



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)**

**DETERMINACIÓN DEL EFECTO DEL TIPO DE COBERTURA DEL SUSTRATO
SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE GORGONIAS NO
SIMBIÓTICAS EN LA COSTA DE OAXACA, MÉXICO.**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
ROSALINDA ABEYTIA SÁNCHEZ**

**TUTOR PRINCIPAL:
DR. ERIC JORDÁN DAHLGREN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR:
DRA. ANASTAZIA BANASZAK
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**DR. GUILLERMO HORTA PUGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**DR. RODOLFO RIOJA NIETO
UMDI-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS**

Puerto Morelos, Q. Roo. Marzo, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**DETERMINACIÓN DEL EFECTO DEL TIPO DE COBERTURA DEL SUSTRATO
SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE GORGONIAS NO
SIMBIÓTICAS EN LA COSTA DE OAXACA, MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

ROSALINDA ABEYTIA SÁNCHEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ERIC JORDÁN DAHLGREN

COMITÉ TUTORAL: DRA. ANASTAZIA BANASZAK

DR. GUILLERMO HORTA PUGA

DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO

DR. RODOLFO RIOJA NIETO

Puerto Morelos, Q. Roo. Marzo, 2018

Agradecimientos

A mi director de tesis Dr. Eric Jordán Dahlgren por enseñarme lo más valioso que obtuve de la maestría que es como aprender a aprender.

A mi comité tutorial Dra. Anastazia Banaszak, Dr. Guillermo Horta Puga, Dr. Roberto Iglesias Prieto y Dr. Rodolfo Rioja Nieto, por sus importantes contribuciones y consejos para la elaboración de este proyecto.

A todo el personal de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales en especial a M en C Rosa Elisa Rodríguez y Dr. Lorenzo Álvarez Filip por su ayuda y consejos.

A todas las instituciones que hicieron posible este trabajo: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM, Consejo Nacional de Ciencia y tecnología.

Al personal de posgrado Guadalupe Godoy Medina, Gabriela Almaraz Mejía, M en C Diana Juárez Bustos y Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez.

Resumen

Se determinó la relación entre la abundancia relativa de especies de gorgonias y estructura de tallas, con la composición y el porcentaje relativo de cobertura biótica del bentos, con el fin de entender como las poblaciones de gorgonias varían en relación al tipo de comunidad que habita el sustrato, las posibles interacciones entre gorgonáceo-cobertura y como éstas interacciones pueden modificar la estructura de la comunidad. Se seleccionaron dos sitios de muestreo en la costa de Oaxaca con ambientes y comunidades diferentes. El muestreo se realizó al azar, por medio de foto-cuadrantes (1.0 m de ancho x 0.66 m de largo), cada sitio consistió de dos replicas y de 120 unidades de muestreo. En cada imagen se realizó un censo total de la abundancia relativa de especies, se midió el ancho de todas las colonias presentes y se determinó el porcentaje de cobertura del sustrato mediante un muestreo por puntos al azar. La relación entre la abundancia de gorgonias y los tipos y superficie de coberturas, se determinó por medio de modelos lineales generalizados con distribución de Poisson y modelos cero inflados con distribución binomial negativa. Para observar si existieron diferencias en la distribución de tallas en función de la superficie ocupada por los diferentes tipos de cobertura se utilizaron curvas de densidad de las distribuciones de tallas mediante la estimación no paramétrica de densidad de Kernel. Los resultados mostraron que sólo en algunos casos existió una relación entre la abundancia relativa de gorgonias y la superficie de las diferentes categorías de cobertura. *Leptogorgia cuspidata* en el sitio Tijera presentó una relación positiva con las algas costrosas no coralinas, mientras que *Leptogorgia ena* la tuvo con las algas calcáreas, indicando que posiblemente estas coberturas proporcionan sustrato adecuado para el asentamiento y supervivencia. La cobertura de esponjas fue la que presentó una relación negativa significativa y de mayor magnitud con la abundancia de *L. cuspidata* y *L. ena* en Tijera, seguida por los balanos y el turf, sugiriendo que estas coberturas probablemente inhiben el reclutamiento o aumentan la mortalidad de estas especies. En Agua Blanca *Pacifigorgia pulchra* presentó una relación negativa con las algas calcáreas, algas costrosas coralinas y los hidrozoarios, mientras que *Pacifigorgia englemanni* presentó una relación negativa con las algas costrosas no coralinas, y positiva con las algas calcáreas. Cuando se compararon las distribuciones de tallas, en Tijera se observó que con porcentajes altos de las coberturas que presentaron una relación negativa con la abundancia de *L. cuspidata* (turf y esponjas), se encontró una menor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media, a diferencia de las coberturas que presentaron una relación positiva con la abundancia (TAP y CCA), en las cuales se observó una mayor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media. En Agua Blanca no se encontraron diferencias en la estructura de tallas en ninguna de las especies, cuando se compararon porcentajes altos y bajos de las coberturas. En el presente estudio los datos proveen evidencia consistente de las relaciones encontradas, sin embargo, se requiere de un análisis experimental para probar una relación de causalidad entre la variación en la abundancia relativa de especies de gorgonias y el cambio en la superficie del tipo de cobertura.

Palabras clave: gorgonias, cobertura, sustrato, competencia.

Contenido

| | | |
|---------|--|----|
| 1 | Introducción | 11 |
| 1.1 | Antecedentes generales | 13 |
| 1.2 | Antecedentes específicos | 15 |
| 2 | Justificación | 16 |
| 3 | Hipótesis | 16 |
| 4 | Objetivos..... | 16 |
| 4.1 | General..... | 16 |
| 4.2 | Específicos..... | 16 |
| 5 | Área de estudio..... | 17 |
| 5.1 | Sitios de Muestreo | 18 |
| 6 | Métodos..... | 18 |
| 6.1 | Diseño y protocolo de muestreo de campo | 18 |
| 6.1.1 | Definición del área de muestreo | 19 |
| 6.1.2 | Elección de la técnica de muestreo | 19 |
| 6.1.3 | Determinación del tamaño de la unidad de muestreo | 20 |
| 6.1.4 | Tamaño de muestra y Replicación | 20 |
| 6.1.5 | Distribución de las unidades de muestreo | 21 |
| 6.2 | Identificación de las especies de gorgonias..... | 21 |
| 6.3 | Protocolo de Muestreo de imágenes | 21 |
| 6.3.1 | Muestreo de las imágenes para estimar abundancia de especies y tallas | 21 |
| 6.3.2 | Muestreo de las imágenes para estimar cobertura | 22 |
| 6.4 | Confirmación del tamaño de muestra suficiente | 22 |
| 6.4.1 | Confirmación del tamaño de muestra para la estimación de la abundancia de Gorgonias | 22 |
| 6.4.2 | Confirmación del tamaño de muestra para la estimación de la superficie de los diferentes tipos de cobertura..... | 23 |
| 6.4.2.2 | Estimación de la superficie relativa de los tipos de cobertura | 24 |
| 6.5 | Análisis estadísticos de los datos | 25 |
| 6.5.1 | Patrones de Abundancia de especies y cobertura | 26 |
| | Una vez que se seleccionó el modelo óptimo (mínimo adecuado), se realizó la validación del modelo por medio de un análisis de residuales. En este proceso se verificó si se violó el supuesto de independencia graficando los residuales con respecto a los valores ajustados y con respecto a cada variable explicatoria..... | 29 |
| 6.5.2 | Relaciones talla - tipo de cobertura | 29 |

| | | |
|-------|--|----|
| 7 | Resultados | 30 |
| 7.1 | Análisis exploratorios..... | 30 |
| 7.1.1 | Composición específica y patrones de abundancia relativa | 30 |
| 7.1.2 | Patrones de cobertura..... | 31 |
| 7.1.3 | Análisis de similitud entre replicas (estaciones) y sitios | 32 |
| 7.2 | Relación entre Abundancia y Tipo de Coberturas | 35 |
| 7.2.1 | Análisis de colinealidad | 35 |
| 7.2.2 | Selección del modelo..... | 39 |
| 7.3 | Relación tallas - tipo de cobertura..... | 43 |
| 8 | Discusión..... | 47 |
| 9 | Conclusión | 54 |
| 10 | ANEXO 1: Fotografías de los sitios de muestro | 56 |
| 11 | Anexo 2: Distribución de las unidades de muestreo-(colocación de los puntos de referencia) | 59 |
| 12 | Anexo 3: Plano del área de muestreo | 60 |
| 13 | Anexo 4: Muestreo de las imágenes para estimar abundancia de especies y tallas | 61 |
| 14 | Anexo 5: Muestreo de las imágenes para estimar cobertura | 61 |
| 15 | Referencias | 62 |

Lista de Figuras

| | | |
|--------|---|----|
| FIG. 1 | ÁREA DE ESTUDIO Y SITIOS DE MUESTREO..... | 18 |
| FIG. 2 | RELACIÓN ENTRE LA DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LA ABUNDANCIA DE L. ENA Y EL NÚMERO DE UNIDADES DE MUESTREO. DEBIDO A QUE LAS CURVAS DE DESVIACIÓN ESTÁNDAR ACUMULADA SE VEN AFECTADAS POR LA FORMA EN QUE SE ORDENAN LOS DATOS, SE REALIZARON CINCO CURVAS CON ORDENAMIENTOS DIFERENTES. | 23 |
| FIG. 3 | RELACIÓN ENTRE LA DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LA COBERTURA DE ALGAS CALCÁREAS Y EL NÚMERO DE PUNTOS PARA SU ESTIMACIÓN. DEBIDO A QUE LAS CURVAS DE DESVIACIÓN ESTÁNDAR ACUMULADA SE VEN AFECTADAS POR LA FORMA EN QUE SE ORDENAN LOS DATOS, SE REALIZARON CINCO CURVAS CON ORDENAMIENTOS DIFERENTES..... | 25 |
| FIG. 4 | ESTIMACIÓN DE LA PRECISIÓN DE 60 PUNTOS CON BASE A 5 REPETICIONES.... | 25 |

| | |
|--|----|
| FIG. 5 ABUNDANCIA RELATIVA DE ESPECIES EN TIJERA Y AGUA BLANCA. | 31 |
| FIG. 6 ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS GRUPOS MORFOLÓGICOS DE LOS SUSTRATOS PRESENTES EN TIJERA Y AGUA BLANCA. ACC = ALGAS COSTROSAS CORALINAS, CAL = ALGAS CALCÁREAS, CAR = ALGAS CARNOSAS, TAP = ALGAS COSTROSAS NO CORALINAS, TURF, ESP = ESPONJAS, BAL = BALANOS, BRI = BRIOZOARIOS, HID = HIDROZOARIOS, ARE = ARENA, ASD = ASCIDIAS, COR = CORALES, ANE = ANÉMONAS..... | 32 |
| FIG. 7 ORDENAMIENTO MULTIVARIADO (NMDS) CON CLÚSTER SOBRELAPADOS (20%), BASADA EN LA ABUNDANCIA RELATIVA DE ESPECIES POR ESTACIONES DE MUESTREO. Δ = TIJERA ESTACIÓN 1, Δ =TIJERA ESTACIÓN 2, \square = AGUA BLANCA ESTACIÓN 1, \square = AGUA BLANCA ESTACIÓN 2..... | 33 |
| FIG. 8 ORDENACIÓN MULTIVARIADA (NMDS) CON CLÚSTER SOBRELAPADOS (55%), BASADA EN LA ABUNDANCIA DE LAS CATEGORÍAS DE COBERTURA POR ESTACIONES DE MUESTREO. Δ = TIJERA ESTACIÓN 1, Δ =TIJERA ESTACIÓN 2, \square = AGUA BLANCA ESTACIÓN 1, \square = AGUA BLANCA ESTACIÓN 2 | 35 |
| FIG. 9 GRÁFICO DE PAREJAS ENTRE TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS DEL SITIO TIJERA. LOS NÚMEROS INDICAN LOS COEFICIENTES DE CORRELACIÓN ABSOLUTA. EL TAMAÑO DEL NÚMERO ES PROPORCIONAL A SU MAGNITUD. | 37 |
| FIG. 10 GRÁFICO DE PAREJAS ENTRE TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS DEL SITIO AGUA BLANCA. LOS NÚMEROS INDICAN LOS COEFICIENTES DE CORRELACIÓN ABSOLUTA. EL TAMAÑO DEL NÚMERO ES PROPORCIONAL A SU MAGNITUD..... | 38 |
| FIG. 11 COMPARACIONES DE LAS ESTIMACIONES DE DENSIDAD DE KERNEL PARA L. CUSPIDATA. LA LÍNEA COLOR VERDE Y ROJO REPRESENTAN LAS ESTIMACIONES DE DENSIDAD DE KERNEL PARA LA ESTRUCTURA DE TALLAS CON VALORES BAJOS Y ALTOS DE COBERTURA DE ALGAS COSTROSAS NO CORALINAS (A), TURF (B) Y ESPONJAS (C), RESPECTIVAMENTE. LA BANDA AZUL REPRESENTA UN ERROR ESTÁNDAR ARRIBA Y ABAJO DEL MODELO NULO DE NO DIFERENCIAS ENTRE PARES DE CURVAS | 45 |

Lista de cuadros

| | |
|---|----|
| CUADRO 1. ESPECIES PRESENTES EN TIJERA Y AGUA BLANCA | 30 |
| CUADRO 2 PRUEBAS PAREADAS DEL ANOSIM ENTRE ESTACIONES DE MUESTREO. T1 = TIJERA ESTACIÓN 1, T2 = TIJERA ESTACIÓN 2, A1 = AGUA BLANCA ESTACIÓN 1, A2 = AGUA BLANCA ESTACIÓN 2. | 33 |
| CUADRO 3 VIF POR ESPECIE INCLUYENDO TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS. | 38 |
| CUADRO 4 VIF POR ESPECIE INCLUYENDO TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS CON EXCEPCIÓN DE CCA..... | 38 |
| CUADRO 5 VIF POR ESPECIE INCLUYENDO TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS. P.PU = PACIFIGORGIA PULCHRA, P.EN = PACIFIGORGIA ENGELMMANI, P.AD = PACIFIGORGIA ADAMSII, P.RU = PACIFIGORGIA RUTILA, L.ALB = LEPTOGORGIA ALBA, L.CUS = LEPTOGORGIA CUSPIDATA..... | 39 |
| CUADRO 6 VIF POR ESPECIE INCLUYENDO TODAS LAS VARIABLES EXPLICATORIAS CON EXCEPCIÓN DE TURF. P.PU = PACIFIGORGIA PULCHRA, P.EN = PACIFIGORGIA ENGELMMANI, P.AD = PACIFIGORGIA ADAMSII, P.RU = PACIFIGORGIA RUTILA, L.ALB = LEPTOGORGIA ALBA, L.CUS = LEPTOGORGIA CUSPIDATA..... | 39 |
| CUADRO 7 RESULTADOS NUMÉRICOS DEL MODELO QUASI-POISSON PARA L. CUSPIDATA. | 40 |
| CUADRO 8 RESULTADOS NUMÉRICOS DEL MODELO QUASI-POISSON PARA L. ENA. ... | 41 |
| CUADRO 9 RESULTADOS NUMÉRICOS DEL MODELO QUASI-POISSON PARA P. PULCHRA..... | 41 |
| CUADRO 10 RESULTADOS NUMÉRICOS DEL MODELO QUASI-POISSON PARA P. ENGELMMANI..... | 42 |
| CUADRO 11 RELACIONES APARENTES ENTRE LAS ESPECIES Y LAS COBERTURAS EN EL SITIO AGUA BLANCA. | 42 |
| CUADRO 12 PRUEBA PERMUTACIÓN BASADA EN DIFERENCIAS DE LA FORMA ENTRE PARES DE CURVAS DE LA ESTRUCTURA DE TALLAS EN RELACIÓN A UNA SUPERFICIE DE COBERTURA BAJO Y ALTO PARA. L. CUSPIDATA. SE PUEDE OBSERVAR PARA CADA CATEGORÍA EL LÍMITE DE LA PARTICIÓN ENTRE PORCENTAJE DE COBERTURA ALTO Y BAJO, LA TALLA PROMEDIO, NUMERO DE | |

| | |
|---|----|
| COLONIAS INCLUIDAS PARA CADA DIVISIÓN Y EL NIVEL DE SIGNIFICANCIA (P) PARA CADA COMPARACIÓN DE PARES DE CURVA..... | 44 |
| CUADRO 13 PRUEBA PERMUTACIÓN BASADA EN DIFERENCIAS DE LA FORMA ENTRE PARES DE CURVAS DE LA ESTRUCTURA DE TALLAS EN RELACIÓN A UNA SUPERFICIE DE COBERTURA BAJO Y ALTO PARA. P. ADAMSII. SE PUEDE OBSERVAR PARA CADA CATEGORÍA EL LÍMITE DE LA PARTICIÓN ENTRE PORCENTAJE DE COBERTURA ALTO Y BAJO, LA TALLA PROMEDIO, NUMERO DE COLONIAS INCLUIDAS PARA CADA DIVISIÓN Y EL NIVEL DE SIGNIFICANCIA (P) PARA CADA COMPARACIÓN DE PARES DE CURVA. | 46 |
| CUADRO 14 PRUEBA PERMUTACIÓN BASADA EN DIFERENCIAS DE LA FORMA ENTRE PARES DE CURVAS DE LA ESTRUCTURA DE TALLAS EN RELACIÓN A UNA SUPERFICIE DE COBERTURA BAJO Y ALTO PARA. P. ENGELMANNI. SE PUEDE OBSERVAR PARA CADA CATEGORÍA EL LÍMITE DE LA PARTICIÓN ENTRE PORCENTAJE DE COBERTURA ALTO Y BAJO, LA TALLA PROMEDIO, NUMERO DE COLONIAS INCLUIDAS PARA CADA DIVISIÓN Y EL NIVEL DE SIGNIFICANCIA (P) PARA CADA COMPARACIÓN DE PARES DE CURVA..... | 46 |

1 Introducción

Las gorgonias son invertebrados sésiles que se distribuyen en todos los océanos del mundo, desde la zona intermareal hasta profundidades superiores a los 4000 m (Alderslade 1984, Roberts 2006, Cairns 2007). Pueden crecer en paredes verticales, por lo general perpendiculares al flujo de la corriente (Grigg 1972, Muzik y Wainwright 1977), o en el fondo, ya sea sobre rocas o pegados a pedazos de coral muerto o conchas (Breedy y Calvo 2000). Se encuentran entre los componentes más abundantes en los arrecifes de coral del Caribe (Kinzie 1973, Lasker y Coffoth 1983, Guzmán y Cortés 1985, Jordán 1979, 1989, Sánchez 1999), del Indo-Pacífico (Dinesen 1983, Dai 1991, Goh y Chou 1994, 1995, Fabricius y De'Ath 2008) y en los fondos rocosos del Mediterráneo (Mistri y Ceccherelli 1994, Weinbauer y Velimirov 1996, Coma et al. 1998, Rossi et al. 2004, Linares et al. 2005) y del Pacífico Oriental Tropical (Reyes-Bonilla et al. 1997, Breedy y Guzmán 2003, Guzmán et al. 2004, Breedy et al. 2012).

Las gorgonias son de gran importancia ecológica en la comunidad béntica (Bayer 1961, Kinzie 1973, Grigg 1974, Fabricius y De'ath 2008), ya que pueden llegar a conformar hábitats tridimensionales complejos que crean nichos para muchas especies asociadas y contribuyen a mantener la biodiversidad en las comunidades marinas en donde están presentes (Lasker y Coffroth 1983, Fabricius et al. 1995, Ribes et al. 1998, Mosher y Watling 2009). Las comunidades de gorgonias también crean zonas de forrajeo y protección que favorecen las agregaciones de peces de interés económico durante su época de reproducción (Alcolado 1981, Sánchez et al. 1998).

La distribución de gorgonias y su estructura comunitaria en diferentes hábitats está determinada por factores físicos y biológicos, como la disponibilidad de sustrato (Kinzie 1973, Goldberg 1973, Botero 1987, Jordán 1989, Yoshioka 1989, Goh y Chou 1994), la batimetría (Bayer 1961, Goldberg 1973, Opresko 1973, Dinesen 1983, Goh y Chou 1994, Sánchez et al. 1998), la intensidad del oleaje (Birkerland 1974, Alcolado 1981, Dinesen 1983, Yoshioka y Yoshioka 1989, Sánchez et al. 1998), la luz (Opresko 1973, Grigg 1974, Goh y Chou 1994, Fabricius y De'ath 2008) y el transporte de sedimentos (Opresko 1973, Yoshioka y Yoshioka 1989, Dai 1991, Goh y Chou 1994).

La disponibilidad de un sustrato adecuado para el asentamiento de larvas de gorgonias y su supervivencia es un factor determinante en su éxito poblacional (Kinzie

1973, Goldberg 1973, Grigg 1977, Lasker et al. 1988, Jordán 1989, Yoshioka 1989, Goh y Chou 1994, Sánchez 1998), e influye en el establecimiento y en la persistencia de comunidades bénticas marinas asociadas a éstos (Grigg 1974, Linares et al. 2007). El que un sustrato sea adecuado dependerá de diversos factores biológicos y físicos. De estos últimos, uno de los más importantes es el sedimento, ya que puede llegar a inhibir el reclutamiento de larvas, causar abrasión y enterramiento (Gotelli 1988, Yoshioka y Yoshioka 1989, Williamson et al. 2011). La acumulación de sedimento es influenciada por el movimiento del agua, ya que, dependiendo de su magnitud, puede resuspenderlo y transportarlo. Las características topográficas del sustrato, principalmente la pendiente y la rugosidad, también son factores influyentes, ya que a mayor pendiente y menor rugosidad la acumulación de sedimentos es menor y viceversa (Yoshioka y Yoshioka 1989).

La disponibilidad de un sustrato adecuado para el establecimiento y supervivencia de gorgonias dependerá, además, de la presencia de otros grupos bióticos que tengan la capacidad de cubrirlo (Connell y Slatyer 1977, Jackson 1977, Sebens 1982, McLean y Yoshioka 2008). Entre los principales grupos bióticos reportados, que compiten por sustrato con las gorgonias, se encuentran las ascidias (Sebens 1982), las esponjas (McLean y Yoshioka 2008), las macroalgas (Kuffner et al. 2006), los corales escleractinios (Lang 1973, Jackson y Hughes 1985), los briozoarios (Buss 1980) y las algas filamentosas con sedimento intercalado (turf) (Linares et al. 2012).

Las condiciones de alta severidad ambiental producidas por la dinámica de sedimentos, así como la competencia por sustrato en forma de sobrecrecimiento de otros organismos, tienen un denominador común, afectan en mayor medida la supervivencia de las colonias pequeñas (vulnerables), y cuyo efecto va disminuyendo conforme aumenta el tamaño de la colonia (Yoshioka y Yoshioka 1989) debido a que se reduce el área de influencia (Jordán-Dahlgren 1989).

A pesar de la existencia efímera de sustratos desnudos, altamente competidos en los ambientes marinos, numerosas especies tienen éxito colonizando estos ambientes de severidad cambiante, debido a que se encuentran sujetos a disturbios periódicos que pueden eliminar a los organismos establecidos y proveer un espacio que puede ser recolonizado (Grigg 1977, Sebens 1984). Por lo anterior, el objetivo de este trabajo es contribuir a entender los patrones de distribución y abundancia en las

comunidades de gorgonias no simbióticas en función de la cobertura del sustrato, particularmente en colonias con las clases de talla más pequeñas, ya que son las más vulnerables al efecto del sedimento libre y sobrecrecimiento por otros organismos.

1.1 Antecedentes generales

Las gorgonias son cnidarios que pertenecen a la subclase Octocorallia que comprende tres subórdenes: Scleraxonia, Calcaxonia y Holaxonia, los cuales se distinguen por la estructura del eje central de la colonia (Williams y Cairns 2011). Las gorgonias representan un grupo geográfica y morfológicamente muy diverso con historias de vida muy poco conocidas para la mayoría de las especies (Brazeau y Lasker 1989, Orejas et al. 2002, Linares et al. 2008, Putron y Ryland 2009). Hasta ahora se han descrito 12 familias y 159 géneros de gorgonias en el mundo (Williams y Cairns 2011).

Las gorgonias se caracterizan por presentar una alta longevidad (más de 60 años) y un lento crecimiento, con tasas de mortalidad altas como reclutas y colonias juveniles (Coma et al. 2001) y bajas como adultos (Coma et al. 2004, Linares et al. 2007). La mayoría de las especies de gorgonias son dioicos y presentan dentro de la subclase dos tipos de reproducción sexual: los desovadores y los planuladores, con una frecuencia similar entre los dos modos de reproducción (Ribes et al. 2007). En las especies desovadoras la fertilización es externa y en las planuladoras es interna. Después de la fertilización se forma una larva plánula, que debe encontrar un sustrato adecuado para fijarse y posteriormente sufre una metamorfosis produciendo un pólipo primario, (Grigg 1977, Ben-Yosef y Benayahu 1999, Gutiérrez-Rodríguez y Lasker 2004). El asentamiento de larvas y el reclutamiento exitoso estarán influenciados por factores ambientales y biológicos como el tipo y la cobertura biótica del sustrato, las señales de luz y oscuridad, y el movimiento del agua. Las larvas de algunas especies de gorgonias presentan selectividad por el tipo de sustrato, mostrando un comportamiento fototáctico negativo (Alino y Coll 1989, Zeevi Ben-Yosef y Benayahu 1999, Benayahu y Loya 1987, Dahan y Benayahu 1997, Linares et al. 2008), mientras que otras prefieren asentarse sobre sustratos con turf, algas costrosas coralinas y sustratos rugosos (Benayahu y Loya 1984).

Algunos estudios indican que la supervivencia de las gorgonias que se encuentran entre las primeras clases de talla es baja (Grigg 1977, Farrant 1987, Lasker et al. 1998), debido a diversos factores físicos y procesos biológicos afectan la

supervivencia. Como se mencionó anteriormente, el desprendimiento de las colonias del sustrato, debido a los fuertes movimientos del agua durante tormentas, ha sido considerado una de las principales causas de mortalidad de gorgonias en aguas someras (Birkeland 1974, Yoshioka y Yoshioka 1991). La sedimentación también ha sido considerada otro factor que modula la estructura de las comunidades de gorgonias, provocando enterramiento y abrasión de las colonias (Gotelli 1988, GohyChou 1995, Yoshioka 2009, Tseng 2011).

La competencia por espacio es un proceso constante y en los organismos sésiles, usualmente ocurre creciendo directamente sobre otros organismos previamente establecidos (Weinbauer y Velimirov 2006, McLeaan y Yoshioka 2008). El mecanismo de sobrecrecimiento puede ser directo, ya sea físico o químico, asfixiando, agotando la disponibilidad de alimento a uno de los competidores o sombreando a los organismos fotosintéticos (Lang 1973, Jackson 1979, La Barre y Coll 1982, Sebens 1986). Un ejemplo, es la competencia que existe entre el octocoral *Alcyonium siderium* y la ascidia *Applidium*, la cual puede inhibir el reclutamiento del gorgonáceo o sobrecrecerlo completamente cuando las colonias de éste se encuentran en las primeras clases de talla. Un escape de *A. siderium* para evadir el sobrecrecimiento de la ascidia es llegar a las clases de talla más grandes (Sebens 1982). El sobrecrecimiento no siempre resulta en desplazamiento o muerte de uno de los competidores, como en el caso de la esponja *Desmapsamma* sp., que crece sobre el gorgonáceo *Briareum asbestinum* sin afectarlo y presentando una interacción mutualista (McLean y Yoshioka 2008).

Se han reportado eventos de mortalidad en gorgonias debido a enfermedades. En el Mar Caribe, aspergilosis es una enfermedad causada por un hongo que principalmente afecta *Gorgonia ventalina* y *G. flabellum* (Guzmán y Cortés 1984, Nagelkerken et al. 1997, Weir-Brush et al. 2004, Kim et al. 2006), causando alta mortalidad en sitios con alta incidencia y mayormente en colonias pequeñas (Toledo-Hernández et al. 2009). En el Mediterráneo se han reportado enfermedades causadas por cianobacterias en *Eunicella cavolinii* y *E. singularis* (Cerrano et al. 2000, Martin et al. 2002, Carella et al. 2014). En la Gran Barrera de Coral, poblaciones del gorgonáceo *Isis hippuris* han sido infectadas por hongos, causando pérdidas del tejido en las colonias (Morrison-Gardiner 2001).

La depredación de gorgonias no es común, posiblemente debido a las defensas químicas que poseen (Clare 1999, Gutiérrez-Rodríguez y Lasker 2004, Gutiérrez-Rodríguez et al. 2005, Ordáz et al. 2010). Una excepción notable, es *Cyphoma gibossum* que se alimenta de gorgonias en el Caribe y tiene un efecto importante en su supervivencia (Harvell y Suchanek 1987, Burkepile y Hay 2007).

1.2 Antecedentes específicos

En México las comunidades de gorgonias son poco conocidas y los estudios realizados se han centrado principalmente en el Caribe y Golfo de México (Jordán 1979, 1989, 2002). Poco se sabe de estas comunidades para el Pacífico mexicano, sobre las cuales solo existen dos estudios. Reyes-Bonilla et al. (1997), elaboraron un listado sistemático de especies de gorgonias para el arrecife de Cabo Pulmo, B.C., México, registrando 10 especies.

En la costa de Oaxaca, Abeytia-Sánchez et al. (2013) registró 28 especies de gorgonias en dos estratos de profundidad (0-25 m y 40-70 m) y observó que la mayor riqueza de especies se encuentra en el estrato profundo. Además, describió que la estructura de la comunidad entre 5 y 25 m de profundidad presentó la existencia de dos zonas, con una riqueza específica similar pero diferentes abundancias relativas, lo que llevó al cuestionamiento de cuáles son los posibles factores afectan los patrones de distribución observados.

Abeytia-Sánchez et al. (2013), estimó además el reclutamiento, crecimiento y mortalidad de *Leptogorgia alba* y *L. cuspidata* por un año a 5, 10 y 20 m de profundidad y encontró que ambas especies presentan un crecimiento lento (0.2-1.2 cm año⁻¹) y tallas pequeñas (1-15 cm). El desprendimiento de las colonias del sustrato fue la mayor causa de mortalidad para *L. alba* (distribuidas principalmente a 20 m), mientras que para *L. cuspidata* lo fue el sobrecrecimiento de algas (distribuidas principalmente entre 5 y 10 m), sugiriendo que los factores ambientales y biológicos presentes a diferentes profundidades afectan en diferente grado la supervivencia de las especies de gorgonias.

2 Justificación

La disponibilidad de un sustrato adecuado para el asentamiento y supervivencia de larvas y colonias de gorgonias es un factor determinante para su éxito poblacional. El sustrato es un recurso limitante, ya que éste también se encuentra ocupado por otros organismos sésiles que habitan en el bentos. Determinar la composición y el porcentaje relativo de cobertura por los diferentes grupos taxonómicos que ocupan el sustrato, así como su relación con la abundancia relativa de especies de gorgonias y estructura de tallas, constituye un primer paso para entender como las poblaciones de gorgonias varían en relación al tipo de comunidad que ocupa el bentos, así como para determinar las posibles interacciones entre gorgonáceo-cobertura y como éstas interacciones modelan la estructura de la comunidad, la cual es poco conocida en el Pacífico mexicano.

3 Hipótesis

Sí la abundancia relativa y/o las tallas de gorgonias de diferentes especies, tienen una relación con alguna de las diferentes categorías de organismos que ocupan el sustrato, entonces se espera que haya relaciones positivas o negativas.

4 Objetivos

4.1 General

- Estimar la relación entre la cobertura relativa de las diferentes categorías de organismos que ocupan el sustrato con la abundancia y talla de gorgonias en dos sitios con ambientes diferentes de la costa de Oaxaca, México.

4.2 Específicos

- Determinar la relación que existe entre la cobertura relativa de cada uno de los diferentes grupos taxonómicos que cubren el sustrato y la abundancia relativa de especies de gorgonias en Tijera y Agua Blanca.
- Determinar si existen diferencias significativas en la estructura de tallas de gorgonias en relación a la superficie cubierta por los diferentes grupos taxonómicos que ocupan el sustrato en Tijera y Agua Blanca.

5 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el Suroeste de la República Mexicana en la costa oaxaqueña pertenece a la provincia fisiográfica conocida como Zona Montañosa de la Costa del Suroeste Fig.1. Frente a ella la plataforma continental es muy angosta y la costa es principalmente rocosa y solamente en escasas porciones se desarrolla una incipiente planicie costera (Carranza-Edwards et al. 1975).

Las anomalías en la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila, están relacionadas con una intensa mezcla vertical que promueve una termoclina/nutriclina somera (Fernández-Álamo y Farber-Lorda 2006).

Las corrientes oceánicas que dominan en la zona son la Contracorriente Norecuatorial y la Corriente Costera de Costa Rica, con temperatura y salinidad alta y bajo contenido de oxígeno disuelto, las cuales se extienden hasta la boca del Golfo de California de agosto a diciembre, y la Corriente de California con temperatura y salinidad bajas y alto contenido de oxígeno disuelto, la cual se intensifica extendiéndose hacia el sur durante los meses fríos (Molina-Cruz y Martínez-López 1994).

En esta región se presentan los vientos Tehuanos, que al soplar sobre el Golfo de Tehuantepec, inducen surgencias eólicas, lo que resulta en un ciclo estacional, con aguas marinas superficiales más frías y productivas durante el invierno (Lavín et al. 1992, Pennington et al. 2006).

La zona costera está sujeta a ciclones tropicales cuyas principales trayectorias tienen una dirección SE-NO. Asimismo, ocurren olas con alturas de 2.4 metros o más con una frecuencia de 10 a 20 %, al menos durante dos cuartas partes de un año (Carranza-Edwards et al. 1987).

El clima que presenta la región corresponde al cálido subhúmedo con lluvias abundantes en verano y escasas lluvias invernales, con una temperatura superficial media anual de 26.9 °C (García 1973, De Alba y Reyes 1998).

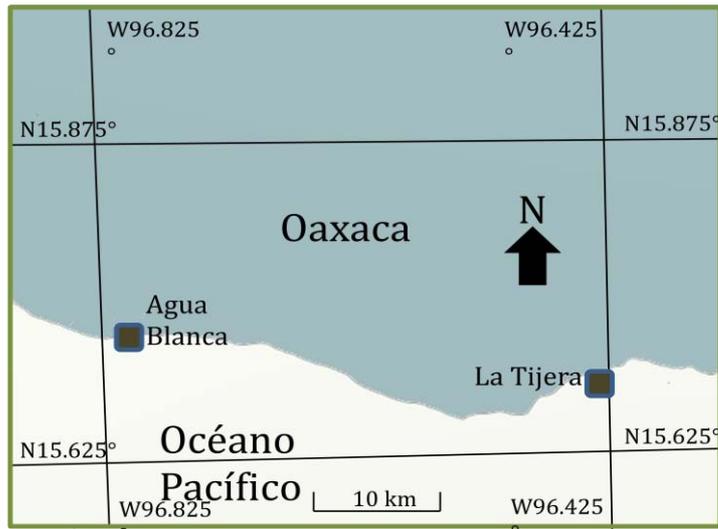


Fig. 1 Área de estudio y sitios de muestreo

5.1 Sitios de Muestreo

Se seleccionaron dos sitios de muestreo en la costa de Oaxaca (Tijera: y Agua Blanca:) con ambientes y comunidades diferentes.

LA TIJERA. Este sitio se encuentra conformado por una pared rocosa de 30 m de profundidad, y expuesta al oleaje. Las comunidades de gorgonias de la Tijera se caracterizan por la dominancia del genero *Leptogorgia* (Abeytia-Sánchez et al. 2013). El ambiente se caracteriza por estar expuesto al oleaje y por presentar una gran proporción de organismos fotosintéticos de los cuales destacan las algas costrosas coralinas y no coralinas, así como una comunidad incrustante compuesta por balanos, esponjas, ascidias y briozoarios.

AGUA BLANCA. Este sitio está formado por una serie de rocas dispuestas sobre sustrato arenoso y expuestas al oleaje, con un tamaño promedio de 5 y 10 m de diámetro y una altura entre 4 y 6 m. Este sitio recibe influencia de la desembocadura de dos ríos (Cosoltepec y Colotepec). Las comunidades de gorgonias de Agua Blanca se caracterizan por la dominancia del género *Pacifigorgia* (ver anexo 1).

6 Métodos

6.1 Diseño y protocolo de muestreo de campo

El diseño del protocolo de muestreo se hizo para asegurar que éste sea representativo. Para ello se considera que las muestras deben ser tomadas al azar, ser suficientes en

número (en función de la magnitud de la variación) y tener replicación. Todo esto con el fin de poder modelar estadísticamente de forma adecuada y realizar comparaciones estadísticamente válidas. En este estudio se utilizaron cinco elementos fundamentales para el diseño:

6.1.1 Definición del área de muestreo

Con base en un muestreo exploratorio se eligieron dos sitios de muestreo (Tijera y Agua Blanca) con ambientes y comunidades de gorgonias diferentes. En ellos se realizó un buceo prospectivo desde 0 m hasta 15 m de profundidad, con el fin de identificar de forma general los grupos de cobertura comunes en el área y las características ambientales predominantes como: el efecto del oleaje, morfología del sustrato e influencia de sedimentos.

Se eligió subjetivamente un área típica que representara las condiciones bióticas dominantes en cada área de estudio. Todos los sitios de muestreo quedaron confinados a la misma profundidad por localidad (Tijera (5-10 m), Agua Blanca (4 -9 m)).

6.1.2 Elección de la técnica de muestreo

Para asegurar que se está midiendo la población objetivo, se debe tomar en cuenta el tamaño del objeto de estudio (gorgonias) así como su tipo de distribución. De igual forma se debe de considerar la eficiencia de la técnica de muestreo durante el rango de condiciones que se puedan presentar en el muestreo, ya que la variación en la eficiencia del muestreo y la tendencia en las mediciones, puede conllevar a sesgos en las comparaciones (Green 1979).

El muestreo se realizó por medio de foto-cuadrantes, los cuales tienen la ventaja de que el tiempo empleado en campo es menor que los censos directos y la precisión de las estimaciones es mayor, ya que, por su menor tamaño y fácil manejo, permite colocar un mayor número de muestras y por lo tanto captar una mayor variabilidad ambiental que con un menor número de muestras de mayor tamaño (transectos).

Los foto-cuadrantes se tomaron con cámara Canon EOS 7D de 18 megapíxeles. La eficiencia y el posible sesgo del método se probó en campo haciendo un muestreo preliminar en el cual se tomaron una serie de fotografías en un ambiente similar al

sitio de muestreo, y en diferentes condiciones de iluminación (nublado y condiciones óptimas de luz). Se consideró la relación entre la altura de la cámara, con el tamaño de la unidad de muestra (20 veces mayor al eje medio mayor de las gorgonias (Green 1979)), y se verificó que la imagen tuviera la resolución suficiente para que se pudieran identificar con claridad las especies de gorgonias (con un amplio rango de tallas) y los diferentes grupos taxonómicos que cubren el sustrato.

Las imágenes obtenidas en campo mostraron que con un lente de 11 mm montada sobre un cuatripode de 1.0 m de altura se cubre un área de 1.66 m², y permitió distinguir con claridad todas las especies de gorgonias a partir de 0.5 cm de altura y todas las categorías del sustrato.

6.1.3 Determinación del tamaño de la unidad de muestreo

El tamaño de la unidad de muestreo se calculó con el fin de asegurar que se incluyeran adecuadamente a las gorgonias (el objeto de estudio) en el foto-cuadrante, el cual debe abarcar como mínimo un área 20 veces mayor al eje medio mayor de las gorgonias (Green 1979). El tamaño de la unidad de muestreo estimado cubrió un área de fondo de 1.66 m² (1.0 m de ancho x 0.66 m de largo). Tamaño que es 20 veces mayor al eje medio mayor de las gorgonias (80 cm²), de acuerdo a mediciones de un estudio previo sobre la estructura de tallas de gorgonias en la misma zona (Abeytia-Sánchez et al. 2013).

6.1.4 Tamaño de muestra y Replicación

En cada sitio se realizaron dos replicas (estaciones) con 120 unidades de muestreo por cada una. Se decidió no hacer un pre-muestreo por tres razones: 1) La variación aparente en especies, tallas, y categorías del sustrato tendía a ser constante; 2) La época para el muestreo es restringida debido a las características oceanográficas del área; 3) El esfuerzo de muestreo en estas zonas es considerablemente alto, por lo que se optó por estimar en el sitio la variabilidad aparente de composición de especies y grupos de cobertura y sobre-muestrear los sitios. La confirmación del tamaño de muestra adecuado se realizó "post hoc" por medio de análisis de poder y curvas de varianza acumulada (Cohen 1962, 1988, Kollmann y Stachowitsch 2001, Brown et al. 2004, Houk y Van Hoesik 2006).

6.1.5 Distribución de las unidades de muestreo

Con el fin de no violar el principio estadístico de independencia de los errores, se requiere que todas las muestras tengan la misma probabilidad de ser muestreadas. Para ello se utilizó un método para generar las posiciones de las unidades de muestreo mediante selección de coordenadas al azar.

Se realizó un plano del área de muestreo de acuerdo a los límites verticales (profundidad) y horizontales (ancho de la pared) del estrato teórico por localidad (Tijera (5-10 m de profundidad), Agua Blanca (4 -9 m) de profundidad), que posteriormente se cuadrículó de acuerdo al tamaño de las unidades de muestreo (1.0 x 0.66 m), dando un total de 320 posibles posiciones. Cada uno de los cuadros del plano fue enumerado del 1 al 320 y posteriormente se generaron 120 números al azar, indicando cada uno de estos las posiciones de la unidad de muestreo en la cuadrícula (Anexo 2).

En el campo, se colocaron puntos de referencia a lo largo del estrato de acuerdo a las dimensiones del plano del área de muestreo, con el fin de ubicar las posiciones de las unidades de muestreo. Posteriormente cada unidad de muestreo se posicionó con respecto a la distancia vertical y horizontal del punto de referencia más cercano (Anexo 2).

6.2 Identificación de las especies de gorgonias

Las gorgonias se identificaron a nivel de especie mediante las imágenes, ya que las características morfológicas entre las especies de gorgonias presentes en el área de estudio son distintivas y relativamente hay baja riqueza específica (Breedy et al. 2012). La identificación fue corroborada considerando las características morfológicas externas de la colonia, (lo que para estas especies es suficiente dada la experiencia previa con estos organismos). El criterio de identificación de las especies de gorgonias fue con base a las publicaciones de Bayer (1958), Breedy y Guzmán (2003, 2007, 2009).

6.3 Protocolo de Muestreo de imágenes

6.3.1 Muestreo de las imágenes para estimar abundancia de especies y tallas

Se realizó un censo total de la abundancia relativa de especies y se midió el ancho de todas las colonias presentes en cada una de las imágenes por medio del programa Image J.

6.3.2 Muestreo de las imágenes para estimar cobertura

Las imágenes digitales se analizaron con el programa Coral Point Count (Kohler y Gill 2006). Este programa permite determinar el porcentaje de cobertura del sustrato mediante un muestreo por puntos al azar en una imagen.

6.4 Confirmación del tamaño de muestra suficiente

Se confirmó que el tamaño de muestra fuera suficiente para la estimación de la abundancia de gorgonias y la superficie relativa de los tipos de cobertura y así demostrar que los resultados obtenidos son válidos (Cohen 1962).

El poder de una prueba estadística es la probabilidad de rechazar la hipótesis nula, cuando ésta es falsa (no cometer un error de tipo II). Los tres factores que afectan el poder de un estudio son el nivel de significancia, el tamaño de la muestra y el tamaño del efecto (la magnitud de las diferencias que se quieren detectar) (Cohen 1962). Cuanto mayor sea el tamaño de la muestra, es menor el tamaño del efecto que se puede detectar, mientras que con muestras pequeñas se detectan tamaños del efecto mayores (Cohen 1962).

El análisis de poder involucra la relación matemática entre estas cuatro variables:

1. Tamaño de muestra (n)
2. Tamaño del efecto (d) = donde $d = \frac{m_1 - m_2}{s}$
 m_1 = media del grupo 1
 m_2 = media del grupo 2
 s = varianza común
3. Nivel de significancia (α) = P(error tipo 1)
4. Poder (β) = 1 - P(error tipo 2)

Especificando cualquiera de los tres, se obtiene el cuarto. Para este estudio, el tamaño de muestra (n) fue la variable que se determinó para la confirmación del tamaño de muestra suficiente en la estimación de la abundancia de gorgonias y la superficie relativa de los tipos de cobertura.

6.4.1 Confirmación del tamaño de muestra para la estimación de la abundancia de Gorgonias

El criterio para confirmar que se tenía el tamaño de muestra adecuado para estimar la abundancia de gorgonias se definió arbitrariamente de acuerdo a la especie que en

cada sitio contribuyera como mínimo al 5 % del total de organismos (en Tijera *L. ena*=10% y en Agua Blanca *P. adamsii*=7%). El criterio se basa en que si la especie menos abundante queda representada, las especies más abundantes se encuentran incluidas.

Para calcular el tamaño de muestra, se realizó una prueba de poder de una muestra (Cohen 1988), especificando, un tamaño del efecto del 10 %, $\alpha= 0.05$ y $\beta=0.8$, indicando que 108 muestras son suficientes para detectar diferencias de un 10% en la abundancia de *L. ena* en Tijera y *P. adamsii* en Agua Blanca, con $\alpha= 0.05$ y $\beta=0.8$.

La suficiencia de 108 muestras se confirmó graficando la desviación estándar de la abundancia de *L. ena* y *P. adamsii* en función del número de muestras. En la Fig.2 se puede observar que las curvas se estabilizan a partir de 90 unidades de muestreo. Debido a que las curvas de desviación estándar acumulada se ven afectadas por la forma en que se ordenan los datos, se realizaron cinco curvas con ordenamientos diferentes por especie (Kollmann y Stachowitsch 2001, Brown et al. 2004, Houk y Van Woesik 2006).

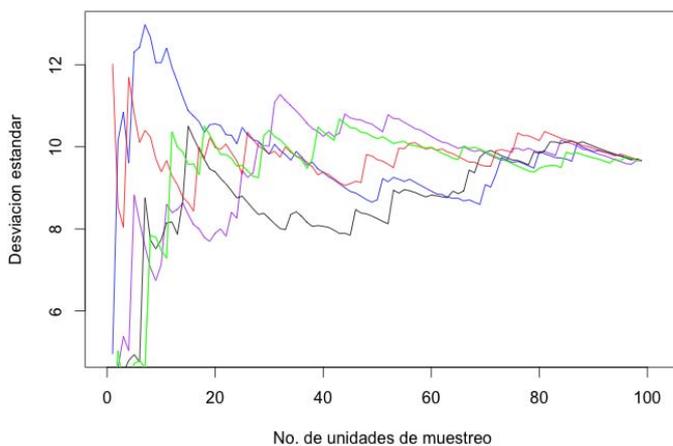


Fig. 2 Relación entre la desviación estándar de la abundancia de *L. ena* y el número de unidades de muestreo. Debido a que las curvas de desviación estándar acumulada se ven afectadas por la forma en que se ordenan los datos, se realizaron cinco curvas con ordenamientos diferentes

6.4.2 Confirmación del tamaño de muestra para la estimación de la superficie de los diferentes tipos de cobertura

6.4.2.1 Clasificación de los tipos de cobertura del sustrato

El sustrato se clasificó en 12 categorías de acuerdo a los principales grupos taxonómicos identificados en el área de estudio y una categoría por sedimento (ARENA), debido a que este fue común de observar entre las concavidades del

sustrato. Los grupos estuvieron conformados por: algas costrosas coralinas (ACC), algas costrosas no coralinas (TAP), algas calcáreas (CAL), algas filamentosas (FIL), esponjas (ESP), briozoarios (BRI), hidrozoarios (HID), anémonas (ANE), corales (COR), ascidias (ASD), algas carnosas (CAR), tapetes de algas filamentosas (TURF) y sedimento compuesto por arena (ARE). De acuerdo a una corroboración fotográfica por un experto en algas en el área de estudio (Dra. Luis Elena Mateo-Cid) se determinó que las algas costrosas coralinas pertenecieron al género *Lithophyllum*, las algas calcáreas al género *Amphiroa* y las algas costrosas no coralinas al género *Peyssonnelia* y *Ralfsia*, debido a que éstas últimas abarcan muchas especies similares y que no son posibles de diferenciar en fotografías (comunicación personal por la Dra. Luis Elena Mateo-Cid), ambas se agruparon en la misma categoría (TAP).

6.4.2.2 Estimación de la superficie relativa de los tipos de cobertura

La superficie relativa de los diferentes tipos de cobertura se determinó mediante un muestreo por puntos al azar en cada imagen por medio del programa Coral Point Count (Kohler y Gill 2006), por lo que fue necesario establecer el número mínimo de puntos adecuado para su estimación.

Usando el mismo criterio arriba expresado, en los sitios Tijera y Agua Blanca se utilizó la categoría alga calcárea (contribuye por lo menos en un 5% de la cobertura total del sustrato). La determinación del número mínimo de puntos se realizó por medio de pruebas de poder de una muestra (Cohen 1988), especificando, un tamaño del efecto del 10%, $\alpha=0.05$ y $\beta=0.8$, indicando que sesenta puntos son suficientes para detectar diferencias de un 10% en la cobertura promedio de algas calcáreas en Tijera y Agua Blanca, a un $\alpha=0.05$ y $\beta=0.8$.

La suficiencia de 60 puntos se observó mediante curvas de desviación estándar acumulada (Kollmann y Stachowitsch 2001, Brown et al. 2004, Houk y Van Woesik 2006) (Fig.3), en la cual se graficó la varianza de la cobertura promedio del alga calcárea en función del número de puntos por unidad de muestra. La precisión de la estimación se hizo con base a cinco repeticiones por medio de un diagrama de caja con muescas. La longitud de la muesca representa un intervalo de confianza aproximado para la mediana con un coeficiente de confianza del 95% ($\alpha=0.05$), que viene determinado por la expresión $M \pm (1.25R/1.35\sqrt{n})(1+1/\sqrt{2})Z_{\alpha/2}/2$, donde R es el rango intercuartílico de la variable, M es la mediana, n es tamaño de muestra y $Z_{\alpha/2}$ es el

valor crítico superior ($\alpha/2$) % de una distribución normal estándar. En la Fig.4 se observó que no existieron diferencias significativas entre las medianas de las repeticiones, debido a que las muescas quedaron sobrelapadas, por lo que se consideró que la estimación de 60 puntos por unidad de muestreo era precisa.

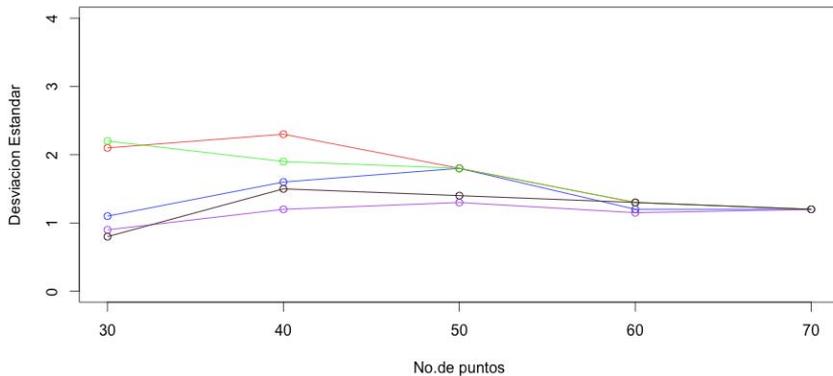


Fig. 3 Relación entre la desviación estándar de la cobertura de algas calcáreas y el número de puntos para su estimación. Debido a que las curvas de desviación estándar acumulada se ven afectadas por la forma en que se ordenan los datos, se realizaron cinco curvas con ordenamientos diferentes

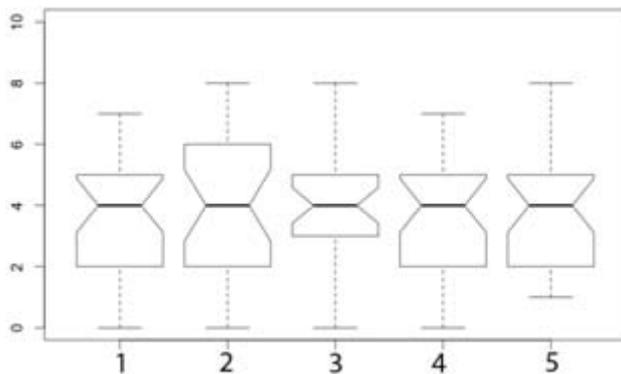


Fig. 4 Estimación de la precisión de 60 puntos con base a 5 repeticiones

6.5 Análisis estadísticos de los datos

Una vez que se obtuvieron los datos de las imágenes y se confirmó que se contaba con un tamaño de muestra suficiente, se procedió al análisis estadístico de los datos. Como primer paso se realizó un análisis exploratorio, posteriormente se efectuó el análisis de las relaciones especie-cobertura y finalmente el análisis de la estructura de tallas-cobertura.

6.5.1 Patrones de Abundancia de especies y cobertura

Con el fin de observar la distribución general de la abundancia relativa de especies y de los tipos de cobertura por sitio, se utilizaron gráficas de diagramas de caja. Para identificar patrones de los datos en relación a la abundancia de especies y la cobertura del sustrato entre las replicas (estaciones) y sitios de muestreo, se efectuó un análisis cluster y NMDS (escalamiento multidimensional no paramétrico). Estas técnicas exploratorias multivariadas no paramétricas se emplean para análisis comunitarios cuyos datos no son adecuados para técnicas paramétricas porque hay muchos ceros y no se pueden normalizar (Clarke et al. 2006). Los datos fueron transformados con $\log(x+1)$ para disminuir la influencia de las especies y coberturas dominantes con respecto a las poco abundantes (Clarke y Green 1988). El índice de similitud empleado fue Bray-Curtis (Clarke et al. 2006), el cual tiene las características de:

- Coincidencia: se obtiene un valor de cero sólo cuando dos muestras son idénticas.
- Complementariedad: se obtiene un valor máximo de uno cuando dos muestras no tienen especies en común, independientemente de sus abundancias.
- Independencia de ausencia conjunta: ignora los dobles ceros, por lo que la exclusión o inclusión de especies que no están presentes en ambas muestras, no afecta a la similitud entre ellas.

Para determinar si el modelo NMDS es adecuado o no, se utilizó el *stress*, el cual es una medida de discrepancia del modelo. A mayor *stress*, el modelo es peor.

Kruskal (1964) sugiere las siguientes interpretaciones del *stress*:

- 0.2 – Pobre
- 0.1– Aceptable
- 0.05 – Bueno
- 0.025 – Muy bueno
- 0.01- Excelente

Con el fin de confirmar si las estaciones 1 y 2 de cada sitio pueden considerarse réplicas se efectuó un análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías (estaciones y sitios) con replicas. Por último, se realizó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para identificar los grupos responsables de las mayores diferencias entre sitios.

6.5.1.1 Relación entre la abundancia de especies, tipo y superficie de cobertura

Con el fin de identificar la relación que existe entre la abundancia de gorgonias y los tipos y superficie de coberturas, se emplearon modelos lineales generalizados con distribución de Poisson (GLM- quasipoisson), binomial negativa y modelos cero inflados (para tratar adecuadamente el exceso de ceros) con distribución binomial negativa (ZINB). Éstos modelos son adecuados en casos donde la variable respuesta son conteos, los cuales se caracterizan por no tener números negativos y por presentar una gran proporción de ceros, porque no son normalizables (Crawley 2007, Zuur et al. 2009). En una distribución de Poisson la varianza es igual a la media, lo cual difícilmente se satisface en los conteos ecológicos porque generalmente los datos presentan sobredispersión (la varianza es mayor que la media) y modelar de esta forma puede conllevar a la sobreestimación de los parámetros, por lo que se corrigieron los errores estándar usando el modelo quasipoisson en donde la varianza se encuentra dada por $\phi \times \mu$, donde μ es la media y ϕ es el parámetro de dispersión. Otra posible opción para datos de conteos que presenten sobredispersión, es usar la distribución binomial negativa (Lindsey 2004), la cual tiene dos parámetros μ que es la media y k es el parámetro de dispersión, a menor k la sobredispersión es mayor (Crawley 2007, Zuur et al. 2009). Los modelos cero inflados se emplearon para las especies que presentaron más del 50% de datos con cero abundancia. Estos modelos pueden seguir dos tipos de distribuciones: cero-inflados Poisson (ZIP) y cero-inflados binomial negativa (ZINB), la diferencia es que la binomial negativa permite lidiar con extra variación en los datos (sobredispersión en los datos que no son ceros). Ignorar la inflación de datos con cero puede conllevar a una mala estimación de los parámetros y errores estándar y por ende los resultados de esos modelos no pueden ser validados (Zuur et al. 2009, 2012).

6.5.1.2 Análisis de colinealidad

Previamente al proceso de selección del modelo se verificó que no presentaba colinealidad, lo cual significa que existe una alta correlación entre las variables explicatorias. La colinealidad es inevitable cuando se analiza simultáneamente un conjunto de variables y si la correlación es alta puede suceder que: (1) pequeños cambios en los datos o en la especificación del modelo provocan grandes cambios en la estimación de los coeficientes, (2) las estimaciones de los coeficientes suelen presentar signos distintos a los esperados y magnitudes poco razonables, (3) se

incrementan las varianzas de los coeficientes estimados, por lo que la precisión de su estimación es baja y se aumenta la probabilidad de no rechazar la hipótesis nula (Crawley 2007, Zuur et al. 2010).

La colinealidad se detectó por medio de un gráfico de pares y correlaciones entre todas las variables explicatorias. Posteriormente, se realizó un análisis de colinealidad por especie y por sitio por medio del factor de inflación de la varianza (VIF) (Neter et. al 1990), el cual mide cuanto de la varianza de un coeficiente estimado incrementa si las variables explicatorias se encuentran correlacionadas. En caso que éstas no están correlacionados $VIF = 1$. Si el VIF es mayor a 5, existe un problema de multicolinealidad (Murray y Conner, 2009).

Por cada especie y conjunto de variables explicatorias se excluyó la variable que presentó el mayor VIF y que fuera mayor a 5, posteriormente el VIF fue calculado de nuevo con el fin de ver si otra variable presentaba multicolinealidad.

6.5.1.3 Selección del modelo

La selección del modelo tiene como objetivo incluir sólo las variables que presentaron relaciones más importantes (modelo mínimo adecuado), excluyendo las variables que no fueron significativas.

El proceso de selección del modelo lineal generalizado con distribución de quasipoisson consistió en eliminar variable por variable del modelo saturado (con todas las variables explicatorias, con excepción en este estudio, de las que presentaron una colinealidad alta) y seleccionando el mejor modelo con base a un análisis de la devianza relativa que compara dos modelos anidados M1 (modelo completo) y M2 (modelo anidado), utilizando un estadístico de prueba F (Zuur et al. 2009).

Bajo la hipótesis nula, los parámetros de regresión de la variable explicatoria omitida son iguales a cero, y la razón de F sigue una distribución de F con p_1-p_2 y $n-p_1$ grados de libertad (n es el número de observaciones).

El proceso de selección para los modelos cero inflados, consistió en eliminar variable por variable y eligiendo el mejor modelo con base al criterio de información de **Akaike (AIC)** y pruebas de razón de verosimilitud. El criterio de AIC relaciona la bondad de ajuste del modelo y su complejidad, el que tenga el menor AIC es el que presenta el mejor ajuste a los datos (Crawley 2007, Zuur et al. 2009).

6.5.1.4 La prueba de razón de verosimilitud se utiliza para comparar el ajuste de dos modelos, en la cual uno se encuentra anidado en el otro, en el sentido de que un modelo que es el más simple, se obtiene del otro que es el más complejo. La probabilidad de distribución del estadístico de prueba se distribuye como una variable aleatoria chi-cuadrado con grados de libertad igual a la diferencia en el número de parámetros entre los dos modelos ($df1-df2$) (Zuur et al. 2009). [Validación del modelo](#)

6.5.2 Una vez que se seleccionó el modelo óptimo (mínimo adecuado), se realizó la validación del modelo por medio de un análisis de residuales. En este proceso se verificó si se violó el supuesto de independencia graficando los residuales con respecto a los valores ajustados y con respecto a cada variable explicatoria. Relaciones talla - tipo de cobertura

Para determinar si existieron diferencias en la distribución de tallas en función de la superficie ocupada por los diferentes tipos de cobertura, se dividió la superficie en dos categorías relativas: alto y bajo. Para éste análisis sólo se consideraron las categorías que mostraron relaciones significativas con la abundancia.

Para conocer de manera objetiva el límite porcentual entre valores altos y bajos de cobertura se utilizaron árboles de regresión asumiendo una distribución de Poisson, porque son conteos. La técnica modela la relación de la abundancia de la especie y el estimador de cobertura relativa (puntos al azar). La primera partición del árbol para cada modelo de especie/cobertura definió ambos porcentajes, ya que ésta división corresponde a la máxima distinción en la variable de respuesta (Zuur et al. 2005).

En ausencia de un argumento objetivo para determinar clases de tamaño con sentido biológico claro (lo que permitiría usar pruebas de frecuencias para comparar las distribuciones), se utilizaron curvas de densidad de las distribuciones de tallas mediante la estimación no paramétrica de densidad de Kernel (KDEs). Las curvas correspondientes se compararon por medio de pruebas de permutación, las cuales contrastan la ubicación de las medias y la forma de la curva.

Las diferencias entre las distribuciones de tallas, cuando las hubo, se debieron principalmente a las colonias menores que la talla media; pero como las medias son diferentes (son fuertemente afectadas por valores extremos), se estandarizaron los datos con una mediana de 0 (Bowman y Azzalani, 2005) y así poder comparar solamente las formas de las curvas. Esta comparación requiere de aplicar un suavizado, controlado por el ancho de banda (h) de Kernel. Este proceso tiene un efecto crucial en la comparación porque si h es demasiado pequeño la curva tendrá

una alta variabilidad que oculta las tendencias principales. Contrariamente si h es grande, el estimador se sobre-suaviza y se tiende a una distribución uniforme.

El valor de h se ve afectado por el tamaño de muestra y aunque existen diferencias en las frecuencias de porcentajes de superficies en las coberturas, todos los pares de datos comparados ($N \geq 50$) corresponden a un tamaño de muestra suficiente (Seaman 1999) para generar curvas que estén adecuadamente suavizadas.

7 Resultados

7.1 Análisis exploratorios

7.1.1 Composición específica y patrones de abundancia relativa

La composición de especies varió entre los sitios de muestreo. Se registraron siete especies pertenecientes a dos géneros y únicamente tres especies fueron comunes en ambos sitios (Cuadro 1).

En Tijera todas las especies pertenecieron al género *Leptogorgia*, mientras que en Agua Blanca se registraron especies del género *Leptogorgia* y *Pacifigorgia* (Cuadro 1).

En la Figura 5 se observa que las especies comunes en ambos sitios presentan diferente abundancia relativa. En Tijera se observa dominancia de *L. cuspidata*, pero en Agua Blanca es poco abundante. El mismo patrón ocurre para *L. ena*, mientras que *L. alba* presentó mayor abundancia relativa en Agua Blanca que en Tijera.

En Agua Blanca se observa una bidominancia por *P. pulchra*, seguida por *P. englemanni*. La abundancia relativa del género *Pacifigorgia* es mayor que la del género *Leptogorgia*, con excepción de *P. rutila*, la cual es una especie poco común (Fig.5).

Cuadro 1. Especies presentes en Tijera y Agua Blanca

| Tijera | Agua Blanca |
|------------------------------|--------------------------------|
| <i>Leptogorgia alba</i> | <i>Leptogorgia alba</i> |
| <i>Leptogorgia cuspidata</i> | <i>Leptogorgia cuspidata</i> |
| <i>Leptogorgia ena</i> | <i>Leptogorgia ena</i> |
| | <i>Pacifigorgia adamsii</i> |
| | <i>Pacifigorgia englemanni</i> |
| | <i>Pacifigorgia pulchra</i> |
| | <i>Pacifigorgia rutila</i> |

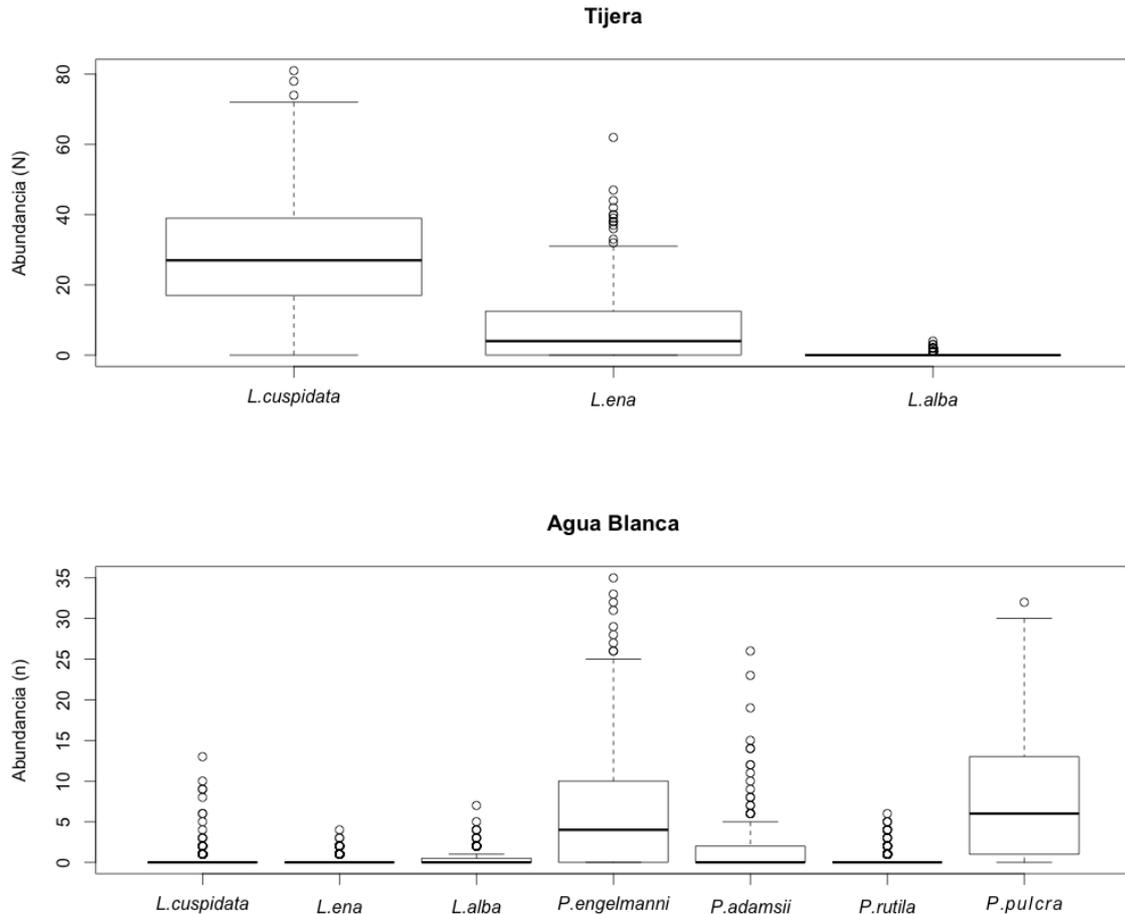


Fig. 5 Abundancia relativa de especies en Tijera y Agua Blanca

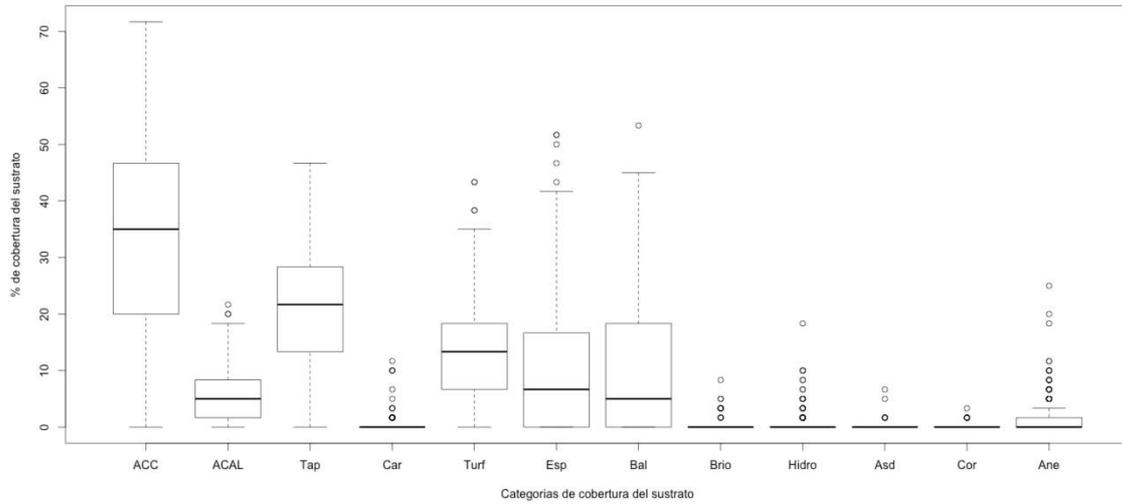
7.1.2 Patrones de cobertura

La mayoría de los tipos de coberturas estuvieron presentes en ambos sitios, con excepción de las anémonas (Ane) en Agua Blanca y la arena (Are) en Tijera (Figura 6).

En los dos sitios domina la cobertura por algas, pero es diferente; en Agua Blanca hay una fuerte dominancia por turf; mientras que en la Tijera la cobertura está dominada por algas costrosas coralinas.

En ambos sitios la cobertura animal en general presentó un porcentaje bajo, sólo destacaron las categorías de las esponjas y balanos, la primera presentó un porcentaje similar en ambos sitios, mientras que los balanos sólo tuvieron un porcentaje importante en Tijera.

Tijera



Agua Blanca

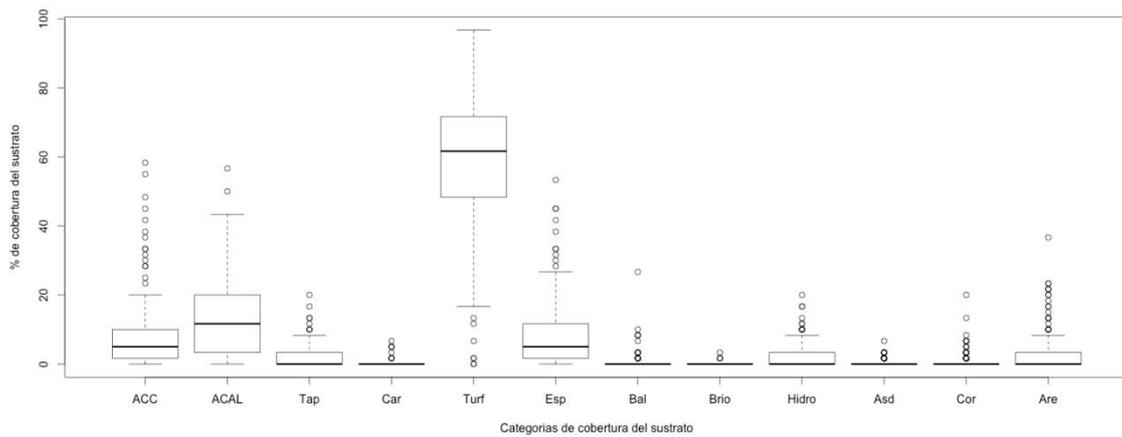


Fig. 6 Abundancia relativa de los grupos morfológicos de los sustratos presentes en Tijera y Agua Blanca. ACC = algas costrosas coralinas, CAL = algas calcáreas, CAR = algas carnosas, TAP = algas costrosas no coralinas, Turf, ESP = esponjas, BAL = balanos, BRI = briozoarios, HID = hidrozoarios, ARE = arena, ASD = ascidias, COR = corales, ANE = anémonas

7.1.3 Análisis de similitud entre replicas (estaciones) y sitios

Abundancia de gorgonias: analizando la relación entre muestras con NMDS confirma la impresión de que los dos sitios son diferentes, uno más disperso que el otro pero aparentemente independientes, ya que las agrupaciones son separables a un nivel de

similitud de 20% obtenido del análisis jerárquico (cluster). La representación del NMDS obtenida es aceptable debido a que presentó un stress bajo (0.08) (Clarke, 1993) (Fig.7). Analizando la misma matriz de similitudes con un ANOSIM confirmaron estos resultados, ya que mostró diferencias significativas entre los sitios de muestreo (R global =0.911, $p < 0.1\%$).

De hecho, comparando las diferencias entre estaciones (replicas) y sitios se encuentra que las diferencias entre estaciones (replicas) de un mismo sitio son menores que las diferencias entre estaciones de diferentes sitios (Cuadro 2).

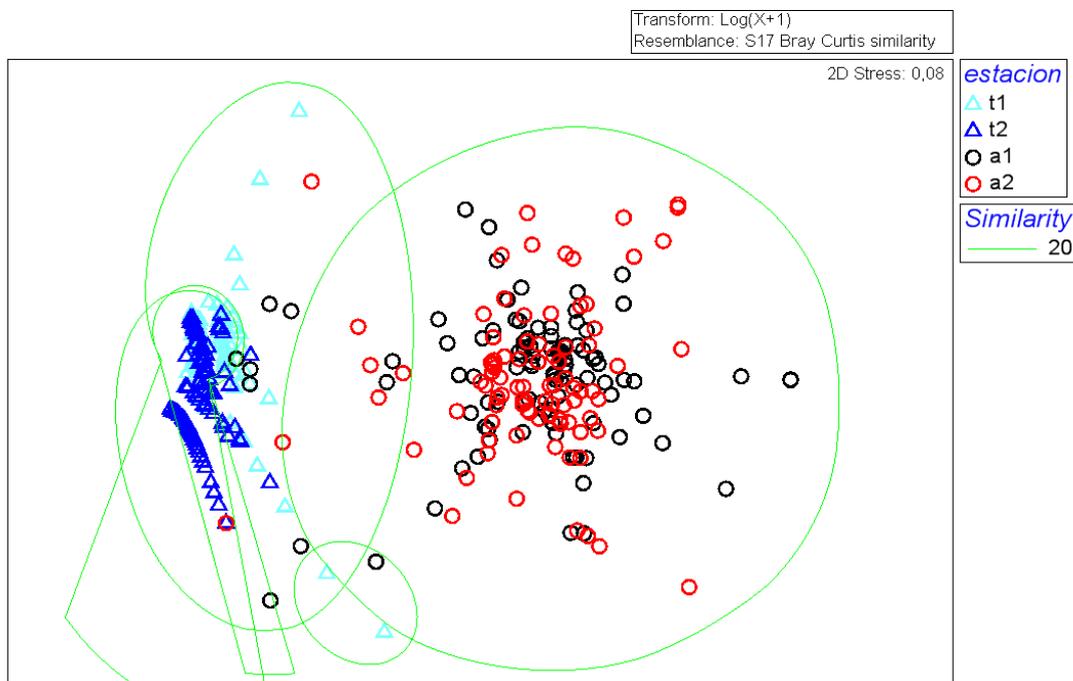


Fig. 7 Ordenamiento multivariado (NMDS) con clúster sobrelapados (20%), basada en la abundancia relativa de especies por estaciones de muestreo. \blacktriangle = Tijera estación 1, \triangle = Tijera estación 2, \square = Agua Blanca estación 1, \circ = Agua Blanca estación 2

Cuadro 2 Pruebas pareadas del ANOSIM entre estaciones de muestreo. t1 = Tijera estación 1, t2 = Tijera estación 2, a1 = Agua Blanca estación 1, a2 = Agua Blanca estación 2

| Grupos | R | P % | Permutaciones |
|--------|-------|------|---------------|
| t1, t2 | 0.214 | 0.01 | 999 |
| t1, a1 | 0.881 | 0.01 | 999 |
| t1, a2 | 0.937 | 0.01 | 999 |
| t2, a1 | 0.9 | 0.01 | 999 |
| t2, a2 | 0.947 | 0.01 | 999 |

| | | | |
|--------|-------|------|-----|
| a1, a2 | 0.004 | 0.01 | 999 |
|--------|-------|------|-----|

Coberturas: analizando la relación entre muestras con NMDS confirma la impresión de que los dos sitios son diferentes, ya que las agrupaciones son separables a un nivel de similitud de 55% obtenido del análisis jerárquico (cluster). La representación del NMDS obtenida es aceptable debido a que presentó un stress bajo (0.11) (Clarke 1993) (Figura 8).

Analizando la misma matriz de similitudes con un ANOSIM confirmaron estos resultados, ya que mostró diferencias significativas entre los sitios de muestreo ($R_{\text{global}} = 0.918$, $p < 0.01\%$). De hecho, comparando las diferencias entre estaciones y sitios se encuentra que las diferencias entre estaciones de un mismo sitio son menores que las diferencias entre estaciones de diferentes sitios.

El nivel de similitud entre las estaciones de Agua Blanca fue mayor ($R = 0.024$, $p < 0.01\%$) que entre las estaciones de Tijera ($R = 0.225$, $p < 0.01\%$). Los grupos de cobertura que más contribuyeron a la disimilitud entre las estaciones de Tijera fueron los balanos (22.32%), esponjas (17.92%), algas calcáreas (11.78%) y las algas costrosas coralinas (11.32%); mientras que en las estaciones de Agua Blanca fueron las algas calcáreas (18.06%), las esponjas (16.4%), las algas costrosas coralinas (15.87%) y la arena (12.69%).

Los grupos de cobertura en común que más contribuyeron a la disimilitud entre sitios fueron las algas costrosas no coralinas (22.09%), las algas costrosas coralinas (18%), balanos (14.01%), esponjas (12.03%) y algas calcáreas (11.02%).

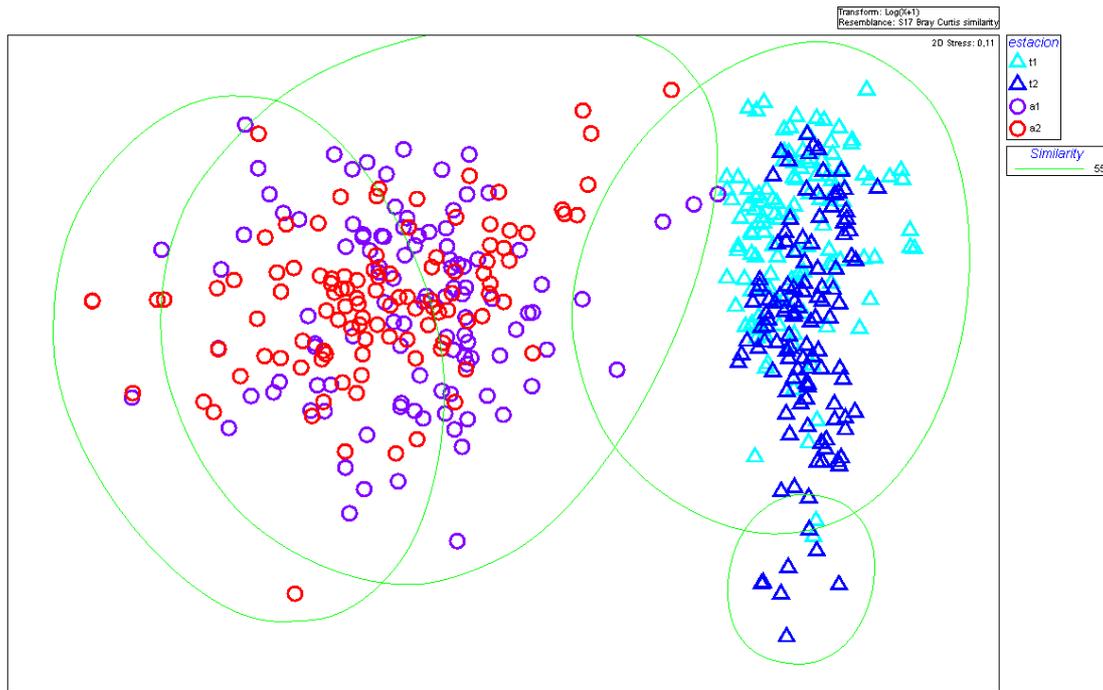


Fig. 8 Ordenación multivariada (NMDS) con clúster sobrelapados (55%), basada en la abundancia de las categorías de cobertura por estaciones de muestreo. \blacktriangle = Tijera estación 1, \blacktriangle = Tijera estación 2, \bullet = Agua Blanca estación 1, \bullet = Agua Blanca estación 2

Los sitios Tijera y Agua Blanca mostraron diferencias importantes en relación a la abundancia relativa de especies de gorgonias y en cuanto a la superficie relativa de los tipos de cobertura. Las estaciones entre cada sitio presentaron una alta similitud entre ellas, por lo que pueden ser consideradas replicas una de la otra. Con base a estos resultados se procedió a englobar la estación de Tijera 1 y 2 como un solo sitio y estación 1 y 2 de Agua Blanca como otro.

7.2 Relación entre Abundancia y Tipo de Coberturas

Con el objetivo de determinar la relación que existe entre la abundancia de especies de gorgonias y la superficie de los diferentes tipos de cobertura por sitio de muestreo, se efectuaron modelos lineales generalizados. El proceso de modelaje abarcó tres pasos: (1) análisis de colinealidad, (2) selección del modelo y (3) validación del modelo.

7.2.1 Análisis de colinealidad

Previamente a modelar las relaciones entre la abundancia relativa de gorgonias y los

tipos y superficie de coberturas, se verificó si no se presentó colinealidad (alta correlación entre las variables explicatorias) entre los tipos de cobertura en Tijera y Agua Blanca.

En el sitio Tijera se encontró una fuerte correlación negativa de CCA con las esponjas (-0.8) y balanos (-0.7), así como de las algas costrosas no coralinas con las esponjas (-0.7) (Figura 9). De igual forma, en Agua Blanca se encontró una correlación fuerte y negativa entre el turf con CCA (-0.7) y mediana con las algas calcáreas (-0.6) y los las algas costrosas no coralinas (-0.6) (Figura. 10), indicando que existe multicolinealidad entre estas variables explicatorias en los dos sitios, por lo que se procedió a calcular el factor de inflación de la varianza (VIF) como criterio para excluir las variables que más afecten la precisión del modelo. El VIF mide cuanto de la varianza de un coeficiente estimado incrementa si las variables explicatorias se encuentran correlacionadas; si éstas no están correlacionados $VIF = 1$. Si el VIF es mayor a 5, existe un problema de multicolinealidad (Murray y Connell, 2009).

En el sitio Tijera la cobertura CCA fue la que presentó el mayor VIF (>5) para todas las especies (Cuadro 3). Una vez que se excluyó esta variable, el resto de los valores del VIF fueron menores a 5 (Cuadro 4), por lo que el modelo saturado incluye todas las variables con excepción de CCA:

Especie ~ Balanos + Esponjas + Hidrozoarios + Turf + Corales + Briozoarios + Ascidas + Algas carnosas + Algas Calcáreas + Algas costrosas no coralinas

En el sitio Agua Blanca, la cobertura de turf fue la que presentó el mayor VIF (>5) para todas las especies (Cuadro 5). Una vez que se excluyó esta variable, el resto de los valores del VIF fueron menores a 5 (Cuadro 6) y el modelo saturado incluye todas las variables con excepción de turf:

Especie ~ CCA + Algas calcáreas + Algas costrosas no coralinas + Esponjas + Briozoarios + Corales + Ascidas + Hidrozoarios + Balanos + Filamentosas + Algas Carnosas + Arena.

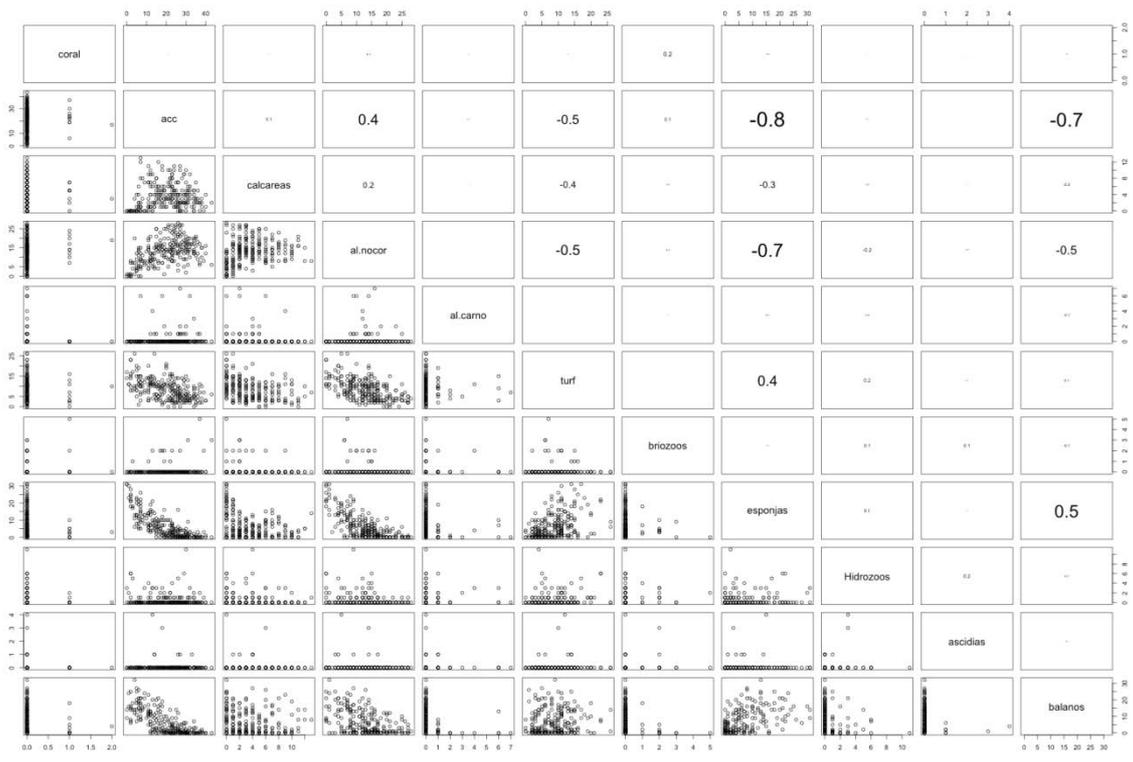


Fig. 9 Gráfico de parejas entre todas las variables explicatorias del sitio Tijera. Los números indican los coeficientes de correlación absoluta. El tamaño del número es proporcional a su magnitud

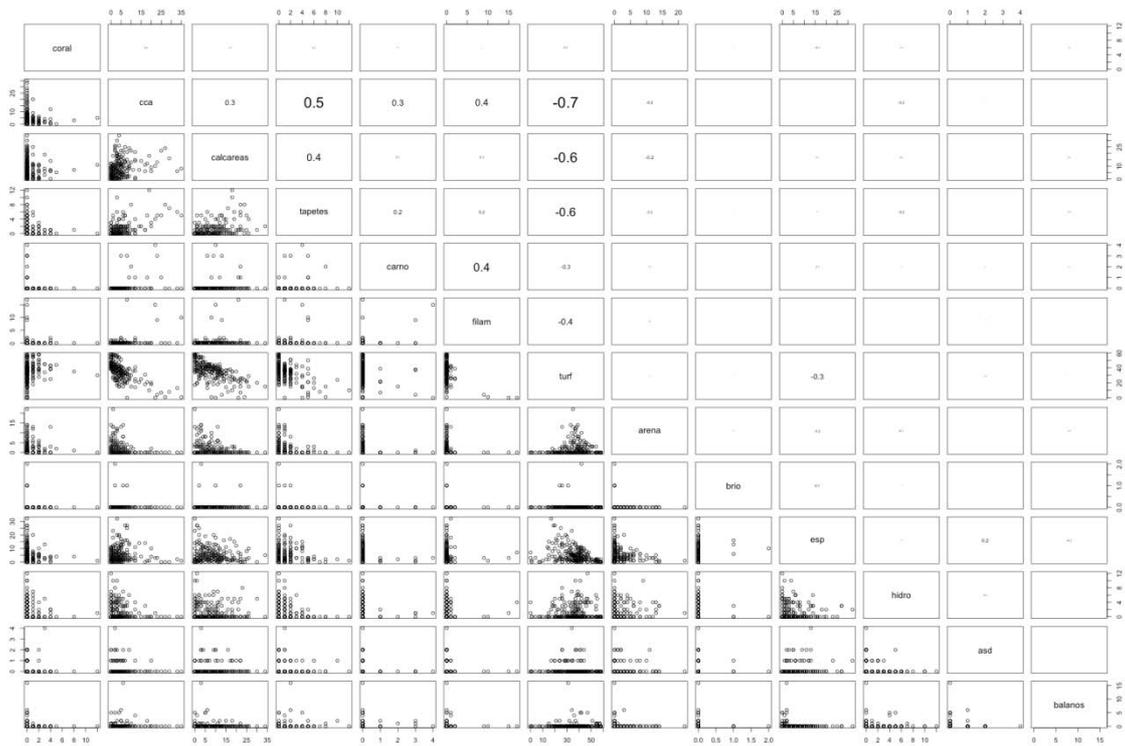


Fig. 10 Gráfico de parejas entre todas las variables explicatorias del sitio Agua Blanca. Los números indican los coeficientes de correlación absoluta. El tamaño del número es proporcional a su magnitud

VIF Tijera

Cuadro 3 VIF por especie incluyendo todas las variables explicatorias

| Esp | CCA | TAP | CAL | ESP | BAL | COR | HID | ASD | BRI | CAR | TURF |
|---------|-------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|
| L. cus | 14.07 | 7.06 | 2.3 | 9.3 | 6.04 | 1.05 | 1.2 | 1.09 | 1.19 | 1.16 | 4.9 |
| L. ena | 12.2 | 7.06 | 2.72 | 6.29 | 3.49 | 1.07 | 1.35 | 1.21 | 1.28 | 1.19 | 5.83 |
| L. alba | 16.7 | 6.81 | 1.98 | 13.53 | 3.67 | 1.11 | 1.23 | 1.14 | 1.24 | 1.51 | 5.83 |

Cuadro 4 VIF por especie incluyendo todas las variables explicatorias con excepción de CCA

| Esp | TAP | CAL | ESP | BAL | COR | HID | ASD | BRI | CAR | TURF |
|--------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| L. cus | 2.43 | 1.18 | 2.31 | 1.56 | 1.04 | 1.14 | 1.07 | 1.17 | 1.04 | 1.59 |
| L. ena | 1.88 | 1.08 | 1.61 | 1.24 | 1.05 | 1.15 | 1.17 | 1.25 | 1.05 | 1.46 |
| L. alb | 2.6 | 1.24 | 2.71 | 1.55 | 1.1 | 1.14 | 1.05 | 1.21 | 1.06 | 1.64 |

VIF Agua Blanca

Cuadro 5 VIF por especie incluyendo todas las variables explicatorias. P.pu = *Pacifigorgia pulchra*, P.en = *Pacifigorgia engelmanni*, P.ad = *Pacifigorgia adamsii*, P.ru = *Pacifigorgia rutila*, L.alb = *Leptogorgia alba*, L.cus = *Leptogorgia cuspidata*

| Esp | CCA | TAP | CALL | ESP | BAL | COR | HI | ASD | BRI | CAR | Turf | FIL | ARE |
|-------|------|------|------|------|-----|------|-----|-----|------|------|------|------|-----|
| P.pu | 7.37 | 1.95 | 17.5 | 14.3 | 1.2 | 2.35 | 2.6 | 1.2 | 1.07 | 1.06 | 41.8 | 1.12 | 5.8 |
| P.en | 26.4 | 3.9 | 51.5 | 23.4 | 1.7 | 2.6 | 5.2 | 1.3 | 1.06 | 1.1 | 109 | 1.4 | 9.1 |
| P.ad | 5.86 | 1.45 | 29.8 | 28.2 | 1.1 | 1.89 | 6.0 | 1.4 | 1.08 | 1.04 | 65.0 | 1.04 | 25 |
| P.ru | 6.56 | 1.67 | 5.26 | 9.46 | 1.1 | 1.30 | 1.8 | 1.2 | 1.02 | 1.11 | 16.7 | 1.10 | 2.6 |
| L.alb | 8.37 | 1.98 | 9.34 | 12.5 | 1.4 | 1.53 | 2.0 | 1.1 | 1.06 | 1.07 | 31.3 | 1.15 | 2.2 |
| L.cus | 18.0 | 3.37 | 10.4 | 10.4 | 1.0 | 1.21 | 2.3 | 1.0 | 1.05 | 1.97 | 55.0 | 8.14 | 1.7 |

Cuadro 6 VIF por especie incluyendo todas las variables explicatorias con excepción de Turf. P.pu = *Pacifigorgia pulchra*, P.en = *Pacifigorgia engelmanni*, P.ad = *Pacifigorgia adamsii*, P.ru = *Pacifigorgia rutila*, L.alb = *Leptogorgia alba*, L.cus = *Leptogorgia cuspidata*

| Esp | CCA | TAP | CAL | ESP | BAL | COR | HID | ASD | BRI | CAR | FIL | ARE |
|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| P.pu | 1.29 | 1.29 | 1.2 | 1.2 | 1.0 | 1.08 | 1.06 | 1.0 | 1.04 | 1.05 | 1.02 | 1.1 |
| P.en | 1.5 | 1.5 | 1.2 | 1.18 | 1.07 | 1.06 | 1.08 | 1.06 | 1.02 | 1.07 | 1.03 | 1.13 |
| P.ad | 1.19 | 1.08 | 1.26 | 1.4 | 1.02 | 1.10 | 1.13 | 1.11 | 1.06 | 1.04 | 1.02 | 1.26 |
| P.ru | 1.66 | 1.62 | 1.25 | 1.39 | 1.08 | 1.16 | 1.12 | 1.16 | 1.02 | 1.08 | 1.06 | 1.2 |
| L.alb | 1.53 | 1.58 | 1.22 | 1.21 | 1.07 | 1.08 | 1.06 | 1.06 | 1.04 | 1.07 | 1.05 | 1.07 |
| L.cus | 3.22 | 2.86 | 1.37 | 1.24 | 1.06 | 1.12 | 1.20 | 1.02 | 1.04 | 1.77 | 2.24 | 1.14 |

7.2.2 Selección del modelo

Se emplearon modelos lineales generalizados con dos tipos de distribución: Poisson y Binomial negativa. Cuando se modeló con distribución de Poisson se detectó que los datos presentaron sobredispersión, por lo que se corrigieron los errores estándar usando el modelo quasipoisson. No se pudo modelar aceptablemente con distribución binomial negativa, debido a que los residuales presentaron patrones en la dispersión con respecto a los valores ajustados.

Los modelos cero inflados se emplearon para las especies que presentaron más del 50% de datos con cero abundancia, sin embargo, no se pudo modelar aceptablemente, ya que los modelos cero inflados para *P. adamsii*, *P. rutila*, *L. cuspidata* y *L. alba* presentaron patrones en la dispersión de los residuales con respecto a los valores ajustados por lo que se violó el supuesto de independencia.

Para cada sitio de muestreo se obtuvo un modelo mínimo, el cual muestra la

relación entre la abundancia de cada especie de gorgonáceo y la superficie de las coberturas que presentaron las relaciones más importantes (términos significativos). La selección del modelo consistió en una serie de simplificaciones a partir de un modelo que incluye todas las variables (modelo saturado) hasta obtener el modelo mínimo adecuado. Se requiere que el modelo sea mínimo debido que no hay ningún punto en la retención de una variable que no describe significativamente la variación en los datos (Zuur et al. 2009).

Tijera

Leptogorgia cuspidata

El modelo mínimo adecuado que mejor explicó la variación de la abundancia de *L. cuspidata* estuvo conformado por las algas costrosas no coralinas, esponjas, balanos y el turf. Las algas costrosas no coralinas presentaron una relación positiva y significativa con la abundancia de *L. cuspidata* (Cuadro 7), mientras que las esponjas fueron las que presentaron la relación negativa y significativa más fuerte, seguida por los balanos y el turf. El porcentaje de la varianza explicada fue de 22%.

Cuadro 7 Resultados numéricos del modelo quasi-Poisson para *L. cuspidata*

| | Coeficientes | Error std. | Valor Z | Pr(> z) |
|------------|--------------|------------|---------|--------------|
| Intercepto | 3.4864 | 0.158178 | 22.041 | < 2e-16 *** |
| TAP | 0.0203 | 0.007401 | 2.743 | 0.006557 ** |
| ESP | -0.027129 | 0.005671 | -4.784 | 3.01e-06 *** |
| BAL | -0.022741 | 0.006257 | -3.634 | 0.000342 *** |
| TURF | -0.021807 | 0.008501 | -2.565 | 0.010929 * |

Leptogorgia ena

El modelo mínimo adecuado que mejor explicó la variación de la abundancia de *L. ena* estuvo conformado por las algas calcáreas, balanos, esponjas, turf y algas carnosas. Las algas calcáreas presentaron una relación positiva y significativa con la abundancia de *L. ena* (Cuadro 8), mientras que los balanos fueron los que presentaron la relación negativa y significativa más fuerte, seguida por las esponjas, el turf y las algas carnosas. El porcentaje de la varianza explicada fue de 41 %.

Cuadro 8 Resultados numéricos del modelo quasi-Poisson para *L. ena*

| | Coeficientes | Error std. | Valor Z | Pr(> z) |
|------------|--------------|------------|---------|--------------|
| Intercepto | 2.6857 | 0.17787 | 15.100 | < 2e-16 *** |
| CAL | 0.0833 | 0.02189 | 3.807 | 0.000179 *** |
| BAL | - 0.1142 | 0.01942 | -5.881 | 1.4e-08 *** |
| ESP | - 0.0424 | 0.01927 | -2.204 | 0.028466 * |
| TURF | - 0.0377 | 0.01663 | -2.268 | 0.024233 * |
| CAR | - 0.2097 | 0.10321 | -2.032 | 0.043301 * |

Leptogorgia alba

Ninguna variable presentó una relación significativa con la variación de la abundancia de *L. alba*

Agua Blanca

Pacifigorgia pulchra

El modelo mínimo adecuado que mejor explicó la variación de la abundancia de *P. pulchra* estuvo conformado por los hidrozoarios, CCA y las algas calcáreas, todas presentaron una relación negativa y significativa con la abundancia de *P. pulchra* (Cuadro 9). El porcentaje de la varianza explicada fue de 11 %.

Cuadro 9 Resultados numéricos del modelo quasi-Poisson para *P. pulchra*

| | Coeficientes | Error std. | Valor Z | Pr(> z) |
|------------|--------------|------------|---------|-------------|
| Intercepto | 2.721195 | 0.100177 | 27.164 | < 2e-16 *** |
| CCA | -0.080733 | 0.027694 | -2.915 | 0.00404 ** |
| HID | -0.07027 | 0.03275 | -2.146 | 0.032996 * |
| CAL | -0.020733 | 0.008836 | -2.347 | 0.02011 * |

Pacifigorgia engelmanni

El modelo mínimo adecuado que mejor explicó la variación de la abundancia de *P. engelmanni* estuvo conformado por las algas calcáreas y las algas costrosas no coralinas. Las algas calcáreas presentaron una relación significativamente positiva mientras que los tapetes presentaron una relación negativa y significativa (Cuadro 10). El porcentaje de la varianza explicada fue de 6.5 %.

Cuadro 10 Resultados numéricos del modelo quasi-Poisson para *P. engelmanni*

| | Coefficientes | Error std. | Valor Z | Pr(> z) |
|------------|---------------|------------|---------|-------------|
| Intercepto | 1.68056 | 0.12299 | 13.664 | < 2e-16 *** |
| CAL | 0.03954 | 0.01044 | 3.788 | 0.000196 * |
| TAP | -0.10847 | 0.04948 | -2.192 | 0.029430 * |

P. adamsii*, *P. rutila*, *L. cuspidata* y *L. alba

Los modelos cero inflados para *P. adamsii*, *P. rutila*, *L. cuspidata* y *L. alba* no se pudieron modelar aceptablemente, ya que presentaron patrones en la dispersión de los residuales con respecto a los valores ajustados, por lo que se violó el supuesto de independencia y los modelos no fueron válidos. Sin embargo, el patrón de la distribución de los datos muestra el sentido aparente de algunas relaciones (Cuadro 11).

Cuadro 11 Relaciones aparentes entre las especies y las coberturas en el sitio Agua Blanca

| Especie | ARE | TURF | CCA | CAL | ESP | HID | TAP |
|---------------------|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>P. adamsii</i> | + | + | - | - | - | + | - |
| <i>P. rutila</i> | + | - | + | - | - | + | - |
| <i>L. cuspidata</i> | - | - | + | + | - | + | + |
| <i>L. alba</i> | + | + | + | - | - | - | - |

Resumen

Los resultados mostraron que sólo en algunos casos existió una relación entre la abundancia relativa de gorgonias y la superficie de las diferentes categorías de cobertura. En el sitio Tijera el turf, esponjas y los balanos presentaron una relación negativa con la abundancia de *L. cuspidata* y *L. ena*. Las algas costrosas no coralinas presentaron una relación positiva con *L. cuspidata*, mientras que *L. ena* la tuvo con las algas calcáreas. El modelo que explicó el mayor porcentaje de varianza fue para la especie *L. ena* (41%), seguida por *L. cuspidata* (22%).

En Agua Blanca sólo se encontraron relaciones significativas en dos especies: *P. pulchra* presentó relación negativa con las algas calcáreas, CCA e hidrozoarios, mientras que *P. engelmanni* presentó relación negativa con las algas costrosas no coralinas, pero positiva con las algas calcáreas. El modelo que explicó el mayor

porcentaje de varianza fue para la especie *P. pulchra* (11%), seguido por *P. engelmanni* (6.5%).

7.3 Relación tallas - tipo de cobertura

Para determinar si existieron diferencias en la distribución de tallas en función de la superficie ocupada por los diferentes tipos de cobertura, se utilizaron curvas de densidad de las distribuciones de tallas mediante la estimación no paramétrica de densidad de Kernel (KDEs). Para cada par de curva comparada, se dividió la superficie de la cobertura en dos categorías relativas: alto y bajo.

Sitio - Tijera

Para este sitio se compararon únicamente las distribuciones de tallas entre porcentajes altos y bajos con cobertura de esponjas, algas costrosas no coralinas, turf y balanos, las cuales fueron las categorías que mostraron relaciones significativas con la abundancia. Además, se incluyó ACC, la cual fue la cobertura que se eliminó por presentar alta colinealidad en los modelos, sin embargo, por ser la más abundante se planteó determinar si tenía un efecto en la distribución de tallas.

L. cuspidata. Se encontraron diferencias significativas en la estructura de tallas en función de la superficie relativa por algas costrosas no coralinas, esponjas y turf (Cuadro 12). En todas las comparaciones de pares de curvas se observaron dos picos, primero uno menor, el cual abarca las tallas menores a la media y después uno más grande, ubicado en la talla media. Con valores de porcentaje altos de cobertura de esponjas y turf, existe una menor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media; sin embargo, hay una mayor probabilidad de encontrar colonias en la talla media. Lo contrario ocurre para la cobertura por las algas costrosas no coralinas, existe una mayor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media con un porcentaje alto de cobertura, y una menor probabilidad de encontrar colonias en la talla media con un porcentaje alto (Fig. 11).

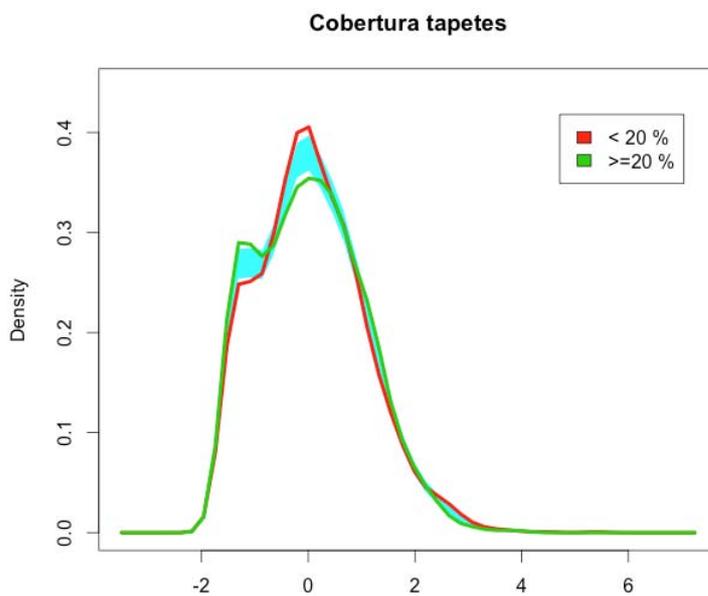
L. ena. No se pudo realizar este análisis debido a que el árbol de regresión no presentó divisiones en función de la superficie cubierta por las diferentes categorías de

cobertura, ya que la variación en la superficie cubierta no tuvo efecto en la talla, bajo esta parametrización.

L. alba. Es una especie poco abundante, por lo que no se alcanzó el tamaño mínimo de muestra ($N \geq 50$) necesario para que las comparaciones entre curvas fueran válidas.

Cuadro 12 Prueba permutación basada en diferencias de la forma entre pares de curvas de la estructura de tallas en relación a una superficie de cobertura bajo y alto para *L. cuspidata*. Se puede observar para cada categoría el límite de la partición entre porcentaje de cobertura alto y bajo, la talla promedio, numero de colonias incluidas para cada división y el nivel de significancia (p) para cada comparación de pares de curva

| Cobertura | Porcentaje bajo | | | Porcentaje alto | | | P |
|-----------|-----------------|-------|------|-----------------|-------|------|------|
| | % | Talla | n | % | Talla | N | |
| ESP | <11.5 | 7.44 | 5950 | ≥ 11.5 | 10.4 | 871 | 0.0 |
| CCA | ≥ 14.5 | 6.22 | 3338 | <14.5 | 8.08 | 421 | 0.24 |
| TAP | ≥ 12.5 | 6.06 | 2513 | <12.5 | 9.72 | 1246 | 0.01 |
| TURF | <8.5 | 6.02 | 2459 | ≥ 8.5 | 7.2 | 1300 | 0.04 |



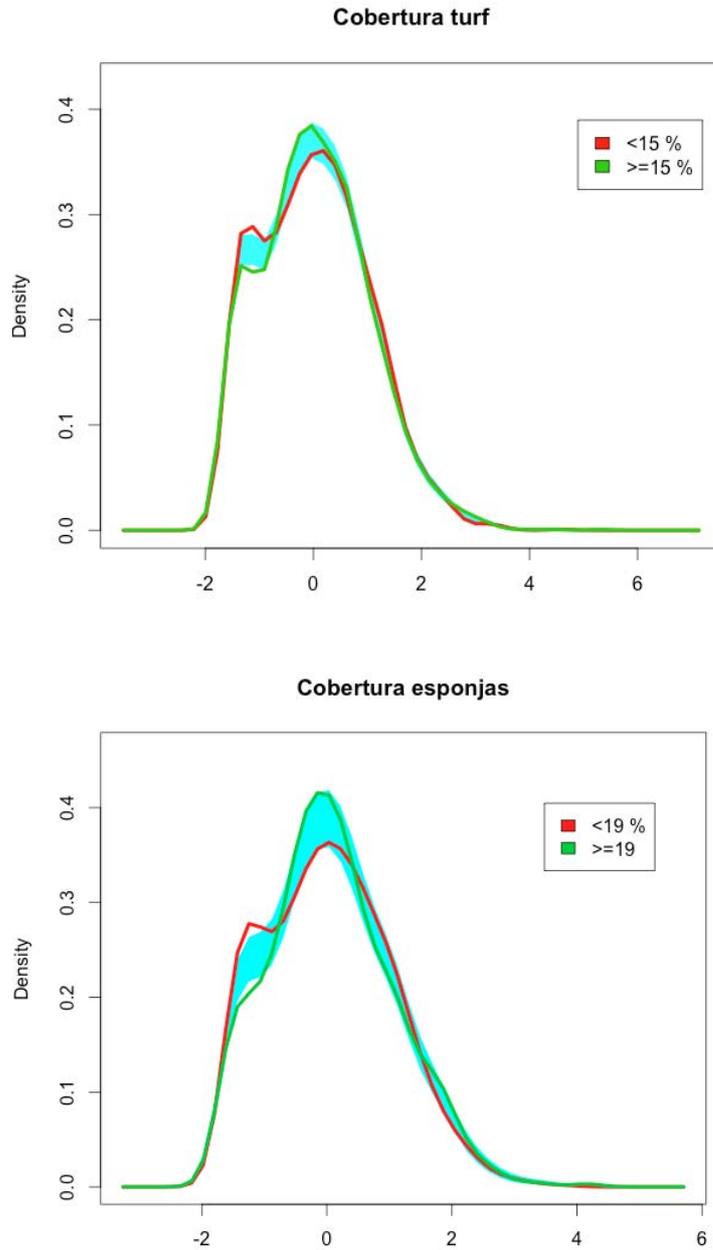


Fig. 11 Comparaciones de las estimaciones de densidad de Kernel para *L. cuspidata*. La línea color verde y rojo representan las estimaciones de densidad de Kernel para la estructura de tallas con valores bajos y altos de cobertura de algas costrosas no coralinas (a), turf (b) y esponjas (c), respectivamente. La banda azul representa un error estándar arriba y abajo del modelo nulo de no diferencias entre pares de curvas

Sitio - Agua Blanca

Para este sitio se compararon únicamente las distribuciones de tallas entre porcentajes altos y bajos con cobertura de algas calcáreas, ACC, hidrozoarios y algas costrosas no coralinas, las cuales fueron las categorías que mostraron relaciones

significativas con la abundancia. Además, se incluyó el turf, la cual fue la cobertura que se eliminó por presentar alta colinealidad en los modelos, sin embargo, por ser la más abundante se planteó determinar si tenía un efecto en la distribución de tallas.

No se encontraron diferencias significativas en las estructuras de tallas de *P. adamsii* y *P. engelmanni* entre valores altos y bajos de la cobertura turf, al igual que para *P. adamsii* para la cobertura de algas calcáreas (Cuadro 13 y 14).

Este análisis no se pudo efectuar para *P. adamsii*, *P. engelmanni* y *P. pulchra*, ya que el árbol de regresión no presentó divisiones en función de la superficie cubierta por ACC, hidrozoarios y algas costrosas no coralinas. Del mismo modo ocurrió para *P. engelmanni* en relación a la cobertura de las algas calcáreas.

Aunque para *P. pulchra* el árbol de regresión se dividió entre valores bajos y altos para la cobertura de turf y algas calcáreas, se formaron pares de grupos que no satisficieron el mínimo tamaño de muestra para la comparación entre curvas.

Pacificorgia rutila, *L. cuspidata*, *L. ena* y *L. alba* no satisficieron el tamaño mínimo de muestra para todas las coberturas.

Cuadro 13 Prueba permutación basada en diferencias de la forma entre pares de curvas de la estructura de tallas en relación a una superficie de cobertura bajo y alto para *P. adamsii*. Se puede observar para cada categoría el límite de la partición entre porcentaje de cobertura alto y bajo, la talla promedio, numero de colonias incluidas para cada división y el nivel de significancia (p) para cada comparación de pares de curva

| Cobertura | Porcentaje bajo | | | Porcentaje alto | | | P |
|-----------|-----------------|-------|-----|-----------------|-------|-----|------|
| | % | Talla | n | % | Talla | n | |
| CAL | >=10.5 | 9.56 | 63 | <10.5 | 13.0 | 353 | 0.58 |
| Turf | <38.5 | 9.52 | 141 | >=38.5 | 13.33 | 278 | 0.83 |

Cuadro 14 Prueba permutación basada en diferencias de la forma entre pares de curvas de la estructura de tallas en relación a una superficie de cobertura bajo y alto para *P. engelmanni*. Se puede observar para cada categoría el límite de la partición entre porcentaje de cobertura alto y bajo, la talla promedio, numero de colonias incluidas para cada división y el nivel de significancia (p) para cada comparación de pares de curva

| Cobertura | Porcentaje bajo | | | Porcentaje alto | | | P |
|-----------|-----------------|-------|-----|-----------------|-------|-----|------|
| | % | Talla | n | % | Talla | n | |
| Turf | >=35.5 | 10.61 | 818 | <35.5 | 11.85 | 683 | 0.39 |

Resumen

Tijera

Los resultados mostraron que sólo en algunos casos existió una relación entre la abundancia relativa de gorgonias y la superficie de las diferentes categorías de cobertura. En el sitio Tijera el turf, esponjas y los balanos presentaron una relación negativa con la abundancia de *L. cuspidata* y *L. ena*. Las algas costrosas no coralinas presentaron una relación positiva con *L. cuspidata*, mientras que *L. ena* la tuvo con las algas calcáreas.

Cuando se compararon las distribuciones de tallas, se observó que con porcentajes altos de las coberturas que presentaron una relación negativa con la abundancia de *L. cuspidata* (turf y esponjas), se encontró una menor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media, a diferencia de las coberturas que presentaron una relación positiva con la abundancia (TAP y CCA), en las cuales se observó una mayor probabilidad de encontrar colonias menores a la talla media.

Agua Blanca

En Agua Blanca sólo se encontraron relaciones significativas en dos especies *P. pulchra* presentó relación negativa con las algas calcáreas, CCA e hidrozoarios, mientras que *P. englemanni* presentó relación negativa con las algas costrosas no coralinas, pero positiva con las algas calcáreas. No se encontraron diferencias en la estructura de tallas en ninguna de las especies, cuando se compararon porcentajes altos y bajos de las coberturas.

8 Discusión

Los sitios Tijera y Agua Blanca son dos ambientes distintos, con comunidades de gorgonias y superficies de cobertura diferentes. En Agua Blanca la riqueza específica fue mayor (7) que en Tijera (3) y estuvo dominada por especies del género *Pacificorgia*, mientras que en Tijera por especies del género *Leptogorgia*. Las especies comunes entre ambos sitios son todas del género *Leptogorgia*: *L. cuspidata* y *L. ena* (dominantes en Tijera y escasos en Agua Blanca). Otra especie común fue *L. alba*, la

cual fue más abundante en Agua Blanca que en Tijera. El tipo de ensamblajes de gorgonias como el de Tijera es común en el área de estudio (Abeytia et al. 2013), pero no así el de Agua Blanca. Si bien, a lo largo de más de 90 km de costa (Abeytia et al. 2013) existen ambientes similares al de Agua Blanca (obs, pers.), formados por sustrato rocoso, en un entorno arenoso, con oleaje y descarga de sedimentos, éste es el único sitio en el que se ha observado la presencia de este tipo de comunidad, dominado por *Pacifigorgias* y por ende, constituye un conjunto aislado.

En el Pacífico Oriental Tropical, las gorgonias se caracterizan por tener reproducción sexual y ser planuladores (Breedy et al. 2002, Guzmán et al. 2004). Una vez que las larvas son liberadas al medio, tienden a asentarse cerca de la colonia madre, lo que resulta en una distribución espacial en forma de parches (Benayahu y Loya 1987, Coma et al. 1995, Guzmán et al. 2004, Linares et al. 2007). Si el mismo patrón de reproducción y comportamiento larval fuera para el caso de las especies de *Pacifigorgia* del área de estudio, es posible que exista y se mantenga este tipo de comunidad, a partir de un exitoso reclutamiento azaroso y al comportamiento gregario de las larvas.

En Agua Blanca, la cobertura está dominada principalmente por turf (60 %, con arena intercalada frecuentemente) y en menor proporción por algas calcáreas (13.4 %), esponjas (8.5 %) y el CCA (7.7 %). Este sitio se caracterizó por poseer condiciones de alta severidad ambiental, debido a que se combina el efecto de un ambiente arenoso de ante-playa con oleaje de intensidad variable a lo largo del año (aunado a la descarga de sedimentos terrígenos en temporada de lluvias), estableciendo un ambiente relativamente severo por resuspensión constante del sedimento, que potencialmente afecta por abrasión y cubrimiento. En ambientes severos, la diversidad de especies que cubren el sustrato se reduce a las especies más competitivas y tolerantes (Connell 1978), por lo que probablemente el turf es la cobertura más tolerante y exitosa en este tipo de ambiente. Además, se ha mostrado en varios estudios que el turf es abundante en sitios con elevados nutrientes y descarga de sedimentos los cuales son comúnmente retenidos dentro de su estructura (Airoldi y Virgilio 1998, Gorgula y Connell 2004). Las condiciones de severidad ambiental en Agua

Blanca son constantes la mayor parte del año (aumentando en época de lluvias), razón por la cual se puede asumir que la cobertura en el tiempo tiende a ser similar y por ende las relaciones observadas, explican adecuadamente las interacciones entre cobertura y abundancia de gorgonias.

En Tijera la superficie relativa de los tipos de cobertura del sustrato fueron más diversos, principalmente ocupado por CCA (33.3%), algas costrosas no coralinas (21.6%), turf (14.1%), esponjas (10.3%) y balanos (10.25%). Tijera es una pared rocosa, expuesta a intenso oleaje local y mar de fondo, donde no se acumula sedimento y, favoreciendo una mayor diversidad y con ella más interacciones potenciales. El ambiente de Tijera aparentemente resulta ser menos estable para algunos tipos de cobertura animal como esponjas y ascidias, que para el vegetal, debido al desprendimiento parcial o total ocasionado por el elevado esfuerzo mecánico que induce el oleaje en periodos de mar de fondo (Carballo et al. 2008). Lo cual sugiere que probablemente exista un desfase en algunas de las relaciones encontradas en este sitio y resalta la importancia de complementar con un análisis de talla.

Los resultados mostraron que sólo en algunos casos existió una relación significativa entre la abundancia relativa de especies de gorgonias y la superficie de los diferentes tipos de cobertura. Si bien, en principio, una relación negativa sugiere que el tipo de cobertura inhibe el reclutamiento y/o afecta crecimiento e incluso mortalidad colonial, a la vez que una relación positiva sugiere que la cobertura facilita o aumenta la supervivencia de la especie, o incluso que no tiene efecto significativo, la causalidad en estas relaciones debe ser demostrada experimentalmente. No obstante, se alcanzan a detectar algunos patrones interesantes. Por ejemplo, *Leptogorgia cuspidata* en el sitio Tijera presentó una relación positiva con las algas costrosas no coralinas, mientras que *L. ena* la tuvo con las algas calcáreas, indicando que posiblemente estas coberturas proporcionan sustrato adecuado para el asentamiento y supervivencia de colonias ≤ 1.0 cm rodeadas de algas costrosas no coralinas (Obs. Pers.). En diversos estudios, las algas coralinas han sido reportadas como inductores del asentamiento de gorgonias y de muchos invertebrados sésiles marinos (Lasker y Kim 1996). Además, se ha mostrado que existe variación interespecífica en respuesta a los inductores del asentamiento

(Ávila y Carballo 2006, Williams et. al. 2008). En un experimento con *Haliotisasinia* se observó que ésta prefirió asentarse en algas articuladas que en algas costrosas (Arnold et al. 2010, Williams et al. 2008), mostrando la especificidad que presentan algunas especies a diferentes inductores del reclutamiento.

La cobertura de esponjas fue la que presentó una relación negativa significativa con la abundancia de *L. cuspidata* y *L. ena* en Tijera, seguida por los balanos y el turf, sugiriendo que estas coberturas probablemente inhiben el reclutamiento o aumentan la mortalidad de estas especies. Cuando se presentó más del 30% de superficie cubierta por esponjas, se observó la mediana más baja para la abundancia de *L. cuspidata* (15 colonias) y en el caso de *L. ena*, el 83% de las observaciones fueron de cero abundancia, indicando que esta cobertura tiene un efecto negativo en su reclutamiento o supervivencia. Se ha observado en varios estudios que las esponjas compiten por sustrato con las gorgonias, los mecanismos de inhibición incluyen el bloquear el asentamiento de larvas, la mortalidad por sobrecrecimiento y el uso de compuestos tóxicos que dañan a los organismos aledaños (Dayton 1971, McLean y Yoshioka 2007, 2008, Linares et al. 2012, McLean y Lasker 2013).

En Agua Blanca donde dominan las especies de *Pacifigorgia* sólo se encontraron relaciones significativas entre la abundancia y la cobertura para dos especies. *Pacifigorgia pulchra* presentó una relación negativa con las algas calcáreas, el CCA y los hidrozoarios, mientras que *P. englemanni* presentó una relación negativa con las algas costrosas no coralinas, y positiva con las algas calcáreas. El papel del turf que cubría la mayoría del sustrato libre no se pudo estimar directamente, por la alta colinealidad que presentó con el resto de las coberturas. Sin embargo, si el modelo se corría incluyendo esta categoría se observó que la abundancia de estas especies tendía a ser mayor cuando era mayor la cobertura de turf. Esto sugiere que el turf puede jugar un papel de sustrato secundario en dónde estas especies se pueden reclutar.

El porcentaje de varianza explicada por los modelos lineales generalizados utilizados fue bajo, siendo mayor en Tijera (22-41%) y menor en Agua Blanca (6.5-11%). Si bien la abundancia relativa de especies de gorgonias observada, es el resultado de procesos

de reclutamiento en el pasado, no es posible conocer si son patrones de cobertura similares. Lo anterior no puede evaluarse con muestras temporalmente puntuales debido a que la dinámica de variables ambientales como energía del oleaje, temperatura, sedimentación, entre otras, afectan la composición y abundancia relativa de gorgonias. De acuerdo con Grosberg (1981) los patrones de distribución y abundancia en invertebrados sésiles marinos se encuentra controlado por tres factores: la presencia y abundancia de larvas viables para asentarse, el proceso de selección de sitios por las larvas y por eventos bióticos y físicos que ocurren durante y después del asentamiento. Los dos primeros factores no pueden ser evaluados directamente por este estudio, sin embargo, las características ambientales que dominan en los sitios muestreados son considerados de los principales factores que determinan la distribución de gorgonias no simbióticos. El efecto del oleaje es uno de los factores de mortalidad más importantes para gorgonias, ya que puede causar desprendimiento de las colonias (Kinzie 1973, Birkeland 1974, Grigg 1977, Yoshioka y Yoshioka 1997,). Asimismo, la exposición y el movimiento de los sedimentos, puede inhibir el reclutamiento, provocar mortalidad por enterramiento, induce estrés al incrementar la demanda de energía para la remoción de sedimento y causar abrasión de las colonias (Grigg 1977, Yoshioka y Yoshioka 1989, Goh y Chou 1995, Gotelli 1998). Por lo tanto, si la disponibilidad de larvas viables, en tiempos cortos, no fuese un factor determinante, los datos de este trabajo sugieren que el tipo de cobertura efectivamente afecta a la comunidad de gorgonias, aunque no en un sentido lineal simple.

Tallas

Los resultados sugieren que en ambos sitios de muestreo la comunidad de gorgonias presenta un reclutamiento periódico, ya que en todas las especies se observó que la distribución de la frecuencia de tallas abarcó desde la talla mínima posible de registrar (0.5 cm), hasta la más grande (25 cm). La distribución de la frecuencia de tallas puede ser usado como un indicador de pulsos pasados de reclutamiento, una nueva cohorte tiende a una talla similar (Grigg 1977, Lasker 1991, Yoshioka 1996). La relación de tamaño-edad en gorgonias, es mucho más cercana a la distribución de edades que en los corales escleractínios, porque al no ser clonales (al menos estas especies) nuevos

organismos resultan primariamente de reclutamiento sexual (Jordán 2002, Linares et al. 2008, Kahng et al. 2011) y además tienen un patrón de crecimiento fuertemente determinado a pesar de ser colonias (Bayer 1961, Birkeland 1977, Grigg 1977, Lasker 2003, Stefano y Lasker 2006). Si bien la relación entre el tamaño y edad de las colonias se puede encontrar desacoplada, en algún grado debido a variaciones en la tasa de crecimiento, límite de talla o daños físicos o biológicos, el tipo de desarrollo astogénico de estos organismos es fuertemente determinado genéticamente, lo que permite intentar un análisis de tiempo en función de tallas extremas.

Como se muestra en el capítulo de resultados, la única relación significativa entre la estructura de tallas y la cobertura fue para *Leptogorgia cuspidata* con esponjas en el sitio Tijera; indicando una relación negativa entre la superficie cubierta y la talla. Tipo de relación que para esta misma especie coincide contrastando con la abundancia, lo que es de esperarse cuando el fondo está cubierto en alta proporción por organismos que no permiten el reclutamiento sobre su superficie. En los casos en que hubo más de 30% de superficie de esponjas, el 100% de las colonias de *L. cuspidata* que estaban en contacto con esta cobertura presentaron la base de la colonia cubierta de esponjas y además, en estas unidades se registró la talla mediana más grande (11.2 cm), sugiriendo que las colonias se reclutaron en otro momento cuando no había esponjas u otro organismo que impida su supervivencia. En estas mismas unidades, pero fuera del área cubierta por esponjas se observaron colonias entre 1-2 cm, confirmando reclutamiento en espacios no ocupados por esta cobertura. Sebens (1982) encontró que las tres menores clases de talla (hasta 6 cm) de octocoral *Alcyonium siderium* estuvieron ausentes, en áreas con alta cobertura de la ascidia *Aplidium pallidum* (70%) e infiere que los reclutas pudieron haber sido sobrecrecidos o que su reclutamiento fue inhibido.

El haber observado colonias de *L. cuspidata* con esponjas sobre su base, indica que la superficie de cobertura de esponjas en el área de estudio presenta variaciones, lo cual sugiere que en determinado periodo se crean espacios para el reclutamiento de esta especie. Un factor importante de mortalidad de esponjas es el desprendimiento de los organismos del sustrato debido a la energía del oleaje (Ávila y Carballo 2004). El sitio

Tijera, al ser conformado por una pared de roca expuesta, durante la estación de lluvias (junio a octubre), fuertes vientos, mar de fondo y tormentas que inciden en el Pacífico mexicano, afectan severamente a este sitio. Diversos estudios realizados en ambientes similares muestran que la esponja *Haliclona caerulea* sufre desprendimiento o fragmentación por la energía del oleaje, y que su biomasa y tamaño disminuye considerablemente durante periodos de mar de fondo y alta sedimentación (Ávila y Carballo, 2004, Ávila et al. 2011).

No se encontraron diferencias significativas en la estructura de tallas de *L. ena* con ningún tipo de coberturas, sin embargo, fue la especie en la cual el modelo explicó la mayor variabilidad entre la abundancia de gorgonias y la superficie de cobertura ($r^2=41\%$), probablemente debido a que por su limitado crecimiento vertical (máximo 3 cm de altura), es la única especie que se ve afectada continuamente por el contacto con la superficie de otras coberturas. Si bien Jackson (1977) sugirió que los organismos sésiles marinos con forma de crecimiento vertical pueden escapar del “efecto de fondo” (Jordan-Dahlgren 1989) al crecer por encima de otros organismos sésiles. Lo mismo plantea Sebens (1982) quién sugirió que una forma que presentan los organismos sésiles marinos de evitar competencia por sobrecrecimiento es escapar en talla, sin embargo, esa posibilidad depende de la altura que alcancen por encima del sustrato. La alta abundancia de *L. ena* en la Tijera, aunque de talla pequeña muestra que puede haber otros mecanismos como es el producir defensas químicas. Se ha mostrado en varios estudios que las gorgonias contienen en sus tejidos un conjunto de compuestos de prostaglandinas, esteroides, terpenos y cembranoides (Rittchof 1985), en los cuales algunos ha sido demostrado su efecto tóxico, antibacterial, antiinflamatorio, neurofisiológico y efectos en el comportamiento, el cual ha sido probado en *Leptogorgia virgulata* (Rittchof 1985) la cual en su tejido contiene sustancias de bajo peso molecular los cuales inhiben el asentamiento de larvas de *Balanus amphirite*. Otra posibilidad adicional es que estructuralmente sean muy resistentes al impacto del oleaje, porque su pequeño tamaño ofrece una escasa área de resistencia, contribuyendo efectivamente a evitar el desprendimiento de la colonia, que es probablemente la causa de mortalidad más importante en gorgonias (Kinzie 1973, Birkeland 1974, Grigg 1977, Yoshioka y Yoshioka 1997, Reyes-Nivia et al. 2004).

En Agua Blanca no se encontraron diferencias significativas en la estructura de tallas en relación a la superficie y tipo de cobertura para ninguna especie. En este sitio predominó sólo un tipo de cobertura (turf), sugiriendo que al menos las especies del género *Pacifigorgia*, que son las más abundantes, se pueden reclutar en el turf. Por otra parte, las especies poco comunes de Agua Blanca (*L. cuspidata* y *L. ena*), cuando se observaron, estuvieron ocupando la zonas verticales, más expuestas, someras de la roca y cubiertas por CCA, no por turf.

La distribución de la estructura de tallas de *L. cuspidata*, *L. ena* y *L. alba* no presentó diferencias significativas entre sitios de muestreo, sugiriendo que el efecto ambiental es relativamente menor que el plan de desarrollo colonial y por lo tanto las diferencias más importantes entre Tijera y Agua Blanca son en la abundancia relativa de especies. Este resultado sugiere que para estas especies las diferencias en superficie y tipo de coberturas, así como en ambientes, probablemente son más determinantes en el proceso de reclutamiento y sobrevivencia de juveniles, siendo aparentemente más favorable en Tijera para *L. cuspidata* y *L. ena* y en Agua Blanca para *L. alba*. Se ha observado en diversos estudios, que las gorgonias presentan bajo reclutamiento y alta longevidad (Lasker 1991, Yoshioka 1994, Coma et al. 1998, 2003, 2004), mostrando alta mortalidad como reclutas y colonias juveniles (coma et al. 2001) y baja mortalidad como adultos (Coma et al. 2004).

9 Conclusión

En este estudio se encontraron importantes relaciones significativas, entre la abundancia de gorgonias y la superficie de los tipos de coberturas. *Leptogorgia cuspidata* en el sitio Tijera presentó una relación positiva con las algas costrosas no coralinas, mientras que *L. ena* la tuvo con las algas calcáreas, indicando que posiblemente estas coberturas proporcionan sustrato adecuado para el asentamiento y supervivencia. La cobertura de esponjas fue la que presentó una relación negativa significativa y de mayor magnitud con la abundancia de *L. cuspidata* y *L. ena* en Tijera,

seguida por los balanos y el turf, sugiriendo que estas coberturas probablemente inhiben el reclutamiento o aumentan la mortalidad de estas especies.

En Agua Blanca se encontraron relaciones significativas entre la abundancia y la cobertura para dos especies. *P. pulchra* presentó una relación negativa con las algas calcáreas, el CCA y los hidrozoarios, mientras que *P. englemanni* presentó una relación negativa con las algas costrosas no coralinas, y positiva con las algas calcáreas. En Agua Blanca, el turf cubría la mayoría del substrato libre, sin embargo, no se pudo estimar directamente su relación, debido a la alta colinealidad que presentó con el resto de las coberturas, no obstante, la abundancia de estas especies tendía a ser mayor cuando era mayor la cobertura de turf. Esto sugiere que el turf puede jugar un papel de substrato secundario en dónde estas especies se pueden reclutar.

En el presente estudio los datos proveen evidencia consistente de las relaciones encontradas, sin embargo, se requiere de un análisis experimental para probar una relación de causalidad entre la variación en la abundancia relativa de especies de gorgonias y el cambio en la superficie del tipo de cobertura.

10 ANEXO 1: Fotografías de los sitios de muestro



Fig. 1 La Tijera.

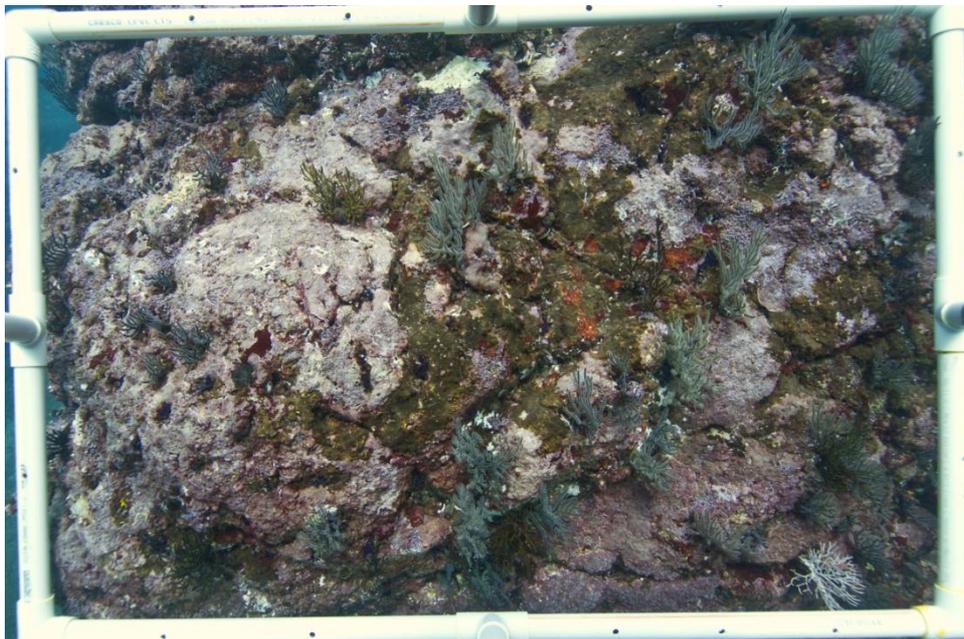


Fig.2 Foto-cuadrante en el sitio la Tijera.



Fig.3 Foto-cuadrante en el sitio la Tijera



Fig. 4 Agua Blanca



Fig.5 Foto-cuadrante en el sitio Agua Blanca.



Fig.6 Foto-cuadrante en el sitio Agua Blanca.

11 Anexo 2: Distribución de las unidades de muestreo-(colocación de los puntos de referencia)



Fig. 7 Colocación de los puntos de referencia sobre la pared de la Tijera. Cada marca de color rosa representa un punto de referencia, la cual consistió de un clavo con una cinta rosa situado entre las grietas de la pared, dentro del intervalo de la profundidad a muestrear (5-10m).

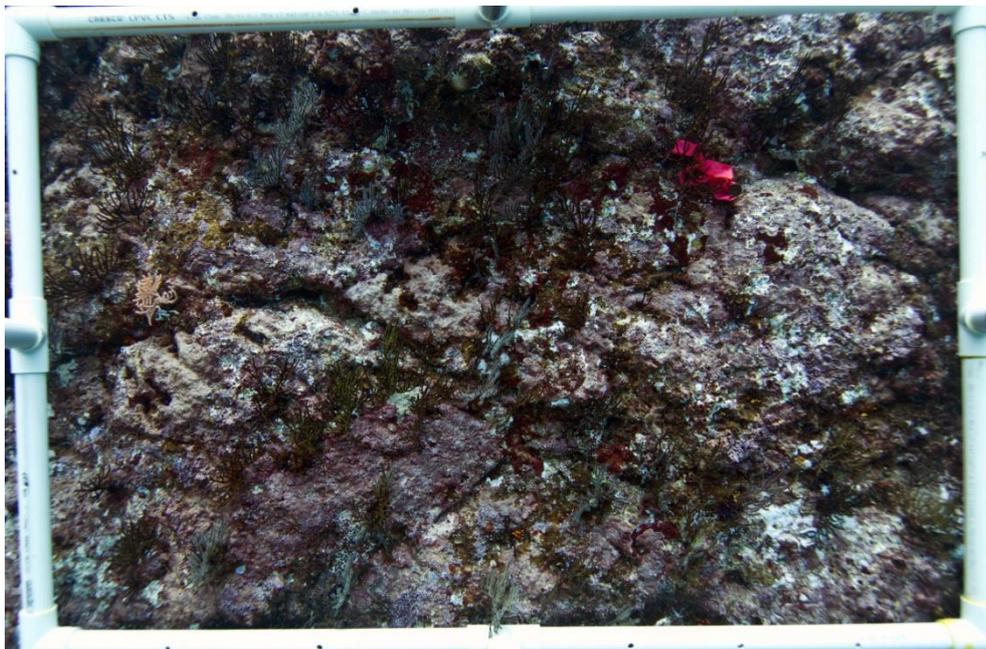


Fig.8 Foto en la que se muestra la ubicación del punto de referencia en la esquina superior derecha (clavo y cinta rosa).

13 Anexo 4: Muestreo de las imágenes para estimar abundancia de especies y tallas

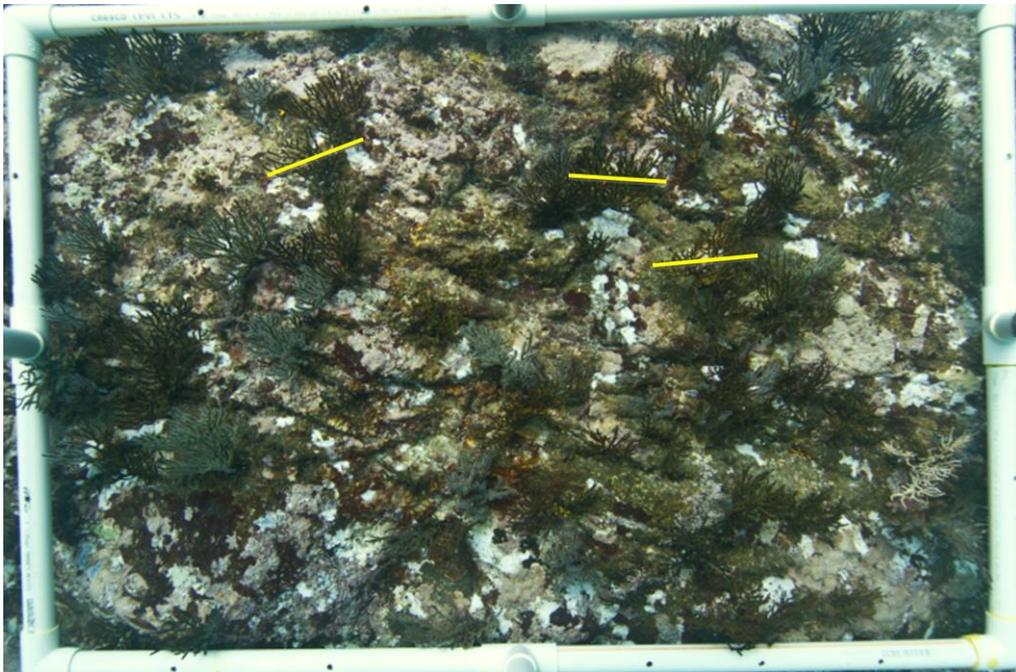


Fig 5. Fotografía en la que se muestra como se midió el ancho (línea amarilla) de todas las colonias presentes en cada una de las imágenes por medio del programa Image J.

14 Anexo 5: Muestreo de las imágenes para estimar cobertura

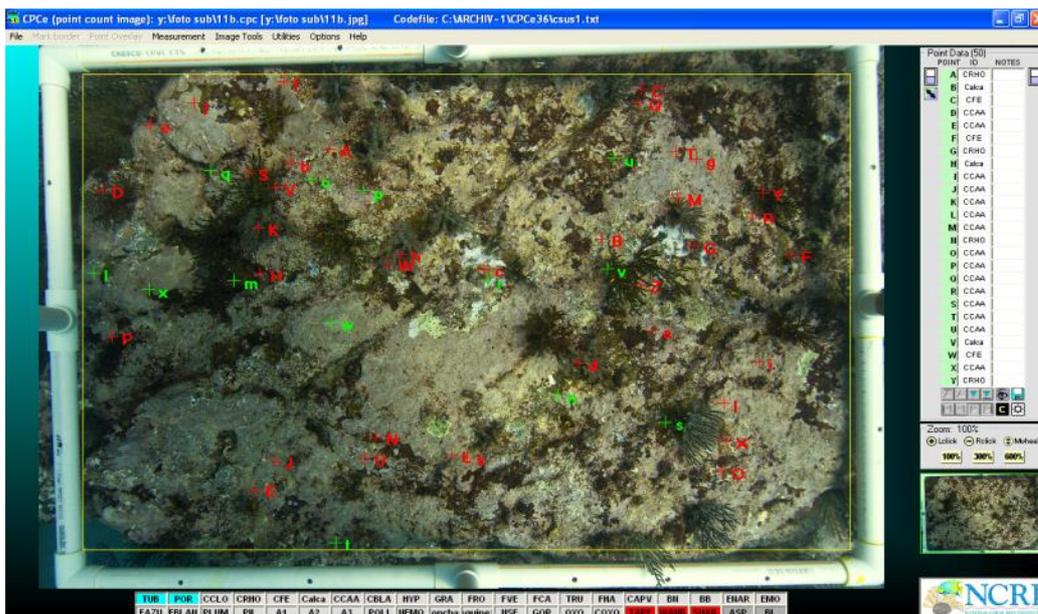


Fig 6. Fotografía en la que se ilustra el muestreo de las imágenes para estimar cobertura con el programa Coral Point Count (KohleryGill 2006).

15 Referencias

- Alcolado P M (1981) Zonación de los octocorales someros de Cuba y su posible uso como indicadores comparativos de la tensión hidrodinámica sobre los organismos del bentos. *Inf Cien Téc* 187:1-43
- Abeytia-Sánchez R; H M Guzmán; O Breedy (2013) Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: OCTOCORALLIA) on the southern Mexican pacific coast. *Rev Biol Trop* 61(3):1157-66
- Alderslade P (1984) Antipatharia, and, Sub-Class Octocorallia, in Mather, P. and I. Bennett (Eds.), *A Coral Reef Handbook*, Second Edition. The Australian Coral Reef Society, Brisbane.
- Ávila E; J L Carballo; C Vega; L Camacho; J J Barrón-Álvarez; C Padilla-Verdín; B Yáñez-Chávez (2011). Deposition of shallow water sponges in response to seasonal changes. *Jour Sea Res* 66: 172-180.
- Bayer F M (1958) Further remarks on the geographical distribution of Gorgoniidae. *Journ. Washington Acad. Sci.* 48:394-396
- Bayer F M (1961) The shallow water Octocorallia of the West Indian region. *Martinus Nijhoff, The Hague*, 373
- Benayahu Y; Y Loya (1984) Life history studies on the Red Sea soft coral *Xenia macrospiculata* Gohar, 1940. II. Planulae shedding and post larval development. *Biol Bull* 166: 44-53
- Benayahu Y; Y Loya (1987) Long term recruitment of softcorals (Octocorallia: Alcyonacea) on artificial substrata at Eilat (Red Sea). *Mar Ecol Pro Ser* 38: 161-167
- Ben-yosef DZ; Y Benayahu (1999) The gorgonian coral *Acabaria biserialis*: life history of a successful colonizer of artificial substrata. *Mar Biol* 135(3): 473-481
- Birkeland C (1974) The effect of wave action on the population dynamics of *Gorgonia ventalina* Linnaeus. *Stud Trop Oceanogr* 12:115-126
- Botero L (1987) Zonación de octocorales gorgonáceos en el área de Santa Marta y Parque Nacional Tayrona, Costa Caribe Colombiana. *An Inst Inv Mar Punta de Betin* 17:61-80
- Brazeau DA; WR Lasker (1989) The reproductive cycle and spawning in a Caribbean gorgonian. *Biol bull* 176:1-7
- Breedy O; A S Calvo (2000) La creación de un léxico científico: terminología aplicada a la subclase Octocorallia (Anthozoa: Cnidaria). *Filología y lingüística* 26(1):81-98
- Breedy O; H M Guzmán (2003) Octocorals from Costa Rica: The genus *Pacifigorgia* (Coelenterata: Octocorallia: gorgoniidae). *Zootaxa* 281:1-60
- Breedy O; H M Guzmán (2007) A revision of the genus *Leptogorgia* Milne Edwards & Haime, 1857 (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae) in the eastern Pacific. *Zootaxa* 1419:1-90
- Breedy O; H M Guzmán (2009) A revision of the genus *Eugorgia* Verril, 1868 (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Zootaxa* 2151: 1-46
- Breedy O; R Abeytia-Sánchez; HM Guzmán (2012) A New Species of *Leptogorgia* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) from the Mexican Pacific Coast. *Bull Mar Sci* 88(2): 319-325
- Brown E; E Cox; P Jokiel (2004) Development of benthic sampling methods for the Coral Reef Assessment and Monitoring Program (CRAMP) in Hawaii. *Pacific Science* 58(2):145–158
- Burkepile, D.E. y M.E. Hay. (2007). Predator release of the gastropod *Cyphoma gibbosum* results in increased predation on gorgonian corals. *Oecologia* [154:167-173](#)
- Cairns SD (2007) Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bull Mar Sci* 81(3):311.322

- Carballo J L; E Ávila (2004) Population dynamics of a mutualistic interaction between the sponge *Haliclona caerulea* and the red algae *Jania adherens* (2004) *Mar Ecol Prog Ser* 279: 93-104
- Carranza-Edwards AM; Gutiérrez-Estrada; Rodríguez-Torres R (1975) An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Unidades Morfo-Tectónicas Continentales de las Costas Mexicanas. Univ. Nal. Autón. México. 1:81-88
- Clare A S; D Rittschof; D J Gerhart; I R Hooper y J Bonaventura (1999) Antisettlement and narcotic action of analogues of diterpene marine natural product antifoulants from octocorals. *Mar Biotechnol* 1:427–436
- Clarke KR; R H Green (1988) Statistical design and analysis for a biological effects study. *Mar Ecol Prog Ser* 46: 213–226
- Clarke KR; P J Somerfield; M G Chapman (2006) On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330 (76): 55-80
- Crawley M J (2007) *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd. The Atrium, Southern Gate, Chichester. West Sussex PO19 8SQ, England
- Cohen J (1962) The statistical power of abnormal-social psychological research: A review. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 65: 145-153
- Cohen J (1988) *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Coma R; M Ribes; M Zabala; J M Gili (1998) Growth in a modular colonial marine invertebrate. *Estuar Coast Shelf Sci* 47:459-470
- Coma R; E Pola; M Ribes; M Zabala (2004) Long-term assessment of temperate octocoral mortality patterns, protected versus unprotected areas. *Ecol Applic* 14:1466–1478
- Connell J H; R O Slayter (1977) Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am Natur* 111(982):1119-1144
- Crisp D J (1974) Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoecoreception in Marine Organisms*. Academic Press. New York pp 177-200
- Dahan M; L Benayahu (1997) Clonal propagation by the azooxanthellate octocoral *dendronephtya hemprichi*. *Coral Reefs* 16: 15-12
- Dai C F (1990) Interspecific competition in Taiwanese corals with special reference to interactions between alcyonaceans and scleractinians. *Mar Ecol Prog Ser* 60(3):291-297
- Dai C F (1991) Distribution and adaptive strategies of alcyonacean corals in Nanwan Bay, Taiwan. *Hydrobiologia* 216/217:241-246
- De Alba E; Reyes ME. (1998) Parte I. El País: Contexto físico, p. 1-35. In J. Sarukan-Kermez (ed.). *La diversidad biológica de México: estudio de país, 1998*. CONABIO, México DF, México.
- Dinesen Z (1983) Patterns in the distribution of soft corals across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 1:229-236
- Fabricius K E; A Genin; Y Benayahu (1995) Flow-dependent herbivory and growth in zooxanthellae-free soft corals. *Limnol Oceanogr* 40(7):1290-1301
- Fabricius K E; G De'ath (2008) Photosynthetic symbionts and energy supply determine octocoral biodiversity in coral reefs. *Ecology* 89: 3163 – 3173
- Farrant P A (1987) Population dynamics of the temperate Australian soft coral *Capnella gaboensis*. *Mar Biol* 96: 401-407

- Fernández-Álamo MA; J Farber-Lorda (2006) Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr* 69:318–359
- García E (1973) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarla a las condiciones de la República Mexicana. Inst Geogr UNAM, México.
- Goh N K C; L M Chou (1994) Distribution and biodiversity of singapore gorgonians (sub-class Octocorallia) - a preliminary survey. *Hydro*. 285: 101-109
- Goh N K C; L M Chou (1995) Growth of five species of gorgonians (Sub-class Octocorallia) in the sedimented waters of Singapore. *Mar Ecol* 16:337-346
- Goldberg WM (1973) The ecology of the coral-octocoral communities off the Southeast Florida Coast: geomorphology, species composition and zonation. *Bull Mar Sci* 23(3): 469-487
- Gotelli N J (1988) Determinants of recruitment, juvenile growth, and spatial distribution of a shallow -water gorgonian. *Ecology* 69:157-166
- Green R H (1979) Sampling design and statistical methods for environmental biologist. Wiley-Interscience. 257
- Grigg R W (1972) Orientation and growth form of sea fans. *Limnol Oceanogr* 17(2):185-192
- Grigg R W (1974) Growth rings: annual periodicity in two gorgonian corals. *Ecology* 55:876-881
- Grigg R W (1977) Population dynamics of two gorgonian corals. *Ecology* 58: 278-290
- Gutiérrez-Rodríguez, C. y H.R. Lasker (2004) Microsatellite variation reveals high levels of genetic variability and population structure in the gorgonian coral *Pseudopterogorgia elisabethae* across the Bahamas. *Mol. Ecol.* 13: 2211-2221
- Gutiérrez-Rodríguez, C., A. R. Hannes y H.R. Lasker (2005) Corrigendum: Microsatellite variation reveals high levels of genetic variability and population structure in the gorgonian coral *Pseudopterogorgia elisabethae* across the Bahamas. *Mol. Ecol.* 14: 4205-4206
- Guzmán H M; J Cortés (1985) Mortandad de *Gorgonia flabellum* Linnaeus (Octocorallia: Gorgoniidae) en la costa Caribe de Costa Rica. *Rev Biol Trop* 32(2):305-308
- Gutierrez M; T L Capson; H M Guzman; J Gonzalez ; E Ortega-Barria; E Quinoa; R Riguera (2005) Leptolide, a new furanocembranolide diterpene from *Leptogorgia alba*. *Jour Nat Prod* 68(4):614-616
- Gutierrez-Rodriguez C; H R Lasker (2004) Reproductive biology, development, and planula behavior in the Caribbeangorgonian *Pseudopterogorgia elisabethae*. *Invert Biol* 123(1):54-67
- Guzmán H M; C A Guevara; O Breedy (2004) Distribution, diversity and conservation of coral reefs and coral communities in the largest marine protected area of Pacific Panama (Coiba Island). *Envir Conserv* 31(2): 111-121
- Harvell C D; T H Suchanek (1987) Partial predation on tropical gorgonians by *Ciphoma gibbosum* (Gastropoda). *Mar Ecol Prog Ser* 38: 37-44
- Houk P; R Van Woesik (2006) Coral reef benthic video surveys facilitate long term monitoring in the Commonwealth of the Northern Mariana Islands: toward an optimal sampling strategy. *Pacific Science* 60(2):175-187
- Jackson J B C (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am Nat* 111: 743-768
- Jackson J B C (1979) Overgrowth competition between encrusting ectoprocts in a Jamaican cryptic reef environment . *J Anim Ecol* 48: 805-823
- Jackson J B C; T P Hughes (1985) Adaptive strategies of coral reef invertebrates. *Amer Sci* 73:265-274

- Jordán E (1979) Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An Centro Cienc Del Mar y Limnol, Univ Nal Auton México* 6(1):69-86
- Jordán E (1989) Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatan coral reefs. *Bull Mar Sci* 45(3):678-696
- Jordán E (2002) Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs* 21:205-215
- Kinzie R A (1973) The zonation of the West Indian gorgonians. *Bull Mar Sci* 23:95-155
- Kohler K E; S M Gill (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* 32(9): 1259–1269
- Kollmann H; M Stachowitsch (2001) Long-term changes in the benthos of the Northern Adriatic Sea: A phototranssect approach. *P.S.Z.N. Mar Ecol* 22(1-2):135-154
- Kuffner I B; L J Walters; M A Beccero; V J Paul; R Ritson-Williams; KS Beach (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 323:107–117
- Lasker H R; M A Coffroth (1983) Octocoral distributions at Carriew Bow Cay, Belize. *Mar Ecol* 13:21-28
- Lang J C (1973) Interspecific aggression by scleractinian corals. Why the race is not only to the swift. *Bull Mar Sci* 23:260-279
- Lasker H R; K Kim; M A Coffroth (1998) Production, settlement, and survival of plexaurid gorgonian recruits. *Mar Ecol Prog Ser* 162: 111-123
- La Barre S; J C Coll; P W Sammarco (1986) Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). Spacing and aggressive interactions between alcyonaceans. *Mar Ecol Prog Ser* 28:147-156
- Lavín M F; Robles J M; Argote M L; Barton ED; Smith R; Brown J; Kosro M, Trasviña A, Vélez HS; García J (1992) Física del Golfo de Tehuantepec. *Cienc Desarro* 12(103):97-108
- Linares C; R Coma; D Díaz; M Zabala; B Hereu; L Dantart L (2005) Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 305:127–137
- Linares C; D F Doak; R Coma; D Díaz; M Zavala (2007) Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: the octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology* 88(4): 918-928
- Linares C; E Cebrian; R Coma (2012) Effects of turf algae on recruitment and juvenile survival of gorgonians. *Mar Ecol Prog Ser* 438: 97–104
- Lindsey J K (2004) Introduction to applied statistics. A modelling approach. Oxford University Press, Oxford
- McLean EL; P M Yoshioka (2008) Substratum effects on the growth and survivorship of the sponge *Desmapsamma anchorata*. *Caribb Jour Sci* 44:83-90
- Mistry M; V U Ceccherelli (1994) Growth and secondary production of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar Ecol Prog Ser* 103:291-296
- Molina-Cruz A; M Martínez-López (1991) Oceanography of the Gulf of Tehuantepec, Mexico, indicated by Radiolario remains. *Palaeogeogr palaeoclimatol palaeoecol* 110:179-195
- Mosher CV, L Watling (2009) Partners for life: a brittle star and its octocoral host. *Mar Ecol Prog Ser* 397:81–88
- Muzik K; S Wainwright (1977) Morphology and habitat of five Fijian sea fans. *Bull Mar Sci* 27(2):308-337
- Opresko D M (1973) Abundance and distribution of shallow water gorgonians in the area of Miami, Florida. *Bull Mar Sci* 23(3): 535-557

- Orejas C; P J López-González; J M Gili; N Teixidó; J Gutt; W E Arntz (2002) Distribution and reproductive ecology of the Antarctic octocoral *Ainigmaptilon antarcticus* in the Weddell sea. *Mar Ecol Prog Ser* 231:101–114
- Ordaz G; H D'Armas; D Yanez; J Hernández; A Camacho (2010) Secondary metabolites, lethality and antimicrobial activity of extracts from three corals and three marine mollusks from Sucre, Venezuela. *Rev Biol Trop* 58(2):677-688
- Pennington J T; K L Mahoney; V S Kuwahara; D D Kolber; R Calienes; F P Chave (2006) Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Prog Oceanogr* 69:285–317
- Reyes-Bonilla H; F Sinsal-Duarte; O Arizpe (1997) Gorgonias y corales pétreos (Anthozoa: Gorgonacea y Scleractinia) de Cabo Pulmo, México. *Rev Biol Trop* 45(4):1439-1443
- Ribes M; R Coma; J M Gili (1998) Heterotrophic feeding by gorgonian corals with symbiotic zooxanthella. *Limnol Oceanogr* 43(6):1170-1179
- Roberts MJ; A J Wheeler; A Freiwald (2006) Reefs of the Deep: The Biology and Geology of Cold-Water Coral Ecosystems. *Sci* 312(5773): 543-547
- Rossi S; M Ribes; R Coma; J M Gili (2004) Temporal variability in zooplankton prey capture rate of the passive suspension feeder *Leptogorgia sarmentosa* (Cnidaria: Octocorallia), a case study. *Mar Biol* 144:89–99
- Sánchez JA; S Zea; J M Díaz; (1998) Patterns of octocoral and black coral distribution in the oceanic Barrier Reef-complex of Providencia Island, Southwestern Caribbean. *Car Jour Sci* 34(3-4):250-264
- Sánchez JA (1999) Black coral-octocoral distribution patterns on Imelda Bank, a deep-water reef, Colombia, Caribbean Sea. *Bull Mar Sci* 65:215-225
- Sebens KP (1982) Competition for space: prey availability and escape in size. *Am Natur* 120:189-197
- Sebens KP (1984) Water flow determines colony size in a temperate octocoral. *Proc Natl Acad Sci* 81:5473-5477
- Sebens KP (1986) Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecol Monogr* 56:73–96
- Tseng LC; HU Dahms; NJ Hsu; JS Hwang (2011) Effects of sedimentation on the gorgonian *Subergorgia suberosa* (Pallas, 1766). *Mar Biol* 158: 1301-1310
- Torres JL (2001) Impacts of sedimentation on the growth rates of *Montastraea annularis* in southwest Puerto Rico. *Bull Mar Sci* 69(2):631-637
- Weinbauer MG; B Velimirov (1996) Population dynamics and overgrowth of the sea fan *Eunicella cavolini* (Coelenterata: Octocorallia). *Estuar Coast Shelf Sci* 42:583-595
- Williams GC; Cairns SD (2011) Systematic list of valid octocoral genera. http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/izg/orc_home.html. Consultado el 25/11/11
- Williamson EA; K B Strychar; K Withers; B Sterba-Boatwright (2011) Effects of salinity and sedimentation on the gorgonian coral, *Leptogorgia Virgulata* (Lamarck 1815) *J Exp Mar Ecol* 409(1-2):331-338
- Yoshioka P M; B B Yoshioka (1989) Effects of wave energy, topographic relief and sediment transport on the distribution of shallow-water gorgonias of Puerto Rico. *Coral Reefs* 8(3):145-152
- Yoshioka P M; B B Yoshioka (1991) A comparison of the survivorship and growth of Shallow-water gorgonian species of Puerto Rico. *Mar Ecol Prog Ser* 69:253-260

- Yoshioka P M (2009) Sediment transport and the distribution of shallow-water gorgonians. [Caribb Jour Sci 45\(2-3\)](#):138-150
- Zuur A; E N Ieno; G M Smith (2007) *Analyzing Ecological Data (Statistics for Biology and Health)* 7th edición. Springer. Pp 670
- Zuur A F; E N Ieno; C S Elphick (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1(1):3-14
- Zuur A F; E N Ieno; N J Walker, A A Saveliev; G M Smith (2009) Mixed effect models and ecology with R. Springer. Pp 261-293