



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORAL *Porites panamensis* VERRILL 1866
(ANTHOZOA: SCLERACTINIA), EN BAHÍA DE LA PAZ,
BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

B. M. MIRIAM GUADALUPE MORA PÉREZ

ABRIL 2005

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 13:00 horas del día 29 del mes de Marzo del 2005 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORAL *Porites panamensis* Verrill, 1866 (ANTHOZOA: SCLERACTINIA)
EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

MORA

Apellido paterno

PÉREZ

materno

MIRIAM GUADALUPE

nombre(s)

Con registro:

A	0	3	0	4	1	2
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

PRESIDENTE

DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONES

SECRETARIO

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

SEGUNDO VOCAL

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

TERCER VOCAL

DR. HÉCTOR REYES BONILLA

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



I. P. N.
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes Abril del año 2005, el (la) que suscribe MIRIAM GUADALUPE MORA PÉREZ alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A030412 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORAL *Porites panamensis* Verrill, 1866 (ANTHOZOA: ESCLERACTINIA) EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mmorape@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MIRIAM GUADALUPE MORA PÉREZ

nombre y firma

A
LUPITA Y REYNALDO

A
P. PANAMENSIS

Necesito del mar porque, me enseña... . . . (*Pablo Neruda*)

AGRADECIMIENTOS

A mi comisión por la tarea de revisar y aportar sugerencias para mejorar y lograr que fuera comprensible la tesis. Gracias al Dr. Oscar Efraín Holguín Quiñones, a la Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez, al Dr. Héctor Reyes Bonilla, al M.C. Gustavo de la Cruz y al Dr. Federico Andrés García Domínguez. Reconozco con especial énfasis la dirección y el apoyo de mi director de tesis el Dr. Federico A. García Domínguez, así como del Dr. Héctor Reyes Bonilla por involucrarse tanto como un director, con la tesis.

Al apoyo logístico de la UABCS, del CICIMAR y del todo el personal que se involucro en las salidas a campo y en las recolectas del material biológico. Al los técnicos y al laboratorio de invertebrados marinos, al laboratorio de edad y crecimiento, al personal de sala de computo y de servicios escolares.

Se agradece a: CONACyt por el proyecto 37528-b y beca-crédito; al Instituto Politécnico Nacional por la Beca PIFI del proyecto 20031561 y 20040240.

A Lupita y Reynaldo por empujarme a este camino, y su incondicional e infinito apoyo. A amiga y compañera Tania, a Dinorah Herrero. A Fabricio por todo lo que nos une, más de lo que imagine.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORAL *Porites panamensis* VERRILL 1866 (ANTHOZOA: SCLERACTINIA), EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

RESUMEN.

La permanencia de los arrecifes de coral depende de dos procesos biológicos: la reproducción y el reclutamiento. La reproducción es el proceso por el cual se forman nuevos individuos, mientras que el reclutamiento se lleva a cabo cuando los individuos recién formados llegan a ser parte de la comunidad arrecifal. Los corales tienen dos tipos de reproducción sexual: la liberación de gametos a la columna de agua, donde se lleva a cabo la fertilización y el desarrollo larval, y la fertilización en el interior del pólipo (incubación). Las colonias individualmente pueden producir uno u otro tipo de gametos (gonocóricas), o ambos tipos de gametos pueden desarrollarse dentro de la misma colonia (hermafroditas). La reproducción es importante en la estructura de las comunidades arrecifales para el crecimiento y recuperación de las mismas. Por lo que el objetivo del presente trabajo fue describir el ciclo reproductivo de *Porites panamensis* en la bahía de La Paz, B. C. S., durante los años 2002-2003. Se realizaron recolectas mensuales y quincenales, para determinar periodos reproductivos anuales y ciclos gametogénicos mensuales, así como la eventual sincronización con las fases lunares. *P. panamensis* es una especie gonocórica incubadora, tuvo una proporción sexual de 1:1. No hubo correlación estadísticamente significativa en los ciclos gametogénicos y planulación con la temperatura superficial del agua. La fecundidad mensual presentó correlación con la temperatura, la fecundidad puede ser favorecida en aguas moderadamente templadas, pero puede disminuir en aguas con temperaturas inusualmente elevadas (por arriba de los 30 °C) o bajas (19°C). No hubo sincronización en la gametogénesis y la planulación con las fases lunares. Las colonias de *P. panamensis* tienen la capacidad de reproducirse durante todo el año y dadas las características reproductivas y ecológicas, puede ser considerada como una especie con estrategia *r*.

Palabras claves: *P.panamensis*, reproducción, gametogénesis, planulación, fecundidad, fertilización.

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF CORAL *Porites panamensis* VERRILL 1866 (ANTHOZOA:
SCLERACTINIA), AT LA PAZ BAY, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

ABSTRACT.

Reproduction and recruitment are among the critical processes which the persistence of coral reefs depends. The reproduction is the processes new individuals are formed. The recruitment is the process by which newly formed individual become a part of the reef community. The coral has two pattern of the sexual reproduction: broadcast spawning, release eggs and sperm into the water column where the external fertilization and development take place and brooding species, eggs are fertilized internally, with the embryo developing to the planula stage inside the coral polyp. Coral gonochoric produce ovaries and spermaries on different colony and in hermaphroditic coral, ovaries and spermaries may develop in the same colony. The reproduction is important in the reef community structure for the growth and development to those. The study in Gulf of California will permit understand the reproduction processes down biotic and abiotic variations, for determine the community reef recuperation capacity in environment and oceanographic condition variations. The object in the present work is describe the reproductive cycle in *Porites panamensis* in the bay of La Paz, B. C. S. *P. panamensis* was sampled monthly in 2002-2003 and was sampled in full and new moon (august to december 2003). This specie was gonochoric and brooder with 1: 1 sex ratio. Gametogenic cycles and planulation didn't show statistical correlation with the sea surface temperature. About the fecundity and the plánula larval release showed correlation with the sea surface temperature. The colony can reproduce whole year and can be considered as a specie *r* strategist.

Key word: *P. panamensis*, reproduction, gametogenic, planulation, fecundity, fertilization.

ÍNDICE.

	Pág.
GLOSARIO	
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	4
III. HIPÓTESIS.....	11
IV. OBJETIVOS.....	12
4.1. GENERAL.....	12
4.2. ESPECÍFICOS.....	12
V. METODOLOGÍA.....	13
5.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	13
5.2. RECOLECTA DEL MATERIAL BIOLÓGICO.....	15
5.3. TRABAJO DE LABORATORIO.....	16
5.4. TRABAJO DE GABINETE.....	19
VI. RESULTADOS.....	21
6.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA GAMETOGÉNESIS.....	22
6.2. DESCRIPCIÓN DE LOS ESTADIOS GAMETOGÉNICOS.....	24
6.2.1. Ovogénesis.....	24
6.2.2. Planulación.....	25
6.2.3. Espermatogénesis.....	25
6.3. ESTADIOS DE GAMETOGÉNESIS.....	32
6.3.1. Colonias hembras.....	32
6.3.2. Planulación.....	33
6.3.3. Colonias machos.....	34
6.4. RELACIÓN DE LA GAMETOGÉNESIS CON LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR.....	35
6.5. FECUNDIDAD.....	41
6.6. SINCRONIZACIÓN DE LA GAMETOGÉNESIS.....	43
VII. DISCUSIÓN.....	45
7.1. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS.....	45

7.2.	CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA GAMETOGÉNESIS.....	46
7.3.	RELACIÓN CON FACTORES AMBIENTALES.....	51
7.4.	FECUNDIDAD.....	54
7.5.	PERIODICIDAD LUNAR.....	56
7.6.	ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE <i>PORITES PANAMENSIS</i>	57
VIII.	CONCLUSIONES.....	60
IX.	RECOMENDACIONES.....	61
X.	BIBLIOGRAFÍA.....	62
XI.	ANEXOS.....	74
1.	TÉCNICAS DE TINCIÓN.....	74
2.	TABLA DE DATOS.....	76
3.	INFORMACIÓN SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ALGUNAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>PORITES</i>	78
4.	COMPARACIÓN DE LOS DIÁMETROS DE LOS DIFERENTES ESTADIOS GAMETOGÉNICOS DE <i>PORITES PANAMENSIS</i> EN EL PACIFICO ORIENTAL.....	79
5.	FECHAS DE RECOLECTAS, DATOS SOBRE EL NIVEL DE MAREA Y CICLO LUNAR, EN LA ZONA DE ESTUDIO.....	80
6.	CORRELACIÓN DE LA INSOLACIÓN CON LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR.	81
7.	ANATOMÍA DEL PÓLIPO.....	82

LISTA DE FIGURAS.

	Pág.
1. Localización geográfica de la zona de estudio. La fecha indica la zona de estudio (Punta Gaviotas).....	14
2. Porcentaje de colonias en reposo y en gametogénesis de <i>Porites panamensis</i> durante los años 2002-2003. Femeninos (♀), masculinos (♂).....	22
3. Corte transversal del pólipo sin actividad reproductiva.....	27
4. Corte transversal del pólipo con actividad reproductiva.....	27
5. Ovocito en estadio I.....	27
6. Ovocito en estadio II.....	28
7. Ovocitos en estadio III y IV.....	28
8. Ovocito en estadio IV.....	28
9. Plánula y ovocitos en estadio IV.....	29
10. Plánulas y ovocitos en diferente etapa de desarrollo en el mismo pólipo.....	29
11. Plánula.....	30
12. Arreglo de los espermarios en los 12 mesenterios del pólipo.....	30
13. Mesenterio con espermarios en diferente estado de desarrollo.....	30
14. Mesenterio con espermarios en estadio I y II.....	31
15. Espermario en estadio III.....	31
16. Espermario en estadio IV.....	31
17. Porcentaje mensual de colonias hembras de <i>Porites panamensis</i> con ovocitos en diferentes estadios de desarrollo y con plánulas (PL) durante el periodo 2002-2003.....	33
18. Porcentaje mensual de colonias machos de <i>Porites panamensis</i> con espermarios en diferentes estadios de desarrollo durante el periodo 2002-2003.....	35
19. Comportamiento de la temperatura superficial del mar y la proporción de colonias de <i>Porites panamensis</i> con: ovocitos en estadio IV (a), plánulas (b) y espermarios en estadio IV (c), durante el periodo 2002-2003.....	37

20.	Relación del porcentaje de colonias con ovocitos en estadio IV (a), colonias con plánulas (b) y colonias con espermarios en estadio IV (c) de <i>Porites panamensis</i> con la temperatura superficial del mar. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.....	38
21.	Porcentaje de colonias con gametos femeninos y masculinos de <i>Porites panamensis</i> en estadio IV durante el periodo 2002-2003.....	39
22	Relación entre el porcentaje de gametos en estadio IV de <i>Porites panamensis</i> . Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.	39
23	Relación del porcentaje de colonias con ovocitos en estadio IV (a), colonias con plánulas (b) y colonias con espermarios en estadio IV (c) de <i>Porites panamensis</i> con la temperatura superficial del mar. La temperatura se desfasó un mes hacia atrás. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.	40
24	Comportamiento de la fecundidad mensual (plánulas cm ⁻²) de <i>Porites panamensis</i> y la temperatura superficial del mar durante el periodo 2002-2003.....	42
25	Relación entre la fecundidad mensual (plánulas·cm ⁻²) de <i>Porites panamensis</i> con la temperatura superficial del mar. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.	42

LISTA DE TABLAS.

	Pág.
I. Características generales del desarrollo de los gametos y plánulas de <i>P. panamensis</i> de acuerdo a Smith (1991) y Glynn <i>et al.</i> (1994).....	18
II. Fecundidad mensual y número de colonias con plánulas de <i>Porites panamensis</i>	41
III. Estadios de gametogénesis de <i>Porites panamensis</i> en luna llena y nueva.....	44

GLOSARIO.

Ectodermo. Capa externa del pólipo, contiene gran cantidad de cilios y cápsulas de nematocistos.

Endodermo. Capa interna del pólipo, constituido por tejido muscular, presenta zooxantelas.

Gonocórica (gonocorismo). En corales coloniales es la producción de gametos femeninos o masculinos por separado en cada colonia. También conocidos como organismos dioicos –sexos separados-.

Hermafrodita (hermafroditismo). Es la producción de gametos femeninos y masculinos en la misma colonia o pólipo en los corales coloniales o solitarios.

Hermafroditismo secuencial. Es la producción de gametos femeninos y masculinos en diferentes periodos durante su historia de vida de los corales.

Mesenterio. Estructura del pólipo que realiza la digestión, absorción y excreción.

Mesoglea. Se localiza entre el ectodermo y la gastrodermis (Anexo 7). Posiblemente distribuye los nutrientes a todo el pólipo.

Plánulas. Larvas de coral bien desarrolladas formadas por la incubación o fertilización, externa.

Zooxantelas. Dinoflagelados simbioses que se encuentran en el tejido de los corales hermatípicos.

Incubadores (ó anidadores). Desarrollo de la plánula dentro del pólipo.

I. INTRODUCCIÓN.

Los arrecifes de coral están considerados como uno de los ecosistemas más productivos y diversos de la Tierra. La diversidad de los arrecifes esta asociada a organismos invertebrados que son sus constructores primarios: los corales zooxantelados o hermatípicos (Carpenter, 1997; Glynn, 1997). Se estima que unas 800 especies de corales hermatípicos pertenecen al Orden Scleractinia Bourne, 1900, y se diferencian de otros cnidarios por su esqueleto permanente compuesto de carbonato de calcio, y su relación simbiote con dinoflagelados (zooxantelas) que se encuentran dentro de las células del tejido del coral (Maragos, 1977). Dichas algas producen carbohidratos y lípidos a partir de la fotosíntesis, proporcionando al coral de lo necesario para ayudarle a su metabolismo (Maragos, 1977; Hill *et al.*, 2004).

Los corales hermatípicos se encuentran limitados a aguas cálidas y relativamente someras (hasta 100 m de profundidad), sin embargo pueden encontrarse fuera de los trópicos si las corrientes de aguas cálidas se introducen a latitudes más altas (Maragos, 1977; Harii *et al.*, 2001). Además estos organismos requieren de bajas concentraciones de nutrientes y poca sedimentación para su mejor desarrollo (Glynn, 1997).

En la colonización y permanencia de los arrecifes de coral están involucrados dos procesos biológicos importantes: la reproducción y el reclutamiento. La reproducción es el proceso por el cual se forman nuevos individuos, y es el primer paso para el establecimiento, mantenimiento y reemplazo de corales muertos en las poblaciones

arrecifales (Richmond, 1997a). Por otro lado, el reclutamiento se lleva a cabo cuando los individuos recién formados llegan a ser parte del arrecife coralino (Richmond, 1997a).

La naturaleza modular de los corales escleractinios les permite tener una fuerte comunicación entre sus unidades individuales, los pólipos (Hughes, 1983; Hughes *et al.*, 1992), esta característica les concede la capacidad para reproducirse tanto asexual como sexualmente (Fadlallah, 1983; Wallace, 1985; Harrison y Wallace, 1990; Richmond, 1997b). Los procesos asexuales pueden conducir a la formación de nuevas colonias a partir de la fragmentación (Highsmith, 1982), por la disociación y dispersión de pólipos (“polyp balls” y “polyp bail-out”) (Sammarco, 1982), o la producción asexual de plánulas (Stoddart, 1983), este tipo de reproducción es un medio importante para la formación de colonias coralinas tanto en ambientes estables como susceptibles a eventos físicos (Highsmith, 1982; Wallace, 1985)

La reproducción sexual en los corales escleractinios es importante porque produce variaciones genotípicas antes cambios impredecibles del medio ambiente, promoviendo el intercambio genético, y facilitando la colonización de nuevos sitios a partir del reclutamiento larval (Stoddart, 1983, Richmond, 1997). La información sobre las características reproductivas, como las variaciones en la sexualidad (gonocorismo *vs* hermafroditismo), la estacionalidad y periodicidad han sido usadas para inferir o categorizar las estrategias reproductivas de los corales (Shlesinger *et al.*, 1998).

Los corales presentan dos tipos de reproducción sexual: 1) la liberación de gametos a la columna de agua, donde se lleva a cabo la fertilización y el desarrollo larval; y 2) la incubación, donde los huevos son fertilizados en el interior del pólipo y liberados posteriormente a la columna de agua en forma de plánulas completamente desarrolladas (Fadlallah, 1983; Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990).

Los patrones reproductivos de los corales pueden ser de dos formas: las colonias pueden producir exclusivamente ovocitos o espermatozoides (colonias gonocóricas); o ambos tipos de gametos dentro o entre pólipos de la misma colonia (colonias hermafroditas). Es importante señalar que los escleractinios presentan todas las combinaciones posibles entre los tipos y patrones reproductivos anteriormente citados (Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990), de tal forma que miembros del mismo taxón pueden mostrar diferencias en sus características reproductivas. Las diferencias son generalmente más grandes entre especies, y tales variaciones en el desarrollo reproductivo potencialmente tienen importantes implicaciones ecológicas y evolutivas (Vermeij *et al.*, 2003; Vermeij *et al.*, 2004).

En los primeros estudios sobre reproducción, se pensaba que la mayoría de los corales hermatípicos eran vivíparos (Stimson, 1978). Sin embargo, trabajos más recientes han mostrado que en realidad la mayoría de los corales liberan gametos para fertilización externa durante breves periodos (Kojis y Quinn, 1981; Harrison *et al.*, 1984; Richmond y Hunter, 1990). Esta característica puede estar sincronizada con los fases lunares (Harrison *et al.*, 1984), y las especies pueden presentar de uno a dos ciclos

reproductivos por año (McGuire, 1998). Por lo contrario, las especies con fertilización interna (incubadoras), pueden llegar a tener varios ciclos reproductivos al año o liberar plánulas continuamente, incluso con periodicidad mensual (Fadlallah, 1983; Richmond y Hunter, 1990).

Los cambios estacionales en la temperatura superficial del mar pueden determinar la sincronización de los desoves en corales en breves periodos reproductivos (Richmond y Hunter, 1990; McGuire, 1998), mientras que la marea, las fases lunares y el foto-periodo, pueden tener influencia en el tiempo de liberación de los gametos y/o plánulas (Kojis y Quinn, 1981; Richmond y Hunter, 1990). Por ejemplo, se han observado desoves en masa entre primavera y verano en la Gran Barrera Arrecifal, Australia, y al parecer los ciclos lunares regulan la liberación de plánulas en el coral *Pocillopora damicornis* (Linneo, 1758) en la zona (McGuire, 1998).

II. ANTECEDENTES.

La reproducción sexual en corales hermatípicos empezó a estudiarse extensamente a partir de 1980 (Kojis y Quinn, 1981; Fadlallah, 1983; Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter; 1990). En el Caribe se han estudiado aproximadamente el 30 % de las especies de coral (Acosta y Zea, 1997), mientras que en el Pacífico occidental se tiene información de casi el 40 % de las especies, y sólo el 6 % de las especies en el mar Rojo han sido analizadas (Shlesinger *et al.*, 1998). Sin embargo, una de las zonas que más ha llamado la atención en los últimos años desde la

perspectiva de la biología reproductiva ha sido el Pacífico oriental tropical, zona en la cual se ha empezado a generar abundante información.

Los primeros estudios sobre la biología reproductiva en corales hermatípicos en el Pacífico oriental tropical fueron realizados en Centro América, principalmente en Panamá, Costa Rica e islas Galápagos (Ecuador). Birkeland (1977), evaluó el reclutamiento empleando diferentes tipos de sustratos artificiales en isla Taboguilla, Panamá, y encontró sólo dos reclutas del coral *Pocillopora elegans* (Dana, 1846) en cinco años. Otro estudio fue realizado por Richmond (1985), quien analizó la reproducción de *Pocillopora damicornis*. El autor no observó evidencia de gónadas o plánulas, por lo que concluyó que probablemente los corales que se reclutan en Panamá surgen de larvas liberadas de colonias que se encuentran en islas del Pacífico central.

Esta hipótesis fue refutada cuando se realizaron estudios más finos sobre aspectos reproductivos de las Familias Pocilloporidae Gray, 1842, Poritidae Gray, 1842 y Agariciidae Gray, 1847 en Costa Rica, Panamá (golfo de Chiriquí y golfo de Panamá) y en las islas Galápagos (Glynn *et al.*, 1991; Glynn *et al.*, 1994; Glynn *et al.*, 1996; Glynn *et al.*, 2000). Glynn *et al.* (1991), analizaron las características y la estacionalidad de la reproducción sexual de *P. damicornis* y *P. elegans* (= *P. meandrina* Dana, 1846), las cuales son las especies más importantes y abundantes de los arrecifes del Pacífico oriental. Los autores observaron que las colonias eran hermafroditas y presentaban gametos maduros en condiciones estables de la temperatura superficial del mar. Sin embargo, no se observó la expulsión de gametos *in situ*, por lo que no descartan la

hipótesis de que estas especies tengan como estrategia dominante la reproducción asexual por fragmentación.

Un segundo trabajo fue sobre dos especies del género *Porites* Link, 1807: *Porites panamensis* y *Porites lobata* Dana, 1846 (Glynn *et al.*, 1994). Los autores proponen que *P. lobata* expulsa sus gametos a la columna de agua para ser fecundados, mientras que *P. panamensis* incuba sus larvas plánulas. Ambas especies fueron gonocóricas con una proporción sexual de 1:1 a nivel de colonia. Las dos especies se reproducen durante todo el año, y por ello no hubo una relación clara entre el número de colonias reproductivas con la temperatura superficial del mar. Una diferencia entre ambas especies es que *P. lobata* presentó sincronización reproductiva con las fases de luna llena y nueva, mientras que *P. panamensis* no tuvo periodicidad lunar. La conclusión general fue que ambas especies tienen la capacidad de reproducirse sexualmente, lo cual indica que el reclutamiento es continuo en el Pacífico oriental y no depende de la dispersión de larvas provenientes del Pacífico central. Este hallazgo es importante considerando que los arrecifes fueron severamente impactados por el fenómeno de Oscilación Sureña del Niño en 1983 y 1997, y por lo tanto existe la posibilidad de su recuperación (Reyes-Bonilla, *et al.*, 2003).

Los trabajos referentes a la biología reproductiva en la Familia Agariciidae se enfocaron a *Pavona gigantea* (Verrill, 1869), *Pavona varians* (Verrill, 1864), *Pavona* sp. (= *P. chiriquiensis*; Glynn *et al.*, 2001) y *Gardineroseris planulata* (Dana, 1846) (Glynn *et al.*, 1996; Glynn *et al.*, 2000). Las especies *P. gigantea* y *G. planulata* fueron

hermafroditas, aunque algunas colonias mostraron hermafroditismo secuencial e incluso gonocorismo con una proporción sexual de 1:1. Ambas especies liberan sus gametos a la columna de agua para ser fecundados y tienen una fuerte sincronización con las fases lunares. *P. gigantea* presentó entre un 37 % a 47 % de colonias con gónadas en zonas de no surgencia (isla del Caño, Costa Rica e isla Uva, Panamá) y de un 31 % a 39 % en zonas de surgencia (isla Saboga e isla Taboga, Panamá). El pico reproductivo de *P. gigantea* fue durante la estación de lluvias, pero en contraste, solo se observó actividad sexual en *G. planulata* durante la estación de secas (Glynn *et al.*, 1996). *P. varians* y *P. chiriquiensis* pueden expulsar gametos a la columna de agua y presentan colonias gonocórias, pero en su mayoría son hermafroditas. Ambas especies se reproducen activamente durante todo el año, con un máximo en la estación de secas en zonas de no surgencia (golfo de Chiriquí), y en la estación de lluvias en zonas de surgencia (golfo de Panamá). En ambas especies el desove se presentó durante las fases de luna llena y nueva (Glynn *et al.*, 2000).

Respecto al Pacífico mexicano, aunque durante los últimos años se han realizado importantes avances referentes a la taxonomía, ecología y distribución de los corales pétreos (Reyes-Bonilla, 1990; López-Pérez, 1998; Leyte-Morales, 2001; Hernández-Ballesteros, 2002; Mora-Pérez, 2002; Morales-Vallín, 2002), los estudios sobre la biología reproductiva (reproducción y reclutamiento) en las comunidades arrecifales del Pacífico mexicano aún son escasos.

Las primeras investigaciones realizadas sobre la biología reproductiva de corales escleractinios se enfocaron principalmente al reclutamiento, pero de alguna manera aportan aspectos importantes sobre la reproducción. Medina-Rosas (2000), colocó sustratos artificiales (losas de terracota) en nueve arrecifes de Jalisco y Nayarit durante un periodo de siete meses, encontrando nueve reclutas de coral del género *Porites*, por lo tanto, no descarta la posibilidad de que las colonias de *Porites* en la región puedan reproducirse sexualmente con mayor frecuencia.

En otro trabajo sobre reclutamiento realizado en la costa de Oaxaca (Mora-Pérez, 2002), se sugirió que la diferencia en talla de los reclutas de *P. panamensis* hallados en losas artificiales (losas de terracota), así como el alto número de reclutas (198), indican que esta especie se reproduce durante todo el año en la zona de estudio. Caso contrario a las especies del género *Pocillopora* Lamarck, 1816, pues sólo se encontró un recluta sexual, sin embargo, se observaron abundantes fragmentos durante el estudio, lo que abre la posibilidad de que las especies del género *Pocillopora* sean estériles en la zona de estudio, y que dependan más de la reproducción asexual por fragmentación, que la sexual para mantener a sus poblaciones locales.

Los primeros estudios formales sobre reproducción en el Pacífico mexicano fueron realizados en bahía Banderas, Jalisco-Nayarit (Vizcaino-Ochoa, 2003) y en bahía de La Paz, Baja California Sur (Chávez-Romo, 2004). El primer trabajo se enfocó en tres especies: *P. damicornis*, *P. panamensis* y *P. gigantea*. En las tres especies se observaron gametos y su ocurrencia estuvo relacionada con el aumento de la

temperatura superficial del mar a principios de verano. *P. damicornis* se clasificó como hermafrodita, y aunque se observaron gametos en ésta especie, no se considera que sea reproductivamente exitosa en el área de estudio. En cuanto a *P. panamensis*, la especie fue clasificada como gonocórica con fecundación interna y tiene posiblemente la capacidad de mantener sus poblaciones mediante la reproducción sexual. Finalmente, *P. gigantea* fue clasificada como una especie gonocórica con fertilización externa.

En el estudio sobre la reproducción de *P. damicornis* en bahía de La Paz, Chávez-Romo (2004), clasificó a la especie como hermafrodita con fertilización externa, y al observar gametos en diferente estadio de madurez, se sugiere que este coral se reproduce activamente por un periodo de cinco meses (julio-noviembre). El porcentaje de colonias con gametos maduros fue más alto en verano y estuvo relacionado con la temperatura superficial del mar, teniendo un pico a los 28 °C.

Es importante mencionar que el conocimiento de la biología reproductiva y los procesos asociados de dispersión y reclutamiento de larvas plánulas, son importantes para entender la dinámica de los arrecifes coralinos ya que ayudan a la colonización, crecimiento y recuperación de hábitats afectados por cambios climáticos y presión antrópica. Además, en los últimos años se reconoce la importancia de la reproducción sexual y biología larval para entender la ecología e historias de vida de los corales hermatípicos (Harrison y Wallace, 1990). Particularmente en el golfo de California hay pocos estudios sobre la biología reproductiva de las especies de corales hermatípicos que componen las comunidades arrecifales de ésta región. Dentro del golfo de California se

pueden encontrar con facilidad colonias aisladas de *P. panamensis*, quizá porque la especie soporta temperaturas de hasta 16 °C (Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla, 1993). Por lo tanto, es importante conocer si la especie se reproduce en la región, y una vez que se tenga la información necesaria sobre sus características reproductivas, se puedan usar para posteriormente implementar programas de recuperación, protección y manejo de los arrecifes coralinos.

El coral *P. panamensis* se distribuye en el Pacífico oriental desde el golfo de California hasta Colombia. En nuestro país se le encuentra desde la desembocadura del río Colorado hasta la entrada del mar de Cortés, en la costa occidental de la península de Baja California, Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero, Oaxaca y las islas Revillagigedo (Reyes-Bonilla, 1990; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001). Antes de 1997, en bahía de La Paz y Cabo Pulmo, *P. panamensis* alcanzaba coberturas de 1 a 6 % de sustrato, con abundancias de hasta 100 colonias m⁻² (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994). Esta especie ha habitado en el golfo de California desde el Plioceno (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994). Su posición sistemática es la siguiente:

Phylum **Cnidaria** Hatschek, 1888.

Clase **Anthozoa** Ehrenberg, 1834.

Subclase **Hexacorallia** Haeckel, 1896.

Orden **Scleractinia** Bourne, 1900.

Suborden **Poritina** Veron, 1995.

Familia **Poritidae** Gray, 1842.

Género ***Porites*** Link, 1801.

Porites panamensis Verrill, 1866.

III. HIPÓTESIS.

La especie de coral *Porites panamensis* se reproduce continuamente en zonas donde la temperatura superficial del mar se mantiene constante durante todo el año. Mientras, que en zonas donde hay una estacionalidad más marcada como el golfo de California, se espera un aumento en la actividad reproductiva en los meses más cálidos.

IV. OBJETIVOS.

4. 1. GENERAL.

Describir el ciclo reproductivo de *Porites panamensis* en la bahía de La Paz, Baja California Sur, durante el periodo 2002-2003.

4. 2. ESPECÍFICOS.

- ☞ Describir los estadios gametogénicos de las colonias de *P. panamensis* en la bahía de La Paz.
- ☞ Determinar las características reproductivas de *P. panamensis*: gonocórica y/o hermafrodita; incubadora y/o expulsión de gametos, en la zona de estudio.
- ☞ Analizar la posible relación del ciclo reproductivo (gametogénesis y planulación) y la fecundidad con las variaciones de la temperatura superficial del mar.
- ☞ Determinar la posible ocurrencia de madurez reproductiva o planulación en *P. panamensis* en concordancia con las fases lunares.

V. METODOLOGÍA.

5. 1. ÁREA DE ESTUDIO.

El trabajo se realizó en Punta Gaviotas, localidad que se encuentra al suroeste de la bahía de La Paz. La bahía se localiza en la parte sur-oriental de la península de Baja California, aproximadamente a 200 km de su extremo (figura 1), y se comunica con el golfo de California por una amplia boca ubicada entre punta Cabeza de Mechudo e isla La Partida (al noroeste) y el canal de San Lorenzo (al sureste). La bahía presenta aguas someras (profundidades menores a 50 m); y tienden a incrementar su profundidad hacia el centro de la boca principal, donde alcanza los 200 m (Murillo-Jiménez, 1987). El patrón de mareas en la bahía depende de la cooscilación con la marea del golfo de California y ésta a su vez, con la del océano Pacífico. La marea en la bahía es semidiurna, al igual que en la mitad sur del golfo de California el refluo que se encuentra entre la pleamar superior y la bajamar inferior es intenso ocasionando fuertes corrientes de marea (Jiménez-Illescas, 1983). El clima en la región es del tipo BW(h')hw(e'), correspondiente al árido o desértico (García, 1988). La humedad relativa oscila entre el 66 % y 72 % (González-Acosta, 1998), con una época de sequía prolongada, ya que la zona tiene escasa precipitación pluvial durante el año (219.7 mm al año), y una evaporación total anual de 2387.2 mm (Secretaría de Marina, 1979; Salinas *et al.*, 1990; Alvarez-Arellano *et al.*, 1997).

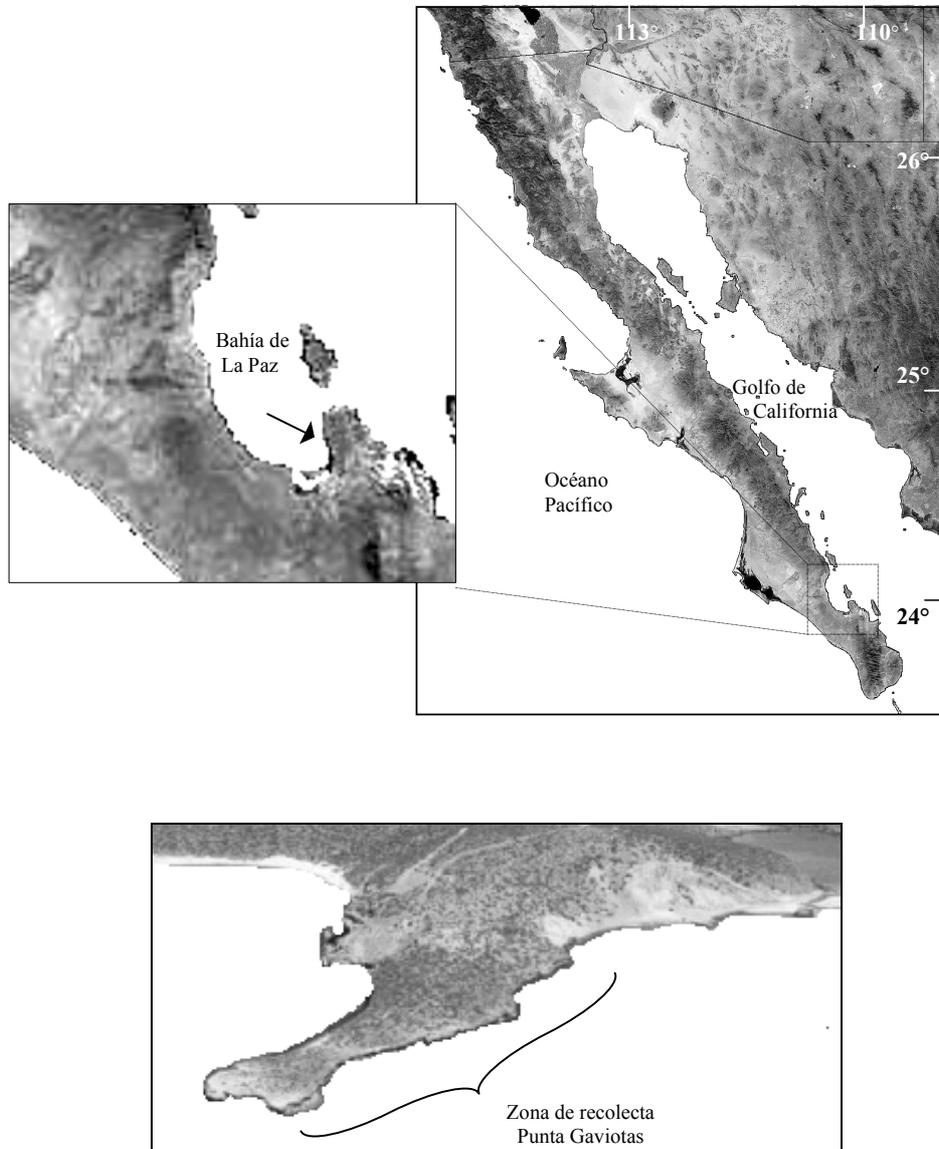


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio. La fecha indica la zona de estudio (Punta Gaviotas).

Punta Gaviotas se caracteriza por la presencia de una pendiente relativamente pronunciada y un sustrato formado por grandes bloques de rocas y pedruscos sueltos (Monteforte y Cariño, 1992). El área presenta un borde costero y una franja arrecifal que se extiende a partir de la línea de marea de 5 a 10 m hacia mar adentro. La franja arrecifal esta compuesta en su parte más somera por el coral *Porites panamensis*, seguida de especies del género *Pocillopora*, después de un fondo arenoso y en la partes más profunda (> 5 m) se encuentran colonias del género *Pavona* (Chávez-Romo, 2004).

5. 2. RECOLECTA DEL MATERIAL BIOLÓGICO.

Para obtener información sobre la reproducción de *Porites panamensis*, se realizaron recolectas mensuales de especímenes (de enero de 2002 hasta diciembre de 2003) procurando que coincidieran con los días de luna llena. Apoyados con equipo de buceo autónomo, se tomaron 20 fragmentos de aproximadamente 15 cm de largo de diferentes colonias de *P. panamensis* que estuvieran a profundidades de 1 a 5 m. Adicionalmente, se registró la temperatura superficial del mar el día de recolecta con un termómetro de mercurio (precisión de ± 1 °C). Las muestras fueron transportadas al laboratorio en una cubeta con agua marina. Los ejemplares del periodo anual 2002 se fijaron en formol al 4 %, y después de 24 horas fueron enjuagadas para eliminar el fijador; posteriormente, se preservaron en alcohol etílico al 70 %, hasta ser procesadas. Las muestras del 2003 se colocaron en formol al 10% hasta su procesamiento.

Después de un análisis preliminar de los resultados obtenidos, y para conocer la existencia de una posible sincronización en la expulsión de larvas plánulas con las fases

lunares, en el mes de agosto de 2003 se marcaron 10 colonias de *P. panamensis* a una profundidad de 1 a 5 m, y se realizaron muestreos cada 15 días entre agosto y diciembre (nueve muestreos coincidieron con la luna nueva y llena). Se recolectaron fragmentos de aproximadamente 10 cm de largo de cada colonia marcada. Se registró la temperatura superficial del mar con un termómetro de mercurio (precisión de ± 1 °C) el día de la recolecta. Los fragmentos fueron etiquetados individualmente y colocados en una cubeta con agua de mar para ser transportados al laboratorio donde fueron fijados con formol al 10 %.

5. 3. TRABAJO DE LABORATORIO.

Para el procesamiento de las muestras, estas fueron enjuagadas aproximadamente 24 horas para eliminar el alcohol o formol, según fuese el caso. Se cortaron trozos de 2 a 3 centímetros de la parte media de cada fragmento, ya que en dicha sección se encuentra el mayor porcentaje de pólipos fértiles (Hall y Hughes, 1996). Estas piezas se colocaron en recipientes individuales para su descalcificación en una solución de ácido clorhídrico (HCl) al 10 %, con 0.7 g de sal disódica (E.D.T.A.), 0.008 g de tartarato de sodio y potasio, y 0.14 g de tartarato de sodio por litro (Glynn *et al.*, 1991; Smith, 1991). El resto del material biológico se etiquetó y se colocó nuevamente en alcohol etílico al 70 % o en formol al 10 %. Se realizaron recambios del descalcificador cada cuatro horas aproximadamente por 24 horas o hasta obtener el tejido. Este fue lavado con agua corriente para eliminar el exceso del ácido, y se colocó en alcohol al 70 % para luego ser deshidratado en series sucesivas de alcoholes de concentración creciente y aclarantes, e incluidos en Paraplast X-TRA (Humason, 1979).

Con el fin de obtener laminillas de tejido proveniente de la parte oral, media y aboral del pólipo, se realizaron cortes longitudinales de 7 a 8 μm en un micrótomo de rotación (Leica RM2025); luego se rebajo el tejido 250 μm para obtener un siguiente corte de 7 a 8 μm , y se repitió el procedimiento por segunda vez para obtener otro corte de 7 a 8 μm . También se realizaron cortes transversales del pólipo con el mismo grosor. Las laminillas fueron teñidas con la técnica hematoxilina-eosina (Humason, 1979), realizando cambios en los tiempos de tinción en los colorantes (hematoxilina y eosina), para obtener una tinción adecuada (Anexo 1). Adicionalmente, para resaltar las estructuras del pólipo se realizó una selección de laminillas para usar la técnica de Papanicolaou (Locquin y Langeron, 1985; Anónimo, 1968; Anexo 1). Finalmente las laminillas fueron montadas de manera permanente con Cytoseal-X y las laminillas fueron observadas en un microscopio óptico para la identificación de estructuras reproductivas (ovocitos y espermatoцитos) y plánulas.

Los gametos fueron clasificados en los cuatro estadios de desarrollo, según los criterios propuestos por Smith (1991) y Glynn *et al.* (1994) (tabla I). El criterio de clasificación de las colonias se efectuó en base al estadio de desarrollo más avanzado que presentaban los pólipos; por ejemplo, si una colonia presentó estadios de gametogénesis II y IV, fue clasificada como una colonia en estadio IV. No obstante, la clasificación propuesta por Smith (1991) y Glynn *et al.* (1994) para identificar las etapas de desarrollo de las plánulas no fue utilizada en el presente trabajo, ya que las diferencias que los autores citan fueron poco reconocibles en los cortes histológicos. Por lo tanto, sólo se obtuvieron datos sobre la presencia o ausencia de plánulas, sin

considerar su estadio de desarrollo. De las colonias que presentaron plánulas, se contaron las plánulas por pólipo y los pólipos (con y sin plánulas) en un cm² de la colonia para estimar la fecundidad.

Tabla I. Características generales del desarrollo de los gametos y plánulas de *P. panamensis* de acuerdo a Smith (1991) y Glynn *et al.* (1994).

ESTADIO	OVOGÉNESIS	ESPERMATOGÉNESIS	PLANULACIÓN
I	Los ovocitos miden de 5-10 µm, con un núcleo de 3-4 µm de diámetro.	El desarrollo de los espermarios empieza con manchas oscuras en las células del endodermo. Los espermarios miden de 2.5-3.0 µm de diámetro.	Miden de 200 a 350 µm de diámetro.
II	Ovocitos con 20-60 µm de diámetro. Se observan vesículas de lípidos acumulados alrededor de las células.	Presencia de paquetes de células de 10-35 µm de diámetro, envueltos por una capa de mesoglea.	Formación de la mesoglea. Desarrollo del poro oral. La plánula mide de 300-450 µm de diámetro.
III	El tamaño de los ovocitos va de 60-200 µm de diámetro. La vitelogénesis esta bien desarrollada.	Los espermarios son de 35-170 µm de diámetro. Formación del lumen.	Se desarrolla el mesenterio y se observa la agregación de zooxantelas en el borde interior de la mesoglea. Se abre la cavidad gastrovascular y se empiezan a formar cilios en el ectodermo.
IV	Presencia de zooxantelas	Inicia con la división celular (desarrollo de espermatozoides).	La plánula tiene más de un mesenterio con filamentos

Se seleccionaron laminillas en las cuales fue posible observar el núcleo de los ovocitos en los cuatro estadios de desarrollo, de los espermarios y plánulas para tomarles fotografías en un microscopio óptico. Una vez digitalizadas las fotografías, se midió el diámetro máximo y mínimo de los ovocitos, espermarios y plánulas con el programa de cómputo Sigma-Scan pro (Versión 5).

5. 4. TRABAJO DE GABINETE.

Para cada mes se calculó el porcentaje de colonias con y sin actividad reproductiva. Con las colonias que se identificaron como hembras o machos se determinó el número de cada una y se les aplicó la prueba χ^2 (Zar, 1999) para probar la existencia de diferencias significativas en la proporción sexual durante el periodo de muestreo.

Para identificar periodos reproductivos se obtuvo mensualmente el porcentaje de los cuatro estadios de gametogénesis de las colonias hembras y machos. Para estimar la fecundidad mensual primero se obtuvo la fecundidad de cada colonia por mes de la siguiente manera:

$$Fc = \bar{X}p * \bar{X}pl ,$$

donde $\bar{X}p$ es el promedio de los pólipos por unidad de área; y $\bar{X}pl$ es el promedio de plánulas por pólipo. Posteriormente se calculó la fecundidad media mensual de la siguiente manera:

$$Fm = \frac{\sum_{i=1} Fc_i}{n_c},$$

donde n_c es el número de colonias con plánulas en la muestra mensual.

Se calculó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Zar, 1999) para inferir la relación entre la temperatura superficial del mar con el porcentaje de colonias hembras y machos en estadio IV, el porcentaje de colonias con plánulas y la fecundidad media mensual. Finalmente, con los resultados obtenidos de los muestreos quincenales se realizaron dos pruebas χ^2 (Zar, 1999) para evidenciar la posible sincronía de la gametogénesis y la planulación de las colonias con las fases lunares. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa de cómputo Statistica Versión 6.0, con un valor de $\alpha = 0.05$

VI. RESULTADOS.

Se procesaron histológicamente un total de 454 colonias de *Porites panamensis* (de enero de 2002 a diciembre de 2003). De las colonias procesadas, 167 (36.78 %) no presentaron evidencia reproductiva (colonias en reposo), 165 (36.34 %) mostraron gametos femeninos y 126 (27.75%) colonias tuvieron gametos masculinos (figura 2).

En todos los meses se observaron colonias que contenían gametos. En el año 2002 hubo un mayor porcentaje de colonias reproductivas de febrero a mayo, y de agosto a diciembre. Por otro lado, en el año 2003 el porcentaje mayor de colonias reproductivas se observó de abril a julio y de septiembre a noviembre (figura 2).

En las colonias que presentaron gametos, no hubo evidencia histológica de hermafroditismo. Las colonias mostraron sólo gametos femeninos ó masculinos, evidenciando que *P. panamensis* es una especie gonocórica. Los porcentajes mensuales de colonias hembras y machos fueron diferentes durante el periodo de muestreo (figura 2). Sin embargo, la proporción total a lo largo de los dos años fue de 1:1 ($X^2 = 5.22$; g.l = 1, p = 0.2).

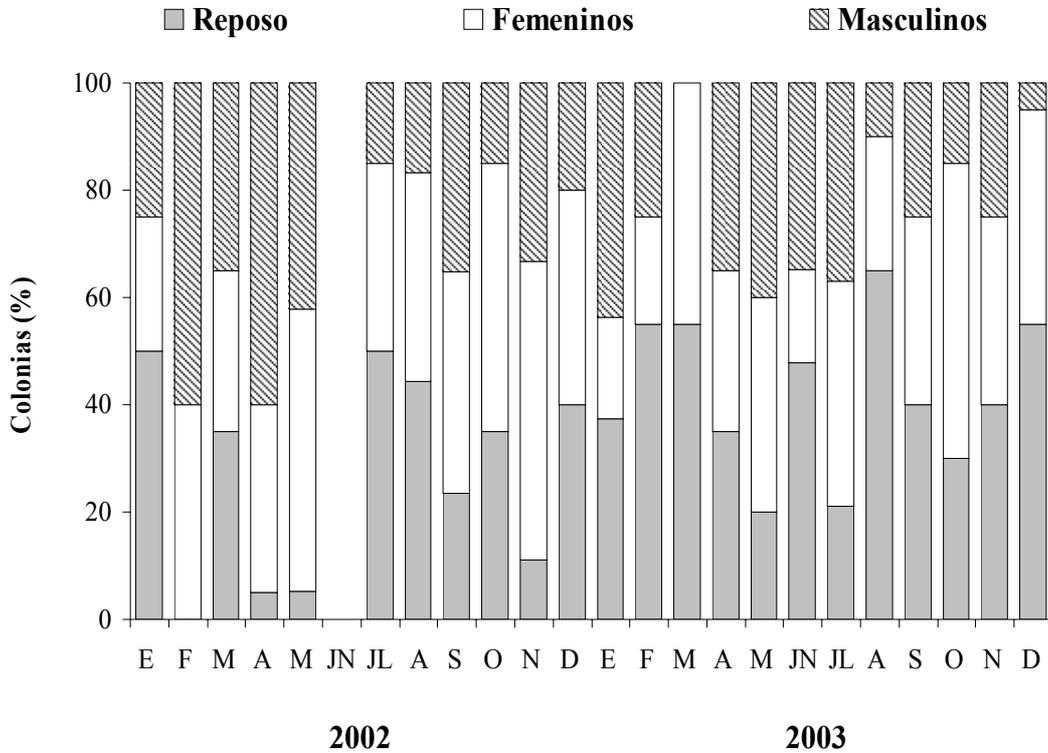


Figura 2. Porcentaje de colonias en reposo y en gametogénesis de *Porites panamensis* de durante los años 2002-2003.

6. 1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA GAMETOGÉNESIS.

Una característica importante sobre la condición de la colonia durante el inicio de la reproducción es el espesor del endodermo y de la mesoglea en los pólipos, ambas capas se van haciendo más delgadas al aumentar la actividad reproductiva (figuras 3 y 4). En el pólipo de *Porites panamensis* se observaron hasta 12 mesenterios en algunas colonias. Las colonias femeninas tuvieron de 1 hasta 3 gónadas por pólipo, mientras que en las colonias masculinas activas se observaron de 1 hasta 12 gónadas por pólipo (una por mesenterio; figura 13). El desarrollo de los ovocitos comenzó con la agregación de

células en la mesoglea. En el caso de los gametos masculinos es probable que comience con la elongación del endodermo, ya que se observaron células oscuras cerca de la mesoglea (figuras 10 y 13).

En las colonias femeninas y masculinas se observaron células reproductivas en diferentes etapas de desarrollo dentro de los mesenterios (figuras 7, 9 y 13). En los cortes histológicos longitudinales de algunas colonias, la gónada tiene ovocitos de menor a mayor desarrollo de la parte oral hacia la aboral, respectivamente. En las colonias masculinas los espermarios normalmente presentan un arreglo en ramillete en diferente etapa de desarrollo (figura 13); sin embargo, aunque a veces se observaron espermarios (de 1 a 4) con espermatoцитos en la misma etapa de desarrollo, lo más común fue ver asociaciones con espermarios en diferentes etapas de desarrollo. Por ello, se puede clasificar a *P. panamensis* como una especie con desarrollo asincrónico.

En algunas colonias femeninas se observaron plánulas en la cavidad gastrovascular. Es probable que el ovocito maduro se desplace del mesenterio hacia la cavidad para ser fecundado y continuar con el proceso embrionario. Estas características dan evidencia suficiente para suponer que *P. panamensis* expulsa los gametos masculinos a la columna de agua, los cuales van a fertilizar a los ovocitos que se encuentran dentro del pólipo.

6. 2. DESCRIPCIÓN DE LOS ESTADIOS GAMETOGÉNICOS.

6. 2. 1. OVOGÉNESIS.

Los ovocitos en estadio I estaban rodeados por una capa de endodermo relativamente gruesa (figura 5). Los ovocitos en este estadio tuvieron un diámetro máximo de $34 \pm 6.7 \mu\text{m}$ (media \pm error estándar) y un diámetro mínimo de $26 \pm 7.3 \mu\text{m}$. El núcleo midió de 18 a 20 μm , y se situó en el centro del ovocito. Sólo se observaron de uno a dos ovocitos juntos en este estadio y asociados con otros en diferente etapa de desarrollo.

Los ovocitos en estadio II (figura 6), fueron de mayor tamaño que en estadio I (diámetro máximo de $77 \pm 14 \mu\text{m}$ y diámetro mínimo de $55 \pm 12 \mu\text{m}$). El núcleo (19 a 27 μm) y el nucleolo tuvieron mayor tamaño en relación al estadio anterior. El endodermo que rodea los ovocitos fue más delgado. En esta etapa se empezaron a formar vacuolas dentro del citoplasma del ovocito.

Los ovocitos en estadio III (figura 7), alcanzaron un diámetro máximo de $178 \pm 41 \mu\text{m}$ y un diámetro mínimo de $106 \pm 31 \mu\text{m}$. En el endodermo que los rodea se observaron zooxantelas. Los mesenterios presentaron entre 2 y 4 ovocitos en estadio III. Fue evidente la presencia de ovocitos en diferente estadio asociados con los de estadio III dentro del mismo pólipo, e incluso en el mismo mesenterio. El citoplasma presentó gran cantidad de vacuolas.

Los ovocitos en estadio IV (figuras 7 y 8), no fueron completamente redondos, posiblemente a que adquirieron la forma de los espacios libres dentro del pólipo. Los ovocitos alcanzaron un diámetro máximo de $252 \pm 68 \mu\text{m}$ y un diámetro mínimo de $192 \pm 56 \mu\text{m}$. En algunos ovocitos fue evidente la apariencia granular del núcleo y su desplazamiento hacia el polo animal. Las vacuolas fueron más abundantes que en el estadio anterior y se encontraron distribuidas en todo el citoplasma del ovocito. La mayoría de los ovocitos presentaron en su interior mayor cantidad de zooxantelas que en el estadio III. Se observaron de 1 hasta 4 ovocitos en estadio IV en el mismo pólipo, asociados a ovocitos en estadio II y III, y plánulas (figura 10). En algunos pólipos se observaron ovocitos completamente maduros en la cavidad gastrovascular.

6. 2. 2. PLANULACIÓN.

Se observaron plánulas en la cavidad gastrovascular del pólipo y en algunos casos hubo hasta 3 plánulas por pólipo (figura 10). Las plánulas tuvieron un diámetro máximo de $353.00 \pm 91.50 \mu\text{m}$ y un diámetro mínimo de $210.00 \pm 62.50 \mu\text{m}$. En algunos casos fue evidente la formación de los mesenterios, mesoglea, la cavidad gastrovascular y el poro oral, así como la agregación de zooxantelas en el interior de la plánula (figura 11).

6. 2. 3. ESPERMATOGÉNESIS.

Los espermarios estuvieron asociados a los 12 mesenterios del pólipo y comenzaron su desarrollo a partir de la invaginación del endodermo y de la agregación

de células oscuras en la mesoglea. Los espermarios en estadio I tuvieron un diámetro máximo de $20.00 \pm 0.50 \mu\text{m}$, y un diámetro mínimo de $15.50 \pm 3.80 \mu\text{m}$ (figura 14)

En el estadio II, los espermarios presentaron un mayor tamaño (diámetro máximo de $40.50 \pm 3.40 \mu\text{m}$, y mínimo de $32.60 \pm 1.90 \mu\text{m}$). La pared del espermario estaba bien definida. En los espermarios hubo mayor cantidad de espermatoцитos y de menor tamaño que en el estadio anterior (figura 14).

Los espermarios en estadio III, tuvieron un diámetro máximo de $76.00 \pm 13.00 \mu\text{m}$ y un diámetro mínimo de $46.50 \pm 12.00 \mu\text{m}$. Este estadio se caracterizó por el movimiento de los espermatoцитos hacia la pared del espermario y por la formación del lumen (figura 15).

Finalmente, en el estadio IV los espermarios midieron $89.00 \pm 17.00 \mu\text{m}$ de diámetro máximo y $67.00 \pm 10.00 \mu\text{m}$ de diámetro mínimo. Este estadio se caracterizó por la división de los espermatoцитos que dan origen a los espermatozoides. Las cabezas de los espermatozoides se dirigieron hacia la pared del espermario, y sus flagelos hacia el centro (figura 18). Hubo mesenterios con más de dos espermarios en estadio IV, y asociados con otros estadios.

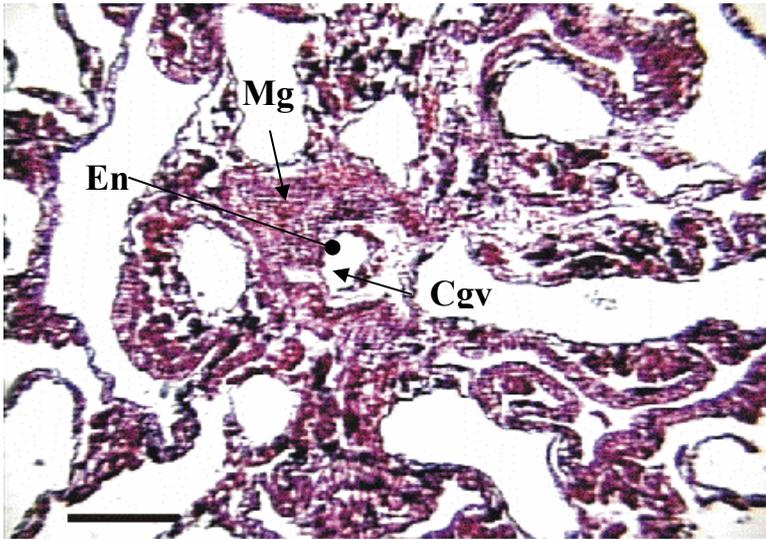


Figura 3. Corte transversal del pólipo sin actividad reproductiva.

Escala barra: 100 μ m, 10x.
Tinción Hematoxilina-Eosina.
Abreviaturas: Cgv-cavidad-gastrovascular, En-endodermo, Mg-mesoglea

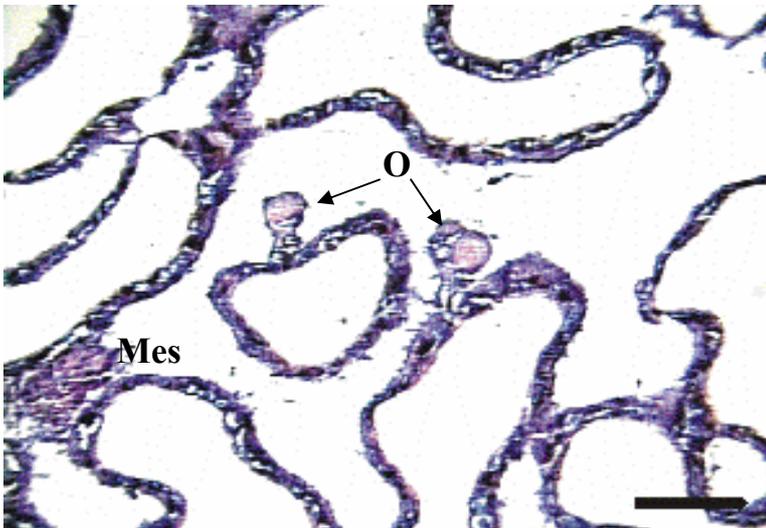


Figura 4. Corte transversal del pólipo con actividad reproductiva.

Escala barra: 100 μ m, 10x.
Tinción Hematoxilina-Eosina.
Abreviaturas: En-endodermo, Mes-mesenterio, O-ovocito.

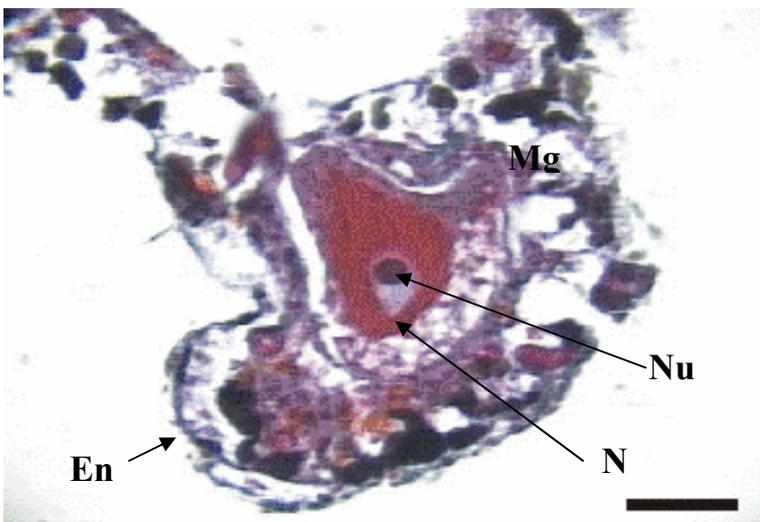


Figura 5. Ovocito en estadio I.

Corte transversal del pólipo.
Escala barra: 25 μ m; 100x.
Tinción de Papanicolau.
Abreviaturas: En-endodermo, Mg-Mesoglea, N-núcleo, Nu-nucleolo.



Figura 6. Ovocito en estadio II.

Corte transversal del pólipo.
Escala barra: 25 μ m; 40x.
Tinción de Papanicolau.
Abreviaturas: En-endodermo, Mg-Mesoglea, N-núcleo, Nu-nucleolo.

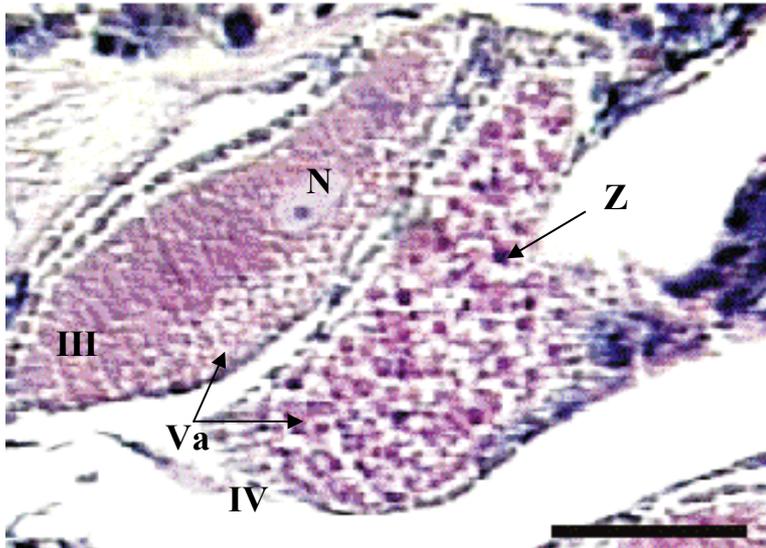


Figura 7. Ovocitos en estadio III y IV.

Note el tamaño de las vacuolas y la cantidad de zooxantelas (puntos más oscuros), entre los dos estadios.

Corte transversal
Escala barra: 100 μ m, 10x.
Tinción Hematoxilina-Eosina.
Abreviaturas: N-núcleo, Z-zooxantelas, Va-vacuolas.

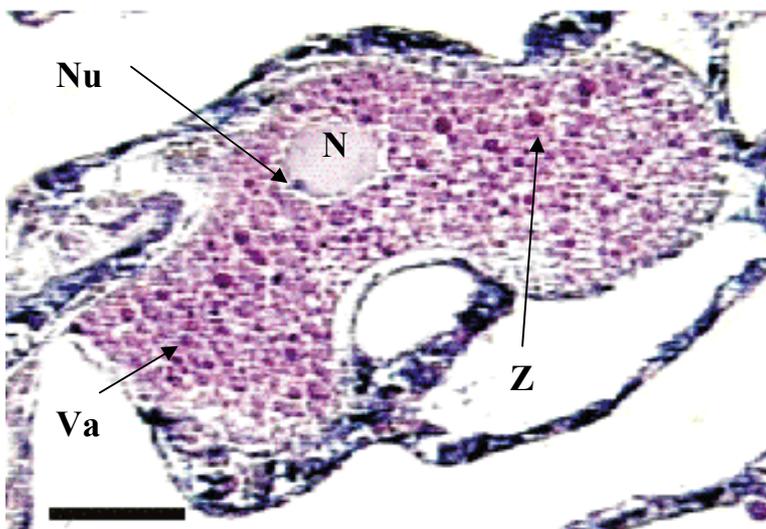


Figura 8. Ovocito en estadio IV.

Note el tamaño del nucleolo con respecto al núcleo, y la migración del núcleo hacia la periferia del ovocito.

Corte transversal del pólipo.
Escala barra: 100 μ m, 10x.
Tinción Hematoxilina-Eosina.
Abreviaturas: N-núcleo, Nu-Nucleólo, Va-vacuolas, Z-zooxantelas.

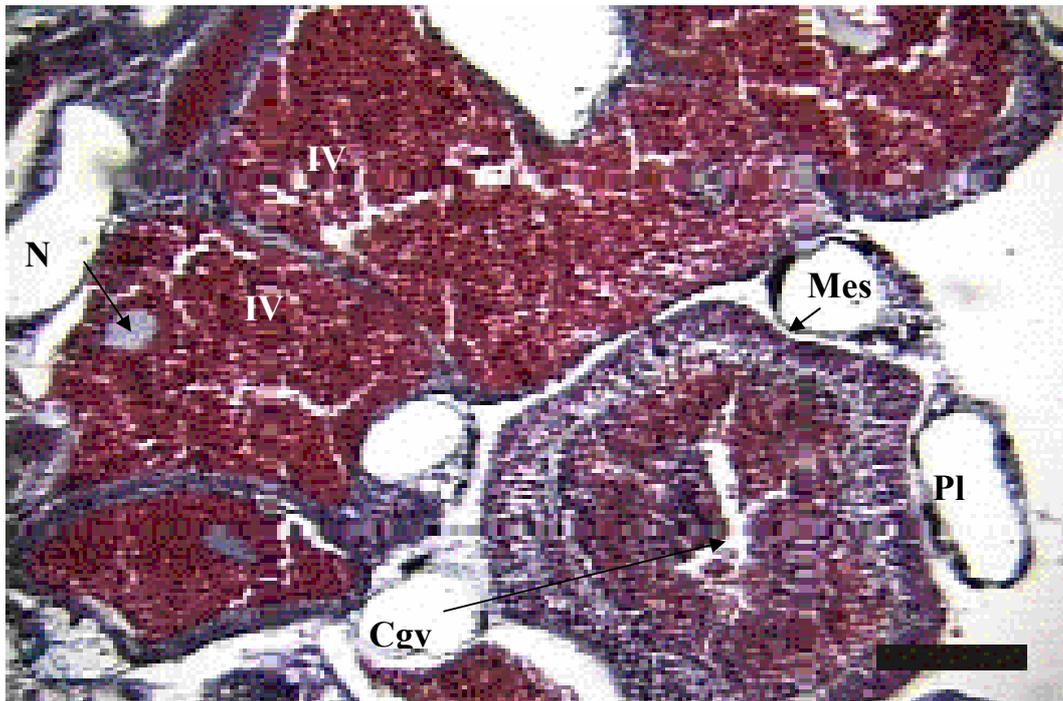


Figura 9. Plánula y ovocitos en estadio IV.
Corte transversal del pólipo; Escala barra: 100µm; 10x; Tinción de Papanicolau; Abreviaturas: Pl-plánula, Mes-mesenterio, Cgv-cavidad gastrovascular, N-núcleo.

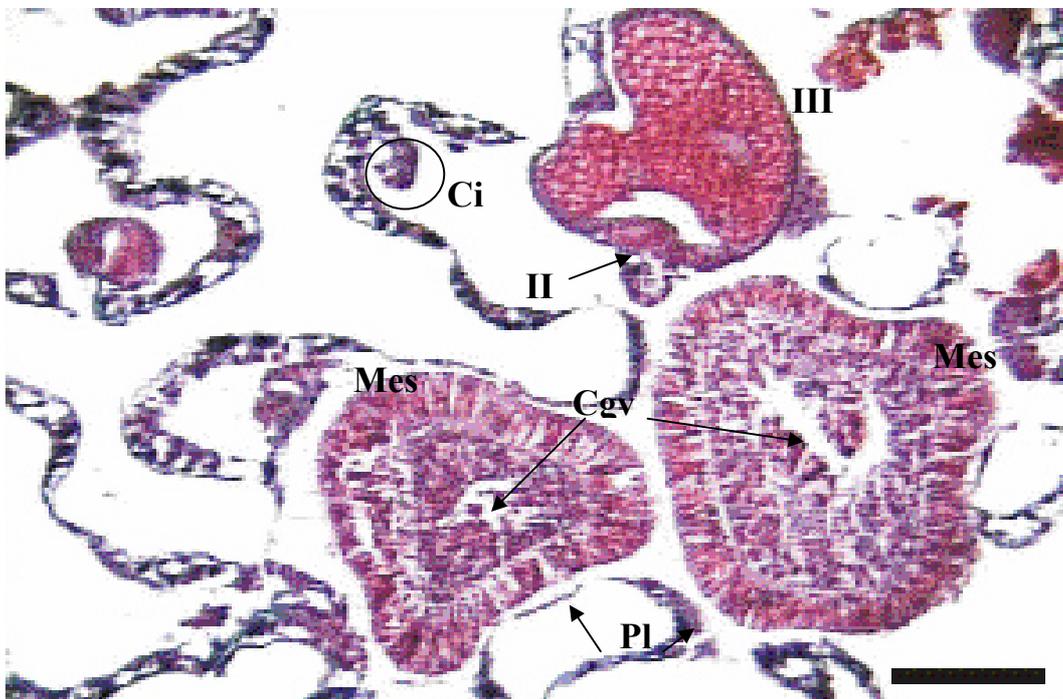


Figura 10. Plánulas y ovocitos en diferente etapa de desarrollo en el mismo pólipo.
Corte transversal del pólipo; Escala barra: 100 µm; 10x. Tinción de Papanicolau. Abreviaturas: Ci-células intersticiales, Cgv-cavidad gastrovascular, Mes-mesenterio, Pl-plánula

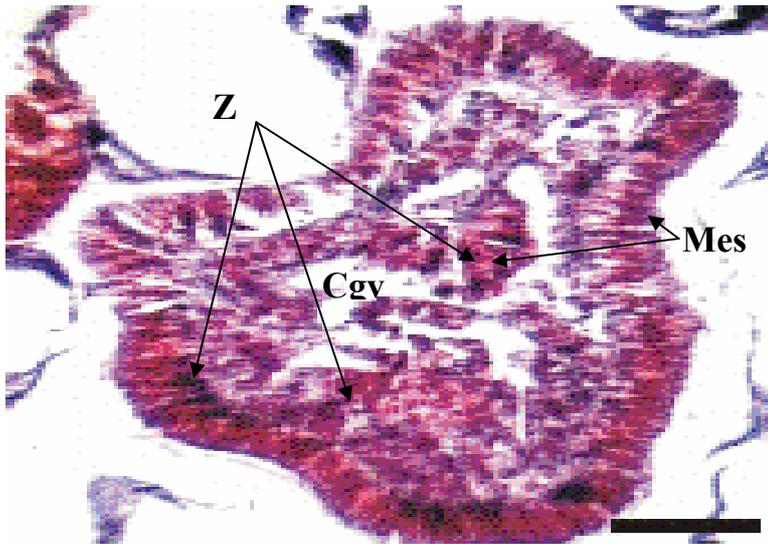


Figura 11. Plánula.
La plánula presenta dos mesenterios y zooxantelas.

Escala barra: 25 μ m, 40x.
Tinción de Papanicolaou;
Abreviaturas: Cgv-cavidad gastrovascular, Mes-mesenterio, Z-zooxantelas.

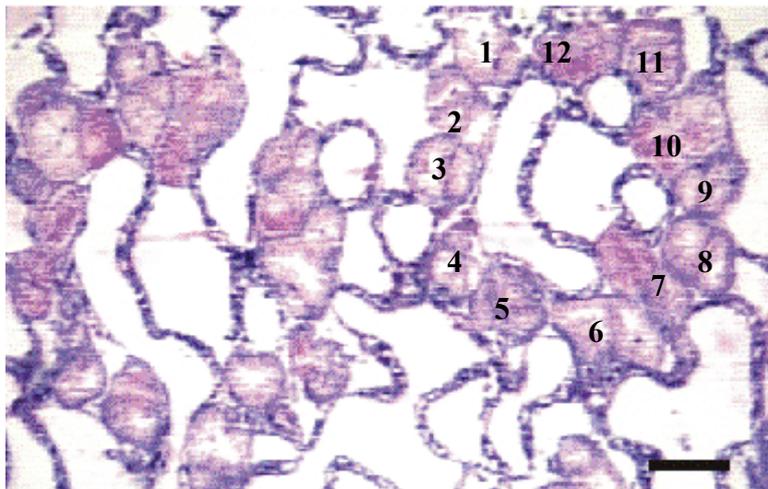


Figura 12. Arreglo de los espermarios en los 12 mesenterios del pólipo.

Corte transversal; Escala barra: 50 μ m; 10x; Tinción Hematoxilina-Eosina.

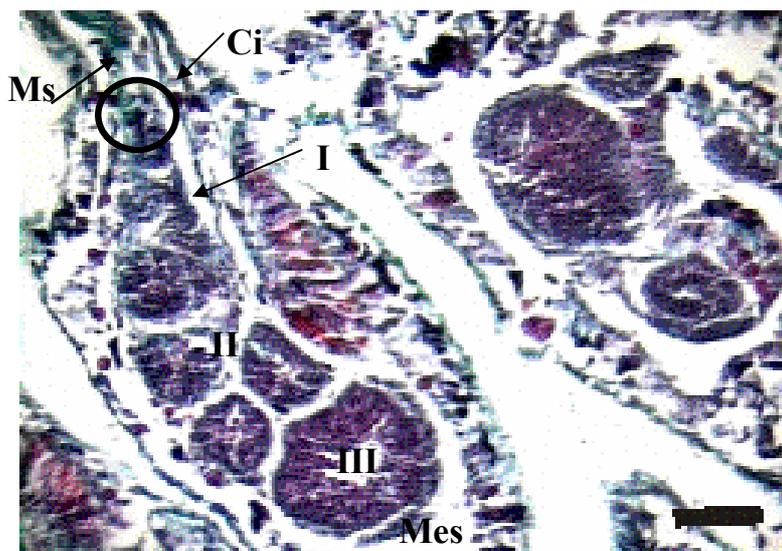


Figura 13. Mesenterio con espermarios en diferente estado de desarrollo.

Corte longitudinal; Escala barra: 100 μ m; 10x. Tinción de Papanicolaou; Abreviaturas: Ci-células intersticiales, Mes-mesenterio, Ms-mesoglea



Figura 14. Mesenterio con espermatarios en estadio I y II.

Corte transversal del pólipo;
Escala barra: 25 μ m, 20x.
Tinción de Papanicolau;
Abreviaturas: En-endodermo,
Mes-mesenterio.,

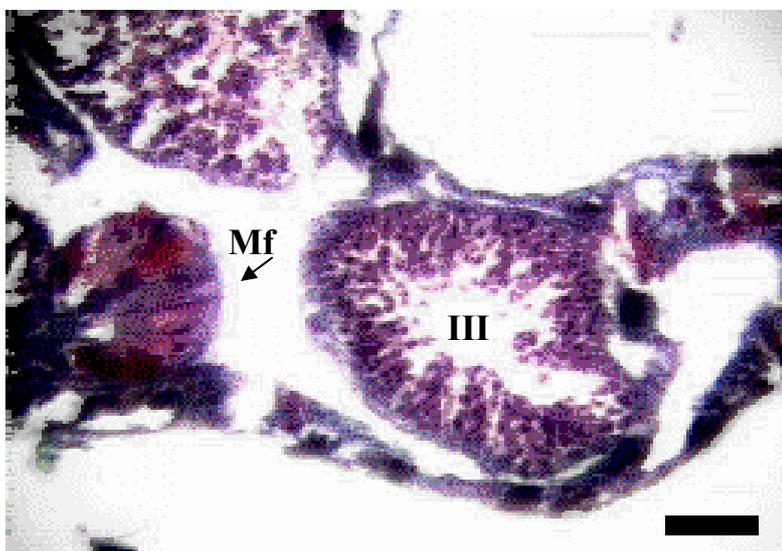


Figura 15. Espermatario en estadio III.

Corte transversal del pólipo;
Escala barra: 25 μ m, 20x.
Tinción de Papanicolau;
Abreviaturas: Mf-filamento
mesenterial.

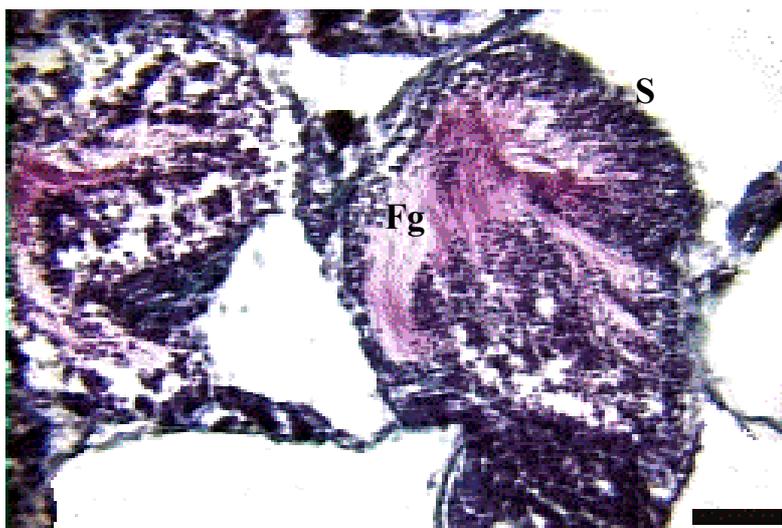


Figura 16. Espermatario en estadio IV.

Corte transversal del pólipo;
Escala barra: 50 μ m, 40x.
Tinción de Papanicolau;
Abreviaturas: Fg-flagelos, S-
espermatozoides.

6. 3. ESTADIOS DE GAMETOGÉNESIS.

6. 3. 1. COLONIAS HEMBRAS.

El porcentaje del estadio I con respecto a los otros fue muy bajo (figura 17). El estadio I de ovogénesis se presentó solo en el mes de enero (20 %) y diciembre (25 %) de 2002 y en los meses de mayo (12.5 %), julio (12.5 %) y septiembre (14.2 %) de 2003.

El porcentaje de las colonias en estadio II fue mayor con respecto al estadio anterior (figura 17). Se presentaron cuatro periodos con alta frecuencia de ocurrencia del estadio II: dos en el 2002 en enero (60 %) y agosto-septiembre (71.7% y 57.1 %); y dos en marzo (66.6 %) y octubre-noviembre (45.4 % y 42.8 %) de 2003.

Las colonias con ovocitos en estadio III, presentaron tres picos importantes: uno de diciembre (2002) a marzo (2003) (desde un 12.5 % a 33.3 %), y dos en el 2003 en mayo (37.5 %) y septiembre-diciembre (hasta un 28.5 %; figura 17).

Las colonias con ovocitos en estadio IV, tuvieron un pico importante en marzo 2002 (66.6 %), y se observaron de febrero 2002 a febrero de 2003, excepto en agosto de 2003 (figura 17). Durante el siguiente periodo anual sólo aparecieron ovocitos maduros en cuatro meses (enero, agosto, octubre y diciembre), con el mayor porcentaje para el mes de enero (33.3 %).

6.3.2. PLANULACIÓN.

En el mes de febrero de 2002 se presentó un pico en el porcentaje de colonias con plánulas (75 %), siendo evidentes dos periodos relativamente amplios durante los meses de abril a diciembre para ambos años de muestreo. Los porcentajes fluctuaron de un 20 % hasta un 71.4 % en el 2002, y de 12.5 % hasta un 100 % en el 2003. En los meses de enero de 2002 y de enero a marzo de 2003 no se observaron plánulas (figura 17).

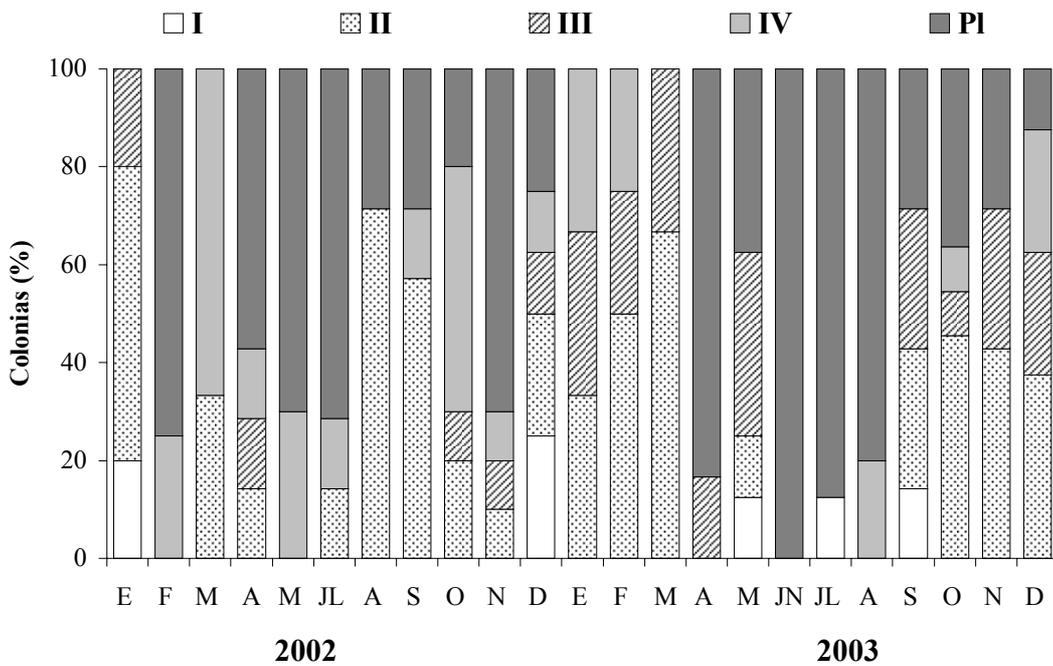


Figura 17. Porcentaje mensual de colonias hembras de *Porites panamensis* con ovocitos en diferentes estadios de desarrollo y con plánulas (PL) durante el periodo 2002-2003.

6.3.3. COLONIAS MACHOS.

Los espermarios en estadio I fueron observados en los meses de enero y diciembre de 2002 (20 % y 25 %). Para el 2003, en julio (14.28 %), septiembre (20 %) y un pico en diciembre (100 %; figura 18).

Los espermarios en estadio II se observaron en enero (20 %) y en diciembre de 2002 a febrero de 2003 (con un máximo de 40 %; figura 18). También en mayo, septiembre y octubre de 2003, siendo este último mes el que presentó el mayor porcentaje (66.6 %)

Las colonias con espermarios en estadio III fueron más frecuentes que en el estadio II. Hubo tres picos importantes: de mayo a agosto (de 16.6 % a 33.3 %) y noviembre (83.3 %) de 2002; el tercero en enero de 2003 con un 42.85 % (figura 18).

Por último, el estadio IV se presentó durante los dos años, excepto en marzo y diciembre de 2003. Durante los dos años se observaron cinco picos con un 100 % de gametos maduros: dos en el 2002, febrero y septiembre-octubre; y en julio, agosto y diciembre de 2003. Es importante mencionar que el porcentaje de colonias en este estadio disminuye en los meses de noviembre 2002 a febrero de 2003, y en octubre de 2003 (figura 18). Una observación importante es que en marzo de 2003 no hubo colonias con gametos masculinos en ningún estadio de desarrollo.

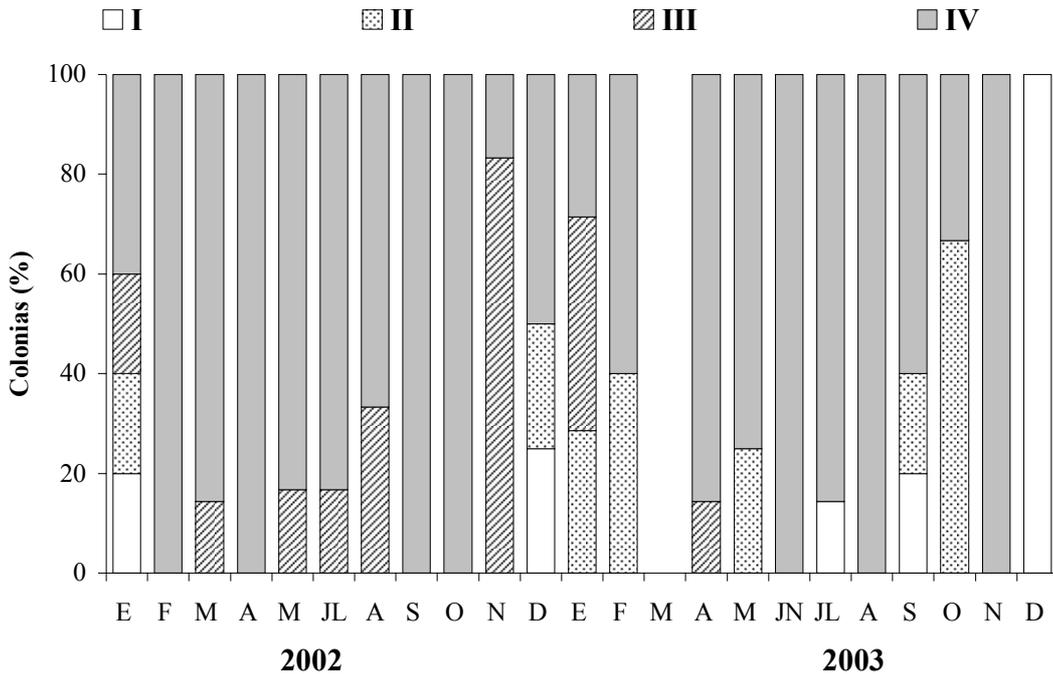


Figura 18. Porcentaje mensual de colonias machos de *Porites panamensis* con espermarios en diferentes estadios de desarrollo durante el periodo 2002-2003.

6. 4. RELACIÓN DE LA GAMETOGÉNESIS CON LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR.

En la figura 19a, no se aprecia una tendencia entre la temperatura superficial del mar y el porcentaje de las colonias hembras en estadio IV, lo cual fue confirmado por el análisis de correlación con la temperatura superficial del mar ($R_s=0.05$; $p=0.80$; $n=23$; figura 20a).

El porcentaje de colonias con plánulas tendió a aumentar cuando la temperatura superficial del mar incrementó entre abril a julio de 2002, y disminuyó de noviembre de 2002 a febrero de 2003, y de octubre a diciembre de 2003, cuando la temperatura

descendió (figura 19b). Sin embargo, el porcentaje de colonias con plánulas no presentó correlación con la temperatura superficial del mar ($R_s=0.24$; $p=0.25$; $n=23$; figura 20b).

El porcentaje de colonias con espermarios en estadio IV durante los meses de noviembre 2002 a marzo 2003, disminuyó cuando la temperatura superficial del mar se encontraba por debajo de los 27 °C. A partir de abril hasta agosto de 2003 aumentó el porcentaje de este estadio junto con la temperatura. Por otro lado, cuando la temperatura alcanzó aproximadamente los 30 °C (septiembre 2003), disminuyó el porcentaje de colonias con actividad reproductiva (figura 19c). Sin embargo, la correlación entre la temperatura y la frecuencia de ocurrencia del estadio IV no fue significativa ($R_s=0.31$; $p=0.14$; $n=23$; figura 20c).

El porcentaje de colonias hembras y machos en estadio IV, presentan un patrón similar entre sí, es decir, al aumentar o disminuir el porcentaje de colonias hembras en este estadio, también hay un incremento o disminución en el porcentaje de colonias machos en estadio IV (figura 21). La correlación entre variables no fue significativa ($R_s=0.02$; $p=99.14$; $n=23$; figura 22).

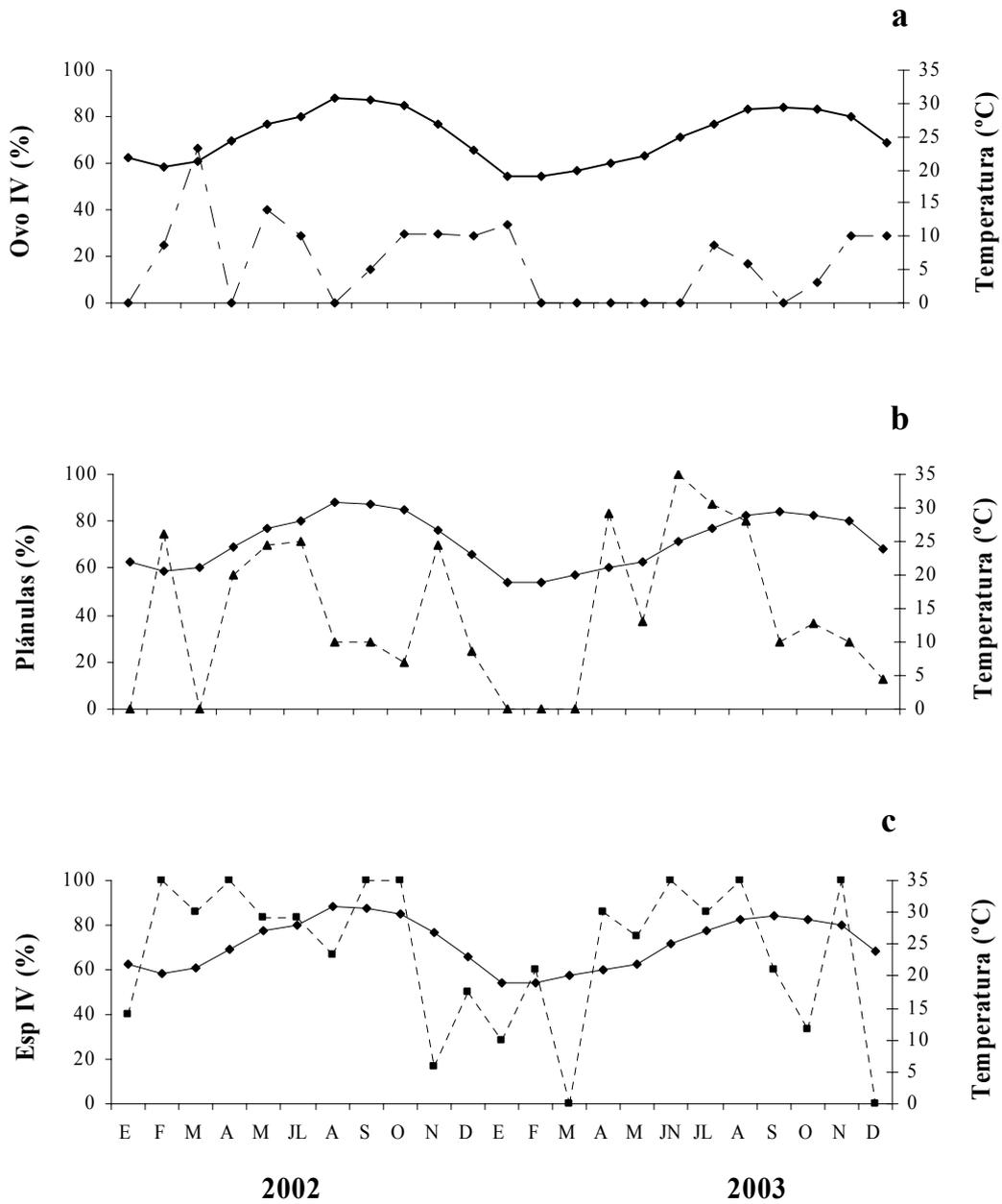


Figura 19. Comportamiento de la temperatura superficial del mar y la proporción de colonias de *Porites panamensis* con: ovocitos en estadio IV (a), plánulas (b) y espermatocitos en estadio IV (c), durante el periodo 2002-2003.

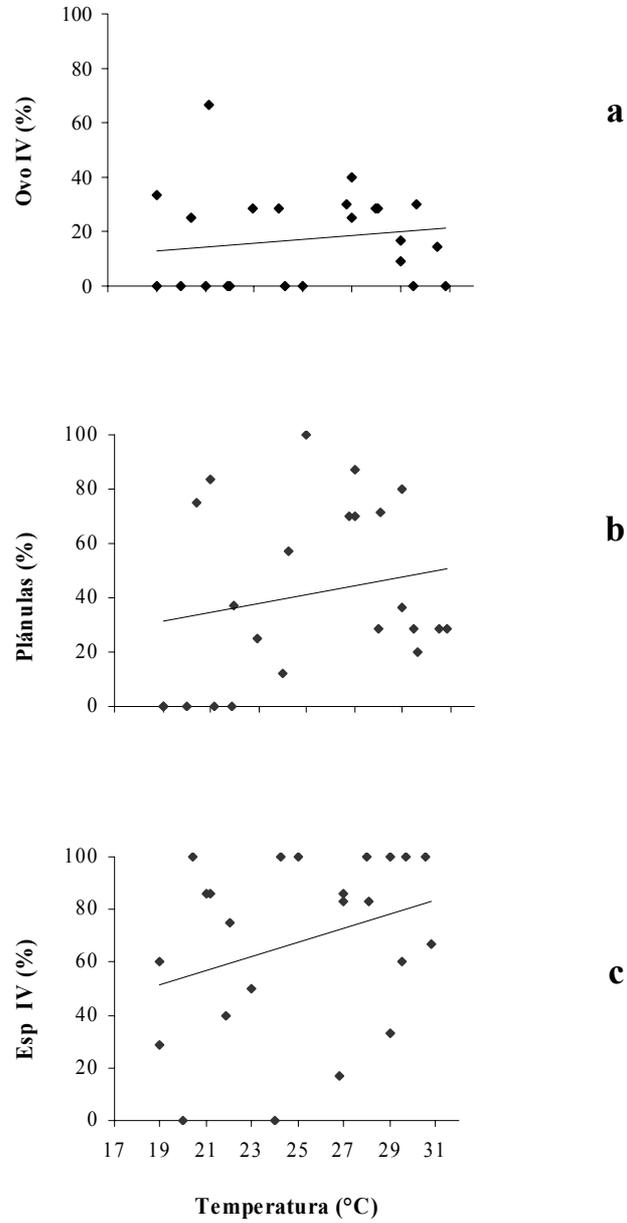


Figura 20. Relación del porcentaje de colonias con ovocitos en estadio IV (a), colonias con plánulas (b) y colonias con espermarios en estadio IV (c) de *Porites panamensis* con la temperatura superficial del mar. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.

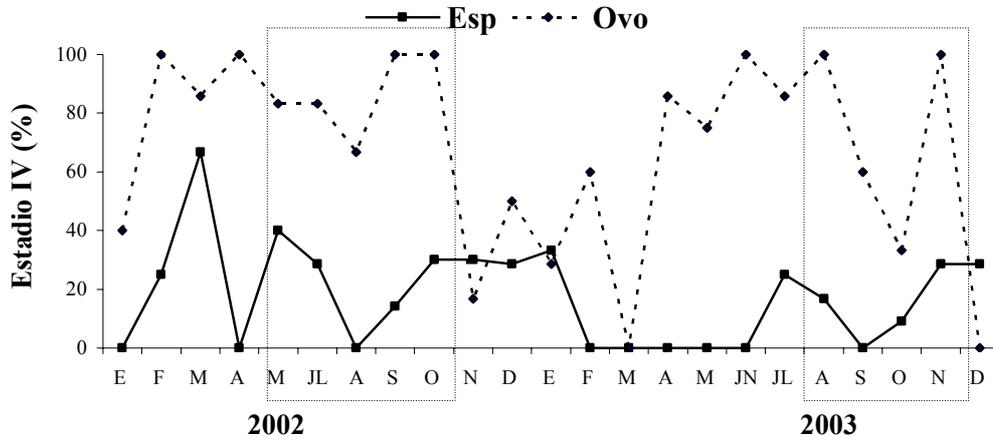


Figura 21. Porcentaje de colonias con gametos femeninos (Ovo) y masculinos (Esp) de *Porites panamensis* en estadio IV durante el periodo 2002-2003.

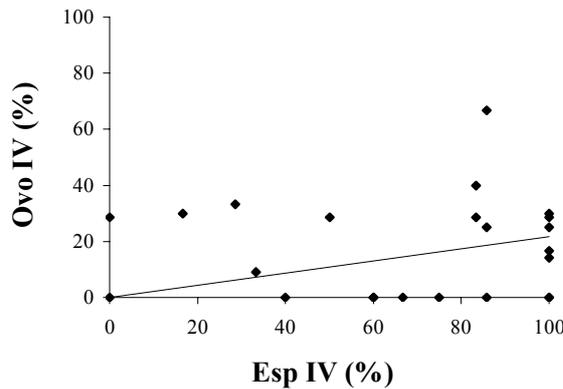


Figura 22. Relación entre el porcentaje de gametos femeninos (Ovo) y masculinos (Esp) en estadio IV de *Porites panamensis*. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.

De los resultados obtenidos de las correlaciones se infirió un probable desfase temporal entre la temperatura superficial del mar y la madurez sexual en *P. panamensis*. Para probar dicha hipótesis, se desfazaron los datos de temperatura un mes hacia atrás con respecto a los datos de los porcentajes de las colonias en estadio IV (hembras y machos) y colonias con plánulas. Posteriormente se aplicó el análisis de correlación por

rangos de Spearman (Zar, 1999). Los coeficientes de correlación fueron mayores a los calculados anteriormente, pero no llegan a ser significativos (figura 23).

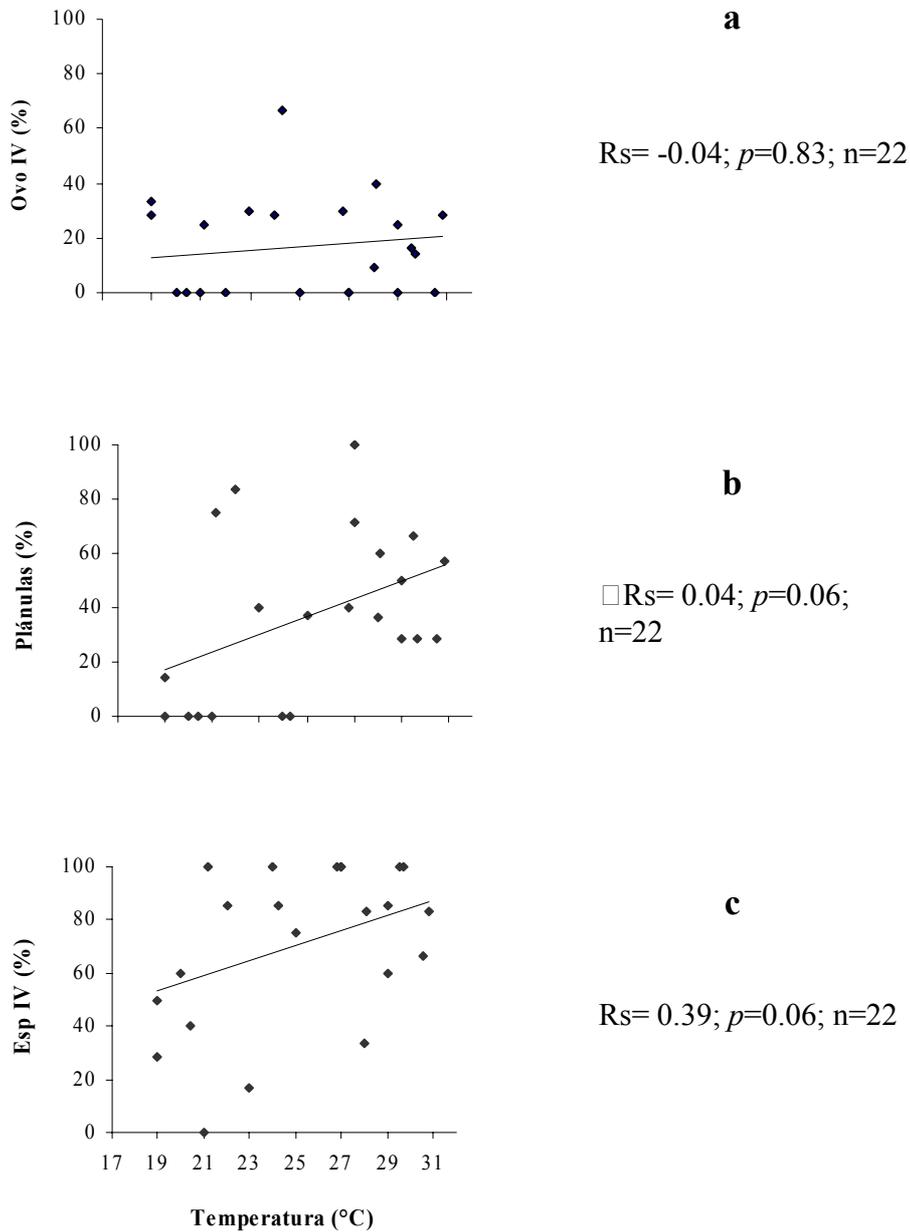


Figura 23. Relación del porcentaje de colonias con ovocitos en estadio IV (a), colonias con plánulas (b) y colonias con espermarios en estadio IV (c) de *Porites panamensis* con la temperatura superficial del mar. La temperatura se desfasó un mes hacia atrás. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.

6. 5. FECUNDIDAD.

El número de colonias con plánulas disminuyó a través del año (Tabla II). La fecundidad anual fue de 415.10 y 363.69 plánulas cm^{-2} , para el 2002 y 2003, respectivamente, mientras que el promedio mensual de la fecundidad fue de 37.73 ± 19.94 y 30.30 ± 20.17 plánulas cm^{-2} para el 2002 y 2003.

Tabla II. Fecundidad mensual y número de colonias con plánulas de *Porites panamensis*.

MESES	2002		2003	
	PLÁNULAS (cm^{-2})	COLONIAS CON PLÁNULAS	PLÁNULAS (cm^{-2})	COLONIAS CON PLÁNULAS
Enero	0	0	0	0
Febrero	39.85	5	0	0
Marzo	0	0	0	0
Abril	63.82	5	36.45	5
Mayo	49.00	6	44.82	3
Junio	*		48.60	4
Julio	41.31	4	36.45	4
Agosto	49.41	2	39.15	6
Septiembre	42.93	3	58.32	2
Octubre	43.33	4	31.05	3
Noviembre	48.19	4	44.55	2
Diciembre	37.26	1	24.30	1
TOTAL	415.10	34	363.69	30
PROMEDIO	37.73 ± 19.94	2.83 ± 2.07	30.30 ± 20.17	2.50 ± 2.02

* no hubo muestras.

Durante el periodo 2002-2003, en la mayoría de los meses se observaron larvas plánulas en las colonias, excepto en enero y marzo de 2002, y de enero a marzo de 2003

(tabla III; figura 24). El análisis de correlación indicó que la fecundidad esta ligada con la temperatura superficial del mar ($R_s = 0.60$; $p = 0.002$; $n = 23$; figura 25).

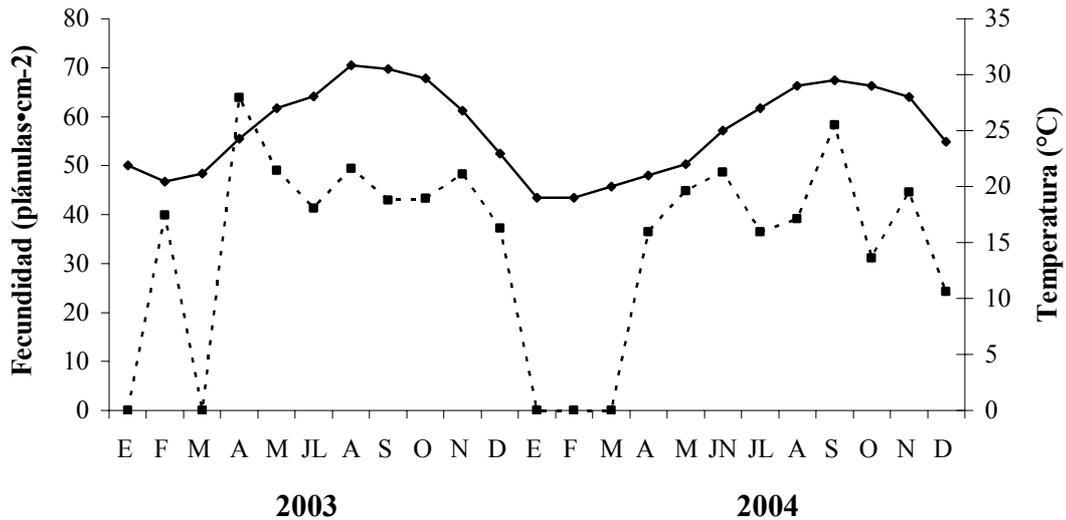


Figura 24. Comportamiento de la fecundidad mensual (plánulas cm⁻²) de *Porites panamensis* y la temperatura superficial del mar durante el periodo 2002-2003.

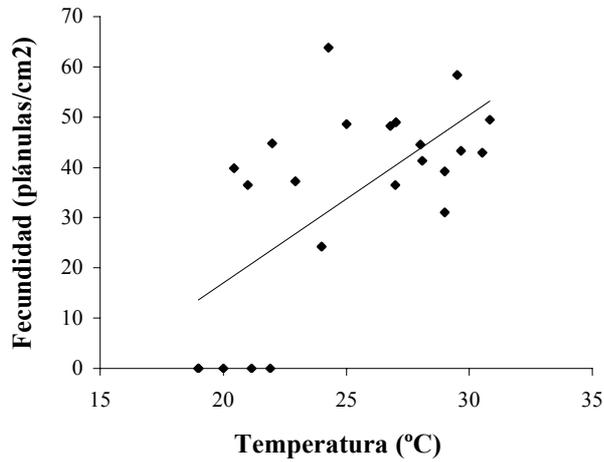


Figura 25. Relación entre la fecundidad mensual (plánulas·cm⁻²) de *Porites panamensis* con la temperatura superficial del mar. Se presenta la línea de regresión por motivos descriptivos de la tendencia de los datos.

6. 6. SINCRONIZACIÓN DE LA GAMETOGÉNESIS.

Se realizó el análisis histológico de 9 de las 10 colonias marcadas, en algunas de las colonias no fue posible recolectar fragmentos durante todos los muestreos. De las colonias analizadas 6 fueron femeninas y 3 masculinas, en todas se observaron diferentes etapas de desarrollo durante los muestreos realizados en luna llena y luna nueva (tabla III). Por ejemplo, la colonia A tuvo plánulas en luna llena del mes de septiembre, mientras que la colonia C presentó plánulas en luna llena y nueva de septiembre, y en luna nueva de octubre y noviembre (tabla III). Hubo colonias que permanecieron en reposo durante 1 mes y medio (colonia I), e incluso por periodos de 2 meses y medio, seguidos por un periodo muy corto de actividad reproductiva, pero sin llegar a presentar gametos maduros o plánulas (colonia G).

La presencia de gametos maduros (estadio IV) y colonias con plánulas se observó en luna llena y nueva (colonia C y D; tabla III). Sin embargo, las colonias maduras ($X^2 = 0.20$; g.l = 1; $p = 0.65$); y con plánulas ($X^2 = 0.07$; g.l = 1; $p = 0.78$) no presentaron preferencia por alguna etapa del ciclo lunar en la zona de estudio. Estos resultados evidencian que las colonias de *Porites panamensis*, presentan una actividad reproductiva muy rápida, con periodos de formación de gametos muy cortos, y que cada colonia se reproduce y libera larvas plánulas por lo menos cada quince días y en cualquier fase lunar (tabla III; colonia C y D)

Tabla III. Estadios de gametogénesis de *Porites panamensis* en luna llena y nueva.

COLONIA	AÑO 2003									
	AGO		SEP		OCT		NOV		DIC	
	○	●	○	●	○	●	○	●	○	
A - ♀	II	II	PL	R	II	II	-	II	IV	
C - ♀	IV	R	PL	PL	-	PL	-	PL		
D - ♂	R	IV	I	IV	-	IV	R	IV	IV	
E - ♀	II	R	R	-	II	R	R	R	R	
F - ♂	R	R	-	-	-	IV	R	II	IV	
G - ♀	R	R	R	R	R	II	II	R	III	
H - ♂	R	-	IV	IV	R	-	IV	R	R	
I - ♀	II	-	R	R	R	II	R	R	R	
J - ♀	R	IV	-	R	R	R	-	R	-	

Número romanos estadio de la gametogénesis.

R colonias sin actividad reproductiva (reposo).

PL colonias con plánulas.

♂ machos; ♀ hembras.

○ Luna llena; ● Luna nueva.

VII. DISCUSIÓN.

7. 1. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS.

A partir de estudios realizados en el Pacífico sobre la biología reproductiva de corales escleractinios, se sabe que 10 especies del género *Porites* en dicha zona son gonocóricas con fertilización interna (incubación) o externa (Richmond y Hunter, 1990; anexo 3). Sin embargo, sólo dos especies que se localizan en Australia, *Porites murrayensis* Vaughan, 1918 y *Porites haddoni* Vaughan son gonocóricas e incuban sus larvas plánulas (Kojis y Quinn, 1981; Harriott, 1983a). Este patrón reproductivo es igual al descrito para *Porites panamensis* en estudios previos realizados en bahía Banderas, México (Vizcaíno-Ochoa, 2003), Panamá, Costa Rica (Smith, 1991; Glynn *et al.*, 1994) y en el presente trabajo.

Así mismo, haciendo una revisión de las características reproductivas del género *Porites* en el Pacífico, se puede inferir cierta estabilidad en el patrón reproductivo (colonias gonocóricas), pero diferencias en el modo de reproducción: incubación vs desove de gametos (Harrison, 1985; Tomascik y Sander, 1987; Barros *et al.*, 2003). Sin embargo, existen diferencias en las características reproductivas con las especies del género *Porites* del Atlántico: *Porites asteroides* Lesuer y *Porites porites* (Pallas), ambas especies tienen alta incidencia de hermafroditismo con fertilización externa (Tomascik y Sander, 1987; Glynn, *et al.*, 1994; McGuire, 1998). Dichas diferencias pueden estar dadas por las condiciones del hábitat, biogeográficas y/o por la divergencia evolutiva entre las especies (Reyes-Bonilla, com. pers.).

En el Pacífico oriental, *P. panamensis* tuvo una proporción de 1:1 (macho:hembra) en isla Uva, Panamá (Smith, 1991; Glynn *et al.*, 1994) y en Baja California Sur (este estudio), y de 0.7:1 y 2:1 en isla Saboga, Panamá e isla del Caño, Costa Rica, respectivamente (Glynn *et al.*, 1994). En el Pacífico occidental (Australia) la proporción sexual en dos especies del mismo género fue de 0.6:1 para *Porites australiensis*, y 0.07:1 y 1.7:1 para *Porites lutea* (Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990; anexo 3). Sin embargo, aunque no se aprecia un patrón aparente en la proporción, es probable que sea de 1:1 entre colonias gonocóricas incubadoras. Szmant (1986), plantea que debe haber mayor cantidad de colonias femeninas que masculinas en especies gonocóricas dentro de la población, ya que la incubación se lleva estrictamente en colonias femeninas. Por otro lado, se ha mencionado que la igualdad entre sexos es la óptima para poblaciones con apareamientos aleatorios (Harrison y Wallace 1990; Kramarsky-Winter y Loya, 1998), siendo la proporción 1:1 la más común en especies incubadoras (Barros *et al.*, 2003). Por ello, es posible que tales diferencias en la proporción sexual de *P. panamensis* en algunas localidades de Costa Rica y Panamá puedan deberse a errores de muestreo como ocurrió en *P. lobata* (Glynn *et al.*, 1994) y *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 (Barros *et al.*, 2003).

7. 2. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA GAMETOGÉNESIS.

El arreglo de la gónada de *Porites panamensis* es semejante al de *Porites lutea* y *Porites australiensis*; en estas tres especies cada mesenterio puede presentar una gónada, es decir, puede haber hasta 12 gónadas por pólipo (Harriott, 1983a; Glynn *et al.*, 1994;

Shlesinger *et al.*, 1998; figura 12). De igual forma, los gametos se unen al mesenterio por la mesoglea y se localizan entre el filamento septal y la pared gastrovascular (Glynn *et al.*, 1994).

Se observó que en *P. panamensis* el oogonio u ovocito primario aparece dentro de la mesoglea (figura 5) tal como ha sido reportado para otros corales y cnidarios (Fadlallah, 1993). En otras especies como *Astrangia danae* (Agassiz) y *Stylophora pistillata* (Esper), también se presentan patrones similares (Fadlallah, 1993). Es probable que *P. panamensis* inicie la gametogénesis a partir de la formación de células germinales que se originan en la base del endodermo, cerca del filamento septal, las cuales finalmente migran hacia la mesoglea. Este proceso fue observado por Tomascik y Sander (1987) en *Porites porites*.

En corales escleractinios, los primeros elementos que se reconocen en la espermatogénesis son grupos de células que se acumulan en la gastrodermis adyacente a la mesoglea. Estas células forman el espermato gonio primario por la migración, adición y/o por mitosis (Fadlallah, 1993; Harrison y Wallace, 1990). Las características del inicio de la espermatogénesis que se observaron en este trabajo son similares para *P. panamensis* en bahía Banderas, México (Vizcaíno-Ochoa, 2003), Panamá y Costa Rica (Smith, 1991 y Glynn *et al.*, 1994) e inclusive para otras especies de la Familia Poritidae: como *P. porites* (Tomascik y Sander, 1987), *Alveopora dadalea* (= *Alveopora verrilliana* Dana), *Goniopora savignyi* Dana, 1846 y *P. lutea* (Shlesinger *et al.*, 1998).

Por otro lado, las tallas de los ovocitos en los cuatro estadios descritos en este estudio (Anexo 4) son considerablemente mayores a los reportados para Centro América para la misma especie. En isla Taboga, Panamá, los ovocitos en etapa I midieron de 5 a 10 μm de diámetro, observando ovocitos de hasta 20 μm en el mismo estadio, y los ovocitos en estadio II tuvieron un diámetro de 20 a 60 μm (Smith, 1991). En los estadios III y IV, las diferencias entre lo observado en la bahía de La Paz y lo referido en la literatura son menores (Anexo 4). En bahía Banderas, México, Vizcaíno-Ochoa (2003), registró sólo las medidas de los ovocitos en los estadios II y IV (Anexo 4), las cuales se encuentran dentro de los intervalos reportados en el presente trabajo y por Smith (1991). Se sabe que el diámetro de los ovocitos parece variar ampliamente dentro de la misma especie en diferentes localidades (Harriott, 1983a), y entre géneros (Wallace, 1985). Las desigualdades en las tallas de los ovocitos dentro de la misma especie pueden deberse a diferencias bióticas y abióticas entre los sitios y en la divergencia en la aplicación de técnicas (Wallace, 1985; Shlesinger *et al.*, 1998).

La presencia de ovocitos en diferente estadio de desarrollo dentro de la misma colonia o en diferentes secciones de la colonia (figura 10) evidencia que el desarrollo es asincrónico y por ello el desove o planulación puede ser continuo (Richmond y Hunter, 1990). Además, la baja presencia de ovocitos en estadio I (figura 17), puede indicar un rápido desarrollo de este estadio al siguiente por ser células precursoras que pasan rápidamente al estadio II (Chávez-Romo, 2004). En el presente trabajo, el porcentaje de colonias con ovocitos en estadio II fue mayor al de los estadios III y IV, presentándose por periodos más largos (figura 17). En contraste, el bajo porcentaje de colonias con

ovocitos en estadio III da evidencia de una probable absorción de ovocitos, como se ha observado en: *Acropora danae*, *Pocillopora damicornis*, *P. meandrina*, *P. porites*, *S. pistillata* y *Turbinaria mesenterina* (Lamarck), donde el número de ovocitos durante el desarrollo se reduce en estadios sucesivos (Harrison y Wallace, 1990). Sin embargo, el fenómeno de absorción de ovocitos aún no se comprende del todo: ¿Por qué ocurre la absorción?, ¿Qué determina cuáles células se absorben en cada ovario?, o ¿El medio ambiente, así como las limitaciones nutricionales o fisiologías inducen a la degeneración de los ovocitos? (Harrison y Wallace, 1990). Es probable que el organismo destine la energía de los ovocitos absorbidos a la maduración de otros que llegaron a ser exitosos, y así asegurar el desarrollo de las plánulas.

Entre las características de los ovocitos maduros están la finalización de la vitelogénesis y la migración del núcleo hacia el polo animal (Szmant-Froelich *et al.*, 1985), sugiriendo de algún modo que la posición del núcleo puede facilitar la fertilización del ovocito (Szmant-Froelich *et al.*, 1985). Por otro lado, la mayoría de las plánulas se encontraban en la cavidad gastrovascular de los pólipos de *P. panamensis* como en *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 (Barros *et al.*, 2003) y *Favia fragum* (Szmant-Froelich *et al.*, 1985), e incluso en corales blandos como en *Anthelia glauca* Lamarck (Benayahu y Schleyer, 1998). Es probable que los ovocitos maduros sean fecundados cuando inician su migración del mesodermo hacia la cavidad gastrovascular (Szmant-Froelich *et al.*, 1985), proceso que facilita la penetración del espermatozoide, y adicionalmente disminuye el gasto de energía sobre huevos infértiles (Szmant-Froelich *et al.*, 1985).

Además puede permitir que los ovocitos maduros que no migraron hacia la cavidad gastrovascular sean recuperados dentro de la gónada para la absorción de sus nutrientes.

En los cortes histológicos de las colonias de *P. panamensis* se observaron plánulas de diferentes tamaños en pólipos adyacentes, y en algunas ocasiones dentro del mismo pólipo (figura 10), características similares a las reportadas por Stoddard y Black (1985) en *P. damicornis*. Estas diferencias en la talla de las plánulas pueden deberse a que los ovocitos fueron fecundados en diferentes periodos (posiblemente horas o días), como ocurre en *Porites asteroides* (Edmunds *et al.*, 2001), y por ello están en diferentes etapas de desarrollo embrionario. Por otro lado, es importante mencionar que la plánula adquiere la forma de los espacios vacíos dentro del pólipo, y quizá las diferencias en la talla se den por la altura del corte histológico del tejido.

Las características morfológicas de los cuatro estadios de espermatogénesis de *P. panamensis* son similares a las descritas por Smith (1991) y Glynn *et al.* (1994). Las tallas de los espermarios en estadio I y II (Anexo 4) son mayores a las reportadas por Smith (1991). En cuanto al estadio III los diámetros son similares, pero los espermarios en estadio IV en bahía de La Paz son prácticamente la mitad del tamaño de los diámetros reportados para Panamá (Anexo 4). De la misma forma que en las tallas de los ovocitos, estas desigualdades pueden deberse a las diferencias entre los sitios, la divergencia en la aplicación de técnicas o quizá a la cantidad de nutrientes disponibles para la gametogénesis.

7. 3. RELACIÓN CON FACTORES AMBIENTALES.

En trabajos anteriores se han explicado 4 factores que determinan los periodos reproductivos en invertebrados marinos: la variación anual de la temperatura superficial del mar, los ciclos de marea, los cambios en la iluminación nocturna y el ciclo día-noche (Kojis y Quinn, 1981; Babcock *et al.*, 1986). Los corales tienen una gran variedad de esquemas reproductivos, y la misma especie puede tener reproducción estacional, mensual y/o continua (Fadlallah, 1983). En bahía de La Paz, *Porites panamensis*, tuvo un mayor porcentaje de colonias con plánulas de agosto a diciembre de 2002, y de abril a diciembre de 2003, pero generalmente se observaron durante todo el año (figuras 17 y 19b). En la isla Uva, Panamá, se observó la continua presencia de larvas en las colonias de *P. panamensis*, confirmado la liberación de las larvas por la aparición de reclutas en el arrecife de la isla, sin embargo, no hubo evidencia de periodicidad estacional (temporada de secas y lluvias; Smith, 1991; Glynn *et al.*, 1994). Así mismo, las diferencias en tallas de los reclutas en losas experimentales en las costas de Jalisco, Nayarit (Medina-Rosas, 2000) y Oaxaca (Mora-Pérez, 2002), posiblemente sean producto de más de un evento reproductivo durante al año. Esto coincide con lo observado en otras especies de coral que incuban sus larvas plánulas; éstas usualmente tienen múltiples eventos o periodos largos de liberación de larvas durante casi todo el año (Fadlallah, 1983; Richmond y Hunter, 1990; Shlesinger *et al.*, 1998; Harii *et al.*, 2001; Harii *et al* 2002; Barros *et al.*, 2003).

La variación estacional de la temperatura superficial del mar controla en gran medida los procesos de reproducción (gametogénesis y planulación) en corales

escleractinios (Jokiel y Guinther, 1978; Stoddart y Black, 1985; Harrison y Wallace, 1990). A pesar de, el porcentaje de colonias con ovocitos y espermatozoides maduros y el porcentaje de plánulas de *P. panamensis* en la Bahía de La Paz, no presentan correlación con la temperatura superficial del mar. En el golfo de Panamá, *P. panamensis* también se reproduce durante todo el año, sin tener estacionalidad reproductiva (Glynn *et al*, 1994). Si bien, es importante mencionar que *P. panamensis* puede resistir aguas frías y cálidas (19 °C y 30 °C; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994) para sobrevivir pero, no son favorables en la reproducción.

En la zona de estudio, *P. panamensis* tuvo variaciones importantes en la fecundidad mensual; los promedios anuales fueron de 415 plánulas cm⁻² (2002), y 364 plánulas cm⁻² (2003) (tabla III). Pese a, la fecundidad estuvo relacionada con la temperatura superficial del mar ($R_s = 0.60$; $p = 0.002$; $n = 23$), disminuyendo o siendo nula en los meses cuando la temperatura desciende aproximadamente a 19 °C y cuando incrementa hasta los 30 °C (figura 23). Las bajas temperaturas del agua superficial del mar pueden inhibir la reproducción (Wilson y Harrison, 2003) mientras que el incremento de la temperatura superficial del mar aumenta hasta cierto límite la fecundidad (Glynn *et al.*, 1994).

La periodicidad en el desove o planulación también puede estar en función de la marea: con los cambios en el nivel del agua (presión), o las corrientes, por ejemplo; *Pocillopora damicornis* expulsa plánulas en luna nueva (Stimson, 1978). Los cambios en los niveles y amplitudes de la marea también pueden aumentar la dispersión de larvas y la fertilización de huevos (Babcock *et al.*, 1986; Wilson y Harrison, 2003). En este

estudio, la mayoría de las recolectas se realizaron alrededor de la luna llena, cuando la amplitud de la marea era alta (Anexo 5). Probablemente la expulsión de plánulas de *P. panamensis* sea favorecida durante la marea alta para que las larvas tengan una mayor dispersión a otros sitios fuera de la zona de estudio.

Una hipótesis a considerar es la insolación solar, la cual podría ser considerada como una de las variables que conducen los ciclos reproductivos en corales, aún más que la temperatura superficial del mar (Penland *et al.*, 2004). La radiación solar es usada por las zooxantelas del coral (Muscatine, 1990) para proporcionar carbono, útil para la reproducción y la maduración de los gametos (Rinkevich, 1989). La insolación podría estar relacionada con la temperatura (Anexo 6), y quizá cause un efecto aditivo con la temperatura sobre la gametogénesis y planulación en *P. panamensis*.

Las relaciones que puedan existir entre los factores ambientales y la actividad reproductiva de los corales aún no han sido bien establecidas. Por ejemplo, aunque la sincronía inter-específica de desove es consistente en regiones como la Gran Barrera Arrecifal de Australia (Harrison *et al.*, 1984; Richmond y Hunter, 1990; Kinzie, 1999), en otras no lo es. Por ejemplo: *P. damicornis* libera plánulas durante todo el año en Hawai y en las islas Marshall (Richmond y Jokiel, 1984), pero es estacional en Australia (Harriott, 1983b; Stoddart y Black, 1985). Si la actividad reproductiva están relacionados con las diferencias latitudinales y ambientales, la interpretación de cuales podrían tener influencia sobre la reproducción (Kinzie, 1999) de *P. panamensis*, sería un paso importante para predecir la respuesta reproductiva frente a cambios ambientales.

7.4. FECUNDIDAD.

En este trabajo se observó que dentro de una colonia no todos los pólipos tuvieron la misma capacidad para producir plánulas; fue común encontrar de 1 hasta 3 plánulas por pólipo, así como pólipos sin plánulas. Hall y Hughes (1996), propusieron que la fecundidad de una colonia esta en función de la fecundidad del pólipo y del número de pólipos. La no homogeneidad de pólipos fértiles podría estar causada por su posición dentro de la colonia o por efectos ontogénicos, ya que en áreas marginales y/o en los bordes de crecimiento se encuentra el mayor número de pólipos infértiles (Soong y Lang, 1992). Además, las diferencias en la fertilidad entre los pólipos de la colonias puede deberse a cambios micro-ambientales, como la variación de luz incidente en ciertas zonas de las colonias, así como el daño físico de la colonia por competencia y la presencia de depredadores (Soong y Lang, 1992). En el presente estudio, se tuvo especial cuidado en procesar piezas de coral de la parte media de los fragmentos de *Porites panamensis*, además se descarta la posibilidad de variaciones micro-ambientales dentro de la colonia. Por lo tanto, es probable que la fecundidad de la colonia esté en función del número de pólipos.

Se ha observado una correlación positiva entre la fertilidad y el tamaño del pólipo del coral *Lobophyllia corymbosa* (Forsk.) y se ha sugerido que la talla del pólipo, más que el tamaño de la colonia limita la producción de gónadas (Harriott, 1983a). Aunque se observaron diferencias en la talla de los pólipos en las muestras procesadas histológicamente en *P. panamensis*, no se posee la suficiente información

para concluir que el tamaño del pólipo dentro y entre colonias se encuentra relacionado con la fecundidad.

Se ha establecido que la fertilización en invertebrados marinos es altamente sensible a la densidad del esperma (Levitan *et al.*, 1991; Levitan y Young, 1995; Coma y Lasker, 1997; Coffroth y Lasker, 1998). Asimismo, los factores que pueden influir en la cantidad de esperma en la columna de agua son: la velocidad, dirección y turbulencia de las corrientes, así como la densidad y ubicación de las colonias y/o organismos machos dentro de la población (Coffroth y Lasker, 1998). Una estrategia para un mayor éxito reproductivo en *P. panamensis* puede ser la producción continua de espermatozoides, con lo cual disminuye más la presión por depredación que los paquetes de huevo/esperma de las especies que liberan gametos (Smith, 1991) aumentando la posibilidad de fertilización de ovocitos, y ello lleva a un mayor éxito reproductivo, ya que la continua producción de huevos esta compensada por la inversión en la producción de espermatozoides (Hall y Hughes, 1996)

7. 5. PERIODICIDAD LUNAR.

Se ha observado que la temperatura es un disparador estacional de la gametogénesis, mientras que la iluminación nocturna (fase lunar), puede ser un disparador sutil para la expulsión de gametos o la liberación de plánulas durante una noche o en noches particulares (Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990; Hayashibara *et al.*, 1993; Tanner, 1996). Las especies de coral que liberan gametos

anualmente, presentan una correlación entre la fase lunar y el periodo de liberación de gametos (Harriott, 1983a). Así mismo la relación de la maduración de los gametos y la expulsión de larvas plánulas con las fases lunares, ha sido reportada para muchas especies incubadoras (Harrison y Wallace, 1990). Las especies de corales que poseen sincronización en el desove, tienen beneficios potenciales que pueden aumentar el éxito reproductivo (Smith, 1991).

En la bahía de La Paz, *Porites panamensis* no presentó sincronización lunar en la gametogénesis, ni con la liberación de larvas plánulas. En contraste en el golfo de Chiriquí (Panamá) la misma especie presentó periodicidad lunar en la liberación de plánulas, mientras que en isla Taboga (Panamá), no fue clara la relación entre la planulación (Smith, 1991; Glynn *et al.*, 1994). La falta de sincronización puede estar dada por el traslape de varios ciclos reproductivos entre las colonias y entre los pólipos de la misma (Van Moorsel, 1983; Richmond y Jokiel 1984; Smith, 1991).

Por otro lado, Smith (1991) propone que *P. panamensis* en Panamá puede iniciar el ciclo reproductivo en diferentes fases lunares como en la bahía de La Paz, y si la gametogénesis es más larga que los periodos de planulación, es probable que halla asincrónica entre las colonias provocando un traslape de varios estadios gametogénicos, como sucede con *Pocillopora damicornis* (Chávez-Romo, 2004). Esta característica reproductiva facilita la existencia constante de ovocitos que pueden ser fecundados en las colonias, y así aumentar el éxito reproductivo.

7. 6. ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE *PORITES PANAMENSIS*.

Porites panamensis es una especie que se encuentra en aguas relativamente someras en la zona de estudio, y posiblemente la liberación de espermatozoides se dé en mareas bajas para facilitar la fertilización de los ovocitos, mientras que la expulsión de plánulas se da cuando el nivel de marea es mayor para tener una mejor dispersión de plánulas dentro del arrecife y en zonas adyacentes. La liberación de larvas plánulas puede ser una característica de corales que se encuentran en aguas superficiales para asegurar la retención de larvas facilitando de cierta forma la fijación de las mismas (Stimson, 1978), como sucede con *Goniastrea australensis* (Edwards y Haime, 1857), es una especie de aguas someras que desova durante la marea baja, cuando el agua apenas cubre las cabezas de coral, lo que asegura la retención de los huevos cerca del sustrato, evitando que sean arrastrados por las corrientes sobre las cabezas de coral en marea alta (Kojis y Quinn, 1981).

En el golfo de California *P. panamensis* está adaptada a cambios anuales extremos de la temperatura superficial, salinidad y transparencia del agua (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), además presenta actividad reproductiva durante casi todo el año (presente trabajo), y estudios sobre reclutamiento han demostrado que tiene altas tasas de reclutamiento (Mora-Pérez, 2002). Por otro lado, la talla mínima de primera reproducción de *P. panamensis* se estimó de 0.49 cm ó 4.86 cm² con una edad de 1 a 3 años (Smith, 1992). Las características de los corales incubadores podrían estar relacionadas a su hábitat más que a la profundidad. Es decir, especies en hábitats impredecibles maduran a edades tempranas y tienen la capacidad de producir mucha

descendencia sobre largos periodos reproductivos, mientras especies de ambientes estables podrían tener características opuestas (Van Moorsel, 1983). Se ha observado que *P. panamensis* tiene un alto nivel de recombinación genética, su alta capacidad reproductiva le puede ayudar a adquirir adaptaciones fisiológicas para resistir las presiones selectivas naturales (Reyes-Bonilla, 1993; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994), de tal forma que las características reproductivas de *P. panamensis* sean propias de la especie como se ha sugerido para otras especies de cnidarios (Fautin, 2002).

La incubación de larvas plánulas (las cuales presentan altas tasas de reclutamiento) parece ser una adaptación de especies de coral con colonias pequeñas (Szmant, 1986), como *P. panamensis* (Cortés y Guzmán, 1998). La incubación da mayor capacidad competitiva a las plánulas durante su vida planctónica y durante el reclutamiento, que en especies que liberan gametos para fertilización externa. La liberación de larvas durante largos periodos y las altas tasas de reclutamiento de *P. panamensis* asegura el mantenimiento de la especie en las comunidades arrecifales, pese a que esta especie presenta altas tasas de mortalidad (8 % a 14 %; Reyes-Bonilla, 1993; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994).

Se han propuesto diversas hipótesis con el intento de relacionar las historias de vida de los corales con el tipo de reproducción, morfología y/o su hábitat (Harrison y Wallace, 1990), por un intento de describir las historias de vida de los corales, se han aplicado los conceptos de estrategia *r* y *K* para los corales (Loya, 1976). Las especies con gran éxito reproductivo, que plánulan y tienen mucha descendencia en periodos

reproductivos largos como *Stylophora pistillata* (Loya, 1976) y *Pocillopora damicornis* (Kojis y Quinn, 1981), son considerados como especies con estrategia *r*. De igual forma *P. panamensis* puede ser una especie con estrategia *r*.

VIII. CONCLUSIONES.

- ☞ *Porites panamensis* es un coral gonocórico con fertilización interna y una proporción sexual de 1:1.
- ☞ Las características de la ovogénesis, espermatogénesis y planulación (embriogénesis) de *P. panamensis* en la bahía de La Paz, son similares a las descritas previamente para otras localidades.
- ☞ *P. panamensis* presenta múltiples eventos o periodos largos de liberación de larvas durante casi todo el año en la bahía de La Paz, pero disminuye su actividad reproductiva en los meses más fríos y cálidos.
- ☞ La gametogénesis y la planulación de *P. panamensis* no están relacionadas con la temperatura superficial del mar, tampoco tiene sincronización entre la gametogénesis, la expulsión de gametos y plánulas respecto a las fases lunares.
- ☞ La falta de sincronización en la liberación de gametos y plánulas de *P. panamensis* puede estar dada por el traslape de varios ciclos reproductivos entre las colonias.
- ☞ Las variaciones de la tasa de fecundidad mensual con los cambios de la temperatura superficial del mar evidencian la presencia de una correlación positiva.
- ☞ Según las características reproductivas y ecológicas de *P. panamensis*, se le puede clasificar como una especie estratega *r*.

IX. RECOMENDACIONES.

- ☞ Es necesario un seguimiento tanto en el laboratorio como *in situ* durante un mes para determinar con mayor precisión la sincronización de la gametogénesis, desove de gametos y liberación de plánulas con las fases de lunares.

- ☞ Es importante la toma de más variables abióticas y bióticas para determinar si éstas o una combinación de las mismas tienen influencia sobre la reproducción de la especie.

- ☞ Para tener más información sobre la ecología reproductiva de la especie, es importante realizar estudios sobre el desarrollo y procesos de dispersión de la larva plánula en la columna de agua.

X. BIBLIOGRAFIA.

- Acosta A. y S. Zea. 1997. Sexual reproduction of the reef coral *Montastrea cavernosa* (Scleractinia: Faviidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia. **Mar. Biol.** 128: 141-148.
- Alvarez-Arellano, A. D., H. Rojas-Soriano y J. J. Prieto Mendoza. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B: C. S. En: **La bahía de La Paz: Investigación y Conservación**. Ramírez, J. U y Ramírez-Rodríguez, M. (Ed.). Universidad Autónoma de Baja California Sur, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, SCRIPPS Instituto of Oceanography. 345 p.
- Anónimo. 1968. **Manual of histology staining methods of the Armed Forces Institute of Pathology**. En: Luna, L. G. (Ed.). McGraw-Hill. 258 p.
- Babcock, R. C., G. D. Bull, P. L. Harrison, A. J. Heyward, J. K. Oliver, C. C. Wallace, B. L. Willis. 1986. Synchronous spawning of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. **Mar. Biol.** 90: 379-394.
- Barros, M. M. L., D. O. Pires y C. B. Castro. 2003. Sexual reproduction of the brazilian reef coral *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 (Anthozoa, Scleractinia). **Bull. Mar. Sci.** 73(3): 713-724.
- Benayahu, Y. y M. H. Schleyer. 1998. Reproduction in *Anthelia glauca* (Octocorallia: Xeniidae). II. Transmission of algal symbionts during planular brooding. **Mar. Biol.** 131: 433-442.

- Birkeland, C. 1977. The importance of biomass accumulations in early stages of benthic communities to the survival of coral recruits. **Proc. 3th Int. Coral Reef Symp.** 15-21.
- Carpenter, R. C. 1997. Invertebrates predators and grazers. En: C. E. Birkeland (Ed.), **Life and death of coral reefs**. Chapman & Hall, Publishers. U. S. A. 198-229.
- Chávez-Romo, H. E. 2004. Biología reproductiva de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758) (Scleractinia) en Punta Gaviotas, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. **Tesis de Licenciatura**. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Méx. 79 p.
- Coffroth, M. A. y H. R. Lasker. 1998. Larval paternity and male reproductive success of a broadcast-spawning gorgonian, *Plexaura kuna*. **Mar. Biol.** 131: 329-337.
- Coma, R. y H. R. Lasker. 1997. Effects of spatial distribution and reproductive biology on *in situ* fertilization rates of a broadcast-spawning invertebrate. **Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole**. 193: 20-29.
- Cortés J. y H., Guzmán. 1998. Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica: descripción, distribución geográfica e historia natural de los corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. **Rev. biol. trop, mar.** 46 (1): 55-92.
- Edmunds, P. J., R. D. Gates y D. F. Gleason. 2001. The biology of larvae from the reef coral *Porites astreoides*, and their response to temperature disturbances. **Mar. Biol.** 139: 981-989.
- Faldallah, Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinia corals. Review. **Coral Reefs**. 2: 129-150.

- Fautin, D. G. 2002. Reproduction of Cnidaria. **Can. J. Zool.** 80: 1735–1754.
- García, E. 1988. **Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen**. Instituto de Geografía. Universidad Autónoma de México. 219 p.
- González-Acosta, A. F. 1998. Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. **Tesis de Maestría**. Centro Interdisciplinario de Ciencia Marina, La Paz, México. 126 p.
- Glynn, P. W. 1997. Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance. En: C. E. Birkeland (Ed.), **Life and death of coral reefs**. Chapman & Hall, Publishers. U. S. A. 68-95.
- Glynn, P. W., J. L. Maté and T. A. Stemann. (2001). *Pavona chiriquiensis*, a new species of zooxanthellate scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa: Agariciidae) from the eastern tropical Pacific. **Bull. Bio. Soc. Wash.**, 10:210-225.
- Glynn, P. W., J. H. Ting, J. L. Maté y H. M. Guzmán. 2000. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá and Galápagos Islands (Ecuador). IV. Agariciidae, recruitment and recovery of *Pavona varians* and *Pavona* sp. a. **Mar. Biol.** 136: 785-805.
- Glynn, P. W., N. J. Gassman, C. M. Eakin, J. Cortés, D. B. Smith y H. M. Guzman. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galapagos Islands (Ecuador). I. Pocilloporidae. **Mar. Biol.** 109: 355-368.
- Glynn, P. W., S. B. Calley, C. M. Eakin, D. B. Smith, J. Cortés, N. J. Gassman, H. M. Guzmán, J. B. Del Rosario y J. S. Feigold. 1994. Reef coral reproduction in the

- eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galapagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. **Mar. Biol.** 118: 191-208.
- Glynn, P. W., S. B. Calley, N. J. Gassman, K. Black, J. Cortés y J. L. Maté. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific. Costa Rica, Panamá and Galápagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*). **Mar. Biol.** 125: 579-601.
- Glynn, P. W. y G. E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. **Rev. Biol. Trop.** 45: 1033-1047.
- Hall, V. R. y T. P. Hughes. 1996. Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. **Ecology.** 77: 950-963.
- Harii, S., H. Kayanne, H. Takigawa, T. Hayashibara y M. Yamamoto. 2002. Larval survivorship, competency periods and settlement of two brooding coral, *Heliopora coerulea* and *Pocillopora damicornis*. **Mar. Biol.** 141: 39-46.
- Harii, S., M. Omori, H. Yamakawa y Y. Koike. 2001. Sexual reproduction and larval settlement of the zooxanthellate coral *Alveopora japonica* Eguchi at high latitudes. **Coral Reefs.** 20: 19-23.
- Harriott, V. J. 1983a. Reproductive ecology of four scleractinian species at Lizard Island, Great Barrier Reef. **Coral Reefs.** 2: 9-18.
- Harriott, V. J. 1983b. Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. **Coral Reefs.** 2: 151-157.

- Harrison, P. L. 1985. Sexual characteristics of scleractinian coral: systematic and evolutionary implications. **Proc. 5th Intern. Coral Reef Congr.** 4: 337-342.
- Harrison, P. L. y C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of Scleractinia corals. En: Dubinsky, Z. (Ed.). Coral reefs. **Ecosystems of the World**, vol. 25. Elseviers Science Publishers. U. S. A. 550 p.
- Harrison, P. L., R. C. Babcock, G. D. Bull, J. K. Oliver, C. C. Wallace y B. L. Willis. 1984. Mass spawning in tropical reef coral. **Science**. 223: 1186-1189.
- Hayashibara, T., K. Shimoike, T. Kimura, S. Hosaka, A. Heyward, P. Harrison, K. Kudo y M. Omori. 1993. Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 101: 253-262.
- Hernández-Ballesteros, L. M. 2002. Aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales hermatípicos en el arrecife La Entrega, Bahía de Huatulco, Oaxaca, México. **Tesis de Maestría**. Universidad del Mar, Oaxaca. Méx. 98 p.
- Highsmith, R. C. 1982. Reproduction for fragmentation in corals. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 7: 207-226.
- Hill, R., U. Schreiber, R. Gademann, A. W. D. Larkum, M. Kühl y P. J. Ralph. 2004. Spatial heterogeneity of photosynthesis and the effect of temperature-induced bleaching conditions in three species of corals. **Mar. Biol.** 144: 633-640.
- Hughes, R. N. 1983. Evolutionary ecology of coral reef-organisms, whit particular referente to corals. *Biol. J. Linn. Soc.* 20: 39-58.
- Hughes, T. P., D. Ayre y J. H. Connell. 1992. The evolutionary ecology of coral. **TREE**. 7(9): 292-295.

- Humason, G. L. 1979. **Animal tissue techniques**. W. H. Freeman. U. S. A. 661 p.
- Jokiel P. L. y E. B. Guinther. 1978. Effects of temperature on reproduction in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. **Bull. Mar. Sci.** 28: 786-789.
- Ketchum, J. T. y H. Reyes-Bonilla. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, México. **Rev. Biol. Trop.** 49: 803-848.
- Kinzie, III. R. A. 1999. Sex, symbiosis and coral reefs communities. **Amer. Zool.** 39: 80-89
- Kojis B. L. y N. J. Quinn. 1981. Aspects of reproduction and larval development in the shallow water hermatypic coral, *Goniastrea australiensis* (Edwards y Haime, 1857). **Bull. Mar. Sci.** 31: 558-573.
- Kramarsky-Winter, E. y Y. Loya. 1998. Reproductive strategies of two fungiid corals from the northern Red Sea: environmental constraints? **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 174: 175-182.
- Levitan, D. F. y C. M. Yough. 1995. Reproductive success in large populations: empirical measures and theoretical predictions of fertilization in the sea biscuit *Clypeaster rosaceus*. **J. exp. mar. Biol. Ecol.** 190: 221-241.
- Levitan, D. F., M. A. Sewell y F. Chia. 1991. Kinetics of fertilization in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*: interaction of gamete dilution, age and contact time. **Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole.** 181: 371-378.
- Leyte-Morales, G. E. 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. **Tesis de Maestría**. Universidad del Mar, Oaxaca, Méx. 94 p.

- Locquin, M. y M. Langeron. 1985. **Manual de microscopia**. Edit. Labor. Barcelona, España. 354 p.
- López-Pérez, R. A. 1998. Morfometría del género *Porites* (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. **Tesis de Maestría**. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Méx. 96 p.
- Loya, Y. 1976. The Red Sea coral *Stylophora pistillata* is an *r* strategist. **Nature**. 258: 478-480.
- Maragos, J. E. 1977. Order Scleractinia, stony corals. En: D. M. Devaney & L. G. Eldredge (Eds.). **Reef and shore fauna of Hawaii. Section 1. Protozoa through Ctenophora**. Bishop Museum Spec. Publ. 64, Honolulu. 158-241.
- McGuire, M. P. 1998. Timing of larval release by *Porites astreoides* in the northern Florida Keys. **Coral Reefs**. 17: 369-375.
- Medina-Rosas, P. 2000. Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia) en los arrecifes de Jalisco y Nayarit, México. **Tesis de Maestría**. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Méx. 58 p.
- Monteforte, M. y M. Cariño. 1992. Exploration and evaluation of natural stocks of pearl oyster *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae): La Paz Bay, South Baja California, México. **Ambio**. 21(4): 314-320.
- Mora-Pérez, M. G. 2002. Reclutamiento sexual y asexual de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia), en seis arrecifes coralinos de la costa de Oaxaca, México. **Tesis de Licenciatura**. Universidad del Mar, Oaxaca, Méx. 70 p.

- Morales-Vallín, L. E. 2002. Estructura de tallas, distribución espacial y sobrevivencia de colonias juveniles del coral *Pocillopora* Lamarck, 1816 (Anthozoa: Scleractina), en bahías de Huatulco, México. **Tesis de Licenciatura**. Universidad del Mar, Oaxaca, Méx. 87 p.
- Murillo-Jiménez, Y. M. 1987. Algunas características paleoceanográficas y cuerpos de agua inferidos a partir del registro micropaleontológico (Radiolaria), en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 68 p.
- Muscatine, L. 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef coral. En: Coral reefs. **Ecosystems of the World**. Dubinsky, Z. (Ed.). vol. 25. Elsevier Science Publisher. U. S. A. 550 p.
- Penland, L., J. Kloulechad, D. Idip y Van Woesik, R. 2004. Coral spawning in the western Pacific Ocean is related to solar insolation: evidence of multiple spawning events in Palau. **Coral Reef**. 23: 133-140.
- Reyes-Bonilla, H. 1990. Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. **Tesis de Licenciatura**. Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Méx. 128 p.
- Reyes-Bonilla, H. 1992. New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractia) in the Gulf of California, México, with an historical and biogeographical discussion. **J. Nat. Hist**. 26: 1163-1175.

- Reyes-Bonilla, H. 1993. Biogeografía y Ecología de los Corales Hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: **Biodiversidad marina y costera de México**. Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México. 865 p.
- Reyes-Bonilla, H. 2003. **Coral reefs of the Pacific coast of México**. Ed. J. Cortés. Latin American coral reefs. Elsevier, Amsterdam. 331–349 pp.
- Reyes-Bonilla, H. y L. E. Calderón-Aguilera. 1994. Parámetros poblacionales de *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia), en el arrecife Cabo Pulmo, México. **Rev. Biol. Trop.** 4 (1-2): 121-128.
- Richmond, H. R. 1985. Variations in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific. **Proc. 5th Int. Coral Reefs Cong., Tahiti**. 6: 101-106.
- Richmond, H. R. 1997a. Reproduction and recruitment in coral: critical links in the persistence of reef. En: C. E. Birkeland (Ed.), **Life and death of Coral Reefs**. Chapman & Hall, Publishers. U. S. A. 175-197.
- Richmond, H. R. 1997b. Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reefs coral *Pocillopora damicornis*. **Bull. Mar. Sci.** 41: 594-604.
- Richmond, H. R. y C. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparison among the Caribbean, the tropical Pacific and the Red Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 60: 185-203.
- Richmond, H. R. y P. L. Jokiel. 1984. Lunar periodicity in larva release in the reef coral *Pocillopora damicornis* at Enewetak and Hawaii. **Bull. Mar. Sci.** 34: 280-287.

- Rinkevich B. y Loya Y. 1979. The reproduction of the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. II. Synchronization in breeding and seasonality of planulae shedding. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 1: 145-152.
- Rinkevich B. 1989. The contribution of photosynthetic products to coral reproduction. **Mar. Biol.** 44: 235-247.
- Salinas, Z. C., A. C. Leyva, D. B. Luch y E. R. Días. 1992. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviométricos en Baja California Sur, México. **Atmósfera.** 3: 217-237.
- Sammarco, P. W. 1982. Polyp bail-out: an escape response to environmental stress and a new means of reproduction in coral. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 10: 57-65.
- Secretaría de Marina, 1979. **Estudio geográfico de la región de La Paz, B. C. S.** Secretaría de Marina. Dirección general de Oceanografía. 228 p.
- Shlesinger, Y., T. L. Goulet y Y. Loya. 1998. Reproductive patterns of scleractinian corals in the northern Red Sea. **Mar. Biol.** 132: 691-701.
- Smith, D. B. 1991. The reproduction and recruitment of *Porites panamensis* Verrill at Uva Island, Pacific Panama. **Tesis de Maestría.** Univ. Miami, Florida 64 p.
- Soon, K. y J. C. Lang. 1992. Reproductive integration in reef corals. **Biol. Bull.** 183: 418-431.
- Stimson, J. S. 1978. Mode and timing of reproduction in some common hermartyptic corals of Hawaii and Enewetak. **Mar. Biol.** 48: 173-184.
- Stoddart, J. A. 1983. Asexual reproduction of planulate in the coral *Pocillopora damicornis*. **Mar. Biol.** 76: 279-284.

- Stoddart, J. A. y R. Black. 1985. Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. **Mar.Ecol. Prog. Ser.** 23: 153-164.
- Szmant, M. A. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. **Coral Reefs.** 5: 43-53.
- Szmant-Froelich, A., M. Reutter y L. Riggs. 1985. Sexual reproduction of *Favia fragum* (Espem): lunar patterns of gametogenesis, embriogenesis and planulación in Puerto Rico. **Bull. Mar. Sci.** 37: 880-892.
- Tanner, J. E. 1996. Seasonality and lunar periodicity in the reproduction of Pocilloporid corals. **Coral Reefs.** 15: 59-66.
- Tomascik, T. y F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef building coral. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites*. **Mar. Biol.** 94: 77-94.
- Van Moorsel, G. W. N. M. 1983. Reproductive strategies in two closely related stony corals (Agaricia, Scleractinia). **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 13: 273-283.
- Vermeij, M. J. M., E. Samayo, K. Broker y R. P. M. Bak. 2003. Variation in planulae release of closely relaed coral species. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 247: 75-84.
- Vermeij, M. J. M., E. Samayo, K. Broker y R. P. M. Bak. 2004. The reproductive biology of closely related coral species: gametogenesis in *Madracis* from the southern Caribbean. **Coral Reefs.** 23: 206-214.
- Vizcaíno-Ochoa, V. 2003. Biología reproductiva de tres especies de corales formadores de arrecifes en Bahía de Banderas, México. **Tesis de Maestría.** Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Méx. 74 p.
- Wallace, C. C. 1985. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. **Mar. Biol.** 88: 217-233.

Wilson J. R. y P. L. Harrison. 2003. Spawning patterns of scleractinian corals at the Solitary Islands –a high latitude coral community in eastern Australia. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 248: 99-108.

Zar, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Engelwood Cliffs. U. S. A. 663 p.

ANEXOS.

ANEXO 1. Técnicas de tinción.

Tinción Hematoxilina-Eosina (Humason, 1979).

Es una coloración ácido-básica, las estructuras básicas se tiñen de rosa o rojo, y las ácidas de azul o morado.

- | | |
|--|--------------------------|
| 1. Hemo D: I y II | 15 min. |
| 2. Alcohol- Hemo D | 5 min. |
| 3. Tren de alcoholes: 100 %, 96 %, 70 | 5 min. en cada uno. |
| 4. Enjuague con agua destilada | 5 min. |
| 5. Tinción con hematoxilina | 6 min. |
| 6. Enjuague con agua corriente | ~ 1 min. |
| 7. Enjuague con agua destilada | Sumergir de 2 a 3 veces. |
| 8. Alcohol al 90% con ácido | ~ 1 min. |
| 9. Enjuague con agua destilada | 1 min. |
| 9. Tinción con eosina | De 30 s a 1 min. |
| 10. Tren de alcoholes: 70 %, 96 %, 100 %, absoluto | 5 veces en cada una |
| 12. Hemo D-alcohol | 30 s. |
| 13. Hemo D. | 30 s. |
| 14. Montaje de las laminillas. | |

Tinción del papanicolaou (Locquin y Langeron, 1985; Anónimo, 1968).

Es una técnica diferencial, los colorantes utilizados dan como resultado una impregnación excelente y fina de la estructura cromática. Tiñe los núcleos de color gris azulado. El citoplasma de las células eosinófilas o acidofilas, en rosa o en naranja. Las células cianófilas o basófilas toman una tonalidad azul o verdosa en células jóvenes.

- | | |
|--|--------------------------|
| 1. Hemo D: I y II | 15 min. |
| 2. Alcohol- Hemo D | 5 min. |
| 3. Tren de alcoholes: 95 %, 80 %, 70 % y 50 % | ~ 30 s en cada uno. |
| 4. Enjuague con agua destilada | 30 s. |
| 5. Tinción con hematoxilina de Harris | 1 a 3 min. |
| 6. Enjuague con agua destilada | 30 s. |
| 7. Solución de ácido clorhídrico al 0.25 % (diferenciador) | sumergir de 2 a 6 veces. |
| 8. Enjuague con agua corriente | ~ 6 min. |
| 9. Enjuague con agua destilada | 30 s. |
| 10. Tren de alcoholes: 50 %, 70 %, 80 % y 95 %. | ~ 30 s en cada uno. |
| 11. Tinción con naranja G6 | ~ 2 min. |
| 12. Enjuagar en tres cambios de alcohol al 95 %. | 30 s en cada cubeta. |
| 13. Enjuagar en dos cambios de alcohol absoluto | 30 s. |
| 14. Hemo D-alcohol | 30 s. |
| 15. Hemo D. | 30 s. |
| 16. Montaje de las laminillas. | |

ANEXO 2. Tablas de datos

Colonias en repeloso, con gametos femeninos (♀) y gametos masculinos (♂) en el año 2002(a) y 2003(b). Expresado en porcentajes

MES-AÑO	REPOSO (%)	FEMENINAS (%)	MASCULINAS
E-02	50	25	25
F-02	0	40	60
M-02	35	30	35
A-02	5	35	60
M-02	5.26	52.63	42.1
JN-02*			
JL-02	50	35	15
A-02	44.44	38.88	16.66
S-02	23.52	41.17	35.29
O-02	35	50	15
N-02	11.11	55.55	33.33
D-02	40	40	20
E-03	37.5	18.75	43.75
F-03	55	20	25
M-03	55	45	0
A-03	35	30	35
M-03	20	40	40
JN-03	47.82	17.39	34.78
JL-03	21.05	42.1	36.84
A-03	65	25	10
S-03	40	35	25
O-03	30	55	15
N-03	40	35	25
D-03	55	40	5

Porcentaje de los estadios gametogénicos en las colonias hembras y machos de *Porites panamensis*.

MES-AÑO	OVOCITOS (%)				PLÁNULAS (%)	ESPERMATOCITOS (ESTADIOS %)			
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
E-02	20	60	20	0	0	20	20	20	40
F-02	0	0	0	25	75	0	0	0	100
M-02	0	33.33	0	66.66	0	0	0	14.28	85.71
A-02	0	14.28	14.28	14.28	57.14	0	0	0	100
M-02	0	0	0	30	70	0	0	16.66	83.33
JN-02*									
JL-02	0	14.28	0	14.28	71.42	0	0	16.66	83.33
A-02	0	71.42	0	0	28.57	0	0	33.33	66.66
S-02	0	57.14	0	14.28	28.57	0	0	0	100
O-02	0	20	10	50	20	0	0	0	100
N-02	0	10	10	10	70	0	0	83.33	16.66
D-02	25	25	12.5	12.5	25	25	25	0	50
E-03	0	33.33	33.33	33.33	0	0	28.57	42.85	28.57
F-03	0	50	25	25	0	0	40	0	60
M-03	0	66.66	33.33	0	0	0	0	0	0
A-03	0	0	16.66	0	83.33	0	0	14.28	85.71
M-03	12.5	12.5	37.5	0	37.5	0	25	0	75
JN-03	0	0	0	0	100	0	0	0	100
JL-03	12.5	0	0	0	87.5	14.28	0	0	85.71
A-03	0	0	0	20	80	0	0	0	100
S-03	14.28	28.57	28.57	0	28.57	20	20	0	60
O-03	0	45.45	9.09	9.09	36.36	0	66.66	0	33.33
N-03	0	42.85	28.57	0	28.57	0	0	0	100
D-03	0	37.5	25	25	12.5	100	0	0	0

ANEXO 3. Información sobre las características de la biología reproductiva de algunas especies del género *Porites*.

ESPECIE	SEXUALIDAD	TIPO DE REPRODUCCIÓN	PROPORCIÓN SEXUAL MACHO:HEMBRA	REFERENCIA
<u>CARIBE</u>				
<i>Porites astreoides</i>	H	B		2, 3
<i>Porites porites</i>	G (algunas H)	B	2:1, 1:1, 1:1	1, 2, 3
<i>Porites clavaria</i>	G	B		1
MAR ROJO				
<i>Porites lutea</i>	G	S		6
PACIFICO (GBA)				
<i>Porites australiensis</i>	G	S	0.6:1	2, 3
<i>Porites cylindrica</i> (como <i>P. andrewsi</i>)	G (2-4 % H)	S	2:1	1,2, 3
<i>Porites lobata</i>	G	S	0.08:1	2, 3
<i>Porites lutea</i>	G	B y S	0.07:1 y 1.7:1	2, 3, 6
<i>Porites murrayensis</i>	G	B		1, 3
<i>Porites solida</i>	G	S		3
<i>Porites stephensoni</i> (como <i>P. haddoni</i>)		B		3
PACIFICO CENTRAL				
<i>Porites lobata</i>	G	S		2, 3
<i>Porites lutea</i>	G			2,3
<i>Porites (synarea) rus</i>	G			3
<u>HAWAI</u>				
<i>Porites compresa</i>	G	B y S		1, 2, 3
<i>Porites evermanni</i>	G	S		3
<i>Porites lobata</i>	G	B y S		1, 2, 3
<i>Porites brighami</i>		B		3
<u>PACIFICO ORIENTAL</u>				
<u>TROPICAL</u>				
<i>Porites panamensis</i>	G	B	1:1	4, 5, 7, 8
<i>Porites lobata</i>	G	S		4

G: colonias gonocóricas; H: colonias hermafroditas; B: incubadoras; S; expulsión de gametos con fertilización externa; GBA: Gran Barrera Arrecifal de Australia; 1: Fadlallah, 1983; 2: Harrison y Wallace, 1990; 3: Richmond y Hunter, 1990; 4: Smith, 1991; 5: Glynn *et al.*, 1994; 6: Shlesinger *et al.*, 1998; 7: Vizcaíno-Ochoa, 2003; 8: este estudio.

ANEXO 4. Comparación de los diámetros de los diferentes estadios gametogénicos de *Porites panamensis* en el Pacífico oriental.

AUTOR	OVOCITOS			
	ESTADIO I	ESTADIO II	ESTADIO III	ESTADIO IV
Smith (1991)	5.0 a 10.0 μm ,	20.00 a 60.0 μm	60.0 a 200.0 μm	
Vizcaino-Ochoa (2003)		< 40.0 μm		hasta 205.0 μm
Este estudio	34.0 \pm 6.7 μm dmáx	77.0 \pm 14.0 μm dmáx	178.0 \pm 41.0 μm dmáx	252.0 \pm 68.0 μm dmáx
	26.0 \pm 7.3 μm dmín.	55.0 \pm 12.0 μm dmín.	106.0 \pm 31.0 μm dmín.	192.0 \pm 56.0 μm dmín.

Diámetros de los estadios de ovogénesis en *Porites panamensis*.

Diámetro máximo: dmáx; diámetro mínimo: dmín.

Diámetros de los estadios de los espermatoцитos en *Porites panamensis*.

AUTOR	ESPERMATOCITOS			
	ESTADIO I	ESTADIO II	ESTADIO III	ESTADIO IV
Smith (1991)	2.5 a 3.0 μm	10.0 a 35.0 μm	35.0 a 17.0 μm	170.0 μm
Este estudio	20.0 \pm 0.5 μm dmáx	40.0 \pm 3.4 μm dmáx	76.0 \pm 13.0 μm dmáx	89.0 \pm 17.0 μm dmáx
	15.0 \pm 3.0 μm dmín.	32.0 \pm 1.0 μm dmín.	46.5 \pm 12.0 μm dmín.	67.0 \pm 10.0 μm dmín.

Diámetro máximo: dmáx; diámetro mínimo: dmín.

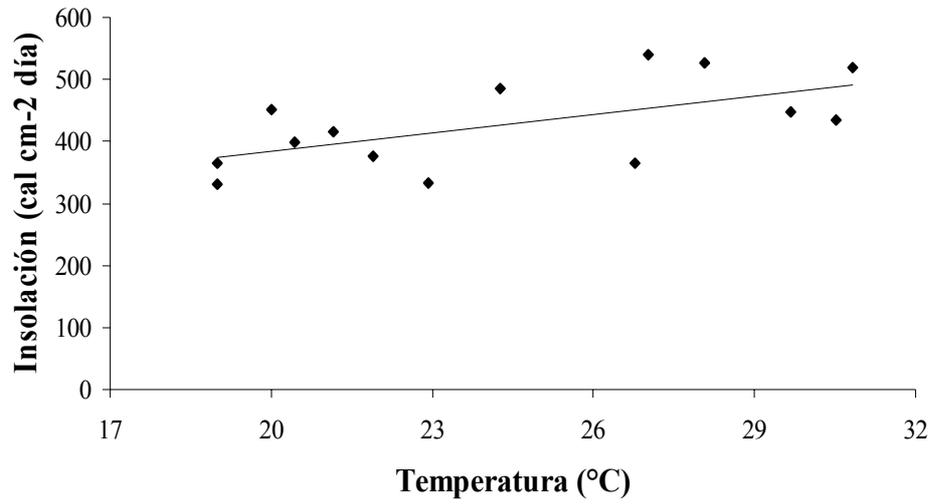
ANEXO 5. Fechas de recolectas, datos sobre el nivel de marea y ciclo lunar, en la zona de estudio.

FECHA DE COLECTA	NIVEL DE MAREA Nivel medio del mar (cm)*	FASE LUNAR
29-enero-02	150	llena
27-febrero-02	100	llena
27-marzo-02	-	-
28-abril-02	< 20	un día después de luna llena.
26-mayo-02	-	-
17-enero-03	-	-
17-febrero-03	120	llena
18-marzo-03	50	llena
11-abril-03	60	primer cuarto
16-mayo-03	60	llena
13-junio-03	70	un día antes de luna llena
14-julio-03	75	un día después de luna llena
12-agosto-03	80	llena
29-agosto-03	100	dos días después de luna nueva
10-septiembre-03	100	llena
26-septiembre-03	120	nueva
10-octubre-03	140	llena
24-octubre-03	125	un día antes de luna llena
11-noviembre-03	100	tres días después de luna llena
28-noviembre-03	100	cinco días antes de luna llena y dos días antes del primer cuarto

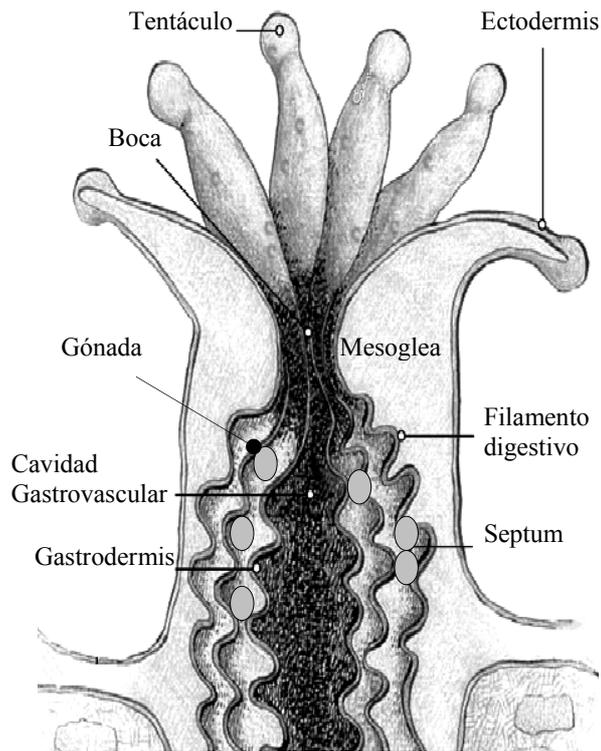
*Fuente: <http://oceanografia.cicese.mx/predmar>

ANEXO 6. Correlación de la insolación con la temperatura superficial del mar.

$r = 0.60$; $p = 0.02$; $n = 14$



ANEXO 7. Anatomía del pólipo.



Fuente: http://www.nos.noaa.gov/education/kits/corals/media/supp_coral01a.html