonáceo a través de índices alométricos.

Mario Lara y
Claudia Padilla

Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.
Estación Puerto Morelos. Apdo. Postal 1152, Cancún 77500, Quintana Roo, México.

Lara, M. y C. Padilla, 1996. Análisis de la estructura de tamaños de un gorgonáceo a través de índices alométricos. *Hidrobiológica* 6 (1-2): 49-58.

RESUMEN

Este estudio presenta una evaluación de las relaciones alométricas entre algunos de los rasgos morfométricos del gorgonáceo *Pseudopterogorgia americana*, con la intención de determinar la estructura de tamaños de las colonias de esta especie a través de índices alométricos. Tradicionalmente la altura de los gorgonáceos ha sido utilizada con este fin, porque existe una correlación entre la longitud total de la colonia y su altura. Esta relación es variable y la variabilidad aumenta con la altura, sin embargo, se ha empleado a pesar del error involucrado. Otra manera de determinar la estructura de tamaños de estas poblaciones es por medio de los rasgos morfométricos de las ramas. En este trabajo se estimó la longitud total de tejido, midiendo todas las ramas de cada colonia. Además, se obtuvieron datos sobre el número total de ramas, número de bifurcaciones, número de ramificaciones primarias y altura promedio de las ramas primarias. Los rasgos escogidos para caracterizar a las colonias se relacionaron por medio de modelos de regresión lineal. La altura, el número de ramas principales y el número de ramas totales son características que permiten tener una estimación adecuada de la cantidad de tejido de cada colonia. A partir de ellos se elaboraron índices alométricos, sumando el logaritmo de cada uno de estos rasgos. De este modo, es posible plantear una estructura de tamaños más precisa para la población, y con base en ella hacer la caracterización demográfica de las mismas. Utilizar características de las ramas para elaborar un índice alométrico, permite reducir los errores de estimación que se generan al considerar solo la altura para determinar el tamaño de las colonias. Esto permite corregir la subestimación de colonias no muy altas pero con muchas ramas, que tienen una gran longitud de tejido pero que son clasificadas en clases de menor talla, así como la sobrestimación de las colonias altas con pocas ramas que son consideradas en clases de mayor talla.

Palabras clave: *Pseudopterogorgia americana*, estructura de tamaños, relaciones alométricas.

ABSTRACT

This study presents an evaluation of the allometric relationships between some morphometric traits of the gorgonian *Pseudopterogorgia americana*, with the intention of determine a size structure for colonies of this species through allometric indexes. Traditionally, the height of the gorgonians has been used with this purpose, because a correlation exists between the total colony longitude and its height. This relationship is variable and the variability increases with the height, however, it has been used in spite of the incorporated error. Another way of determining the structure of sizes of these populations is through the morphometric traits of the branches. In this work the total longitude of colony tissue was estimated measuring all the branches of each colony. Also, data on number of total branches, number of bifurcations, number of primary ramifications and height average of the primary branches were obtained. The chosen traits to characterize the colonies were related by models of linear regression. The height, the number of main branches and the number of total branches are traits that offer an adequate estimate of the amount of tissue of each colony.

With these traits allometric indexes were elaborated, by adding their logarithms. In this way, it is possible to find a more accurate size structure for the population, and use it for the demographic characterization of these populations. Using traits of the branches, in order to elaborate allometric indexes, allows reduction of the errors of the estimation due to considering only the height to determine the size of the colonies. This allows to correct the subestimation of colonies not very high but with many branches, that have a great longitude of tissue but that would be classified in minor classes, and the overestimation of high colonies with few branches that would be considered in major size classes.

Key words: *Pseudopterogorgia americana*, size structure, allometric relationships.

INTRODUCCIÓN

La estructura de edades o tamaños de una población es la base para elaborar sus tablas de vida (Begon *et al*, 1990). Su determinación es fundamental para una adecuada caracterización demográfica de la población. Los errores en su discernimiento pueden ser la causa de estimaciones e interpretaciones incorrectas de parámetros demográficos como tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad.

Los animales y plantas modulares, la mayoría de ellos sésiles, se caracterizan por presentar tasas variables de crecimiento, fisión, fusión y en muchos casos, una gran longevidad; procesos que se combinan para producir una amplia variedad de tamaños y tasas demográficas entre colonias de una misma cohorte (Jackson *et al*, 1985). Por otro lado, estas colonias frecuentemente sufren daños por muchos agentes, tanto físicos como biológicos; pero también poseen la capacidad de replicar módulos. Por lo tanto, tienen un gran poder de regeneración y pueden sobrevivir a grandes pérdidas de tejido y esqueleto (Connell, 1973; Hughes y Jackson, 1980; Hughes y Connell, 1987). Estas y otras características en conjunto tienden a desacoplar la relación entre la edad y tamaño de las colonias (Hughes, 1984; Hughes y Connell, 1987).

Por estas razones, en los organismos modulares el destino de una colonia se puede inferir con mayor precisión por su tamaño (Connell 1973; Harper, 1977; Hughes y Jackson, 1980). Por ejemplo, las colonias grandes son típicamente más fecundas, mientras que las más pequeñas usualmente presentan tasas de mortalidad altas, sin importar la edad (Lefkovitch, 1965; Jackson, 1977; Hughes, 1984).

Los gorgonáceos son organismos modulares que representan un componente importante en la mayoría de los arrecifes del Mar Caribe (Kinzie, 1973; Goldberg, 1973; Opresko, 1973; Jordan, 1979; 1989; Musik, 1982; Lasker y Coffroth, 1983; Padilla *et al*, 1993). Tradicionalmente, la altura de los gorgonáceos ha sido utilizada para determinar la estructura de tamaño-edad de las colonias (Grigg, 1975; 1977; Moreno *et al*, 1982; Farrant, 1987; Lasker, 1990; Gotelli, 1991; Yoshioka; 1994). Algunos autores han

considerado que el tamaño (longitud total de tejido) y la altura de la colonia están correlacionadas, y por lo tanto el incremento de ambas también. Esta relación es variable y la variabilidad aumenta con la altura (Lasker, 1990). Sin embargo, en muchos casos se ha utilizado a pesar del error incorporado al emplear la altura como estimador de la estructura de tamaños.

El gorgonáceo de la especie *Pseudopterogorgia americana* (Gmelin) se distingue porque sus colonias crecen en forma similar a una pluma, son altas y presentan una ramificación pinada y generalmente en un sólo plano. Las colonias más grandes están compuestas de numerosas ramas principales con pequeñas ramificaciones en un arreglo pinado (Cairns, 1977; Colin, 1988).

En este estudio se muestra que estimando la longitud total de tejido de cada colonia a través de características de las ramas, se puede determinar la estructura de tamaños de la población de una forma más adecuada. Para ello se realizó una comparación entre diferentes rasgos de las ramas y relaciones alométricas entre estos rasgos, con la intención de encontrar un estimador de la longitud total de tejido que permita determinar en forma más precisa el tamaño de las colonias de *P. americana*.

AREA DE ESTUDIO

El tipo de arrecife que se encuentra en la costa del estado de Quintana Roo (Caribe Mexicano), ha sido descrito por varios autores. Para los arrecifes de la parte norte destacan los trabajos de Jordán (1979 y 1981), Castañares y Soto (1982) y Gutiérrez *et al*. (1995). En el área central de la costa sobresalen la caracterización de Padilla *et al*. (1992) y Gutiérrez *et al*. (1993). En el presente estudio se utilizaron los criterios de clasificación de las estructuras arrecifales y el modelo de zonación arrecifal propuesto para el Caribe Mexicano por Padilla *et al*. (1992) y Gutiérrez *et al*. (1993; 1995), en donde se considera que estos arrecifes son bordeantes con tres variaciones: a) con un canal bien definido entre la costa y la cresta arrecifal, b) con un canal incipiente y c) sin canal.

En el norte de Quintana Roo, de punta Nizuc ($21^{\circ}02.5'N$) a punta Bete ($20^{\circ}40.25'N$), los arrecifes son de tipo bordeante con un canal bien definido. El arrecife de Puerto Morelos se localiza entre $20^{\circ}48'$ y $20^{\circ}52'$ de latitud N, y $86^{\circ}54'$ y $86^{\circ}55'$ de longitud W (Merino y Otero, 1991). En éste se distinguen dos zonas estructurales bien formadas y una incipiente. La primera es la laguna arrecifal que se forma sobre el canal; la segunda es la cresta arrecifal, que es la zona mejor desarrollada en cuanto a la diversidad y la cobertura de tejido de escleractinios, principales constructores del arrecife; la tercera zona es el arrecife frontal, que después del huracán Gilberto (septiembre de 1988) quedó cubierta de arena y pedacería calcárea, aunque actualmente se pueden observar algunos crecimientos en parche de gorgonáceos, y un incipiente sistema de macizos y canales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron prospecciones en las subzonas de la cresta arrecifal de Puerto Morelos, para localizar agregaciones de gorgonáceos (parches) y determinar la abundancia de *P. americana*. Se evaluó la densidad, patrón espacial e intervalos de tamaño de las colonias. Con esta información se estimaron los tamaños de muestra y se establecieron tres estaciones de muestreo. Una de ellas en el arrecife posterior, a una profundidad de 1 a 2 m (100 m^2); otra, en la transición a barlovento, a una profundidad de 6 y 10 m (15 m^2) y una más en la "Bocana", un canal de maréa que forma una interrupción en la rompiente arrecifal sobre el eje topográfico o longitudinal de la cresta arrecifal, a una profundidad de 5 a 6 m (45 m^2). Un muestreo similar se efectuó en la Reserva de Sian Ka'an, con la intención de comparar los resultados.

Se escogieron 26 colonias de *P. americana* entre las poblaciones de las diferentes subzonas y a cada una se le midió el tamaño de todas sus ramas. La selección se hizo con base en la altura de las colonias, tratando de tener una muestra representativa para cubrir un intervalo entre 10 y 100 cm. De esta manera se obtuvieron datos sobre la longitud total de tejido de cada colonia (suma de la longitud de todas las ramas), número total de ramas (puntas), número de bifurcaciones, número de ramificaciones primarias (ramas) y el promedio de la altura de las ramas primarias (altura). Por medio de modelos de regresión lineal, se correlacionaron los rasgos escogidos para caracterizar a las colonias, entre sí mismos y con la longitud total de tejido de cada una.

En Puerto Morelos se trabajó con 338 colonias, considerando las poblaciones de las 3 áreas muestreadas, y en la Reserva de Sian Ka'an, con 74. De estas colonias se

obtuvieron datos sobre su altura, número de puntas y ramas. En este caso sólo se analizaron las relaciones alométricas: altura contra número de puntas, altura contra número de ramas y número de puntas contra número de ramas.

Con base en la longitud de tejido se determinaron clases de tamaño, considerando el intervalo de longitud y el número de datos (Zar, 1984), y se elaboraron histogramas de frecuencia. Se hizo una comparación entre las frecuencias determinadas a partir de cada uno de los siguientes estimadores de longitud: altura (altura promedio de las ramas principales); puntas (número de ramas totales); logaritmo (log) de altura; log de puntas; log altura + log puntas (LAP); y log altura + log puntas + log ramas principales (LAPR).

Todas las colonias elegidas fueron identificadas por medio de la clave de Bayer (1961). Los datos utilizados para los diferentes análisis se sometieron a la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov. En caso de existir diferencias significativas con una distribución normal, se transformaron por medio de logaritmos o se aplicó una prueba no-paramétrica equivalente.

RESULTADOS

Ecomorfos

Al examinar las características de las ramas de *P. americana* se puede observar que los pólipos están dispuestos en forma lateral. El número de pólipos por milímetro de tejido vivo se estimó en 2.68 ± 0.535 . No existen diferencias significativas entre el número de pólipos por centímetro para distintas colonias ($H = 2.12$, 3 g.l., $p = 0.5476$), o para diferentes niveles de las ramas ($F = 0.601$, 2

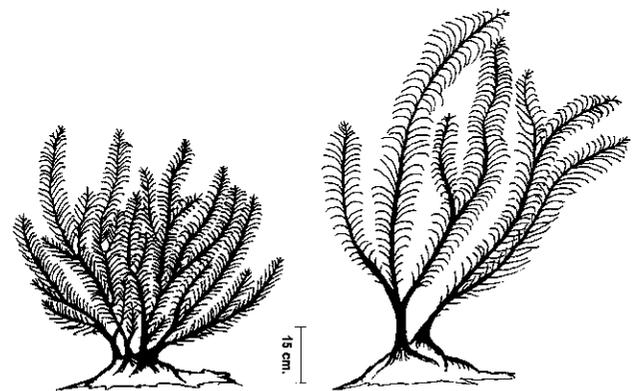


Figura 1. Esquema de los dos ecomorfos definidos para las poblaciones de *Pseudopterogorgia americana* en el Caribe Mexicano. Ecomorfo 1 a la izquierda; ecomorfo 2 a la derecha.

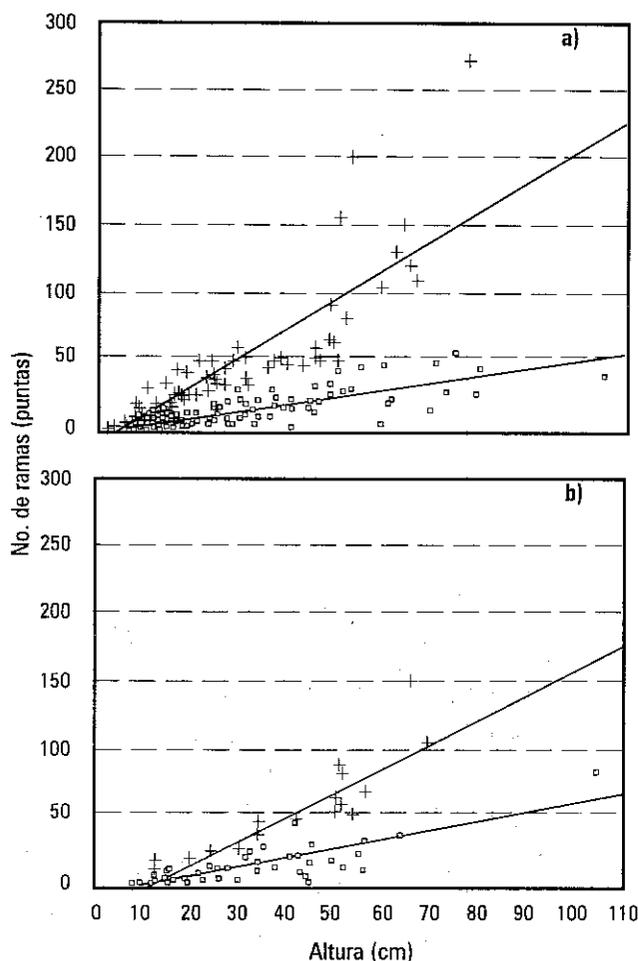


Figura 2. Relación entre el número de ramas y la altura de la colonia. a) Puerto Morelos, b) Sian Ka'an. Ecomorfo 1=cuadros; ecomorfo 2=cruces.

g.l., $p = 0.5533$). Por lo tanto, se consideró que la cantidad de tejido de una colonia puede ser evaluada midiendo la longitud de las ramas.

Sumando la longitud de todas las ramas de una colonia, se encontró que algunas tienen más de 20 m de tejido y una altura promedio entre 60 y 80 cm, en contraste con otras que miden más de 1 m de altura pero tienen una longitud total menor a los 15 m. Con base en esta comparación, se observó que las colonias de este gorgonáceo presentan dos patrones en sus formas de crecimiento. En el primero, las colonias tienden a formar una gran cantidad de ramas y una altura máxima entre 60 y 80 cm. En el segundo, presentan pocas ramas a pesar de que su altura máxima puede ser mayor a 1 m (Fig. 1).

Al relacionar el número de puntas con respecto a la altura (p/a), se obtiene una correlación de 0.65 ($p = 0.0003$). Tomando en cuenta esta relación, se separó a las colonias en dos grupos: las que tienen un mayor número de ramas en relación a su altura en centímetros, se consideraron ecomorfo 1 y el valor de p/a fue > 1 . Las colonias restantes se designaron como ecomorfo 2 y el valor de $p/a < 1$. De esta manera la correlación p/a se puede obtener para cada uno de los dos ecomorfos, mejorando el ajuste a un modelo lineal entre ambos rasgos (Fig. 2). Las pendientes de las regresiones generadas para ambos ecomorfos presentan diferencias significativas (Tabla 1).

En las poblaciones de la Reserva de Sian Ka'an, también se encontraron los mismos patrones. Estas colonias se encuentran en zonas arrecifales semejantes a las de Puerto Morelos y en otras a mayor profundidad, donde el arrecife

Tabla 1a. Regresión lineal ($y=mx+b$) y correlación entre el número de puntas y la altura de las colonias (p/a), en poblaciones de Puerto Morelos y Sian Ka'an. Valores de los coeficientes de Determinación (R^2) y Correlación (r), y estimaciones de los parámetros del modelo. m =pendiente, b =ordenada al origen, p =probabilidad de la correlación.

Tipo de colonia	(n)	R^2	r	m	b	p
Puerto Morelos						
Todas	(338)	46.03	0.678	1.105	- 4.75	$p < 0.0001$
Ecomorfo 1	(70)	73.99	0.860	2.188	- 11.37	$p < 0.0001$
Ecomorfo 2	(268)	73.20	0.855	0.525	- 0.51	$p < 0.0001$
Sian Ka'an						
Todas	(74)	56.95	0.754	1.15	- 10.22	$p < 0.0001$
Ecomorfo 1	(17)	79.63	0.892	1.883	- 16.76	$p < 0.0001$
Ecomorfo 2	(57)	75.56	0.869	0.696	- 4.16	$p < 0.0001$

Tabla 1b. Comparación entre las pendientes de las correlaciones entre el número de puntas y la altura (p/a) generadas por cada ecomorfo en el arrecife de Puerto Morelos y la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. m^1 =pendiente ecomorfo 1, m^2 =pendiente ecomorfo 2, t =estadístico de Student para valorar diferencias entre pendientes (Zar, 1984), g.l.=grados de libertad, y p =nivel de significancia.

Arrecife	m^1	m^2	t	g.l.	p
Puerto Morelos	2.188	0.525	42.99	334	$p < 0.0001$
Sian Ka'an	1.883	0.696	17.21	70	$p < 0.0001$

Tabla 2. Análisis de correlación de los caracteres alométricos. Las abreviaturas son iguales a las de la Tabla 1a.

VARIABLES	R^2	r	m	b	p
longitud vs altura	72.49	0.85	24.18	-202.33	< 0.0001
longitud vs puntas	82.55	0.90	20.33	-85.06	< 0.0001
longitud vs ramas	19.49	0.44	198.61	-74.92	0.0240
puntas vs altura	42.55	0.65	0.82	6.86	0.0003
ramas vs altura	16.46	0.40	0.02	2.71	0.0398
longitud vs log altura	66.8	0.82	1930.5	-2122.4	< 0.0001
log longitud vs log altura	80.19	0.89	1.54	0.28	< 0.0001
longitud vs log puntas	63.6	0.80	1412.8	-1294.2	< 0.0001
log longitud vs log puntas	82.83	0.91	1.17	0.88	< 0.0001
log puntas vs log altura	45.48	0.67	0.90	0.08	0.0002

Tabla 3. Análisis de correlación entre los índices alométricos propuestos y la longitud total. LAP=log altura + log puntas; LAPR = log altura + log puntas + log ramas.

VARIABLES	R^2	r	m	b	p
longitud vs LAP	78.1	0.88	970.6	-2078.4	< 0.0001
log longitud vs LAP	97.19	0.98	0.796	0.271	< 0.0001
longitud vs LAPR	76.7	0.87	809.3	-2032.9	< 0.0001
log longitud vs LAPR	97.13	0.98	0.62	0.50	< 0.0001

frontal está mejor desarrollado. Al parecer, las colonias altas y con pocas ramas (segundo patrón) son más abundantes en estas zonas. Estas observaciones sugieren que a mayor profundidad y menor energía del oleaje las colonias de *P. americana* tienden a desarrollarse altas pero con pocas ramas. Por otro lado, a menor profundidad y mayor energía de oleaje, las colonias presentan más ramas y una altura menor a los 70 cm.

Índice alométrico

Se encontró que la relación alométrica entre el número de puntas y la longitud total presenta una correlación mayor, que la altura y la longitud total de la colonia. Esta correlación es similar considerando el logaritmo de ambos rasgos (log altura y log puntas) (Tabla 2 y Fig. 3).

Sin embargo, la correlación aumenta al sumar ambos logaritmos (log altura + log puntas = LAP) y mejora al relacionarlos con respecto al logaritmo de la longitud. Este se considera un primer índice alométrico. La correlación también es alta sí, además, se suma el logaritmo del número de ramas principales (log ramas). Este segundo modelo de regresión lineal, también se definió como índice alométrico (log altura + log puntas + log ramas = LAPR). Estos índices determinan un valor que estima el tamaño de una colonia sin tener que medir todas sus ramas (Tabla 3 y Fig. 4).

Una comparación entre distintos rasgos de las ramas como estimadores de la longitud de tejido de cada colonia muestra que la estructura de tamaños que se obtiene a partir de la altura tiene diferencias significativas con respecto a

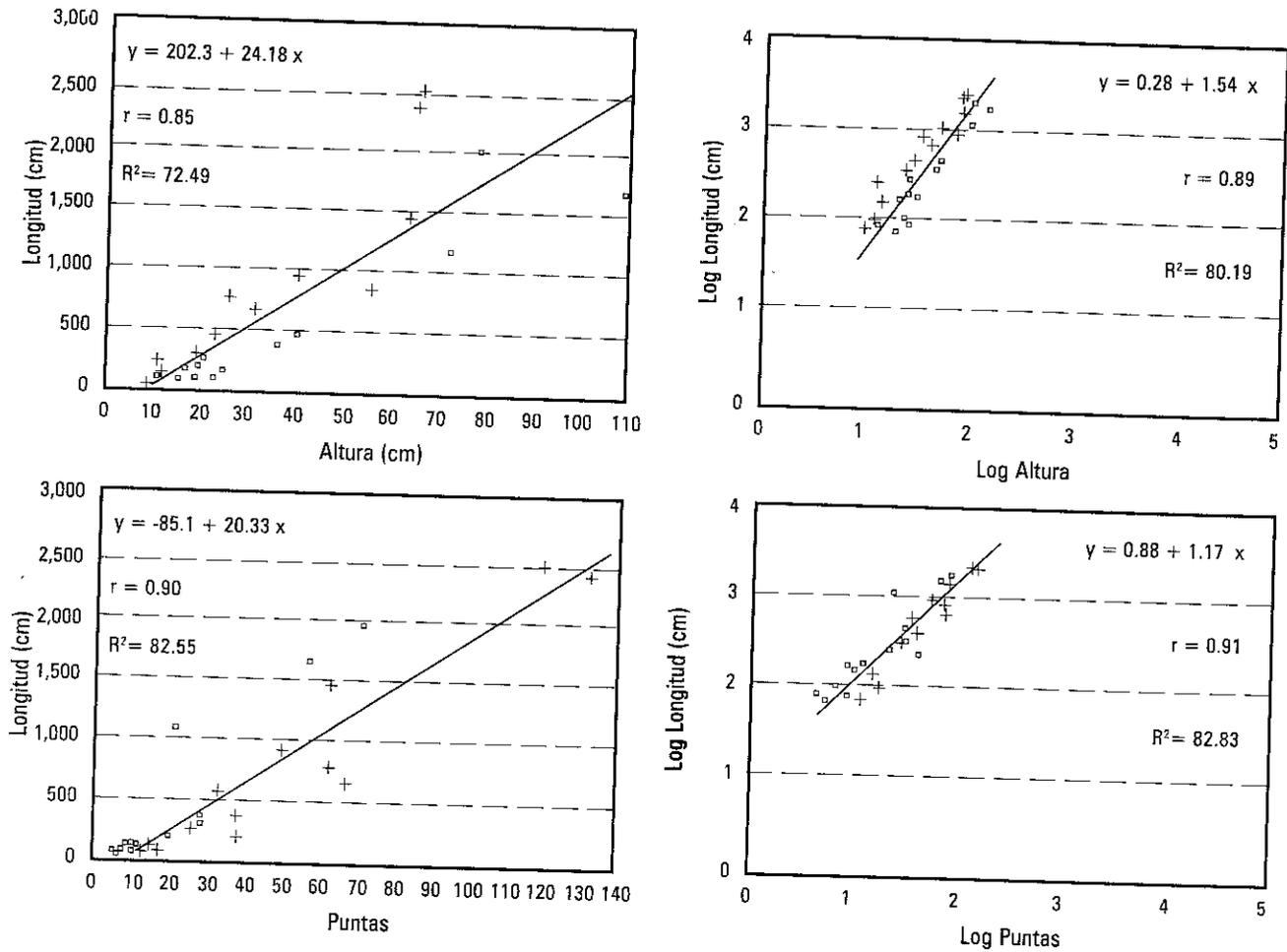


Figura 3.- Algunas relaciones alométricas de *P. americana*. Valores de los coeficientes de determinación (R^2) y correlación (r), ordenada al origen (b) y pendiente (m). Ecomorfo 1=puntos; ecomorfo 2=cruces.

Tabla 4a. Comparación múltiple (Método de Dunnett's) entre diferentes estimadores de la longitud total de tejido, tomando como control a la longitud real medida de cada colonia. Las diferencias entre los valores medios obtenidos a partir de los diferentes estimadores son significativas ($H = 21.1$, g.l. 6, $p = 0.0017$). q' =estadístico de la comparación múltiple, p =nivel de significancia.

Comparación	n	q'	p
altura vs longitud	26	3.2719	< 0.05
puntas vs longitud	26	2.1947	> 0.05
log altura vs longitud	26	0.3034	> 0.05
log puntas vs longitud	26	0.3733	> 0.05
LAP vs longitud	26	0.0275	> 0.05
LAPR vs longitud	26	0.5890	> 0.05

Tabla 4b.- Comparación múltiple (Método de Student-Newman-Keuls) entre diferentes estimadores de la longitud total de tejido. Las diferencias entre los valores medios obtenidos a partir de los diferentes estimadores son significativas ($H = 645.3$, g.l. 5, $p < 0.0001$). Estimadores = todos los estimadores. Abreviaturas como en tabla 4a.

Comparación	n	q'	p
altura vs estimadores	338	40.378	< 0.05
puntas vs estimadores	338	32.019	< 0.05
log altura vs estimadores	338	10.706	< 0.05
log puntas vs LAP	338	1.965	> 0.05
log puntas vs LAPR	338	0.115	> 0.05
LAP vs LAPR	338	1.387	> 0.05

Tabla 5. Comparación de la distribución de frecuencias por clase determinada a partir de la longitud real de las 26 colonias medidas. cl=no. de clase determinado por la longitud, ca=clase por altura, cp=clase por puntas, cla=clase por log altura, clp=clase por puntas, clap=clase por LAP, clapr=clase por LAPR.

Altura (cm)	Puntas	Longitud (cm)	cl	ca	cp	cla	clp	clap	clapr
15	5	0.53	1	4	1	1	1	1	1
8	11	0.57	1	3	2	1	1	1	1
10.3	8	0.63	1	3	2	1	1	1	1
22	4	0.64	1	5	1	2	1	1	1
10	16	0.76	1	3	3	1	1	1	1
18	6	0.77	1	4	1	1	1	1	1
11.7	14	1.16	1	3	3	1	1	1	1
16.2	9	1.27	1	4	2	1	1	1	1
24	8	1.4	1	5	2	2	1	1	2
19.7	11	1.48	1	5	2	1	1	1	1
10.4	38	2.12	2	3	6	1	4	2	3
20	19	2.32	2	5	3	1	2	2	2
19.5	25	2.71	2	5	4	1	2	2	3
36	27	3.05	2	7	4	3	3	3	2
23.3	37	3.75	3	5	6	2	4	3	3
40	27	3.96	3	8	4	4	3	3	3
31.5	32	5.84	4	7	5	3	3	3	5
25.8	66	6.89	5	6	10	2	7	5	6
55.5	62	8.04	5	10	9	6	6	8	5
40.5	49	9.32	6	8	7	4	5	5	6
72.3	20	11.16	8	13	3	9	2	4	6
63.3	64	14.42	10	12	9	8	7	9	9
109	58	16.54	11	17	8	17	6	13	14
77.6	69	19.72	13	14	10	10	7	12	15
64.2	131	23.48	16	12	17	8	15	17	17
65	115	24.69	16	12	16	8	13	15	11

Cambios Totales

Estimador	S.C.	D=1	D>1	A=1	A>1
altura	-	-	2	3	21
puntas	4	1	3	10	8
log altura	8	5	6	6	1
log puntas	13	3	5	3	2
LAP	16	5	1	2	2
LAPR	15	1	2	6	2

S.C.=Sin cambio; D= Descensos; A= Ascensos

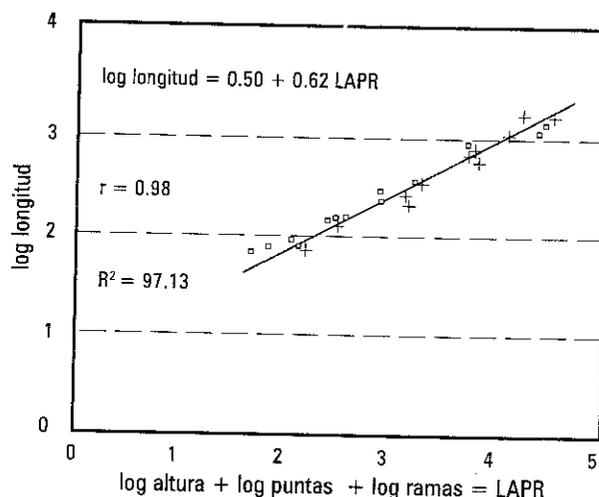
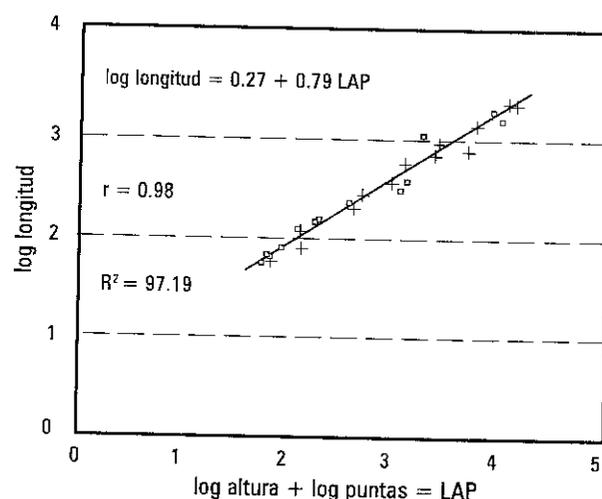


Figura 4. Relación entre la longitud total de la colonia con los índices LAP y LAPR. Ecomorfo 1=puntos; ecomorfo 2=cruces.

la longitud total conocida para las 26 colonias seleccionadas ($p < 0.05$) (Tabla 4a y Fig. 5). Al hacer una comparación múltiple entre los diferentes estimadores con una muestra mayor ($n = 338$) también se encontraron diferencias significativas entre las estimaciones hechas a partir de la altura, del número de puntas y el logaritmo de la altura, con respecto a las que se obtienen a partir del resto de los estimadores (Tabla 4b).

Además, se observó que los valores de longitud obtenidos a partir de los diferentes estimadores no sólo provocan cambios en las frecuencias, sino también en la ubicación de las colonias entre las distintas clases determinadas a partir de la longitud real de cada colonia (Tabla 5). En este sentido los mejores estimadores fueron LAP y LAPR.

Este análisis sugiere que considerando el número total de ramas (puntas), la altura promedio de las ramas

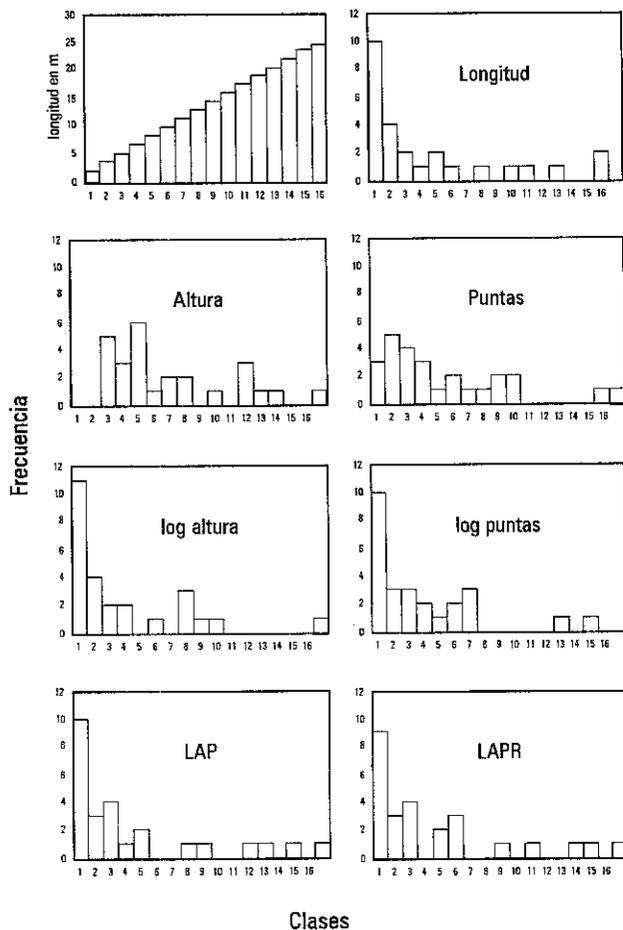


Figura 5. Variaciones en la distribución de frecuencias por clase, obtenidas a partir de la longitud real de cada colonia y por los diferentes estimadores utilizados. Se muestran los intervalos de talla determinados a partir de la longitud real de cada colonia.

principales (altura) y el número de ramas principales (ramas), se puede obtener una buena aproximación a la longitud total de tejido de cada colonia. Los valores que resultan del cálculo de LAP y LAPR permiten evaluar el tamaño de cada colonia, reduciendo la subestimación de aquellas que presentan un gran número de ramas y no son muy altas. También reducen la sobrestimación de las colonias altas y con pocas ramas. De esta manera es posible determinar una estructura de tamaños para las poblaciones de *P. americana*, considerando a los dos ecomorfos.

DISCUSIÓN

Cuando el crecimiento modular está relacionado con el desarrollo de una estructura ramificada, las colonias pueden ser construidas en una forma regular y exhibir un alto grado de organización, o pueden ser muy complejas y

poco predecibles (Bell, 1986). Estos patrones de crecimiento dependen de la adición progresiva de nuevas unidades de construcción (módulos) y, aunque el tamaño de los módulos está determinado genéticamente, el crecimiento de la colonia como un todo es potencialmente indeterminado (Jackson y Hughes, 1985). La repetición de un modelo arquitectónico lleva a la estructura colonial característica, y es frecuentemente una expresión de la respuesta oportunista de los organismos a variaciones en la disponibilidad de los recursos (Hallé, 1986).

P. americana es una de las especies de gorgonáceos más abundantes en los arrecifes del Caribe Mexicano (Jordan, 1979, 1989; Jordan *et al.*, 1981; Padilla *et al.*, 1993), debido entre otros factores a la plasticidad y la forma de crecimiento de sus ramas. Estas características morfológicas le permiten adaptarse rápidamente a diversas condiciones ambientales, motivo por el cual sus colonias pueden desarrollarse en distintos hábitats del arrecife, dando lugar a diferentes ecomorfos. Por esta razón, los métodos que se han empleado en otros gorgonáceos para determinar una estructura de edades (Grigg, 1977; Moreno *et al.*, 1982; Farrant, 1987) o de tamaños (Lasker, 1990; Gotelli, 1991) no son del todo precisos. El problema principal para utilizar cualquiera de ellos proviene de considerar solamente un carácter, como la altura de la colonia, como un criterio suficientemente robusto para estimar la longitud total de tejido de las colonias y con base en esta determinar la estructura de tamaños de la población.

Esto se debe a que utilizando únicamente la altura o el número de ramas como estimadores individuales de la longitud de las colonias, el error incorporado hace que se valore inadecuadamente el tamaño real de cada colonia. Sin embargo, al utilizar un conjunto de rasgos de las ramas se obtienen una estimación más real de la longitud total y mayor precisión en la determinación de la estructura de tamaños de la población.

Aún considerando que medir solamente un carácter, como la altura, en vez de medir todas las ramas de una colonia para conocer su longitud real, tiene la ventaja de facilitar el muestreo, tiene también la desventaja de producir errores de estimación en el tamaño de las colonias. Esto puede representar el inicio de una serie de valoraciones incorrectas de parámetros demográficos como tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad. Por esta razón, para gorgonáceos como *P. americana* es más útil determinar la estructura de tamaños de las poblaciones de con base en los rasgos morfométricos de sus ramas. En este caso particular, considerar el número de ramas principales no aumenta significativamente la eficiencia del índice alométrico LAPR con respecto a LAP. No obstante, para

otras especies de gorgonáceos puede ser relevante el considerar más información acerca de las ramas para la estimación de la longitud.

El utilizar características de las ramas para elaborar índices alométricos que se relacionen con la longitud total de tejido de cada colonia, permite reducir los errores de estimación que se generan al sólo considerar un carácter para determinar la talla de las colonias. Esto permite corregir la subestimación de colonias no muy altas pero con muchas ramas, que tienen una gran longitud de tejido, pero que de otra forma serían clasificadas en clases de menor talla. Por ejemplo, las colonias que se desarrollan en el arrecife posterior que, debido a la escasa profundidad, entre otros factores, no crecen muy altas. De esta manera es posible plantear una estructura de tamaños más real para la población, y con base en ella hacer su caracterización demográfica.

Como las condiciones ambientales que experimentan las colonias sésiles difieren en gran medida, la capacidad inherente de crecimiento de cada una puede ser reducida espacial y temporalmente por condiciones físicas locales (Pichon, 1981), o por la interacción con los vecinos (e.g. distancia) (Connell, 1973; Hughes, 1984; Franco, 1986). Por estas razones, en las diferentes zonas arrecifales la estructura de tallas está reflejando la respuesta de la población a las diferentes condiciones ambientales en las que se han desarrollado, por lo que una determinación imprecisa de la estructura de tamaños y de la distribución de frecuencias de tallas nos llevaría a una interpretación errónea de estos hechos. Por ejemplo, en las zonas protegidas del arrecife, la estructura de tallas refleja un mayor número de colonias de gran tamaño, lo que parece indicar un conjunto de condiciones que le ha permitido a estas poblaciones mantener esta estructura a pesar de perturbaciones como los huracanes Gilberto (1988) y Roxana (1995). En las zonas expuestas, estos mismos meteoros han provocado el desprendimiento de numerosas colonias o la laceración y pérdida de tejido de otras, lo que se refleja en un menor número de colonias grandes.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los participantes en la toma de datos, Carla Gutierrez, Rolando Urquiza, Tere Nava y María Gazú. Así mismo, a las personas que revisaron el manuscrito y aportaron valiosos comentarios, Rogelio Macías, Jaime González, Abel Senties y dos revisores anónimos. Por último, deseamos agradecer y reconocer el apoyo logístico que, a través de las instituciones donde laboran, de una u otra forma proporcionaron

para la ejecución de éste trabajo las siguientes personas: Felipe Flores, Arturo Toledano, Rafael Alvarez, Fransisco Escobar y Fernando Negrete (ICMyL, UNAM), el personal de los Amigos de Sian Ka'an y el programa P.A.D.E.P. de la UNAM.

LITERATURA CITADA

- BAYER, F. M., 1961. The shallow water octocorallia of the West Indian Region. *Stud. Fauna Curacao* 12:373 pp.
- BEGON, M., HARPER, J. y TOWNSEND, C. R. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. 2a. ed. Blackwell Scientific Publications. Boston.
- BELL, 1986. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences* **313**, 209-225.
- CAIRNS, S., 1977. Guide to the commoner shallow-water gorgonians of Florida, the Gulf of Mexico and the Caribbean region. *Sea Grant Field Guide Series*, Number 6, U. Miami. 74 pp.
- CASTAÑARES, L. y L. SOTO, 1992. Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la península de Yucatán, México. I. Sinopsis taxonómica de 38 especies. (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 9:295-344.
- COLIN, P. L., 1988. *Marine invertebrates and plants of the living reef*. T. F. H. Publications, Inc. Ltd. 512 pp.
- CONNELL, J. H., 1973. Population ecology of reef building corals. pp. 205-245. En: O. A. JONES and R. EDEAN (eds). *Biology and Geology of coral reefs*. Vol. 2 Academic Press, New York.
- FARRANT, P. A., 1987. Population dynamics of the temperate Australian soft coral *Capnella gaboensis*. *Marine Biology* 96:401-407.
- FRANCO, M., 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences* **313**, 209-225.
- GOLDBERG, W. M., 1973. The ecology of the coral-octocoral communities of the southeast Florida coast: Geomorphology, Species composition and Zonation. *Bulletin of Marine Science* 23:465-488.
- GOTELLI N. J., 1991. Demographic models for *Leptogorgia virgulata*, a shallow water gorgonian. *Ecology* 72: 457-467.
- GRIGG, R. W., 1975. Age structure of a longevous coral: A relative index of habitat suitability and stability. *The American Naturalist* 109(970):647-657.
- GRIGG, R. W., 1977. Population dynamics of two gorgonian corals. *Ecology* 58(2):278-290.
- GUTIÉRREZ, D., C. GARCÍA, M. LARA y C. PADILLA, 1993. Comparación de Arrecifes Coralinos: Veracruz y Quintana Roo. pp. 787-806

- En: S.I. SALAZAR-VALLEJO y N.E. GONZÁLEZ (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, 856 pp.
- GUTIÉRREZ, D., M. LARA, C. PADILLA, J. PIZAÑA, G. GARCÍA y R. M. LORETO, 1995. Los Arrecifes Coralinos del Corredor Turístico Cancún-Tulum. *Sian Ka'an Serie Documentos*. No. 4: 1-44.
- HALLÉ F., 1986. Modular growth in seed plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences* 313, 77-87.
- HARPER, J. L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HUGHES, R. N., 1989. *A functional biology of clonal animals*. Chapman and Hall, New York. 331 pp.
- HUGHES, T. P., 1984. Population dynamics bases on individual size rather than age: A general model with a reef coral example. *The American Naturalist* 123:728-795.
- HUGHES, T. P. y J. B. C. JACKSON, 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fussion. *Science* 209(8):713-715.
- HUGHES, T. P. y J. H. CONNELL, 1987. Population dynamics based on size or age? a reef-coral analysis. *The American Naturalist* 129:818-829.
- JACKSON, J. B. C., 1977. Competition on hard substrata: The adaptative significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist* 111:586-589.
- JACKSON, J. B. C. y T. P. HUGHES, 1985. Adaptative Strategies of Coral-Reef Invertebrates. *American Science* 73:265-274.
- JACKSON, B. C. J., BUSS L. W. y COOK R. E. (eds), 1985. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. New Haven and London. 530 pp.
- JORDÁN, E., 1979. An analysis of a gorgonian community in a reef calcareous platform on the Caribbean coast of México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 6(1): 87-96.
- JORDÁN, E., 1989. Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatán coral reefs. *Bulletin of Marine Science* 45(3): 678-696.
- JORDÁN, E., M. MERINO, O. MORENO y E. MARTIN, 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. En: E. GÓMEZ (Ed.) *Proceeding of the fourth International Coral Reef Symposium, Manila*. 2:303-308.
- KINZIE, R., 1973. The zonation of West Indian gorgonians. *Bulletin of Marine Science* 23:93-115.
- LASKER, H. R., 1983. Vegetative reproduction in the octocoral *Briareum asbestinum* (Pallas). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 72:157-169.
- LASKER, H. R., 1990. Clonal propagation and population dynamics of a gorgonian coral. *Ecology* 71(4):1578-1589.
- LASKER, H. R. y M. A. COFFROTH, 1983. Octocoral distributions at Carrie Bow Cay, Belize. *Marine Ecology Progress Series* 13:21-28.
- LEFKOVITCH, L. P., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.
- MERINO, M., 1992. Afloramiento de la Plataforma de Yucatán: Estructura y Fertilización. Tesis de Doctorado. C.C.H. U.A.C.E.P. y P., *Proyecto académico de especialización, maestría y doctorado en ciencias del mar, I.C.M.y L., UNAM*.
- MORENO, O., M. MERINO y E. JORDÁN, 1982. Estimación de la edad de un organismo colonial: *Plexaura homomalla* (Esper). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 9(1): 345-358.
- MUSIK, K., 1982. Octocorallia (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. pp. 309-316 En: K. RÜTZLER AND I. G. MACINTYRE (eds). *The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I. Structure and Communities*, K. RÜTZLER y I. G. MACINTYRE (eds.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- OPRESKO, D. M., 1973. Abundance and distribution of shallow-water gorgonians in the area in Miami, Florida. *Bulletin of Marine Science* 23(3):535-558.
- PADILLA, C., D. GUTIÉRREZ, M. LARA y C. GARCÍA, 1993. Coral Reefs of the Biosphere Reserve of Sian-Ka'an, Quintana Roo, Mexico. *7th International Coral Reef Symposium. Guam, USA, 1992* 2:986-992.
- PICHON, M., 1981. Dynamic aspects of coral reefs benthic structures and zonation. *4th International Reef Symposium, Manila, Filipinas*. 1:581-594.
- YOSHIOKA, P. M., 1994. Size-specific life history pattern of a shallow-water gorgonian. *Journal of Experiment Marine Biology and Ecology* 184, 111-122.
- ZAR, J. H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. 718 pp.

Recibido: 10 de abril de 1996.

Aceptado: 17 de diciembre de 1996.