

RED DE CANALES INTERNOS EN EL OCTOCORAL *Muricea muricata*:
CORRELACION CON SUS PATRONES DE CRECIMIENTO Y RAMIFICACIÓN

STANISLAS TEILLAUD

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERIA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
CIUDAD DE BOGOTA

2011

RED DE CANALES INTERNOS EN EL OCTOCORAL *Muricea muricata*:
CORRELACION CON SUS PATRONES DE CRECIMIENTO Y RAMIFICACIÓN

STANISLAS TEILLAUD

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo Marino

Director

JUAN ARMANDO SÁNCHEZ, Ph.D.,
Profesor Asociado, Universidad de los Andes

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERIA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
CIUDAD DE BOGOTA
AÑO 2011

Nota de aceptación

Firma del Director

Firma del presidente del Acta de Sustentación

Firma del Jurado

Firma del Jurado

Ciudad de Bogotá, Día: _____ Mes: _____ Año: _____

DEDICATORIA

A Marcela, desde el inicio
A Valentin, durante
A Zach, finalizando...

AGRADECIMIENTOS

Especialmente a:

Juan Armando Sánchez por sus valiosas orientaciones y su apoyo a lo largo de este trabajo.

Maciek Orckij por haber logrado el uso del tomógrafo rotacional.

Jérôme por su apoyo en la adquisición de las imágenes 3D de los octocorales.

Camilo Rey por la elaboración de un software que permitió el conteo de las longitudes de las ramas.

Fernando Martínez por la reconstrucción tridimensional de los segmentos de *M. muricata*.

Cesar Ruiz, Jean Pierre Noel, Edwin Gómez y Santiago por sus colaboraciones en campo.

La Universidad Jorge Tadeo Lozano que me permitió realizar un sueño de niño que no se había podido lograr hasta ahora: ser biólogo marino.

Los profesores y personas administrativas de la Facultad de Biología Marina, gracias por la dedicación, tiempo y colaboración prestada.

CONTENIDO

INTRODUCCION Y JUSTIFICACION	9
1. MARCO TEORICO Y ESTADO DEL ARTE	11
2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	16
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
2.2. HIPOTESIS.....	16
3. METODOLOGÍA	18
3.1. FASE DE CAMPO	18
3.1.1. <i>Registro de la colonias para estudiar los patrones de crecimiento y de ramificación.....</i>	<i>18</i>
3.1.2. <i>Recolección de muestras para la adquisición de imágenes microTAC</i>	<i>19</i>
3.1.3. <i>Recolección de ramas para el conteo de los canales.....</i>	<i>19</i>
3.2. FASE DE LABORATORIO.....	20
3.2.1. <i>Determinación de los patrones de crecimiento y de ramificación.....</i>	<i>20</i>
3.2.2. <i>Conteo de los canales</i>	<i>20</i>
3.2.3. <i>Adquisición de las imágenes microTAC y reconstrucción de segmentos de la red de canales.....</i>	<i>21</i>
3.3. FASE DE GABINETE	23
4. RESULTADOS	25
5. DISCUSION	37
6. CONCLUSIONES	43
ANEXOS	44
BIBLIOGRAFIA	48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Tasas de crecimiento (cm/año) de varias especies de gorgónidos en Puerto Rico. Tomado de Yoshioka *et al.*, 1991.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Corte longitudinal de un gorgonáceo (tomado de Bayer, 1973). Se observan los canales que se organizan alrededor del eje central y la red de solenias en el la capa coenquimal.

Figura 2. Fotografías digitales con red de referencia de *M. muricata*, tomada en el Torín en t_0 , mayo del 2008, cuadrados de referencia de 10 cm (a) y t_7 , diciembre del 2008, cuadrados de referencia de 2 cm, (b).

Figura 3. Fotografía de una colonia de *Muricea muricata* analizada por medio de una aplicación de procesamiento de imágenes. (a). Trazado manual de ramas sobre la colonia. (b). Esqueleto de la misma colonia procesada por el software. (c). Medidas de los diferentes segmentos (cm) obtenidas por el programa con una precisión de un píxel.

Figura 4. Fotografías digitales desde un estereoscopio donde se puede contar el número n de canales internos (flechas) alrededor del eje de gorgonina. (a). Corte transversal de la parte terminal de una rama ($n = 11$). (b). Corte transversal de la parte basal de una rama ($n = 26$).

Figura 5. Tomógrafo rotacional del laboratorio Matteis, Insa-Lyon.

Figura 6. Imágenes microTAC de una parte terminal de una rama de *Muricea muricata*. Se observan los canales alrededor del eje gorgónico. Imágenes adquiridas en el laboratorio Matteis, Insa-Lyon.

Figura 7. Organización de las ramas de la colonia por orden jerárquico. En las observaciones de campo, se pudieron identificar algunas colonias con hasta 6 niveles.

Figura 8. Box plots (mediana y cuarteles) de los porcentajes de ramificaciones por colonia (a) y de crecimiento relativo en cm (b) de las colonias estudiadas de *M. muricata* durante un periodo de 7 meses.

Figura 9. Crecimiento de las ramas según sus niveles jerárquicos. Los puntos de colores representan las colonias ($n=10$).

Figura 10. Individual-Based Model (IBM) del crecimiento del octocoral *M. muricata*. Se ilustra el crecimiento (probabilidad promedio p de pasar a un rango de longitud superior y mantenerse en este) y el número de ramificaciones r durante el periodo mayo/08-noviembre/08. El número n , ubicado encima de cada columna representa el número promedio de ramas por colonia, sobre el cual se realizó el modelo.

Figura 11. Representación gráfica de la regresión lineal entre la longitud total de una colonia ($L_{colonia}$) y su número total de ramas (N). El modelo se ajusta a la ecuación: $N = 1 + 0,2275 \cdot L_{colonia}$ ($r=0,90$, $R^2=0,81$, $p<0,01$). El intercepto 1 corresponde a la rama primordial.

Figura 12. Representación gráfica de los (a) %*crecimiento* y (b) %*ramificación* versus *L*_{colonia}. Se observa una fuerte similitud entre las dos distribuciones.

Figura 13. Fotografías digitales de dos segmentos donde se observan los canales internos alrededor del eje gorgónico. Las fotografías fueron adquiridas desde un estereoscopio óptico. (a). Corte transversal en donde se puede apreciar la estructura interna de una rama. (b). Tramo de rama con ramificación en el cual se quitó la parte externa del esqueleto calcáreo. **c:** canal, **p:** pólipo, **e:** esclerito, **ej:** eje de gorgonina.

Figura 14. Imágenes de las superficies de los canales, generadas por computador, las cuales muestran la organización de los canales en *M. muricata* en un segmento de 3,5 cm (a), en unas ramificaciones (b y c) y en una parte terminal (b y d).

Figura 15. Secuencia de planes axiales de una imagen de microTAC en una zona de ramificación. Se observa cómo los canales internos aumentan su diámetro antes de separarse.

Figura 16. Secuencia de planes axiales de una imagen de microTAC en una zona apical. Se observa cómo los canales internos pasan de ser separados entre sí (a y b) a una masa volumétrica en la parte distal de la rama (c). Se aprecia de la misma manera, la desaparición del eje central gorgónico. **C:** canal, **CG:** cavidad gastrodermica, **E:** esclerito, **G:** eje gorgónico, **m:** mesenterio, **P:** pólipo, **M:** Masa volumétrica. Se observa cómo los canales internos pasan de ser separados entre sí (a y b) a una masa volumétrica (M) en la parte distal de la rama (c). Se aprecia de la misma manera, la desaparición del eje central gorgónico.

Figura 17: Corte axial que muestra la conexión (flecha) entre un canal longitudinal y la cavidad gastrovascular de un pólipo. **P:** pólipo; **C:** canal longitudinal.

Figura 18. Reconstrucción de superficie de la parte apical de una rama donde sólo se extrajeron los canales longitudinales circundantes al eje central. Se puede observar cómo los canales parecen unirse en la extremidad de la rama. **C:** canal; **E:** esqueleto de la colonia; **G:** Eje gorgónico; **P:** pólipo; **U:** unión entre dos canales adyacentes.

Figura 19. Modelos de la organización de los canales longitudinales, observadas en zona de ramificación. (a). Simple. (b). Doble. (c). Sin ramificación.

Figura 20. Representación gráfica de la relación lineal entre el número de canales internos y la longitud *D* (cm) que separa el corte de la extremidad de la rama. La relación se ajusta a la ecuación: $N_{\text{canales}} = 8,97388 + 1,34786 \cdot D$ ($r=0,97$, $R^2=0,93$, $p<0,01$)

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Parámetros de las regresiones lineales del crecimiento de las ramas en función de sus niveles jerárquicos. Solamente las colonias 3 y 5 parecen no seguir un modelo lineal confiable.

Anexo B. Número promedio de ramificaciones de las ramas pertenecientes a los 4 niveles jerárquicos y probabilidad (p) para crecer a un rango superior. Los números entre paréntesis indican los rangos de longitudes, en los cuales, se observó un mayor crecimiento.

Anexo C. Parámetros que muestran una cierta organización en la arquitectura de la colonia. L_I , L_{II} , L_{III} y L_{IV} representan las longitudes promedio de las ramas de cada nivel jerárquico. En las pruebas estadísticas, con un nivel de confianza del 95 %, no se rechazaron ninguna hipótesis.

Anexo D. Representación grafica de la relación lineal entre el numero de canales internos y las longitudes **Dazar** (cm) y **Dmax** (cm). Las ecuaciones correspondientes son $y = 1,37x + 8,58$ y, $y = 1,19x + 8,86$ respectivamente.

RESUMEN

La estrategia de crecimiento del octocoral *Muricea muricata* (Plexauridae) y la caracterización de su red de canales intra-coenquimal fueron determinados. Las colonias de *M. muricata* exhibieron un crecimiento promedio por rama de $0,12 \pm 0,07$ cm.mes⁻¹ y generaron un promedio mensual de $1,46 \pm 1,05$ ramas nuevas. Las ramas que presentaron un mayor crecimiento fueron, en la jerarquía definida, las ramas más antiguas con un promedio de $0,39 \pm 0,27$ cm.mes⁻¹. Las ramas terminales o de última generación fueron las que menos crecieron, con un promedio de $0,09 \pm 0,05$ cm.mes⁻¹. La representación gráfica del Individual Based-Model (IBM) muestra como las ramas primordiales crecen y ganan altura en la columna de agua, mientras que las de generaciones más recientes rellenan el espacio por medio de una mayor ramificación. Esta organización permite a la especie tener su forma de abanico y crecer en un solo plano perpendicular a la corriente. El estudio de los canales internos mostró que estos se encuentran a lo largo de toda la colonia y se organizan paralelamente entre sí siguiendo longitudinalmente la dirección de las diferentes ramas de la colonia. El diámetro de los canales en *M. muricata* mide entre 0,053 y 0,238 mm. Las imágenes de tomografía axial computarizada de alta resolución (microTac) y la reconstrucción 3D de varios tramos de la colonia permitieron la visualización de la organización interna de la colonia y específicamente evidenciar como se realiza el proceso de ramificación. Este se produce por medio de la generación de un nuevo brote que hace recordar la formación de las yemas en los hidróides. Además, la reconstrucción de las imágenes 3D sugiere la existencia de diminutas conexiones presentes entre canales yuxtapuestos y conexiones entre algunos canales longitudinales y pólipos; así como la presencia, en donde terminan los canales en las zonas apicales de las ramas, de una masa volumétrica que los une a todos. Por otro lado, se evidenció una relación lineal entre el número de canales alrededor del eje central y la longitud de las ramas. La base de la colonia es el sitio donde se encuentra el mayor número de canales y la extremidad de las ramas, el lugar donde existe un menor número de canales. Estas diferentes observaciones sugieren que este conjunto de canales y conexiones conforman una red tridimensional que une internamente toda la colonia. Por otra parte, el número de canales encontrados en la extremidad de las ramas, se aproxima curiosamente a un valor de 8. Este número podría representar un carácter ancestral dentro del grupo de los octocorales.

Palabras claves: *Muricea muricata*, octocoral, crecimiento, canales internos, MicroTAC.

Abstract. - Internal canals network in the octocoral *Muricea muricata*: correlation with patterns of growth and branching. The growth strategy of the octocoral *Muricea muricata* (Plexauridae) and the characterization of intra-coenquimal canal network were determined. The colonies of *M. muricata* showed an average growth per branch of 0.12 ± 0.07 cm month⁻¹ and generated a monthly average of 1.46 ± 1.05 new branches. The branches that showed a higher growth were older branches with an average of 0.39 ± 0.27 cm month⁻¹. The terminal branches or last generation branches registered the lowest growth, with an average of 0.09 ± 0.05 cm month⁻¹. Graphical representation of the Individual Based Model (IBM) showed how the primary branches are increasing height in the water column, while for those of more recent generations how they fill the space through increased branching. An organization that permits its fan-shaped form and its single plane growth, perpendicular to the current. The study of internal canals showed that these are found throughout the colony and are arranged, parallel to each other, longitudinally along the direction of the various branches of the colony. The diameter of the canals in *M. muricata* was between 0.053 and 0.238 mm. The computed tomography images of high resolution (MicroTAC) and 3D reconstruction of several sections of the colony allowed the visualization of the internal organization of the colony and specifically its branching process. This one occurs through the generation of a new bud that remembers clone formation process in hydroids. In addition, 3D image reconstruction suggests: the existence of tiny connections between juxtaposed canals and others between canals and polyps; as well as the presence, where the canals end in apical areas of the branches, of a volumetric mass that unites all of them. On the other hand, study showed a linear relationship between the number of canals around the central axis and the branch length. The basis of the colony being the site where the largest number of canals were found and the tip of the branches where less number of canals appeared. These different observations suggest that canals and connections are forming a three-dimensional network that connects internally the entire colony. Moreover, the number of canals found at branch tips, was curiously approaching a value of 8. This number may represent an ancestral character within the group of octocorals.

Keywords: *Muricea muricata*, octocoral, growing patterns, internal canals, MicroTAC.

INTRODUCCION Y JUSTIFICACION

El aumento de temperaturas de las aguas costeras por periodos prolongados, la acidificación del océano y el vertimiento continental de desechos orgánicos o químicos, han sido identificados como los factores que inciden en la degradación de los arrecifes coralinos en las ultimas décadas (Riesebell *et al.*, 2000; Drohan *et al.*, 2005; Orr *et al.*, 2005; Kleypass *et al.*, 2006). Numerosas enfermedades microbianas como la plaga blanca, la banda negra y la aspergillosis, entre otras, son ejemplos de afecciones directas traídas probablemente por contaminantes provenientes de las actividades antropogénicas o como consecuencia de perturbaciones generadas por éstas (Goneaga, 1990; Woodley, 1995; Jameson *et al.*, 1995; Lang *et al.*, 1998; Petes *et al.*, 2003). Por otra parte, las emisiones aceleradas de dióxido de carbono a la atmósfera, generadas por el desarrollo humano desde la segunda revolución industrial, comienzan a tener repercusiones directas en el océano. Debido al aumento, en las aguas superficiales, de las concentraciones de CO₂, se observa en distintos sitios del planeta una disminución del pH del agua (las aguas superficiales han descendido ya 0,1 unidad de pH desde la época preindustrial) y un descenso en la concentración de carbonato de calcio. En un medio más ácido, los esqueletos calcáreos de los organismos calcificadores se vuelven más vulnerables a una disolución natural de sus estructuras de carbonato de calcio. Estos acontecimientos dificultan la calcificación por parte de numerosos organismos marinos incluyendo los corales (Caldeira y Wickett, 2005; Pelejero *et al.*, 2005; Anderson *et al.*, 2006; MacNeil y Matear, 2006). El crecimiento de las colonias, función de diversos factores biológicos, físicos y químicos, depende directamente de la disponibilidad de nutrientes y partículas de carbonato de calcio extraídas del agua marina e integradas a las estructuras que las componen (pólipos, ramas, eje gorgónico). Desde esta perspectiva, el aporte de nuevos registros sobre parámetros de crecimiento constituye una contribución importante para comprender la reacción de algunos organismos claves en los ecosistemas marinos frente a estas amenazas futuras. La especie en estudio, *Muricea muricata* (Gorgonidae: Octocorallia: Anthozoa: Cnidaria), figura dentro de las pocas representantes de su género que viven en el mar Caribe (la mayoría de las especies son del Pacífico). Al igual que los otros gorgónidos no reticulados, exhibe una organización arborescente conformada por

ramas principales que crecen, integrando nuevas estructuras modulares, en un sistema de ramificación subapical (Sánchez, 2004). Los patrones de ramificaciones en los organismos modulares, desde las formas terrestres más conocidas como los vegetales hasta integrantes marinos como las esponjas, los hidróides, o los corales, han sido descritos por numerosos autores y durante varios siglos. Desde las notas de Leonardo da Vinci recopiladas por Richter (1939) hasta escritos contemporáneos publicados por Brazeau (1992), West *et al.*, (1999) o Sánchez (2002), la arquitectura tridimensional de varios organismos ha sido ampliamente documentada. Por el contrario, poco se sabe sobre la geometría interna de los octocorales y particularmente sobre su pseudo-vasculatura. Muchos de los octocorales presentan internamente una serie de canales que se organizan alrededor del eje gorgónico y recorren la totalidad de la colonia (Bayer, 1973).

Este trabajo pretende contribuir a una mejor comprensión del desarrollo arborescente y de la organización interna del plexaurido *Muricea muricata*. Dentro de este, se hace énfasis en los siguientes tópicos de estudio: la estrategia de crecimiento y de ramificación que exhibe la especie, la caracterización de la red de canales intra-coenquimales que presenta y las correlaciones que existen entre su pseudo-vasculatura y su organización tridimensional. Además se propone adquirir y analizar imágenes de tomografía axial computarizada de alta resolución que permiten visualizar las estructuras internas del octocoral y la reconstrucción volumétrica de diferentes secciones de esa red de canales. Vale la pena resaltar que, en nuestro conocimiento, este tipo de imágenes no ha sido adquirido en el pasado por ningún grupo de investigación y constituye por lo tanto un aporte original, complementario e innovador para la comprensión de la organización estructural interna de los octocorales.

1. MARCO TEORICO Y ESTADO DEL ARTE

Los gorgonáceos, uno de los grupos de octocorales más abundantes en los arrecifes coralinos, son conocidos por presentar un crecimiento en forma arborescente. Poseen importantes variaciones morfológicas inter-específicas, muestran una gran plasticidad fenotípica y exhiben una amplia distribución ecológica (Lasker y Coffroth, 1983; Sánchez *et al.*, 2007). La especie *Muricea muricata* (Pallas, 1976) pertenece a la familia Plexauridae y crece generalmente en aguas someras hasta los 25 metros de profundidad. Su hábitat comprende la pendiente arrecifal y las planicies con sustratos rocosos o coralinos, aunque tolera sustratos arenosos o fangosos donde la dinámica del agua es moderada (Philippot, 1987). Presenta una altura que no sobrepasa los 150 cm y ostenta un alto nivel de ramificación (Lasker y Coffroth, 1983) (Fig.1). A lo largo de su crecimiento y desde los estados siguientes al establecimiento de la plánula sobre el sustrato, los octocorales extienden su arborescencia verticalmente en la columna de agua. Varias observaciones de campo indican que los gorgónidos en forma de abanico tienden a crecer en planos perpendiculares a la dirección de la corriente (Hickson, 1940, Carlisle *et al.*, 1964, Riedl, 1966, Grigg, 1970). Algunos autores sugieren que esta orientación de crecimiento representa una adaptación que maximiza el contacto entre las superficies alimentadoras y el zooplancton en suspensión, llevado a los pólipos por las fuerzas hidrodinámicas (Laborel, 1960; Theodor y Denisot, 1965; Barham y Davies, 1968). La especie *Muricea muricata* sigue estos patrones de crecimiento tridimensional con un desarrollo que se genera sobre un solo plano y en este caso, perpendicular a la corriente. El desarrollo y crecimiento en los animales coloniales es conocido como astogenia, que a diferencia de la ontogenia, puede ser caracterizada como la replicación de módulos, siendo éstos, pólipos o ramas emergentes en el caso de los octocorales. Algunos aspectos de la forma de los corales gorgónidos han sido estudiados para describir el sistema de ramificación que exhiben. Brazeau y Lasker (1988) y Mitchell *et al.*, (1993) utilizaron el modelo de Horton-Strahler, el cual intenta definir el sistema de organización propio a los octocorales, definido genéticamente y dependiendo de algunos factores medioambientales. Turcotte *et al.*, (1998), retomando el modelo anterior, se concentraron en el trabajo de establecer un sistema de ordenación para el patrón de ramificación,

numerando con dobles índices las ramas de la colonia según su nivel jerárquico y el origen de sus ramificaciones. Por ejemplo, siendo N el número de ramas por nivel jerárquico, N_{ij} representa el número de ramas j que nacen de las ramas de orden i . Estos dos modelos permiten examinar las diferencias inter e intraespecíficas de distintas variables (longitudes, diámetros y número de ramas) que ayudan a definir los patrones de ramificación durante el crecimiento de las colonias.

En otro estudio, Sánchez (2004) precisa que la ramificación en los octocorales gorgónidos es un proceso sub-apical, dentro del cual todas las ramas ostentan una estructura similar y algunas ramas, denominadas ramas madres, producen nuevas ramas (ramas hijas) cada cierta distancia relativamente constante. La ramificación de las ramas no sigue un proceso de bifurcación, sino una producción dinámica de ramas hijas de determinadas ramas madres. La relación entre ramas madres y ramas hijas se ajusta a una ley exponencial (power-law) donde el sistema jerárquico de ramificación depende de tres factores diferentes. Una constante c especie-específica que define la relación entre el número de ramas totales y el número de ramas madres; una tasa intrínseca de ramificación por ramas madres r y una capacidad de carga k por ramas. La ramificación empieza con una tasa constante r en la rama principal y la relación entre el número de ramas madres y ramas hijas se mantiene con el tiempo a medida que crece la colonia y que aparecen nuevas ramas. Este enfoque del proceso de ramificación explica cómo organismos coloniales modulares preservan su forma durante su desarrollo, independientemente de sus tamaños (los cuales son sujetos a las variaciones de los factores ecológicos o fisiológicos que encuentren a lo largo de su crecimiento).

En otro trabajo sobre el estudio del proceso de ramificación de los octocorales, Cadena *et al.*, (2010) proponen un modelo que va más allá del principio de ramas madres e hijas. En su trabajo con *Eunicea mammosa*, introducen el concepto de rama primordial, ramas sucesoras, ramas predecesoras y ramas terminales, lo cual permite determinar diferentes relaciones entre los niveles jerárquicos de las colonias. Varios parámetros de medición fueron introducidos (longitud total de la colonia, longitud de ramas por nivel jerárquico, número de ramas totales, número de ramas por niveles jerárquicos etc.). Se encontró una relación lineal entre el número de ramas totales y el número de ramas madres (no terminales), una relación lineal entre la longitud total de la colonia y el número de ramas totales y una relación lineal entre el número de canales en la base y el número de ramas totales de la colonia. Además, se mostró cómo el número de canales alrededor del eje

gorgónico disminuye hacia la extremidad de las ramas. Por otra parte, Sánchez y Lasker (2003), en un experimento con *Pseudopterogorgia bipinnata*, demostraron que, posteriormente a un corte apical provocado, la especie se regeneraba de tal forma que su tasa de ramificación aumentaba significativamente. Con base en este resultado, hicieron una analogía con varias especies vegetales en las cuales este fenómeno es observado. Presentaron entonces una posible explicación a este acontecimiento, haciendo énfasis en la red pseudo-vascular representada por los canales internos del coral. Esta permitiría el suministro de los recursos necesarios a la regeneración y participaría en la interconexión de los diferentes módulos de las colonias.

Los canales internos conjuntamente con la red de solenias hacen parte del sistema gastrovascular de la colonia, el cual fue descrito para diferentes grupos de cnidarios incluyendo, las hidromedusas (Roosen-Runge, 1967), los hidróides (Rees *et al.*, 1970), los pennatulidos (Brafield, 1967), los hexacorales (Gladfelter, 1983; Schlichter, 1991), y los alcionarios (Pratt, 1905). Para los octocorales, Bayer (1973) describe a los canales como compuestos de tejido coenquimal y diminutos escleritos calcáreos, presentes en toda la colonia y organizados paralelamente al eje gorgónico de cada rama de la colonia. Están conectados con el sistema solenial y sus principales funciones son asociadas al intercambio de agua y de nutrientes entre los pólipos y el resto de la colonia. Sin embargo, la naturaleza y la función de estos canales no son aún bien conocidas y no existe ninguna información sobre la organización tridimensional y numérica de estos en las colonias de gorgonáceos (Fig. 1).

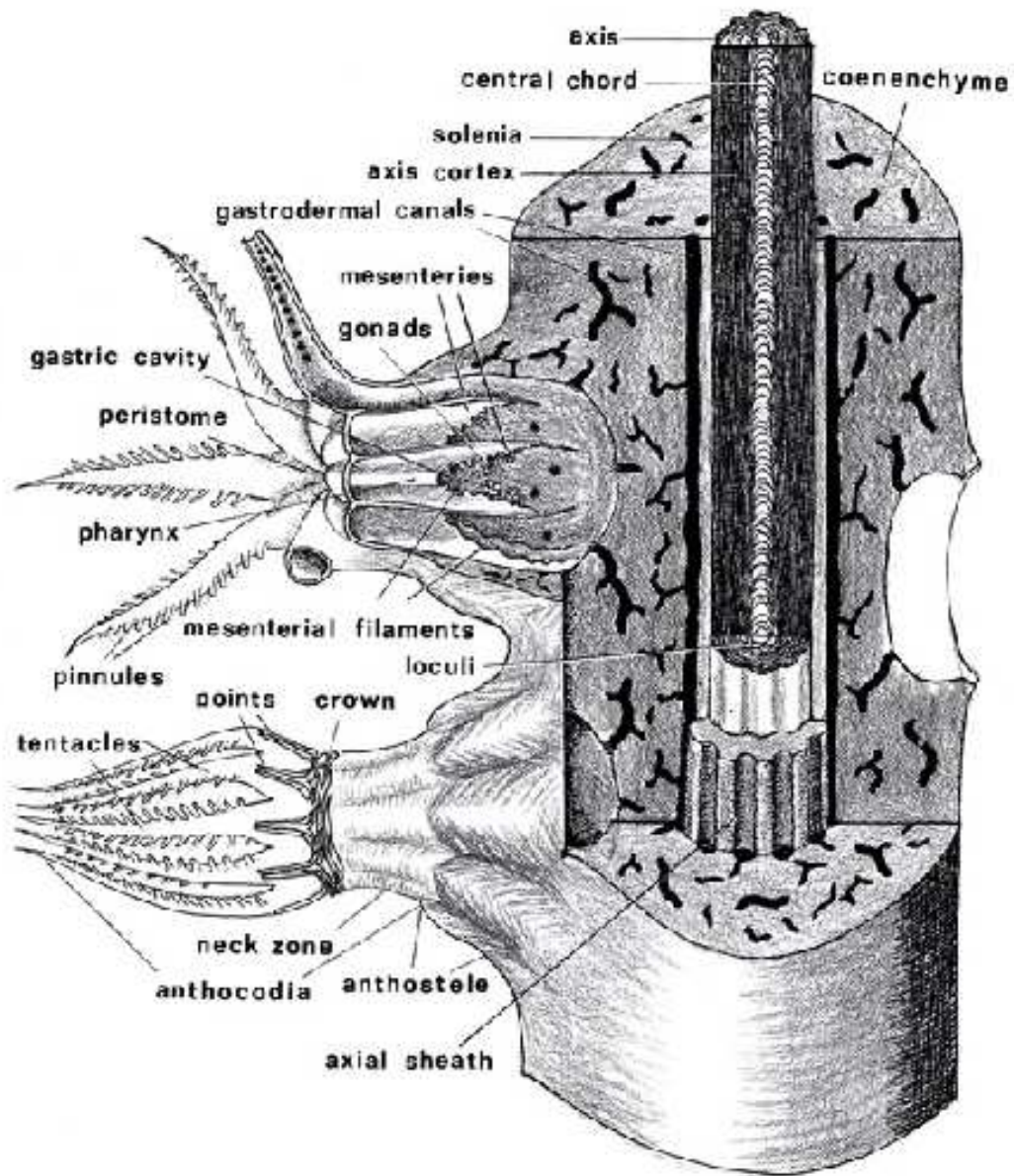


Figura 1: Corte longitudinal de un gorgonáceo (tomado de Bayer, 1973). Se observan los canales que se organizan alrededor del eje central y la red de solenias en el la capa coenquimal.

Uno de los conceptos de la teoría del modelo vascular hace referencia a la organización tridimensional de los canales internos en los organismos modulares y ha sido particularmente desarrollada para el reino vegetal (Shinozaki *et al.*, 1964; Chiba, 1991;

Koskela, 2000; Brown *et al.*, 2005). En estos organismos existe una red de canales internos (xilema y floema) que conecta las diferentes estructuras del organismo desde su base hasta sus extremidades. Esta cumple ciertas leyes en cuanto a la organización y distribución numérica de estos canales (Shinozaki *et al.*, 1964). West *et al.*, (1999) describen una aplicación de este modelo a varios taxones del reino animal y presenta una analogía entre el floema y xilema de las especies vegetales y el sistema vascular de los animales. Aplicando esta misma analogía con los organismos modulares coloniales como los gorgónidos, la red vascular se asimilaría a los canales internos longitudinales. Una de las predicciones de la teoría sobre el modelo vascular, aplicada a organismos vegetales, muestra una relación exponencial entre la cantidad de follaje y el número de canales en la base del organismo. Determinar la variación del número de canales longitudinales internos a lo largo de las ramas de la colonia permite determinar si esa teoría puede ser aplicada a los octocorales.

2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Para complementar el estudio sobre los procesos de crecimiento y de ramificación en los gorgonáceos plexáuridos, este trabajo buscó determinar diversas relaciones que definen la estrategia de crecimiento del octocoral *Muricea muricata*. Además, por medio de imágenes microTAC, el trabajo intentó caracterizar la red de canales intra-coenquimales y determinar si existe una relación entre la pseudo-vasculatura de la especie y su organización tridimensional.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar las tasas de crecimiento y de ramificación de *M. muricata*.
2. Establecer relaciones de longitudes entre ramas de diferentes niveles jerárquicos.
3. Conocer la organización de la red de canales internos en el octocoral *M. muricata*
4. Determinar la variación del número de canales longitudinales internos a lo largo de las ramas de la colonia.

2.2. HIPOTESIS

1. En su proceso de crecimiento, los octocorales incrementan su tamaño y el número de sus ramas. En los siete meses que dura el estudio, se espera que *M. muricata* aumente su longitud y produzca nuevas ramas haciendo evidente el cálculo de su tasa de crecimiento y su patrón de ramificación.
2. Para producir nuevas ramas en cada nivel jerárquico, la colonia necesita una resistencia intrínseca suficiente que le permita enfrentar las fuerzas dinámicas del entorno. Adicionalmente, requiere un aporte nutricional adecuado para suplir energéticamente los nuevos brotes. Por lo tanto, las ramas madres deben tener un tamaño mínimo para engendrar nuevas ramas hijas. Se espera de la misma forma encontrar relaciones entre las longitudes de ramas de niveles jerárquicos consecutivos.
3. Gracias al análisis de las imágenes tridimensionales de algunos segmentos de diferentes ramas, en los cuales se puede visualizar el recorrido de la red de canales

longitudinales, se espera determinar si existe una relación entre la organización interna de esa red y los procesos de crecimiento y ramificación de la especie.

4. Los canales longitudinales que se organizan alrededor del eje gorgónico de cada rama presentan un diámetro casi constante en toda la colonia (Sánchez *et al.*, 2003). Se espera encontrar una relación que describa la disminución del número de canales internos en la rama principal desde su base hasta su extremidad.

3. METODOLOGÍA

El área de estudio de este trabajo se sitúa en la Isla Aguja, localidad del Parque Nacional Natural Tayrona, Santa Marta, Caribe colombiano. En la extremidad sureste de la isla, en el sitio denominado El Torín por los buzos de la región, entre las coordenadas 11°21' - 11°22' N y 74°14' - 74°15' W, existe un arrecife coralino de franja que bordea la línea de costa. Este se extiende sobre unos 25 metros desde la costa y hasta una profundidad de entre 8 y 10 metros. La topografía del sector continúa con una planicie arenosa poco extendida de 20 metros, donde se encuentran varias colonias de *M. muricata*, seguida de una pendiente más pronunciada. La zona se caracteriza por estar bajo la influencia de corrientes fuertes, especialmente durante la época de los alisios. Un fenómeno Venturi se genera entre el continente y la isla, y la orientación de las colonias de *M. muricata* se presenta en el plano perpendicular a estos fuertes flujos de agua maximizando la captación de alimento transportado por las corrientes. Además, este sector del mar Caribe recibe corrientes nutritivas de surgencia durante la época de fuertes vientos, entre diciembre y marzo.

3.1. FASE DE CAMPO

Se realizó un total de tres salidas. Las dos primeras, separadas por 7 meses, permitieron determinar las tasas de crecimiento y ramificación. Se recolectaron 4 colonias que sirvieron para la adquisición de las imágenes microTAC. Durante la última salida se realizó la extracción de los segmentos que se utilizaron para determinar el patrón de organización de los canales internos.

3.1.1. Registro de la colonias para estudiar los patrones de crecimiento y de ramificación

En mayo del 2008, se marcaron un total de 13 colonias, por medio de placas de aluminio previamente rotuladas. El número de colonias marcadas se determinó de forma arbitraria en función del número de colonias encontradas y de forma tal que sus tamaños permitieran tomarles fotografías. Se tomó un registro fotográfico de las colonias in situ utilizando una cuadrícula de referencia, la cual permite la calibración de las mediciones

del estudio (Fig.2). Después de un periodo de 7 meses, se volvieron a tomar fotografías de las mismas colonias. De esta forma, se pudo seguir en el tiempo, la evolución del crecimiento y de la ramificación de las colonias. Para el estudio de las relaciones de longitudes entre niveles jerárquicos que presenta la especie, se tomaron nuevas colonias en fotografía para alcanzar un registro total de 19 colonias.

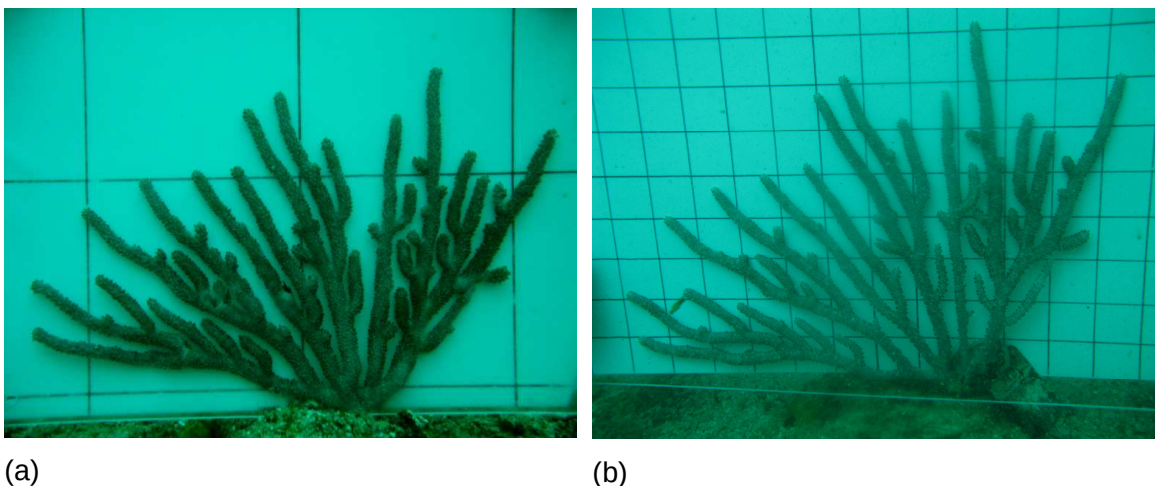


Figura 2. Fotografías digitales con red de referencia de *M. muricata*, tomada en el Torín en t_0 , mayo del 2008, cuadrados de referencia de 10 cm (a) y t_7 , diciembre del 2008, cuadrados de referencia de 2 cm, (b).

3.1.2. Recolección de muestras para la adquisición de imágenes microTAC

Durante la primera salida se extrajo del medio un total de 4 colonias, las cuales fueron colocadas en bolsas plásticas con agua marina. Posteriormente, las muestras fueron fijadas con una solución de formalina al 4 % y finalmente, después de un previo enjuague con agua corriente, almacenadas en alcohol al 70 % para su conservación (Cadena *et al.*, 2010).

3.1.3. Recolección de ramas para el conteo de los canales

Un número significativo de ramas de un total de 8 colonias fueron extraídas del medio. Este número fue decidido arbitrariamente in situ de tal forma que la extracción de las ramas no fuera tan dañina para los individuos amputados y que las colonias fueran suficientemente desarrolladas. Las ramas recolectadas son ramas primordiales, las cuales soportan otras ramas de diferentes niveles jerárquicos. Se utilizó el mismo procedimiento descrito anteriormente para su conservación.

3.2. FASE DE LABORATORIO

3.2.1. Determinación de los patrones de crecimiento y de ramificación

Las observaciones fotográficas seriadas permitieron estimar el patrón de crecimiento y de ramificación de los corales durante el periodo de aguas frías. El conteo y las mediciones de las ramas de los diferentes niveles jerárquicos se realizaron con el apoyo del registro fotográfico y por medio de un programa computacional de procesamiento de imágenes, realizado por Camilo Rey estudiante de la Maestría en Ciencias Biomédicas de la Universidad de Los Andes. Esta aplicación permite, a partir de una fotografía digital de la colonia tomada in situ, trazar los segmentos de la colonia en estudio (Fig. 3A), reconstruir el esqueleto general de la colonia (Fig. 3B) y medir los diferentes segmentos deseados por el usuario con una resolución fina ($\pm 1/16$ cm o 1 píxel) (Fig. 3C). La calibración de la unidad de medida se realiza a partir de la plantilla cuadriculada dispuesta detrás de las colonias. Por medio de este método se determinó la longitud de cada rama de las colonias así como sus longitudes totales. Se midieron un total de 1020 ramas repartidas entre 10 colonias.

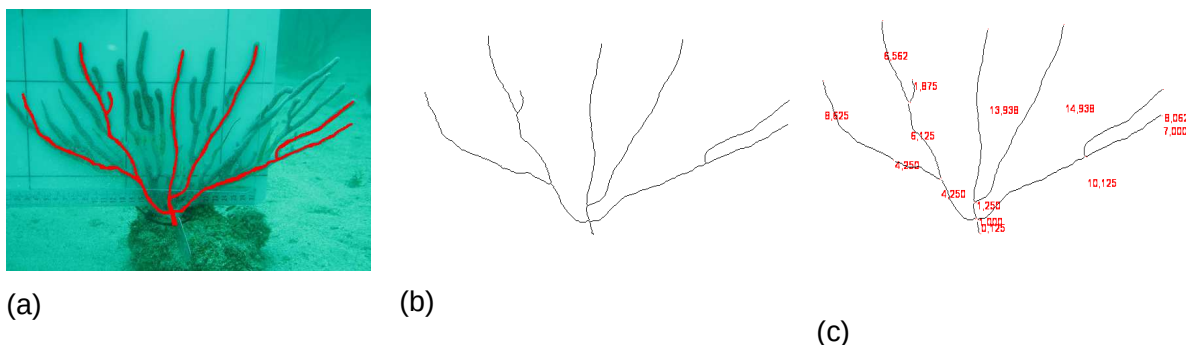
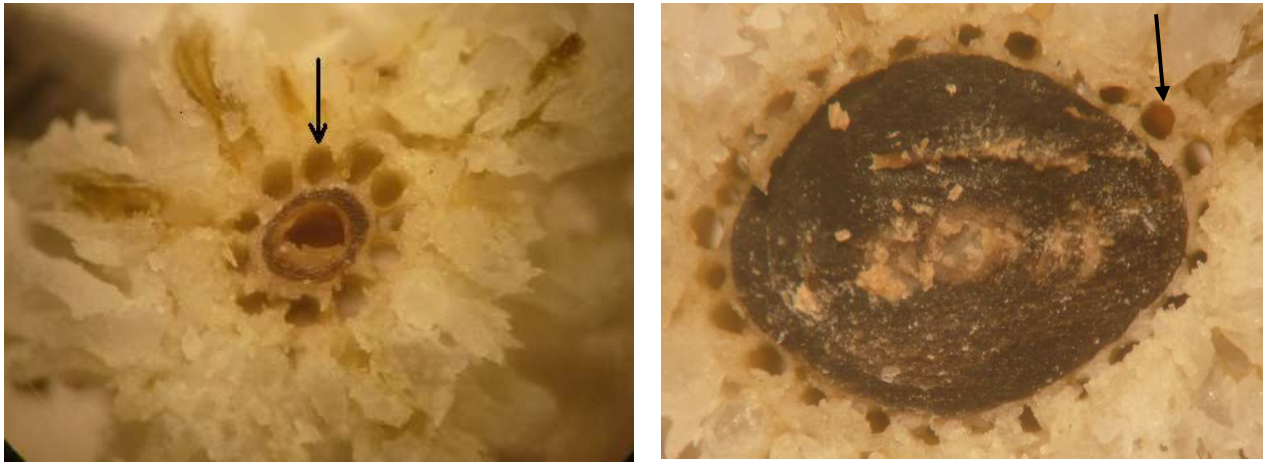


Figura 3. Fotografía de una colonia de *Muricea muricata* analizada por medio de una aplicación de procesamiento de imágenes. (a). Trazado manual de ramas sobre la colonia. (b). Esqueleto de la misma colonia procesada por el software. (c). Medidas de los diferentes segmentos (cm) obtenidas por el programa con una precisión de un píxel.

3.2.2. Conteo de los canales

Sobre la longitud total de 109 ramas de 8 colonias y con intervalos variables del orden de un centímetro (para no cortar en sitios de ramificaciones), se seccionaron por medio de un bisturí un total de 740 segmentos de 3 mm de longitud. Estos segmentos fueron observados con un estereoscopio óptico y se contabilizó el número de canales al alrededor del eje gorgónico en cada corte (Fig. 4).



(a)

(b)

Figura 4. Fotografías digitales desde un estereoscopio donde se puede contar el número n de canales internos (flechas) alrededor del eje de gorgonina. (a). Corte transversal de la parte terminal de una rama ($n = 11$). (b). Corte transversal de la parte basal de una rama ($n = 26$).

3.2.3. Adquisición de las imágenes microTAC y reconstrucción de segmentos de la red de canales

La adquisición de las imágenes se realizó en el laboratorio de estudio de materiales y control de calidad no destructivo (Matteis en Lyon, Francia), por medio de un tomógrafo rotacional de alta resolución (Fig.5). Se adquirieron 4 volúmenes de datos, con una resolución de 10 a 25 micrones, que corresponden a segmentos de la parte basal, de algunas ramificaciones y de zonas apicales de la colonia (Fig.6).



Figura 5. Tomógrafo rotacional del laboratorio Matteis, Insa-Lyon.

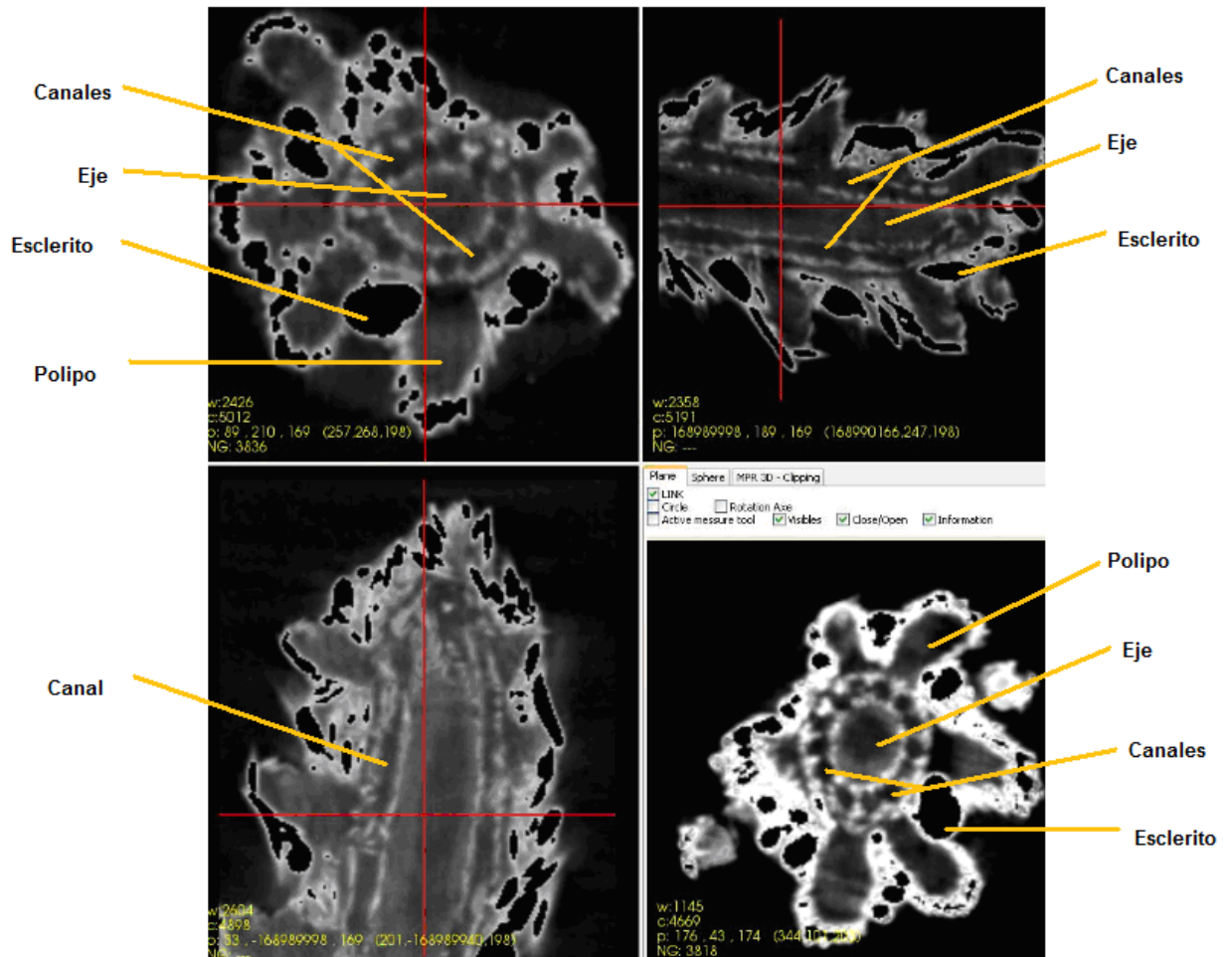


Figura 6. Imágenes microTAC de una parte terminal de una rama de *Muricea muricata*. Se observan los canales alrededor del eje gorgónico. Imágenes adquiridas en el laboratorio Matteis, Insa-Lyon.

El desarrollo de un software de procesamiento de imágenes, realizado por Fernando Martínez dentro del marco de su tesis de Maestría en Ingeniería Electrónica de la Universidad de Los Andes, permitió la visualización de la estructura interna del coral en planos axiales, sagitales y coronales; la representación precisa de la geometría de cada segmento y la reconstrucción en tres dimensiones de porciones de la red de canales internos.

3.3. FASE DE GABINETE

Las tasas de crecimiento y de ramificación de las colonias se determinaron por medio de las ecuaciones siguientes:

$T_{\text{crecimiento}} = (L_{\text{colonia}_{(t+1)}} - L_{\text{colonia}_{(t)}}) / t \text{ (cm mes}^{-1}\text{)}$ (1). $L_{\text{colonia}_{(t)}}$ y $L_{\text{colonia}_{(t+1)}}$ representan la longitud total de la colonia en tiempos t y $t+1$. La longitud total de la colonia corresponde a la suma de las longitudes de todas sus ramas.

$T_{\text{ramificación}} = (N_{(t+1)} - N_{(t)}) / t \text{ (ramas/mes)}$ (2). $N_{(t+1)}$ y $N_{(t)}$ representan el número total de ramas de la colonia en tiempos t y $t+1$.

Adicionalmente, se calcularon las tasas promedio de crecimiento de las ramas de cada nivel jerárquico: T_I , T_{II} , T_{III} , T_{IV} , con el propósito de determinar una relación entre esas tasas y el nivel jerárquico al cual pertenecen (se consideraron los últimos 4 niveles) (Fig. 7).

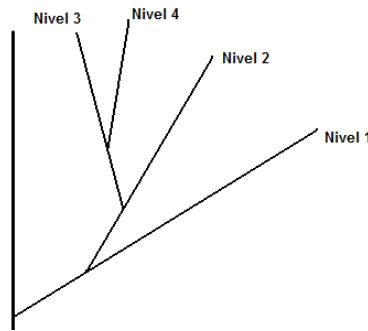


Figura 7. Organización de las ramas de la colonia por orden jerárquico. En las observaciones de campo, se pudieron identificar algunas colonias con hasta 6 niveles.

Se realizó un diagrama tipo IBM (Individual Based Model) utilizado por Cadena y Sánchez (2010) para representar gráficamente la estrategia de crecimiento de las colonias. Este indica, para cada nivel jerárquico, el número de ramificaciones que ocurrieron durante el periodo y la probabilidad para que una rama pase a una talla superior. Para determinar la probabilidad de que una rama crezca, se establecieron 6 rangos de longitudes de 5 cm cada uno (0-30 cm) y se identificaron cuántas ramas y cuáles pasaron a un rango superior durante el periodo de estudio.

Se determinaron diferentes relaciones y parámetros, para definir el proceso de crecimiento de la especie: Se estableció el tipo de relación que existe entre la longitud

total de la colonia ($L_{colonia}$) y su número total de ramas (N). Se buscaron relaciones entre las longitudes promedio de las ramas de cada nivel jerárquico (L_I , L_{II} , L_{III} , L_{IV}) y entre el número de ramas de cada nivel (N_I , N_{II} , N_{III} , N_{IV}). De la misma forma, se trató de encontrar una relación entre las diferentes tasas T_I , T_{II} , T_{III} , T_{IV} .

Para la determinación de la organización numérica de los canales longitudinales, se buscó una relación entre el número de canales ($N_{canales}$) presentes alrededor del eje gorgónico y la distancia (D) entre el sitio donde se realiza el conteo y la extremidad de la rama.

4. RESULTADOS

Determinación de la estrategia de crecimiento:

Las colonias de *Muricea muricata* exhibieron un crecimiento promedio por rama de $0,12 \pm 0,07$ cm mes⁻¹ (n=10). El porcentaje mensual de crecimiento por colonia con respecto al espécimen original fue del $3,13 \pm 2,04$ %. Durante este mismo intervalo de tiempo, las colonias tuvieron un promedio mensual de $1,46 \pm 1,05$ ramas nuevas lo que representa un porcentaje mensual de ramificación de $1,53 \pm 0,90$ % (Fig. 8). En varias ocasiones se presentó que una misma rama diera luz a varias ramas hijas. Se registraron algunas ramas con crecimiento nulo, las cuales estaban generalmente ubicadas en la base de las ramas primordiales. Por otra parte, muy pocas ramas tuvieron un crecimiento negativo (<0,5 %). Solo una de las colonias estudiadas fue amputada durante el estudio y no se tomó en cuenta esta parte de la colonia en los cálculos.

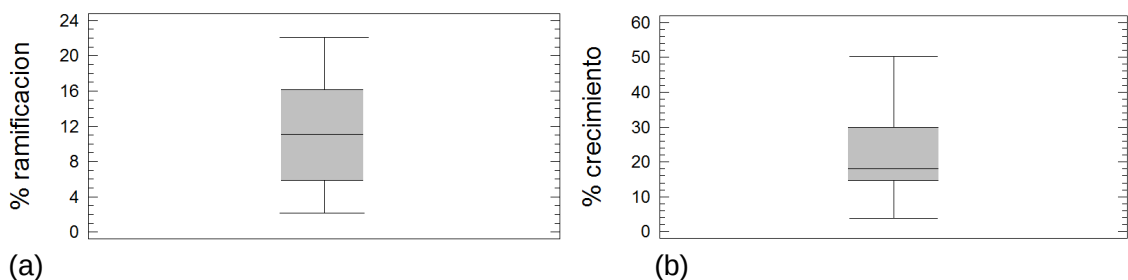


Figura 8. Box plots (mediana y cuarteles) de los porcentajes de ramificaciones por colonia (a) y de crecimiento relativo en cm (b) de las colonias estudiadas de *M. muricata* durante un periodo de 7 meses.

Durante el periodo estudiado, las ramas que presentaron un mayor crecimiento fueron las ramas más antiguas o ramas primordiales con un promedio mensual de $0,39 \pm 0,27$ cm. Las pendientes negativas de las rectas en la figura 9 indican un descenso en el crecimiento de las ramas de niveles jerárquicos inferiores. Las ramas terminales fueron las que menos crecieron, con un promedio mensual de $0,09 \pm 0,05$ cm. Los parámetros de las relaciones encontradas (Anexo A) muestran que, para la mayoría de las colonias, existe una relación lineal entre la tasa de crecimiento de las ramas y el nivel al cual pertenecen.

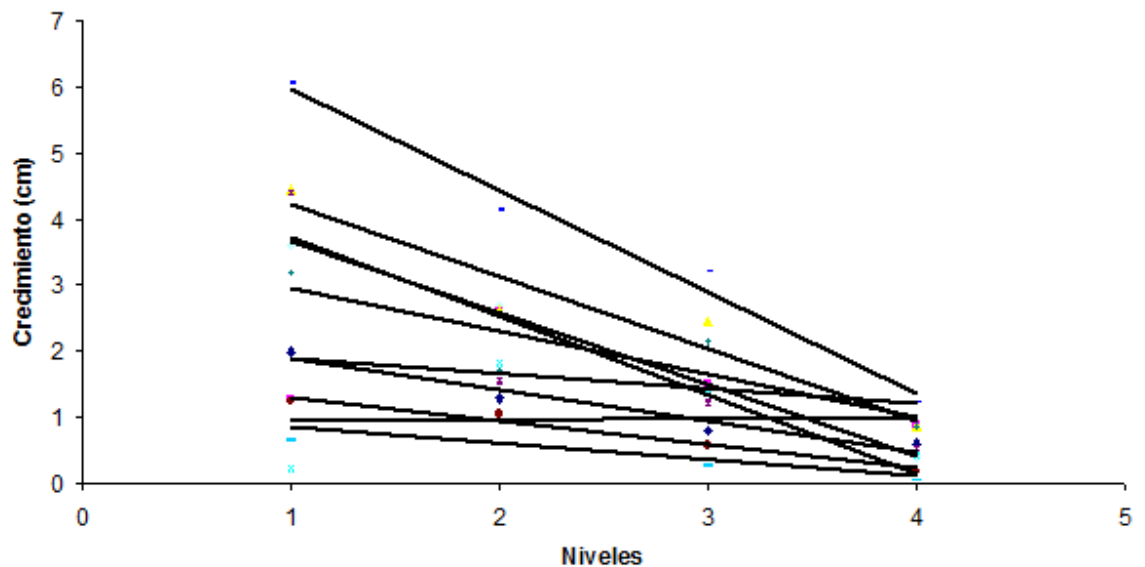


Figura 9. Crecimiento de las ramas según sus niveles jerárquicos. Los puntos de colores representan las colonias (n=10).

El diagrama IBM de la figura 10 representa otra manera de mostrar la estrategia de crecimiento de la especie. En este, se indica la probabilidad p que tienen las ramas de diferentes niveles jerárquicos de pasar a un rango superior de longitud y el número r de ramificaciones por nivel que sucedieron durante el periodo de estudio. Además muestra el rango de longitud de las ramas en el cual ocurrieron estos procesos. Nuevamente, las ramas primordiales (nivel 1) son las que presentaron la mayor probabilidad de crecer. Por otro lado, las ramas que menos crecieron fueron las ramas terminales (nivel 4), la máxima probabilidad de crecimiento que se registró fue de 0,05. Las probabilidades promedio de estas ramas (niveles 1 y 4) fueron de 0,23 y de 0,02 respectivamente. Por otra parte, la longitud mínima para que una rama origine otra rama fue de 2,59 cm; para que una misma origine una segunda generación fue de 5,17 cm; y para generar una tercera generación, 9,66 cm. Por colonia, las ramas que más ramificaron fueron las del nivel 3 con un promedio de $3,90 \pm 2,64$ ramificaciones. Las que menos ramificaron fueron las ramas primordiales con un máximo de 2 ramificaciones por colonia y un promedio de $1,1 \pm 0,74$ ramificaciones (Fig. 10 y Anexo B).

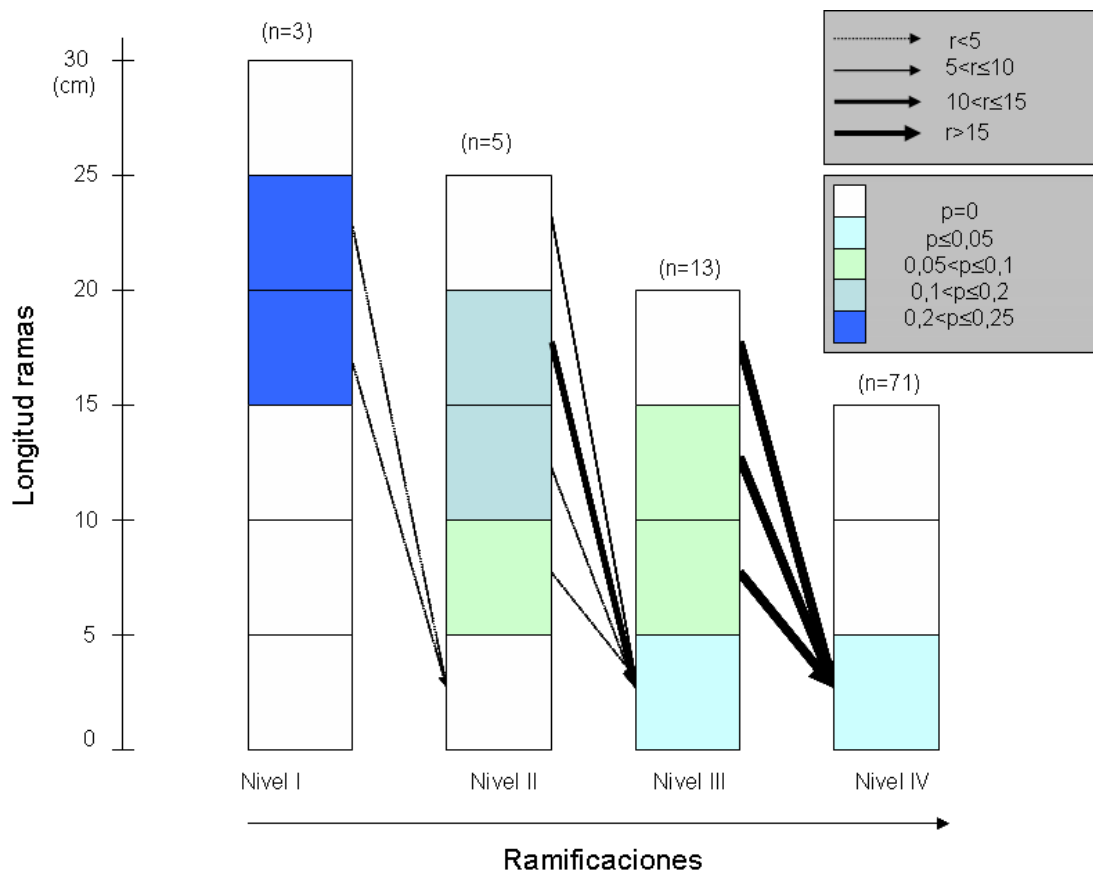


Figura 10. Individual-Based Model (IBM) del crecimiento del octocoral *M. muricata*. Se ilustra el crecimiento (probabilidad promedio p de pasar a un rango de longitud superior y mantenerse en este) y el número de ramificaciones r durante el periodo mayo/08-noviembre/08. El número n , ubicado encima de cada columna representa el número promedio de ramas por colonia, sobre el cual se realizó el modelo.

Por otra parte, existe una relación lineal entre la longitud total de las colonias y el número de ramas que exhiben (Fig.11). No fue posible determinar una relación entre la longitud total de la colonia y sus porcentajes de crecimiento y de ramificación. Sin embargo, las distribuciones representadas gráficamente en la figura 12 llaman la atención por sus similitudes. Al determinar la correlación entre el %crecimiento y el %ramificación, se observa que estas dos variables se relacionan en un 60 % ($Z_c = -0,77$). Este alto valor del coeficiente de correlación indica que las colonias que más crecieron fueron las que más ramificaron. Adicionalmente, otras relaciones que ayudan a definir las reglas de la estrategia de crecimiento de *M. muricata* fueron halladas. Se determinó que las longitudes de las ramas de niveles sucesivos tienen relaciones entre sí, las cuales se pueden formular de la siguiente forma: $L_{II}/L_I = 3/4$; $L_{III}/L_{II} = 2/3$ y $L_{IV}/L_{III} = 1/4$. El Anexo C presenta

los fundamentos de estos últimos resultados. No se encontró ninguna relación entre las cantidades de ramas de los distintos niveles jerárquicos (N_I , N_{II} , N_{III} , N_{IV}), ni entre las tasas de ramificación de niveles sucesivos (T_I , T_{II} , T_{III} , T_{IV}).

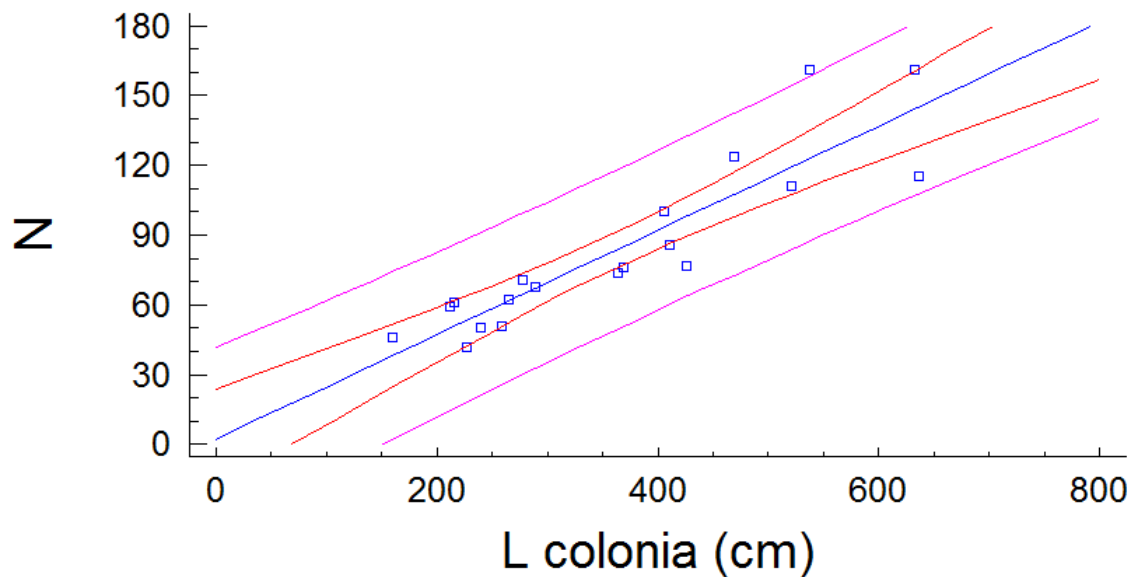


Figura 11. Representación gráfica de la regresión lineal entre la longitud total de una colonia ($L_{colonia}$) y su número total de ramas (N). El modelo se ajusta a la ecuación: $N = 1 + 0,2275 \cdot L_{colonia}$ ($n=19$, $r=0,90$, $R^2=0,81$, $p<0,01$). El intercepto 1 corresponde a la rama primordial.

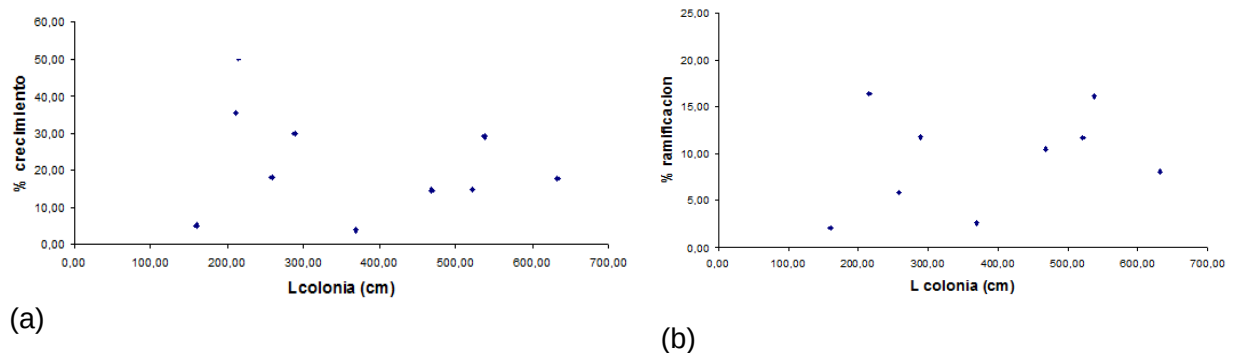
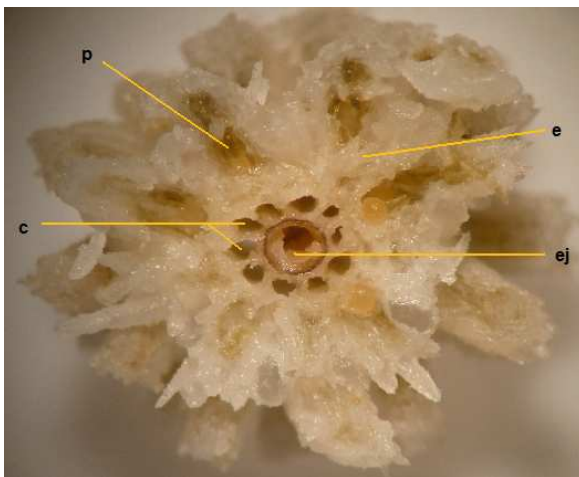


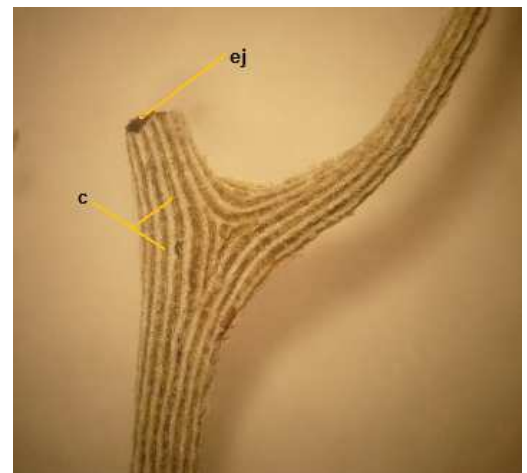
Figura 12. Representación gráfica de los (a) $\%_{crecimiento}$ y (b) $\%_{ramificación}$ versus $L_{colonia}$. Se observa una fuerte similitud entre las dos distribuciones.

Estudio de la red de canales longitudinales:

Los canales se encuentran en la totalidad de la colonia, desde su base hasta la extremidad de todas sus ramas. Forman una masa esponjosa tridimensional, dispuesta entre el eje central gorgónico y el esqueleto calcáreo externo (Fig. 13). Se organizan paralelamente entre sí y siguen longitudinalmente la dirección de las diferentes ramas de la colonia (Fig. 14). El diámetro de los canales observados mide entre 0,053 y 0,238 mm. El valor máximo fue alcanzado en un canal en proceso de ramificación (Fig. 15) y el valor mínimo en la extremidad de una rama (Fig. 16). En las zonas de ramificaciones se observan varias configuraciones en la distribución de los canales entre la rama madre y la nueva rama (Fig. 19). En la figura 19a, algunos canales de la rama madre se ramifican y siguen la dirección de la rama nueva. Estos son escasos y se ubican en la parte central de la rama. Además, puede presentarse que un mismo canal se divida varias veces en una misma zona de ramificación (Fig. 19b). En otra configuración, los canales que se encuentran en la periferia de la zona central de ramificación, los cuales representan la mayoría, se despliegan sin ramificar ni detenerse y siguen la dirección de la nueva rama (Fig. 14b, 14c y 19c). Estas imágenes sugieren que la ramificación se realiza desde el interior de la rama madre por medio de la aparición de un nuevo brote. Desde luego, la forma con la cual se produce la ramificación hace pensar en la formación de las yemas en los hidrroides.



(a)



(b)

Figura 13. Fotografías digitales de dos segmentos donde se observan los canales internos alrededor del Egede gorgonina. Las fotografías fueron obtenidas usando un estereoscopio óptico. (a). Corte transversal en donde se puede apreciar la estructura interna de una rama. (b). Tramo de rama con ramificación en el cual se quitó la parte externa del esqueleto calcáreo. **c:** canal, **p:** pólipo, **e:** esclerito, **ej:** eje de gorgonina.

De forma complementaria, la reconstrucción de las imágenes 3D sugieren la existencia de diminutas conexiones presentes entre canales yuxtapuestos (Fig. 14d y 18). La medición de algunas de estas, en distintas reconstrucciones, indica que presentan un diámetro que oscila entre los 5 y 10 micrones. Por otra parte, en la figura 17, se observan conexiones entre algunos canales longitudinales y pólipos. Finalmente, en las zonas apicales de las ramas, los canales terminan en una masa volumétrica que los une a todos (Fig. 14b, 14d y 18). Estas diferentes observaciones sugieren que la red tridimensional, compuesta por un conjunto de canales y conexiones, permite una conectividad completa de toda la colonia.

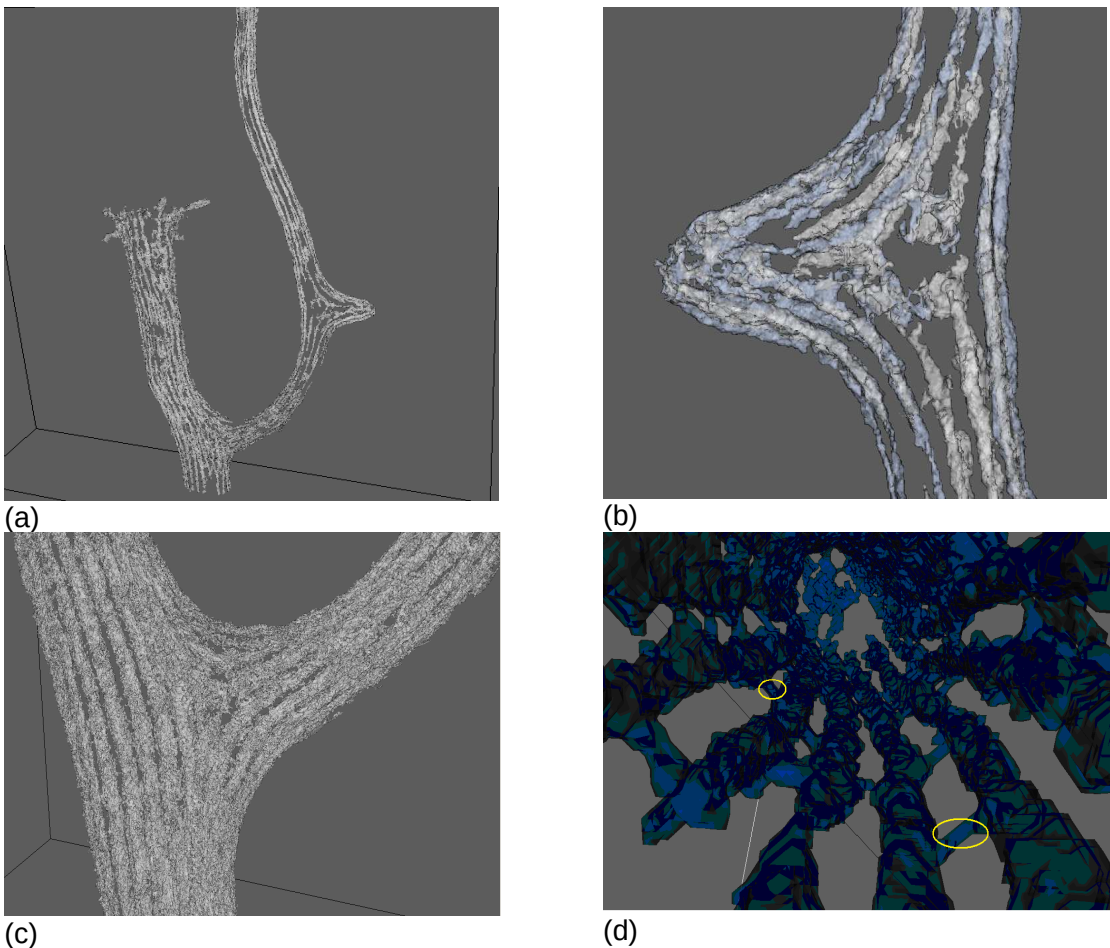


Figura 14. Imágenes de las superficies de los canales, generadas por computador, las cuales muestran la organización de los canales en *M. muricata* en un segmento de 3,5 cm (a), en unas ramificaciones (b y c) y en una parte terminal (b y d).

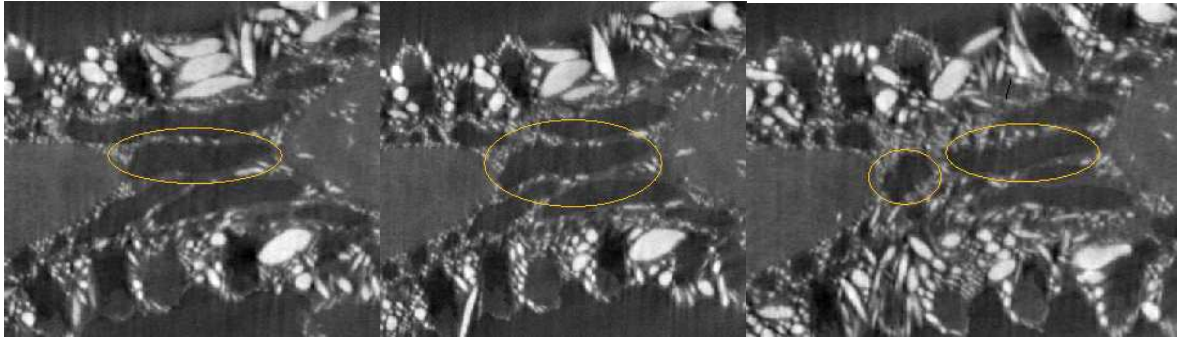
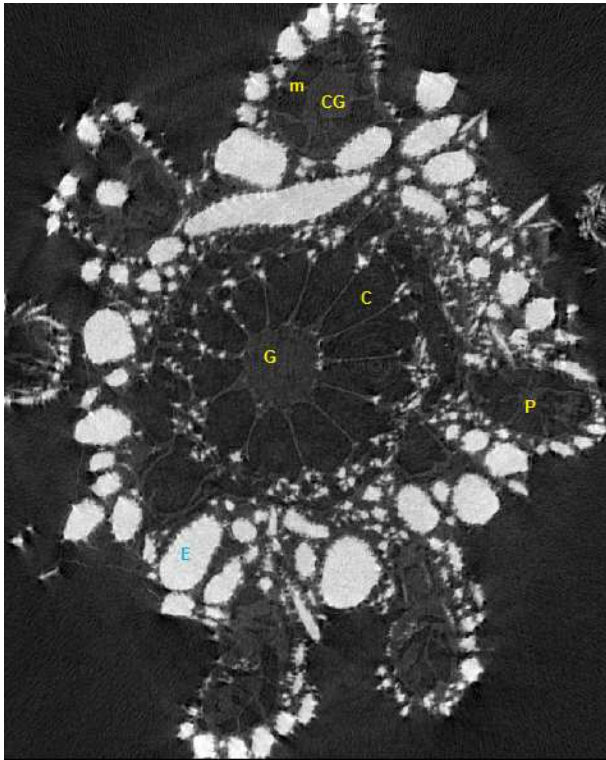
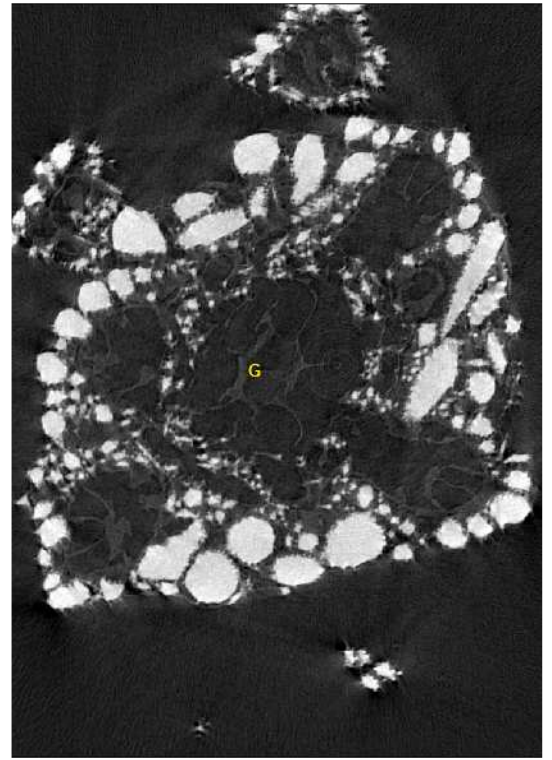


Figura 15. Secuencia de planes axiales de una imagen de microTAC en la zona de ramificación de la figura 14c. Se observa cómo los canales internos aumentan su diámetro antes de separarse.

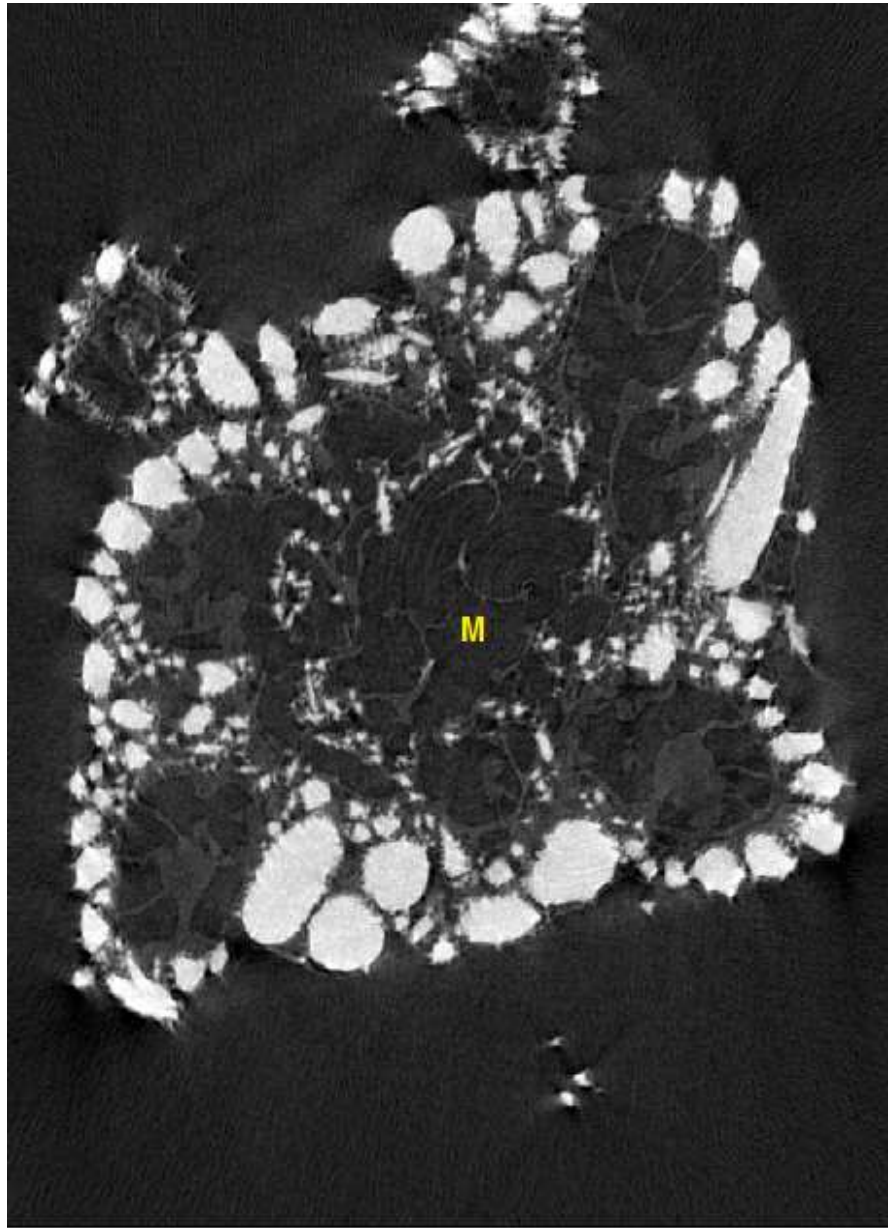


a)



b)

Figura 16. Secuencia de planes axiales de una imagen de microTAC en la zona apical de la figura 14b. Se observa cómo los canales internos pasan de ser separados entre sí (a y b) a una masa volumétrica en la parte distal de la rama (c). Se aprecia de la misma manera, la desaparición del eje central gorgónico. C: canal, CG: cavidad gastrodermica, E: esclerito, G: eje gorgónico, m: mesenterio, P: pólipo, M: Masa volumétrica.



c)

Figura 16. (Viene de la página anterior). Se observa cómo los canales internos pasan de ser separados entre sí (a y b) a una masa volumétrica (M) en la parte distal de la rama (c). Se aprecia de la misma manera, la desaparición del eje central gorgónico.

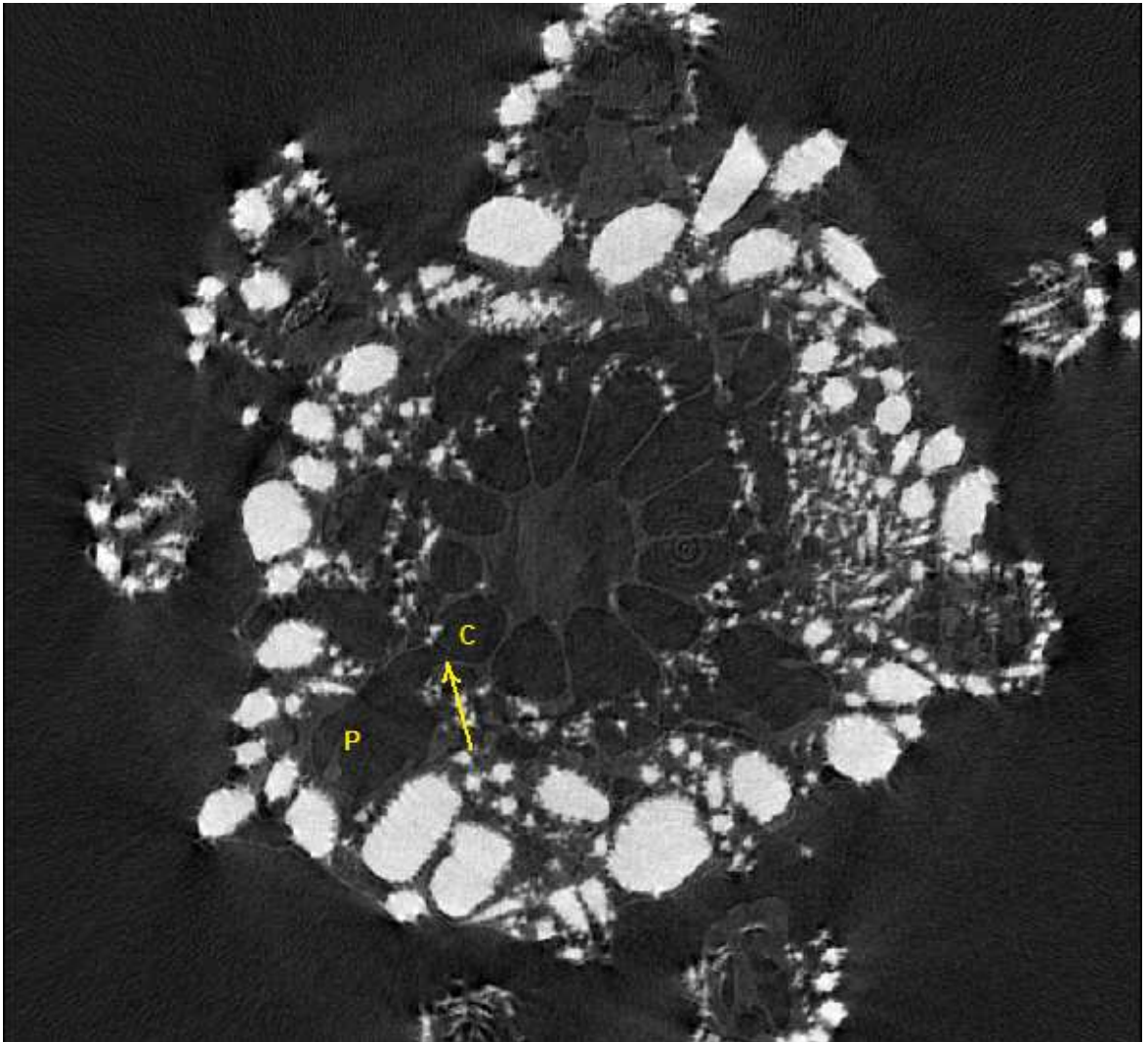


Figura 17: Corte axial que muestra la conexión (flecha) entre un canal longitudinal y la cavidad gastrovascular de un pólipo. P: pólipo; C: canal longitudinal.

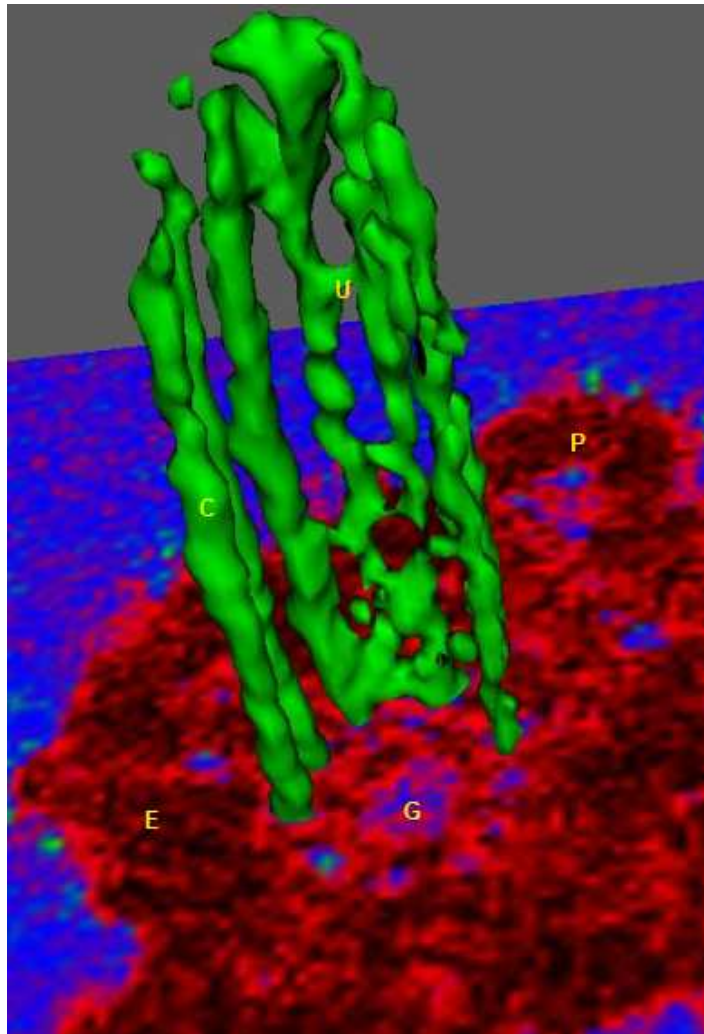


Figura 18. Reconstrucción de superficie de la parte apical de una rama donde sólo se extrajeron los canales longitudinales circundantes al eje central. Se puede observar cómo los canales parecen unirse en la extremidad de la rama. C: canal; E: esqueleto de la colonia; G: Eje gorgónico; P: pólipo; U: unión entre dos canales adyacentes

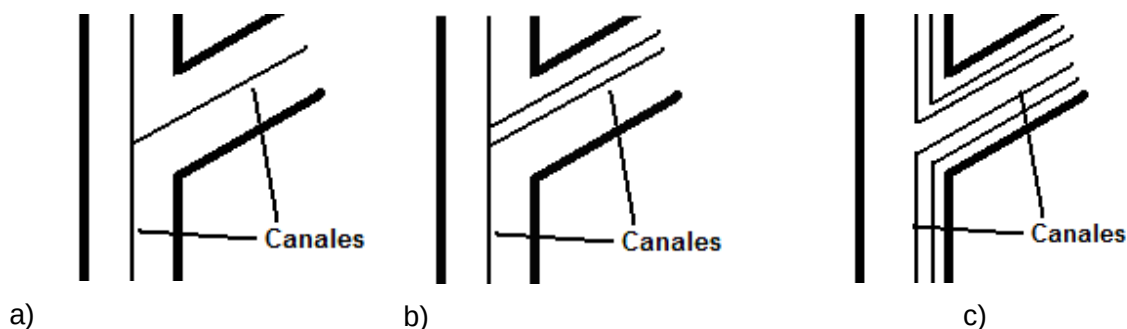


Figura 19. Modelos de la organización de los canales longitudinales, observadas en zona de ramificación. (a). Simple. (b). Doble. (c). Sin ramificación.

Por otra parte, se determinó el número de canales alrededor del eje central en 109 ramas repartidas entre 8 colonias. Las ramas cortadas pertenecen a todas las generaciones y a los 4 rangos de longitud estudiados. Se encontró una relación lineal entre el número de canales alrededor del eje central y la longitud de las ramas. La base de la colonia es el sitio donde se encuentra el mayor número de canales y la extremidad de las ramas es el lugar donde hay un menor número de canales (Fig. 20).

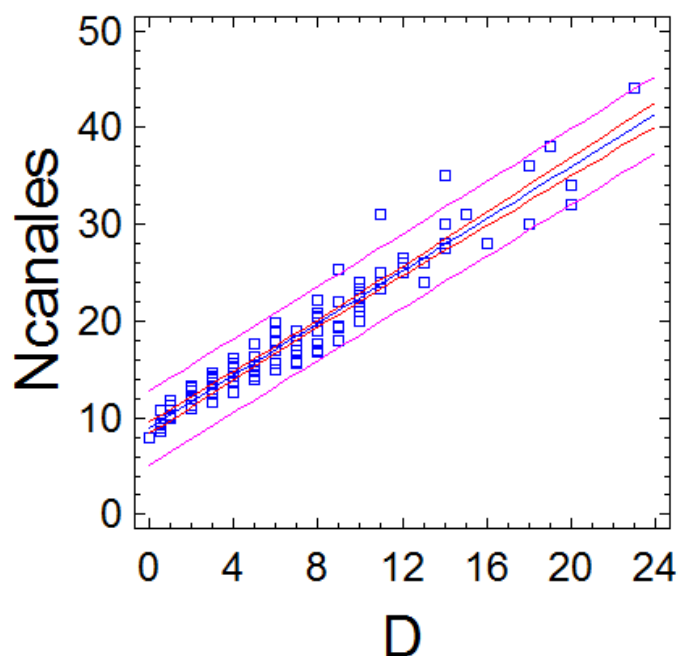


Figura 20. Representación grafica de la relación lineal entre el número de canales internos y la longitud D (cm) que separa el corte de la extremidad de la rama. La relación se ajusta a la ecuación: $N_{\text{canales}} = 8,97388 + 1,34786 \cdot D$ ($r=0,97$, $R^2=0,93$, $p < 0,01$).

El número máximo de canales (44) se encontró en una rama primordial que medía 23 cm. El número mínimo de canales fue de 8 y se encontró en la parte apical de varias ramas. Quizás este valor de 8 no sea una coincidencia dentro del reino de los octocorales? Para asegurarse de la independencia de los datos se calcularon otras regresiones con valores de ***D*** (tomados al azar con un software aleatorio y valores máximos) para cada colonia. Las regresiones mostraron en ambos casos una nueva distribución lineal de los datos (Anexo D) ($r= 0,98$; $R^2= 0,95$ en el modelo al azar y $r= 0,94$; $R^2=0,88$ en el modelo con ***D***_{max}).

5. DISCUSION

Estrategia de crecimiento:

La mayoría de los artículos que reportan tasas de crecimiento para especies de gorgónidos se refieren a la altura ganada en la columna de agua sobre un periodo de tiempo. En el presente estudio, esa variable se asemeja a la tasa de crecimiento de las ramas primordiales, las cuales, son las más largas y las que definen el perímetro del espacio ocupado por la colonia. Con un valor promedio de $0,39 \pm 0,27$ cm/mes (4,68 cm/año), la tasa de crecimiento de *M. muricata* se encuentra dentro del rango encontrado por algunas especies recopiladas en la Tabla 1.

Tabla 1. Tasas de crecimiento (cm/año) de varias especies de gorgónidos en Puerto Rico. Tomado de Yoshioka *et al.*, 1991.

Especies	Crecimiento (cm/año)
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	4,48
<i>Pseudopterogorgia acerosa</i>	4,03
<i>Pseudoplexaura wagneri</i>	2,13
<i>Pseudoplexaura porosa</i>	2,22
<i>Gorgonia ventalina</i>	2,34
<i>Eunicea laxispica</i>	2,21
<i>Eunicea tourneforti</i>	2,06
<i>Eunicea succinea</i>	1,36
<i>Plexaura flexuosa</i>	1,77
<i>Muriceopsis flavida</i>	1,85
<i>Plexaurella dichotoma</i>	0,80

Si bien el estudio indica que *M. muricata* es una de las especies de gorgonáceos de mayor crecimiento, los resultados muestran una alta variabilidad entre las colonias. En un estudio sobre varias especies de gorgónidos, Lasker *et al.*, (2003) argumentan que las tasas de crecimiento pueden variar mucho, inter e intra-específicamente, según la época del año y la ubicación de las colonias. Cadena y Sánchez (2010) establece para *Pseudopterogorgia acerosa* unas tasas anuales de $14,4 \pm 6,7$ cm (3 veces superiores a las encontradas por Yoshioka *et al.*, 1991). De la misma forma, en el área de Santa Marta, *Gorgonia ventalina* muestra unas tasas anuales de entre 7,6 y 8,1 cm en altura y entre 6,9 y 8,3 cm en ancho (Manrique *et al.*, 2006), de nuevo tres veces superiores a las encontradas por Yoshioka *et al.*, 1991. Un estudio similar durante la época seca y para otra población aportaría una mejor estimación de la tasa de crecimiento anual de la

especie, aun más sabiendo que los anillos de crecimiento en el eje gorgónico de los octocorales muestran patrones anuales (Grigg, 1974; Gladfelter, 1983; Lasker *et al.*, 2007).

A pesar de la alta variabilidad observada, los resultados obtenidos en este estudio, sobre la organización jerárquica del proceso de crecimiento, muestran una serie de relaciones, reglas y parámetros bastante específicos. Las ramas primordiales son las que mostraron mayor crecimiento mientras que las terminales fueron las que menos crecieron. Para ramificar, las ramas necesitan un tamaño mínimo. La relación entre las tasas de crecimiento y el nivel jerárquico al cual pertenecen fue para la mayoría de las colonias ajustado a un modelo lineal. Otras relaciones específicas, entre las longitudes de ramas de niveles sucesivos, fueron halladas ($L_{II}/L_I = 3/4$; $L_{III}/L_{II} = 2/3$ y $L_{IV}/L_{III} = 3/4$). Finalmente, se estableció como en otros octocorales (Lasker *et al.*, 2003; Sánchez, 2002; Cadena *et al.*, 2010) que el número de ramas que tiene una colonia es proporcional a su longitud total. Estos diferentes resultados demuestran una cierta organización en la construcción de la colonia y una mono especificidad de los parámetros que definen su proceso de crecimiento. Aunque el modelo básico de construcción de una colonia (producción y adición de nuevos individuos), y la aparente gran heterogeneidad en las formas que exhiben diferentes colonias de una misma especie, conllevan a pensar que la arquitectura tridimensional de los gorgónidos es aleatoria. Lasker *et al.*, (2003) mencionan igualmente la idea de crecimiento organizado en un estudio similar realizado en *Pseudopterogorgia elisabethae*. Encontraron que las tasas de crecimiento de las ramas son altas cuando estas son jóvenes, que disminuyen a medida que crecen y que la tasa de ramificación decrece con el tiempo. Estos resultados conllevaban a establecer que la especie presentaba un crecimiento determinado. Además, encontraron que las ramas con mayor tasa de crecimiento son las que ramifican con mayor frecuencia. Este mismo resultado fue observado para *M. muricata*. Si bien los gorgonáceos, como organismos sesiles, son tributarios de la hidrodinámica local, la cual contribuye, con la disponibilidad de espacio y alimento, a moldear la forma definitiva de la colonia (Done, 1987), no necesariamente presentan un desarrollo aleatorio. En otras investigaciones, diferentes parámetros de crecimiento particularmente definidos han sido encontrados. Cadena y Sánchez (2010) hallan un crecimiento de las ramas hijas mayor al de las ramas madres, en función de la localización de las ramas en la colonia. Las ramas cercanas a las extremidades tienen un

crecimiento más veloz y ciertas ramas situadas en la base de la colonia ya no crecen. Este último fenómeno fue igualmente encontrado para *M. muricata*.

El diagrama IBM (Fig. 10) fue una herramienta útil para representar la estrategia de crecimiento de la especie. Mediante este esquema, es posible apreciar que las ramas primordiales crecen y ganan altura en la columna de agua, mientras que las de generaciones más recientes rellenan el espacio por medio de una mayor ramificación. Una organización que permite a la especie tener una forma de abanico. Estos resultados concuerdan con el trabajo de Sánchez (2004), quien presenta un árbol filogenético de los gorgónidos donde aparecen tres subcategorías las especies pinadas, las reticuladas y las alternadas, cada una con arquitectura muy definida y estrategia de crecimiento correspondiente. *M. muricata*, aparece en el grupo de las últimas. Si el IBM puede predecir la estrategia de vida de una especie, es igualmente un complemento interesante en los estudios de dinámica poblacional. Aplicado a los octocorales, permitiría el monitoreo de las poblaciones y ayudaría a discernir, entre los procesos biológicos naturales y los factores-eventos inhabituales, cuáles controlan su crecimiento poblacional. Además, el conjunto de relaciones y parámetros mono-específicos encontrados en este trabajo; el escaso crecimiento negativo observado; y su ajeno a los episodios de blanqueamiento por ser una especie azooxantelada, hacen de *Muricea muricata* una candidata para el campo investigativo que estudia los efectos de la acidificación oceánica en la calcificación de los octocorales. Por ultimo, podría ser de utilidad en investigaciones que relacionan la estrategia de crecimiento con la plasticidad fenotípica, un capítulo todavía poco conocido en el estudio de los octocorales (Cadena y Sánchez, 2010).

Red de canales internos:

La utilización del tomógrafo rotacional de rayos X fue de un gran aporte. Este método permite apreciar con más claridad la organización tridimensional interna de la colonia. Posibilita la visualización de zonas claves como son los puntos de ramificación o las partes distales de las ramas. El análisis de los cortes y de las imágenes reconstruidas por computador parece indicar que la colonia está enteramente interconectada. Si la red de solenias situada en la capa mesenquimal asegura una conexión entre pólipos adyacentes, los canales longitudinales son los que permiten la integración de toda la colonia. La función que se atribuye a este sistema gastrovascular difiere según el grupo de cnidarios al cual pertenece. Chapman (1974) y Faustin y Mariscal (1991) hablan de esqueleto

hidrostático en octocorales e hidróides. Este aporta sostén y brinda a la colonia la posibilidad de balancearse con la corriente. De hecho en las observaciones de los cortes en *M. muricata*, se pudo apreciar que la capa que envuelve a los canales longitudinales contiene un número reducido de escleritos y se comporta como un material esponjoso. Gladfelter (1983) en *Acropora cervicornis* y Schlichter (1992) en *Leptoseris fragilis* lo identifican como un sistema de transporte que sirve para la distribución de sustancias diversas entre pólipos. Bradfield y Chapman (1967), para el penatúlido *Pteroides griseum*, muestran la existencia de un sistema de transporte para el intercambio de gases como oxígeno o dióxido de carbono. Schlichter (1991) lo califica también como un sistema de excreción para eliminar metabolitos de desecho. Dudgeon y Buss (1996) en el hidróide *Hydractinia* lo define como un sistema que controla el desarrollo de las colonias. Más específicamente en los gorgónidos, Murdoch (1978) en un estudio sobre 9 especies de este grupo, logró medir la velocidad del flujo que circulaba por los canales longitudinales la cual alcanza hasta $0,97 \text{ mm s}^{-1}$. Además, pudo identificar que entre dos canales adyacentes la dirección de la corriente podía ser opuesta. Las diminutas conexiones entre estos, observadas en *M. muricata*, podrían participar en este cambio de rumbo, aunque unas pruebas suplementarias y cortes histológicos serían necesarios para evidenciarlo. No obstante, la existencia de este flujo parece indicar que un transporte real se está realizando por estos canales. Las observaciones de los cortes sucesivos a lo largo de las colonias de *M. muricata* muestran que un mismo canal puede recorrer la totalidad de la colonia, desde su base hasta su ápice, sin ninguna interrupción. En las imágenes obtenidas, se ha podido observar que en el sitio de nacimiento de una nueva rama, algunos canales ramifican mientras que los otros cambian de dirección para seguir la orientación de la nueva rama en formación. La demanda en energía para construir una nueva rama es importante y la reducción del flujo de nutrientes que ocurriría, si todos los canales en esta zona fueran a separarse, reduciría la capacidad de crecimiento de la nueva rama. Esta forma de organización en el proceso de ramificación permite que una parte importante del flujo vehiculado por los canales sea directamente destinado para el nuevo brote. Ya que los corales no presentan órganos de reserva ni otras formas de recursos (Oren *et al.*, 2001), la respuesta para generar nuevas ramas podría ser la presencia de esta red de canales que aportan los recursos necesarios. Sánchez y Lasker (2003) hablan de ramas durmientes, las cuales en caso de lesiones tienen una gran probabilidad de volverse ramas principales con un alto potencial de crecimiento y

ramificación. Este fenómeno llamado sobre-compensación, sugiere un aporte de recursos suplementarios para la zona afectada, transportada por la red de canales, y aprovechada por esa rama. En un estudio con *Plexaurella fusifera*, Meszaros y Bigger (1999) encontraron que en el tejido que envuelve a los canales gastrovasculares permanece un número importante de amebocitos que se desplazan hacia regiones de lesiones para la extrusión de las fibras mesogleal conectivas necesarias para la regeneración de los tejidos. En otra investigación, Jensen *et al.*, (1996) muestran que, en varios gorgonáceos, metabolitos secundarios antimicrobiales pueden circular por estos canales en caso de ataque en alguna parte de la colonia. Por ejemplo, la especie *M. fruticosa* es conocida por ser productora del antifúngico y antimicrobial muricina, utilizado en medicina y pintura antifouling (Wright y Dawe, 1987). Por otro lado, en la zona apical de cada rama, los canales parecen unirse en una masa volumétrica. Por lo tanto los fluidos transportados no sufrirían ninguna interrupción en las extremidades de las ramas. El aporte de nutrientes captado por un pólipo en esta zona podría fácilmente transitar por el resto de la rama y en cualquier dirección para nutrir a otros módulos. Especialmente hacia áreas de la colonia que no disponen de pólipos activos, como en la base de la colonia (Murdoch, 1978) o a regiones donde el crecimiento se ve reducido por la dificultad de captar alimento. En el presente estudio varias ramas terminales, cercanas a la base de las ramas principales, presentaron un crecimiento nulo. De esta forma, el conjunto de canales, acoplado con el sistema solenial, puede presentarse como una red pseudo-vascular completa y la colonia como un solo organismo con varias bocas y no un ensamblaje de múltiples individuos. No obstante, varias preguntas siguen abiertas. Para los octocorales, el detalle del funcionamiento de flujo en las solenias y en los canales longitudinales, así como los factores que lo controlan, son aún mal conocidos. Blackstone (1996) supone que para los hidróides, el transporte en las colonias se realiza probablemente por medio del control de un gradiente redox y de cambios en la presión hidrostática. Identificó una contracción de las células epiteliomusculares de la pared interna de la red gastrovascular. Por otra parte, Gateño *et al.*, (1998), en un alcionario del mar muerto, identificaron la presencia de células endoteliales ciliadas ubicadas sobre el epitelio de la pared interna de la red de canales internos. Así mismo, Gladfelter (1983) habla de un movimiento por flagelos en *Acropora cervicornis*. Este, se realizaría por células parecidas a los coanocitos de las esponjas y otros organismos que originaron a los metazoos. Nuevas investigaciones en esa dirección son necesarias para ayudar a determinar el funcionamiento de este

transporte en los gorgonáceos e identificar su real participación en la construcción de la colonia.

Por otra parte, el número de canales, encontrados en la extremidad de las ramas, se aproxima curiosamente a un valor de 8. Si se vuelven a computar los datos, forzando la intersección de la recta en el eje de las ordenadas en un valor de 8, la regresión muestra nuevamente un modelo linear en el cual se podría confiar ($N_{\text{canales}} = 8 + 1,44 \cdot D$, $n=109$; $r=0,95$; $R^2=0,93$, $p<0,01$). Los octocorales se distinguen de los hexacorales por tener un número fijo de 8 mesenterios, los cuales dan orígenes a 8 tentáculos. En el género *Telesto*, uno de los alcionarios más primitivos, la colonia se forma de una sola rama erguida en la columna de agua y de la cual salen varios pólipos. Estos octocorales exhiben a lo largo de sus ejes, la presencia de 8 canales longitudinales (Bayer, 1973). Este número peculiar de canales en las extremidades de cada rama en *M. muricata* es quizás un carácter ancestral todavía presente. Las investigaciones relacionadas con el estudio de los canales longitudinales en los octocorales es muy escaso y sería interesante la repetición del experimento con otras especies. Cadena *et al.*, (2010) en un trabajo sobre crecimiento en *Eunicea mamosa* encontró que el numero de canales en las partes terminales de las colonias era de 16, un múltiplo de 8.

6. CONCLUSIONES

Las tasas de crecimiento y de ramificación de *Muricea muricata*, durante el periodo de estudio, fueron respectivamente de $0,12 \pm 0,07$ cm/mes y de $1,46 \pm 1,05$ ramas/mes respectivamente

La construcción de la colonia se realiza de forma ordenada. El proceso de crecimiento se realiza por medio de un alargamiento de las ramas primordiales y una ramificación de las ramas de orden inferior, las cuales rellenan el espacio entre las ramas principales y dan a la especie su forma de abanico.

Los distintos parámetros y relaciones encontrados en este estudio, parecen confirmar la existencia de una especie-especificidad en la construcción de los gorgonáceos. Dentro de estos se destacan: la proporcionalidad entre la tasa de crecimiento de una rama y el nivel jerárquico al cual pertenece y la relación lineal entre la longitud total de la colonia y su número de ramas.

La red conformada por los canales longitudinales y sus conexiones se asemeja a un sistema pseudo-vascular continuo que la colonia podría utilizar para el transporte. De esta manera, interconecta la totalidad de la colonia y por ende participa en los procesos de crecimiento. Al parecer, en la extremidad de las ramas existen ocho canales alrededor del eje gorgónico, los cuales se unen en una masa volumétrica.

ANEXOS

Anexo A. Parámetros de las regresiones lineales del crecimiento de las ramas en función de sus niveles jerárquicos. Solamente las colonias 3 y 5 parecen no seguir un modelo lineal confiable.

	Colonias									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Pendiente	-1,09	-0,47	-0,22	-1,09	0,02	-1,19	-0,36	-0,65	-1,54	-0,24
Intercepto	4,74	2,34	2,1	5,31	0,92	4,91	1,67	3,60	7,50	1,07
r	0,99	0,97	0,39	0,96	0,03	0,91	0,99	0,87	0,99	0,81
R²	0,99	0,94	0,15	0,92	0,0009	0,81	0,97	0,76	0,98	0,65

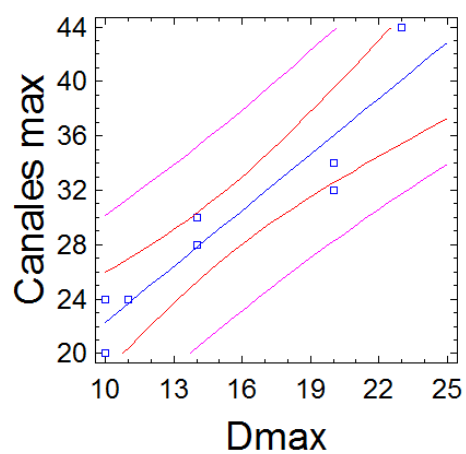
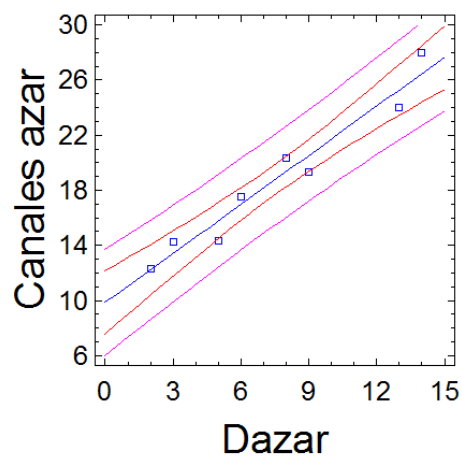
Anexo B. Número promedio de ramificaciones de las ramas pertenecientes a los 4 niveles jerárquicos y probabilidad (p) para crecer a un rango superior. Los números entre paréntesis indican los rangos de longitudes, en los cuales, se observó un mayor crecimiento.

	Ramas			
	Nivel 4	Nivel 3	Nivel 2	Nivel 1
Ramificaciones por colonia	1,90	3,90	2,00	1,10
Crecimiento máximo (p)	0,05	0,27	0,33	0,44
Rango de longitud	(1)	(2 y 3)	(3 y 4)	(4 y 5)

Anexo C. Parámetros que muestran una cierta organización en la arquitectura de la colonia. L_I , L_{II} , L_{III} y L_{IV} representan las longitudes promedio de las ramas de cada nivel jerárquico. En las pruebas estadísticas, con un nivel de confianza del 95 %, no se rechazaron ninguna hipótesis.

Colonia	L_{II} / L_I	L_{III} / L_{II}	L_{IV} / L_{III}
1	0,254	0,661	0,963
2	0,226	0,500	0,603
3	0,292	0,827	0,542
4	0,235	0,591	0,950
5	0,244	0,483	0,805
6	0,255	0,512	0,790
7	0,262	0,501	0,690
8	0,232	0,521	0,713
9	0,227	0,435	0,776
10	0,154	0,638	0,829
11	0,270	0,555	0,768
12	0,191	0,709	0,631
13	0,239	0,728	0,689
14	0,252	0,503	0,981
15	0,204	0,749	0,686
16	0,185	0,760	0,845
17	0,256	0,564	0,657
18	0,288	0,694	0,526
19	0,245	0,634	0,605
Promedio	0,24	0,61	0,74
Desviación estándar	0,03	0,11	0,14
Prueba de hipótesis	$H_0 = 1/4$ $H_a \neq 1/4$	$H_0 = 2/3$ $H_a \neq 2/3$	$H_0 = 3/4$ $H_a \neq 3/4$
Estadístico t	-1,58	-1,98	-0,34
p-value	0,13	0,06	0,74

Anexo D. Representación grafica de la relación lineal entre el numero de canales internos y las longitudes **Dazar** (cm) y **Dmax** (cm). Las ecuaciones correspondientes son $y = 1,37x + 8,58$ ($r=0,98$; $R^2= 0,95$) y, $y = 1,19x + 8,86$ respectivamente ($r=0,94$; $R^2= 0,88$)



BIBLIOGRAFIA

Anderson, A.J., F.T. Mackenzie y A. Lerman. 2006. Coastal ocean CO₂—carbonic acid—carbonate sediment system of the Anthropocene. *Global Biogeochemistry*. 10: 58-65.

Barham, E. y I.E. Davies. 1968. Gorgonian and water motion studies in the Gulf of California. *Underwater Naturalist*, 5: 24-28.

Bayer, F.M. 1973. Colonial organization in Octocorals. En: Boardman, R.S., A.H. Cheetham and W.A. Oliver. *Animal colonies, development and function through time*. Dowden, Hutchinson and Ross (eds.), Stroudsburg. 69-93.

Blackstone, N.W. 1996. Gastrovascular flow and colony development in two colonial hydroids. *Biological Bulletin*, 190: 56-68.

Bradfield, A.E. y G. Chapman. 1967. The respiration of *Pteroides griseum* (Bohadsch), a pennatulid coelenterate. *Exp. Biol.* 46 (1): 97-104.

Brazeau, D.A. y H.R. Lasker. 1988. Inter- and intraspecific variation in Gorgonian colony morphology: quantifying branching patterns in arborescent animals. *Coral Reefs*, 7: 139-143.

Brazeau, D.A. 1992. Growth rate and growth strategy in a clonal marine invertebrate. The Caribbean octocoral *Briarum asbestinum*. *Biological Bulletin*, 183: 269-277.

Cadena, N.J. y J.A. Sánchez. 2010. Colony growth strategy in a Caribbean harvested octocoral. *Marine Biology* (in press).

Cadena, N.J., C. Rey, M. Hernández-Hoyos, S. Teillaud, N. Ardila y J.A. Sánchez. 2010. Linking local to global properties in branching modular networks: gorgonian coral colonies. *Marine Biology*. Published online: 7 January 2010. DOI 10.1007/s00227-009-1380-1.

- Caldeira, K. y M. Wickett. 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110: 32-48.
- Carlisle, J.G., C.H. Turner y E.E. Ebert. 1964. Artificial habitat in the Marine Environment. *Californian Fish Game. Fish Bulletin*. 124: 66-75.
- Chapman, D.M. 1974. Cnidarian histology. En: Muscatine L. y H.M. Lenhoff. *Coelenterate Biology. Reviews and New Perspectives* (eds). Academic Press, New York. 92 p.
- Done, T.J. 1987. Simulations of the recovery of pre-disturbance size structure in populations of *Porites* spp. Damaged by crown of thorns starfish. *Marine Biology*. 100: 51-61.
- Drohan, A.F., D.A. Thoney y A.C. Baker. 2005. Synergistic effect of high temperature and ultraviolet-b radiation on the gorgonian *Eunicea tourneforti* (Octocorallia: Alcyonacea: Plexauridae). *Bulletin of Marine Science*. 77: 257–266.
- Dudgeon, S.R. y L.W. Buss. 1996. Growing with the flow: on the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia*. *American Naturalist*. 147: 668-691.
- Faustin, D.G. y R.N. Mariscal. 1991. Cnidaria: Anthozoa. En: Harrison F.W. y J.A. Westfall. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, (2). Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. Wiley-Liss (eds.), New York. 267-358.
- Gateño, D., A. Israel., Y. Barki y B. Rinkevich. 1998. Gastrovascular Circulation in an Octocoral: Evidence of Significant Transport of Coral and Symbiont Cells. *Biological Bulletin*, 194: 178-186.
- Gladfelter, E.H. 1983. Circulation of fluids in the gastrovascular system of the reef coral *Acropora cervicornis*. *Biol. Bull*. 165: 619-636.

Goneaga, C. 1990. The state of coral reefs in the Wider Caribbean. *Interciencia*, 16: 12-20.

Grigg, R.W. 1970. Ecology and population dynamics of the gorgonians *Muricea californica* and *Muricea fruticosa*. Ph.D. Thesis. University of Californian at San Diego. 261p.

Grigg, R.W. 1974. Growth rings: annual periodicity in two gorgonian corals. *Ecology*. 55: 419-463.

Hickson, S.J. 1940. The species of the genus *Acabaria* in the Red Sea. *Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaya*. 2: 3-22.

Jameson, S.C., J.W. McManus y M.D. Spalding. 1995. State of the reefs: Regional and global perspectives. International Coral Reef Initiative Executive Secretariat Background Paper. 32 p.

Jensen P.R., C.D. Harvell, K. Wirtz y W. Fenical. 1996. Antimicrobial activity of extracts of Caribbean gorgonian corals. *Marine Biology*. 125: 411-419.

Kleypass, J.R., V. Feely, C. Fabry, C.S. Langdon and L. Robbins. 2006. Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: A guide for future research. A report from a workshop sponsored by the National Science Foundation, the National Oceanic and Atmospheric Administration, and the U.S. Geological Survey.

Laborel, J. 1960. Contribution à l'étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*. 33: 20 p.

Lang J., J.C. Alcolado, M. Carricart-Ganivet, M. Chiappone, A. Curran, P. Dustan, G. Gaudian, F. Gerales, S. Gittings, R. Smith, W. Tunnell and J. Wienen. 1998. Status of coral reefs in the northern areas of the Wider Caribbean. 123-134. En: Status of coral reefs of the world: 1998 (C. Wilkinson, Ed.). Global Coral Reef Monitoring Network. Australian Institute of Marine Science.

- Lasker, H.R. y M.A. Coffroth. 1983. Octocoral distributions at the Carrie Bow Cay, Belize. *Marine Ecology Progress Series*. 13: 21-28.
- Lasker, H.R., M.L. Boller, J. Castanaro y J.A. Sánchez. 2003. Determinate growth and modularity in a Gorgonian Octocoral. *Biological Bulletin*. 205: 319-330.
- MacNeil, B.I. y R.J. Matear. 2006. Projected climate change impact on oceanic acidification. *Carbon Balance and Management*, 1:2.
- Manrique, N., S. Bejarano y J. Garzón. 2006. Crecimiento del abanico de mar *Gorgonia ventalina* (Linnaeus, 1758) (Cnidaria: Gorgonidae) en el área de Santa Marta, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 32: 77-90.
- Meszaros, A. y C. Bigger. 1999. Qualitative and quantitative Study of wound healing process in the Coelenterate, *Plexaurella fusifera*. *Journal of Invertebrate Pathology*. 73: 321-331.
- Mitchell, N.D., M.R. Dardeau y W. Schroeder. 1993. Colony morphology age structure and relative growth of two gorgonian corals: *Leptogorgia lebes* and *Leptogorgia virgulata*, from the northern Gulf of Mexico. *Coral Reefs*, 12: 65-70.
- Murdoch, G.R. 1978. Circulation and digestion of food in the gastrovascular system of gorgonian octocorals (Cnidaria; Anthozoa). *Bulletin of Marine Science*. 28: 363-370.
- Oren, U., Y. Benayahu, H. Lubinevsky y Y. Loya. 2001. Colony integration during regeneration in the stony coral *Favia fava*. *Ecology*. 82: 802-813.
- Orr, J. C., V.J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S.C. Doney, R.A. Feely, N. Gruber y A. Ishida. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*. 437: 681-686.
- Pelejero, C., E. Calvo, M.T. McCulloch, J. F. Marshall, M.K. Gagan, J.M. Lough y B.N.

Opdyke. 2005. Preindustrial to modern interdecadal variability in coral reef pH. *Science*. 309: 2204–2207.

Petes, L. E., C.D. Harvell, E.C. Peters, M.A.H. Webb y K.M. Mullen. 2003. Pathogens Compromise Reproduction and Induce Melanization in Caribbean Sea Fans. *Marine Ecology Progress Series*. 264: 167-171.

Philippot, V. 1987. Annotated check list of the Gorgonacea from Martinique and Guadeloupe Island. *Atoll research bulletin*. 303p.

Pratt, E. M. 1905. The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogleal cell plexus. *Microsc. Sci*. 49: 327-362.

Rees, J., L.V. Davis y H.M. Lenhof. 1970. Paths and rates of food distribution in the colonial hydroid *Pennaria*. *Camp. Biochem. Physiol*. 34: 309-316.

Richter, J.P. 1939. *The Literary Works of Leonardo da Vinci*. Oxford University Press. London.

Riesebell, U., I. Zondervan, B. Rost, P.D. Tortell, R.E. Zeebe y F.M. Morel. 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*. 407: 364-367.

Riedl, R. 1966. *Biologie des Meereshohlen*. Parey. 636 p.

Roosen-Runge, E.C. 1967. Gastrovascular system of small hydromedusae: Mechanisms of circulation. *Science*. 156: 74-76.

Sánchez, J.A. 2002. Dynamics and evolution of branching colonial forming marine modular organisms. Dissertation submitted to Faculty of Graduate School of the State University of New York at Buffalo for the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. Department of Biological Sciences.

Sánchez, J.A. 2004. Evolution and dynamics of branching colonial form in marine modular cnidarians: Gorgonian Octocorals. *Hidrobiologia*. 530: 283-290.

Sánchez, J.A. y H.R. Lasker. 2003. Do multi-branched colonial organisms exceed normal growth after partial mortality? *The Royal Society. Biology Letters*. 271: 117-120.

Sánchez, J.A., H.R. Lasker, W. Zeng, V.R. Coluci y C. Simpson. 2003. How similar are branching network in nature? A view from the ocean: Caribbean gorgonian corals. Letter to the Editor. *Journal of Theoretical Biology*. 222: 135-138.

Sánchez, J.A., H.R. Lasker, E.G. Nepomuceno, J.D. Sánchez y M.J. Woldenberg. 2007. Branching and Self-Organization in Marine Modular Colonial Organisms: A Model. *The American Naturalist*. 163: 24-39.

Schlichter, D. 1991. A perforated gastrovascular cavity in *Leptoseris fragilis*. A new strategy to improve heterotrophic nutrition in corals. *Naturwissenschaften*. 78: 467-469.

Schlichter, D. 1992. A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep-water coral *Leprosieris fragilis*: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition. *Helgol. Meeresunters*. 45: 423-443.

Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi y T. Kira. 1964. A quantitative analysis of plant form-the Pipe Model Theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*. 14: 97-105.

Theodor, J. y M. Denisot. 1965. Contribution à l'étude des gorgones. *Vie Milieu*. 16: 237-241.

Turcotte, D.L., J.D. Pelletier y W.I. Newman. 1998. Network with side branching in biology. *Journal of Theoretical Biology*. 193: 577-592.

West, G.B., J.H. Brown y B.J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plan vascular systems. *Nature*. 400: 664-667.

Woodley, J.D. 1995. Tropical Americas regional report on the issues and activities associated with coral reefs and related ecosystems. Prepared for the 1995 International Coral Reef Initiative Workshop. CARICOMP. 63 p.

Wright, J.L.C. y R. D. Dawe. 1987. An improved route to pregna-5,20-dien-3P-o1 (muricin aglycone):Carbon and proton nuclear magnetic resonance assignments for the aglycone and a number of related pregnene derivatives. Canadian Journal of Chemistry. 37: 115-134.

Yoshioka, P.M. 1991. A comparison of the survivorship and growth of shallow-water gorgonian species of Puerto Rico. Marine Ecology Progress Series. 69: 253-260.