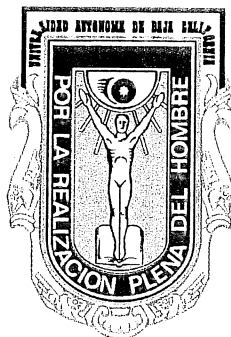


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



**“CICLO REPRODUCTIVO DE TRES ESPECIES DE CORALES
FORMADORAS DE ARRECIFE EN BAHÍA LA ENTREGA, OAXACA,
MÉXICO”**

TESIS.

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN OCEANOGRAFÍA COSTERA**

Presenta:

ALMA PAOLA RODRÍGUEZ TRONCOSO.

Ensenada, Baja California, México.

Julio, 2006.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA

**“CICLO REPRODUCTIVO DE TRES ESPECIES DE CORALES
FORMADORAS DE ARRECIFE EN BAHÍA LA ENTREGA,
OAXACA, MÉXICO”**

TESIS

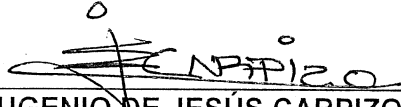
QUE PARA CUBRIR LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL
GRADO DE

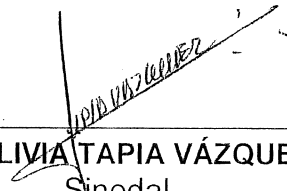
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

Alma Paola Rodríguez Troncoso.

Aprobada por:


DR. EUGENIO DE JESÚS CARPIZO ITUARTE
Presidente del jurado


M.C. OLIVIA TAPIA VÁZQUEZ.
Sinodal


M.C. GERARDO E. LEYTE MORALES
Sinodal

Ensenada, B. C., México. Julio 2006.

Dedicatoria:

A mi madre por ser mi mejor amiga, consejera y conciencia.

A mi padre por su cariño y apoyo.

A mi hermano por ayudarme a pensar y dar nuevas ideas.

**A Jorge Enrique, quien a su corta edad me ha enseñado que nunca
debo olvidar los pequeños detalles de la vida.**

“ La vida tiene un único propósito:
ser testigo de la complejidad del mundo y
comprenderla lo más posible,
comprender su belleza, sus misterios, sus enigmas.
Cuanto más comprendas y observas,
mayor deleite te producirá la vida y será tu sensación de paz...”

Ann Rice, 1996.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Eugenio Carpizo quien me apoyo durante la elaboración de todo el trabajo; por su tiempo, paciencia e impulso para seguir en proyectos futuros.

A MC Olivia Tapia ya que sin su experiencia y comentarios no habría podido obtener todos los resultados presentados en este trabajo.

A MC Gerardo Leyte Morales quien aportó elementos muy importantes en el enriquecimiento de este trabajo, además de todo el apoyo dado durante la recolecta de las muestras.

A Ocean. Guille Che por la ayuda y tiempo dedicado durante todo el trabajo de laboratorio.

A mis compañeros del laboratorio de biología del desarrollo y de histología: Polo, Isamara, Raque, J. Carlos, Roberto, Abraham, Liz, Caro, Gerardo, Roxana, Fabiola y Montse quienes estuvieron siempre dispuestos a ayudarme y contribuyeron con muchas platicas, comidas y cafés para que este trabajo se finalizara.

A Margarita y Zamorano con quienes a pesar de la lejanía, seguimos y seguiremos recorriendo caminos juntos.

A mis compañeros y amigos Santa, Mariana, Miki, Andy y Toño por volverse parte de mi familia.

A Beto por estar siempre ahí, por la paciencia, desveladas y platicas que me motivaron a siempre seguir adelante.

El presente estudio fue realizado en el Laboratorio de Histología y en el Laboratorio de Biología del Desarrollo en las Instalaciones del IIO. Los recursos necesarios que me permitieron el desarrollo de esta investigación fueron otorgados por CONACYT por la beca otorgada No. 188766 y al proyecto interno del IIO No. 511 a cargo de ECI.

A las autoridades y personal administrativo de la Facultad de Ciencias Marinas.

A todos los profesores y compañeros de la universidad que siempre tuvieron el interés por ayudarme a que lograra alcanzar esta meta.

Muchas gracias...

ÍNDICE GENERAL

	Página
I. Índice de Figuras	IV
II. Índice de Tablas	VI
III. Resumen.	VII
1. Introducción.	1
2. Antecedentes	7
3. Objetivos	13
3.1 Objetivo General	13
3.2 Objetivos Particulares.	13
4. Metodología	14
4.1 Área de estudio	14
4.2 Trabajo de campo.	18
4.3 Trabajo de laboratorio.	19
4.4 Registro fotográfico y procesamiento de datos.	25
5. Resultados.	27
5.1 <i>Porites panamensis</i>	28
5.1.1 Descripción General.	28
5.1.2 Proporción de sexos.	36
5.1.3 Estado de maduración de las colonias.	38
5.1.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.	39
5.1.5 Medición de los ovocitos.	40

Continuación...	Página
5.2 <i>Pavona gigantea</i>	43
5.2.1 Descripción General.	43
5.2.2 Proporción de sexos.	54
5.2.3 Estado de maduración de las colonias.	56
5.2.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.	57
5.2.5 Medición de los ovocitos.	59
5.3 <i>Pocillopora damicornis</i> .	61
5.3.1 Descripción General.	61
5.3.2 Proporción de sexos.	69
5.3.3 Estado de maduración de las colonias.	70
5.3.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.	71
5.1.5 Medición de los ovocitos.	72
6. Discusión.	74
6.1 Generalidades.	74
6.2 <i>Porites panamensis</i> .	76
6.3 <i>Pavona gigantea</i> .	82
6.4 <i>Pocillopora damicornis</i> .	88
6.5 Implicaciones del comportamiento reproductivo de las tres especies de corales en el Pacífico Mexicano.	95
7. Conclusiones.	98
8. Recomendaciones.	100
9. Literatura Citada.	101

Continuación...	Pág.
Anexo I. Técnica histológica utilizada para las muestras de <i>Pocillopora damicornis</i> , <i>Pavona gigantea</i> y <i>Porites panamensis</i> .	115
Anexo II. Registros documentados referentes al diámetro de los ovocitos en las especies a) <i>Porites panamensis</i> , b) <i>Pavona gigantea</i> y c) <i>Pocillopora damicornis</i> en el Pacífico Este.	117

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Ubicación del área de estudio en relación con la República Mexicana y la costa de Oaxaca.	17
Fig. 2. Corte longitudinal de <i>Porites panamensis</i> en estadio reproductivo considerado en reposo.	31
Fig. 3. Espermiarios correspondientes a <i>Porites panamensis</i> .	32
Fig. 4. Ovocitos inmaduros de <i>Porites panamensis</i> II y III.	33
Fig. 5. Ovocitos inmaduros y maduros de <i>Porites panamensis</i> .	34
Fig. 6. Ovocitos correspondientes a <i>Porites panamensis</i> .	35
Fig. 7. Porcentaje de sexos para <i>P. panamensis</i> en Bahía La Entrega.	37
Fig. 8. Número de gametos vs. temperatura mensual para <i>P. panamensis</i> .	40
Fig. 9. Corte longitudinal correspondiente a <i>Pavona gigantea</i> en estadio de reposo (ausencia de gametos).	46
Fig. 10. Estructuras masculinas inmaduras en <i>Pavona gigantea</i> .	47
Fig. 11. Estructuras masculinas maduras en <i>Pavona gigantea</i> .	48
Fig. 12. Estructuras femeninas inmaduras en <i>Pavona gigantea</i> .	49
Fig. 13. Estructuras femeninas inmaduras en <i>Pavona gigantea</i> .	50
Fig. 14. Comportamiento hermafrodita en <i>Pavona gigantea</i> .	51
Fig. 15. Células glandulares asociadas al tejido de <i>Pavona gigantea</i> .	53
Fig. 16. Proporción de sexos para <i>Pavona gigantea</i> durante 2003 y 2004 en bahía La Entrega, Oaxaca.	55

Continuación...	Página.
Fig. 17. Número de ovocitos encontrados en <i>P. gigantea</i> vs temperatura durante el periodo 203 -2004 en B. La Entrega.	58
Fig. 18. Corte longitudinal correspondiente a <i>Pocillopora damicornis</i> en estadio de reposo.	64
Fig. 19. Corte longitudinal de espermiarios inmaduros en <i>Pocillopora damicornis</i> .	65
Fig. 20. Células femeninas y masculinas correspondientes a <i>Pocillopora damicornis</i> .	66
Fig. 21. Gametos correspondientes a <i>Pocillopora damicornis</i> en estadio III.	67
Fig. 22. Gametos correspondientes a <i>Pocillopora damicornis</i> en estadio I, II y III.	68
Fig. 23. Ovocitos inmaduros encontrados en <i>Pocillopora damicornis</i> vs temperatura en Bahía La Entrega durante un periodo anual correspondiente de enero a diciembre del 2004.	71

ÍNDICE DE TABLAS.

	Página
Tabla Ia. Descripción de estadios gonádicos en <i>Pocillopora damicornis</i> (modificado de Szmant-Froelich <i>et al.</i> , 1985 y Glynn <i>et al.</i> , 1991).	21
Tabla Ib. Descripción de estadios gonádicos en <i>Porites panamensis</i> (modificado de Szmant-Froelich <i>et al.</i> , 1985 y Glynn <i>et al.</i> , 1994).	22
Tabla Ic. Descripción de estadios gonádicos en <i>Pavona varians</i> y <i>Pavona spp.</i> (modificado de Szmant-Froelich <i>et al.</i> , 1985 y Glynn <i>et al.</i> , 1996).	23
Tabla II. Presencia de los diferentes estadios gametogénicos en <i>P. gigantea</i> , <i>P. panamensis</i> y <i>P. damicornis</i> durante 2002-2003 y 2004 en Bahía La Entrega.	26
Tabla III. Características de los gametos de <i>P. panamensis</i> en Bahía La Entrega.	30
Tabla IV. Medidas de los gametos femeninos encontrados en <i>P. panamensis</i> durante 2003 y 2004 en Bahía La Entrega.	42
Tabla V. Descripción de estadios gonádicos para <i>Pavona gigantea</i> en Bahía La Entrega.	45
Tabla VI. Tamaño de los gametos femeninos encontrados en <i>P. gigantea</i> durante 2003 y 2004 en Bahía La Entrega.	60
Tabla VII. Descripción de estadios gonádicos para <i>Pocillopora damicornis</i> en Bahía La Entrega durante el periodo anual 2004.	63
Tabla VIII. Medidas de los gametos femeninos encontrados en <i>P. damicornis</i> durante 2004 en Bahía La Entrega.	73

Ciclo reproductivo de tres especies formadoras de arrecife en Bahía La Entrega, Oaxaca, México. VII

III. Resumen

Las comunidades coralinas del Pacífico Mexicano se encuentran en el límite de su distribución geográfica del Pacífico Nor-este. Hasta el momento es escasa la información acerca del comportamiento reproductivo de las especies de corales en esta región y el papel que juega ésta en la estructuración de las comunidades.

Bahía La Entrega, en el estado de Oaxaca, se encuentra localizada en el límite nor-oeste del Golfo de Tehuantepec. Sus características oceanográficas son una combinación de la influencia oceánica de la zona central y sur del Pacífico Mexicano; siendo esta, un área con condiciones mixtas, debido a las cuales, las comunidades coralinas pueden tener un comportamiento distinto a las poblaciones cercanas, debido a que una misma especie puede modificar su comportamiento reproductivo dependiendo de la región en donde se encuentre.

El presente trabajo tiene como objetivo documentar el ciclo reproductivo en *Pocillopora damicornis*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis* dentro del arrecife de La Entrega, y tratar de entender en que medida la reproducción sexual representa un componente importante para el mantenimiento de las poblaciones de corales del Pacífico Este.

Con una periodicidad mensual y durante dos años; se muestrearon fragmentos de cinco colonias de cada especie a una distancia de 5 m como mínimo entre cada una, para evitar tomar dos fragmentos de una misma colonia. Las muestras se fijaron en formol al 10 % y fueron llevadas a laboratorio donde se procesaron para obtener cortes de 8 μ m de grosor los cuales fueron teñidos con la técnica de Mallory Hendenhain, para finalmente analizar y evaluar la presencia de gametos.

En *Pocillopora damicornis* se encontró que es una especie hermafrodita con desarrollo asincrónico presentando gametos del mes de mayo a agosto del 2004. Este es el primer registro para la zona de formación de gónadas ya que en el 2003, no se encontró ninguna evidencia de gametogénesis. *Pavona gigantea* se caracterizó como una especie con comportamiento gonocórico y hermafrodita con gametos de marzo a agosto; pero sin ovocitos maduros a lo largo de los dos periodos muestreados. *Porites panamensis* tuvo un comportamiento gonocórico con desarrollo asincrónico y una periodicidad mensual. La mayor cantidad de gametos se presentó de junio a agosto, lo cual coincide con el periodo de formación de plánulas.

Se concluyó que las especies *Pocillopora damicornis* y *Pavona gigantea* en B. La Entrega, producen gametos durante varios meses al año, sin embargo, no se pudo observar el desove. En el caso de *P. damicornis* debido a su forma ramificada, la fragmentación puede ser una forma de reproducción importante en la zona. La presencia de gametos maduros y plánulas en *P. panamensis*, asegura la fecundación interna como modo reproductivo de la especie, y además, se han encontrado reclutas de esta especie en la localidad, que contribuyen a mantener la comunidad de esta área.

1. Introducción.

Los arrecifes coralinos son el ecosistema marino con mayor diversidad taxonómica, estos se ubican principalmente en aguas cálidas y someras (Nybakken, 1993; Levinton, 1995; Glynn y Leyte-Morales, 1997) las cuales afectan la estructura física de la línea de costa y de los ambientes o ecosistemas adyacentes (Odgen, 1997). Debido a su área de distribución, se encuentran constantemente afectados por efectos meteorológicos como tormentas o, por acción de otros organismos que se alimentan de ellos (ramoneo), provocando de manera continua, que se den cambios en la diversidad o abundancia de las especies que en ellos se encuentran (Levinton, 1995; Knowlton y Jackson, 2001).

Los arrecifes coralinos se desarrollan principalmente en aguas con pocos nutrientes y ausencia de surgencias en el oeste del Atlántico Tropical e Indo Pacífico (Knowlton y Jackson, 2001). En el Pacífico oriental tropical, estas comunidades pueden ser encontradas desde México hasta Perú (Cortés, 1997), dentro de las cuales México y Panamá son las mas importantes (Glynn y Ault, 2000). Su distribución esta determinada por características óptimas como son un sustrato rocoso, elevada intensidad lumínica y temperaturas, que pueden oscilar entre los 18 °C y 30 °C dependiendo del área en que se encuentran (Sorokin, 1995).

Se han planteado diversas teorías para explicar como se dio el asentamiento de comunidades arrecifales en el Pacífico Este. Las más comúnmente aceptadas son la propuesta por Dana (1975) y Glynn y Wellington (1983) que explica que la colonización del Pacífico Este es reciente y se debe a la dispersión larval proveniente del Pacífico Oeste vía la Contra-Corriente Norecuatorial. Esta dispersión se acentúa durante los eventos de El Niño (Richmond, 1990 Glynn y Ault, 2000). Sin embargo, autores como Grigg y Hey (1992) han criticado esta teoría debido a las largas distancias que tendrían que recorrer estas larvas y a que no hay coincidencia con los patrones de corrientes encontrados, durante el periodo pronosticado para la formación de estos arrecifes. Estos autores llegan a la conclusión que la barrera del Pacífico Este pudo evitar la dispersión, sin descartar que durante años ENSO (EL Niño Southern Oscillation, por sus siglas en inglés) las corrientes cambian de manera que se podría llevar a cabo un transporte mínimo. Otra posible explicación es la fundamentada por McCoy y Heck (1976) y Heck y McCoy (1978) quienes apoyan la hipótesis de vicarianza. En esta hipótesis propone que la fauna encontrada en esta zona se derivó del Atlántico Oeste cuando existía un corredor natural entre ambos océanos y por lo tanto, la fauna que se encuentra actualmente podría ser el resultado de subsecuentes extinciones y evolución de las poblaciones existentes. Esta segunda idea ha sido descartada ya que se argumenta que los tres millones de años que llevan separados el Atlántico y el Pacífico no serían suficientes para justificar las diferencias existentes entre las especies de ambos océanos (Cortés, 1986).

Debido a que no se tiene una explicación concreta sobre la colonización arrecifal en el Pacífico Este, se han elaborado estudios tomando áreas específicas. Esta región se ha dividido en dos provincias: la Mexicana Subtropical y la Panámica Tropical (Veron, 1995) y se ha encontrado que existe una fuerte afinidad entre las comunidades coralinas de Ecuador, Costa Rica y algunas islas del Pacífico central y separadamente se encuentran las de la Provincia Mexicana, donde aunque hay una afinidad con la región de las Costas de América Central, esta es una zona muy dinámica donde las concurrentes extinciones y colonizaciones locales la vuelven a esta última una región inestable desde el punto de vista de la fauna coralina (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Glynn y Ault, 2000).

Se conoce que las colonias coralinas se pueden tener comportamientos fisiológicos diferentes, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentren (Harrison y Wallace, 1990; Tanner, 1996); por lo tanto, el conocimiento de su biología reproductiva en cada zona es importante, y ayudaría a entender un poco más aspectos como la dispersión, reclutamiento y mantenimiento de cada comunidad.

Los corales, son organismos capaces de reproducirse sexual y asexualmente; su reproducción sexual se desarrolla por medio de gametogénesis, formando espermatozoides y ovocitos que al fecundarse promueven un intercambio genético y producen una forma larvaria denominada plánula, la cual en condiciones óptimas se metamorfosea y asienta para desarrollarse desarrollando a un pólipo primario. El proceso de formación de gametos así

como la liberación de estos cuando se encuentren maduros y su liberación se lleva a cabo por cada individuo o pólipo perteneciente a la colonia. Cuando los gametos formados dentro de un mismo pólipo pertenecen a un solo sexo, se denomina a este como un organismo gonocórico, de manera contraria cuando existen ambos sexos dentro del mismo, este se caracteriza como hermafrodita (Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990; Nybakken, 1993; Sorokin, 1995). Debido a que no poseen órganos definidos, el lugar de formación de gametos no es propiamente una 'gónada' sino que los gametos se desarrollan en la base del epitelio endodermal cerca de los filamentos septales y migran hacia la mesoglea en la parte media del septo, ocupando gran parte del espacio de la cavidad gástrica (Fadlallah, 1983). Además, estas estructuras reproductivas no se encuentran de manera permanente, sino que pueden tener un desarrollo mensual o anual dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales en las que habita (Harrison *et al.*, 1984; Ward, 1992; Tanner, 1996).

Dentro de la reproducción asexual, la fragmentación es la más común, en ésta, no existe un intercambio genético ya que se genera a partir de una colonia previamente fijada, y la capacidad dispersión del coral es menor que para la reproducción sexual; sin embargo, dentro de los beneficios encontrados es que existe una elevada probabilidad de que el fragmento encuentre condiciones adecuadas debido a que se asienta a pocos metros de la colonia madre (Harrison y Wallace, 1990; Miller y Mundy, 2003).

En estudios realizados por Stoddart (1985) y Richmond (1987) se ha observado que en una misma colonia tiene la capacidad de reproducirse sexual y asexualmente durante un mismo periodo. Las actividades reproductivas dependen de diversos factores ambientales, la temperatura por ejemplo se ha identificado como el disparador más importante para el inicio de la gametogénesis y para el desove, aunque también se ha demostrado que los cambios lunares y la marea participan de manera importante (Ward, 1992; Sorokin, 1995; Knowlton y Jackson, 2001). Como se menciono anteriormente, las características adecuadas para la gametogénesis de cada especie no son constantes, ya que cambian de manera latitudinal; por lo que una misma especie estará adaptada a distintas condiciones dependiendo de la zona geográfica en donde se encuentre, siempre encontrándose dentro de un intervalo de tolerancia, y en el caso de que este se rebase, existirá una disminución en la fecundidad o bien una inhibición total de la reproducción y del crecimiento hasta el momento en que el estrés se reduzca (Harrison *et al.*, 1984; Tanner, 1996; Cortés, 1997). Por lo tanto, el comportamiento reproductivo que tengan las comunidades coralinas, debe ser distinto entre las zonas tropicales y subtropicales.

Este trabajo se centra principalmente en la caracterización de la biología reproductiva de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758) *Pavona gigantea* Verrill, 1869 y *Porites panamensis* Verrill, 1866 en la región sur del Pacífico Mexicano, con el objetivo de entender en que medida la reproducción sexual representa un componente importante en las poblaciones del Pacífico Este

mexicano. Asimismo, la documentación del ciclo reproductivo de las especies formadoras de arrecifes de esta región contribuirá a tener un mejor entendimiento de la posible conexión, entre comunidades distantes dentro de esta región del Pacífico mexicano y su posible respuesta ante fenómenos como el cambio climático global.

2. Antecedentes.

Las comunidades coralinas del Pacífico Mexicano se encuentran en el límite de su distribución geográfica y están influenciadas por condiciones oceanográficas determinadas al norte por el sistema de la Corriente de California y al sur por la Corriente Costera de Costa Rica (Whirtki, 1965; Fiedler, 1992).

Dentro de esta región, Bahía La Entrega, esta localizada al sur del Pacífico Mexicano, y corresponde a una zona transicional entre el límite del Golfo de Tehuantepec y la zona de influencia directa de la Corriente de California. Sus características oceanográficas son una combinación de la influencia oceánica de la zona central y sur del Pacífico Mexicano, lo que da como resultado un área con condiciones mixtas y distintas dependiendo de la época del año (Álvarez *et al.*, 1989; Molina-Cruz y Martínez-López, 1994).

Además de las características oceanográficas generales de la región, Bahía de La Entrega esta influenciada, a una menor escala, por sus características internas. Durante un estudio elaborado por Glynn y Leyte-Morales (1997), encontraron que en la base del arrecife (a 8m de profundidad), durante el mes de febrero se registraron fluctuaciones de temperatura en un rango de 4°C que podrían afectar la parte profunda del mismo; sin embargo, no se logro cuantificar durante este estudio si esa variación en la temperatura

afectaba las colonias del área, pero si se puntualizo que ésta se encuentra sujeta a algunos periodos de enfriamiento moderado anualmente.

Otra consideración importante para el desempeño reproductivo de los corales en la Bahía, es que esta es una zona sujeta a los cambios provocados por los eventos de El Niño (Fiedler, 2002), lo que afecta la estructura de las comunidades coralinas que ahí se encuentran. Hasta el momento, no se tienen registros de elevadas mortalidades como consecuencia de este fenómeno en la región, pero si de pérdida de coloración en algunas colonias debido a que la anomalía en la temperatura fue superior a 1°C causó estrés en los organismos (Reyes-Bonilla *et al.*, 2002).

Los géneros de coral más abundantes encontrados en Bahía La Entrega son *Pocillopora*, *Pavona* y *Porites*, siendo estos los principales formadoras de arrecife en el área (Leyte-Morales, 2001; Reyes-Bonilla *et al.*, 2002). Se tienen registros de que *Pocillopora damicornis* es la especie con mayor cobertura, y se encuentra principalmente en la zona somera. Esta especie posee la mayor capacidad de crecimiento en comparación con *Porites* y *Pavona*, de las cuales se han encontrado colonias juveniles o de tamaños reducidos (Leyte-Morales, 2001; Hernández-Ballesteros, 2002; Morales-Vallín, 2002). Sin embargo, Mora-Pérez (2002) encontró durante su periodo de muestreo, que existe un mayor reclutamiento del género *Porites panamensis* en relación con reclutas de *Pocillopora damicornis*, y concluyó que en esta región existe un reclutamiento de tipo monoespecífico.

Dentro de esta área el género *Pocillopora* predomina en la parte somera y no existe una zonación entre las distintas especies encontradas. Aunque esta especie es la que presenta la mayor densidad poblacional, también es la que puede ser mayormente afectada por los cambios diarios de temperatura así como por el ramoneo de los peces (Barranco-Servín 2004) y erizos como *Diadema mexicanum* que es muy abundante en la localidad (Zamorano y Leyte-Morales, 2005b).

En Bahía La Entrega, *Porites panamensis* es la única especie de este género encontrada y junto con *Pavona gigantea* se ubica en la zona profunda que se encuentra más bioerosionada; donde se han observado en su mayoría colonias sexuales con una densidad de 2,500 indha⁻¹ (Glynn y Leyte-Morales, 1997). A pesar de la información existente sobre las especies de corales en Bahía de La Entrega, no se tiene conocimiento de la biología reproductiva de estas especies y por lo tanto, no se sabe si el reclutamiento que ocurre en la región proviene de las colonias de esta misma área, o bien se trata de propágulos que se dispersan de colonias localizadas en áreas adyacentes.

La caracterización de la biología reproductiva en los corales, se lleva a cabo mediante la identificación de las células germinales, por medio del análisis histológico del tejido del coral. Investigaciones que han sido utilizadas como base para el estudio del ciclo reproductivo en corales son las realizadas por Szmant-Froelich *et al.*, (1985) en donde caracterizaron el ciclo de *Favia fragum* dividiéndolo en cuatro estadios: estadio I como inmaduro y el estadio IV como gameto maduro y listo para desovar. Esta descripción ha sido modificada para

distintas especies y ha sido utilizada casi para todos los géneros independientemente del área en que se distribuyan. A partir de este estudio, se han hecho una gran cantidad de estudios los cuales se han llevado a cabo principalmente en la zona de la Gran Barrera en Australia, Indo Pacífico y Atlántico (Stoddart, 1983; Martín-Chávez, 1986; Jokiel, 1985; Stoddart y Black, 1985; Chorensky y Peters, 1987; Wallace, 1988; Glynn, *et al.*, 1991; Glynn, *et al.*, 1994; Sier y Olive, 1994; Fan y Dai, 1995; Glynn, *et al.*, 1996; Kruger y Schleyer, 1998; Harii *et al.*, 2001; Goffredo *et al.*, 2002; Harii *et al.*, 2002; Heltzel y Babcock, 2002; Neves y Pires, 2002; Morales *et al.*, 2003; Vermeji *et al.*, 2004; Goffredo *et al.*, 2005), además de algunas recopilaciones con listados de las características reproductivas mas importantes de algunas de las especies estudiadas (Fadlallah, 1983; Szmant, 1986; Richmond y Hunter, 1990).

El género que ha sido más estudiado es *Pocillopora* debido a que es el principal formador de arrecifes a nivel mundial y además comprende un gran número de especies (Veron y Pichon, 1976). Los primeros registros sobre su reproducción fueron los recopilados por Faldallah (1983) a partir de los cuales se elaboraron descripciones de su ciclo gametogénico en la zona del Pacífico Oeste, caracterizando a la especie como hermafrodita, desovadora con una periodicidad lunar, formadora de larvas con una gran capacidad de dispersión y simultáneamente tener la capacidad de formar plánulas asexuales (Stoddart, 1983; Martín-Chávez, 1986; Richmond y Jokiel, 1984; Stoddart y Black, 1985; Jokiel, 1985; Richmond, 1987; Ward, 1992; Tanner, 1996; Ayre *et al.*, 1997; Harii *et al.*, 2001; Harii *et al.*, 2002). Para la zona del golfo de Panamá, se

tienen los resultados del estudio a esta misma especie pero en este caso presentó con un comportamiento de formación de gónadas anual; y específicamente para el Pacífico mexicano existe este mismo comportamiento pero sin evidencia de desoves y en la parte sur existe ausencia total de gametos, por lo cual hasta ese momento se especula que en esta área la fragmentación es su modo reproductivo (Glynn *et al.*, 1991; Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo, 2004; Rodríguez-Troncoso, 2004).

Hay otros géneros que también se caracterizan por ser formadores de arrecifes como es el caso de *Porites*. Los primeros estudios elaborados sobre este género consistieron en estimar su tasa de crecimiento en *Porites californica* (Glynn y Macintyre, 1977). La especie mas estudiada es *Porites asteroides* la cual es endémica del Atlántico describiéndola como una especie desovadora y planuladora anual (Chorensky y Peters, 1987; McGuire, 1998). *Porites panamensis* es la especie más abundante en las costas mexicanas y ha sido ampliamente estudiada en algunas localidades el Pacífico Este (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Glynn y Leyte-Morales, 2001; Hernández-Ballesteros, 2002; López-Pérez y Reyes-Bonilla, 2003; Medina-Rosas *et al.*, 2005). Con respecto a sus características reproductivas, se ha encontrado que esta especie tiene un modo reproductivo por medio de desoves masivos con una periodicidad anual, sus colonias son de tipo gonocóricas, y no hay evidencia de reproducción por fragmentación. Las diferencias asociadas a esta especie en otras localidades son básicamente en los periodos en que se observó gametogéneis. Tanto en el Norte del Pacífico

mexicano como en el Pacífico central, se encontraron gametos durante todo el año, aunque el desove fue predominantemente durante el verano (Glynn *et al.*, 1994; Mora-Pérez 2005); para el Pacífico mexicano central, sólo se encontraron durante el periodo de mayo a septiembre (Vizcaíno-Ochoa, 2003). Cabe mencionar que en las localidades estudiadas por Glynn *et al.* (1994) algunas colonias presentaron hermafroditismo.

Pavona gigantea ha sido una especie poco estudiada ya que se tienen datos reproductivos para el Pacífico mexicano central y el golfo de Panamá donde se describió como una especie gonocórica con desoves anuales y desarrollo secuencial cosexual (sólo para el Pacífico central) (Glynn *et al.*, 1996; Vizcaíno-Ochoa, 2003); además se tienen algunos estudios enfocados diferencias ecológicas y genéticas dentro del género (Maté, 2003).

Anteriormente se ha descrito la importancia que tiene el estudio de las comunidades coralinas en el estado de Oaxaca, sin embargo, es escasa la información acerca del comportamiento reproductivo de las especies de corales en esta región, por lo que su documentación contribuirá a entender el papel que juega ésta en la estructuración de las comunidades del Pacífico mexicano y su respuesta ante fenómenos de periodicidad mayores como lo son ENSO y el calentamiento global.

3. Objetivos

3.1 Objetivo General.

- Caracterizar el ciclo reproductivo de las especies *Pocillopora damicornis*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis* durante un ciclo de dos años, en el arrecife de La Entrega, Oaxaca, México.

3.2 Objetivos Particulares.

- Determinar la presencia y periodicidad de los gametos para cada especie.
- Asociar este comportamiento a las características oceanográficas del área de estudio.
- Comparar su comportamiento con lo encontrado para estas mismas especies a lo largo del Pacífico mexicano.

4. Metodología.

4.1. Área de estudio.

Los fragmentos de coral de cada especie se recolectaron en bahía La Entrega localizada en la costa oeste del golfo de Tehuantepec ($15^{\circ} 44' 34''$ Lat. N y $96^{\circ} 07' 51''$ long W) (Fig. 1). Esta bahía pertenece al complejo turístico Bahías de Huatulco, por lo que se encuentra fuertemente influenciada por actividad turística. El clima de esta región es de tipo calido sub-húmedo con lluvias en verano con porcentajes menores al 5% anual (García, 1973) y una temperatura que oscila entre los 26 y los 28°C (Secretaría de Marina, 1978). El tipo de suelo, en su mayoría es arenoso litoral con textura media (Mitchell-Arana, 1994).

La zona arrecifal mide 324×233 m y posee una profundidad máxima de 13.3 m (Glynn y Leyte-Morales, 1997). La zona de contacto entre el arrecife y el suelo arenoso consiste en fragmentos de coral muertos procedentes de la estructura principal. En esta zona se pueden encontrar una gran cantidad de surcos y depresiones. Después de la zona de arrecife continua la plataforma de arena (Leyte-Morales, 2001).

Al pertenecer al golfo de Tehuantepec, bahía La Entrega es afectada por los vientos 'Tehuanos' (más frecuentes durante el invierno) resultado de pulsos de viento frío que se desplazan, del Golfo de México al Golfo de Tehuantepec a

través del Istmo, donde debido al forzamiento producido se propagan vientos 'de descenso' con altas velocidades. Estos vientos pueden llegar a alcanzar velocidades de hasta 30 m/s y durante los cuales la superficie oceánica tiene fuertes cambios en la salinidad que alcanzan hasta 33 y 34 ups y puede afectar la temperatura, donde se pueden tener temperaturas homogéneas los primeros 30 m pero por debajo de esta capa, la temperatura disminuye rápidamente con la profundidad (Roden, 1961; Roden, 1962; Lavín, *et al.*, 1992; Trasviña y Barton, 1997).

Los cambios de temperatura se dan de manera anual y se encuentran determinados por dos épocas climáticas: a) la época de secas (de octubre a marzo) y; b) la de lluvias (de abril a septiembre). La dirección y velocidad de los vientos son un factor determinante en la variación de la temperatura superficial ya que afectan una difusión de agua fría a áreas adyacentes y promueven un fuerte intercambio con la zona oceánica (Roden, 1961; Roden, 1962; Álvarez *et al.*, 1989; Trasviña y Barton, 1997). Estas mismas condiciones de viento se pueden encontrar, en menor escala, en el Golfo de Papagayo y Golfo de Fonseca, en donde se les denomina 'Papagayos' e igualmente, tienen efecto sobre la temperatura superficial oceánica (Roden, 1961).

Dentro del Golfo se tiene una termoclina ubicada entre los 60 y 80 m de profundidad y por ser una zona con una fuerte dinámica de los vientos, provoca un flujo de corriente costera que puede afectar la estratificación de la columna de agua hasta los 20 m (Wyrki, 1965; Friedler, 1992; Trasviña y Barton, 1997). Las corrientes oceánicas asociadas influyen de manera distinta en el transcurso

del año; de agosto a diciembre la Contracorriente Norecuatorial y la Corriente Costera de Costa Rica (con aguas calidas de 15 a 28 °C) se extienden hasta la boca del Golfo de California, mientras que la Corriente de California se encuentra a los 25°N y gira alimentando la Corriente Norecuatorial. En enero, la Contracorriente Norecuatorial se debilita y la Corriente de California, la cual acarrea agua fría 12 a 18°C con baja salinidad, se intensifica extendiéndose hacia el sur (Fiedler, 1962; Badan, 1997; Molina-Cruz y Martínez-López, 1994). Sin embargo, de todas estas, la Corriente Costera de Costa Rica es la más importante, ya que es la que promueve la recirculación del Pacífico Oriental Tropical conectando la Contracorriente Ecuatorial con la Corriente Norecuatorial; además de que participa en la transmisión de perturbaciones generadas en la guía de ondas ecuatoriales como las de El Niño (Wyrski, 1967; Badan, 1997; Fiedler, 2002).

Las masas de agua principales que predominan en esta zona son casi homogéneas desde el Golfo de California hasta Ecuador. Estas son el Agua Tropical Superficial, el Agua Subtropical Subsuperficial y una capa profunda con un mínimo de oxígeno disuelto con influencia de los vientos 'Tehuano' donde se forman cada año giros que provocan movimientos de esta agua. Estos movimientos de agua tienen un efecto prolongado de hasta seis meses y por lo tanto juegan un papel importante en la redistribución y modificación de masas de agua (Badan, 1997; Willet y Leben, 1997).

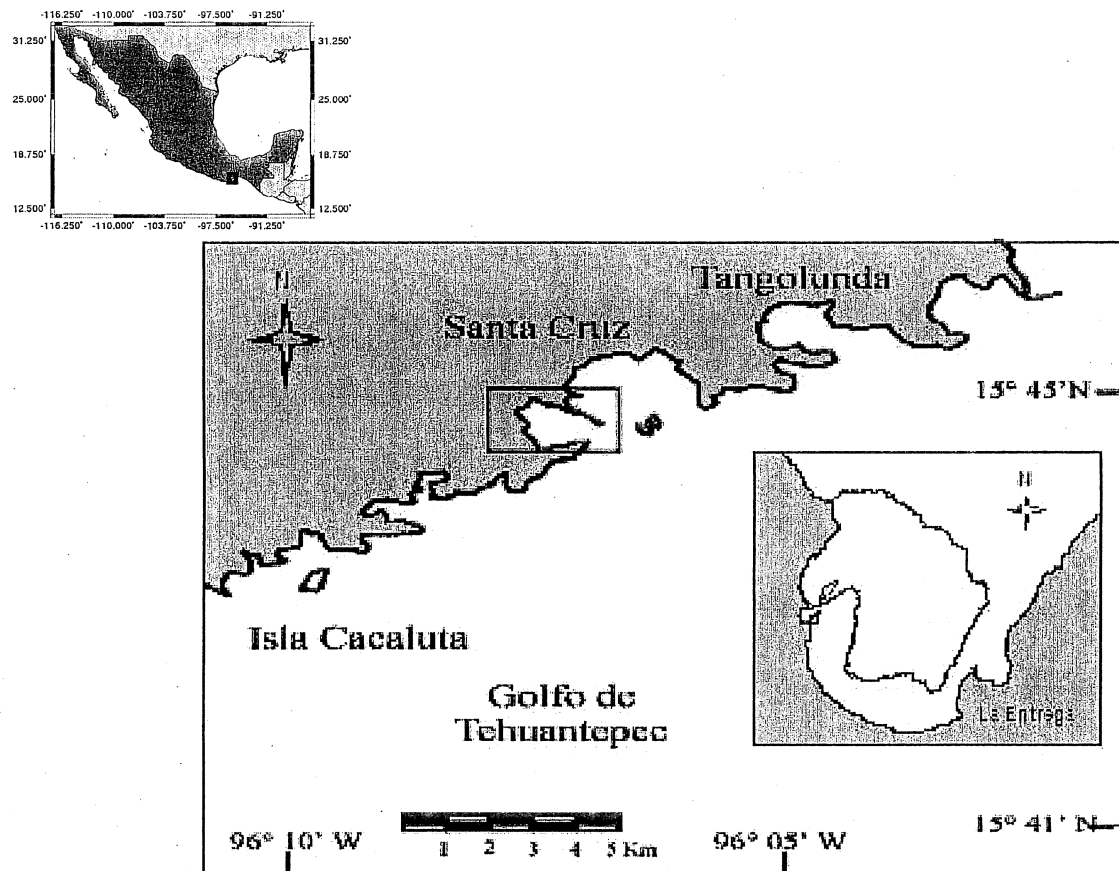


Figura 1. Ubicación del área de estudio en relación con la República Mexicana y la costa de Oaxaca (modificado de Zamorano y Leyte-Morales, 2005a).

4.2. Trabajo de Campo.

Los fragmentos de coral fueron muestreados con una periodicidad mensual durante dos ciclos anuales (2002-2003 y 2004-2005).

En el caso de *Pocillopora damicornis* se obtuvieron fragmentos de aproximadamente 5 cm de largo de cinco colonias distintas, las cuales se encontraban a un mínimo de cinco metros de distancia entre ellas para asegurar que se trataba realmente de colonias distintas. Las colonias muestreadas fueron, en su mayoría de la parte somera del arrecife (de 0 a 5 m de profundidad), donde se encuentra la mayor densidad de esta especie y se tomaron muestras sólo de aquellas colonias con un tamaño por arriba de los 40 cm. de diámetro, ya que según lo encontrado por Glynn *et al.* (1991) es la medida mínima para asegurar que sean sexualmente maduras.

En el caso de *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*, se obtuvieron fragmentos de 4x4 cm., evitando dañar o desprender la colonia; en este caso no se tomó en cuenta el tamaño de la colonia, pero cabe mencionar que la mayoría de estas tenían un tamaño inferior en comparación con las colonias de *Pocillopora* encontradas.

Una vez colectadas, las muestras fueron fijadas en formaldehído al 10% mezclado con agua de mar. En los casos en que se presentó precipitación de materia orgánica, las muestras se enjuagaron nuevamente con agua de mar y se colocaron dentro de la misma solución. Asimismo, durante el trabajo de

campo se llevo a cabo la medición de la temperatura superficial con una sonda multiparamétrica YSI modelo 85.

4.3. Trabajo de laboratorio.

Una vez en el laboratorio las muestras fueron sumergidas en solución Zenker durante 14 horas, con el fin de que el tejido fuera menos frágil y no sufriera daños durante la descalcificación. Posteriormente se enjuagaron con agua corriente durante 12 horas y se conservaron en alcohol al 70%. Los fragmentos fueron descalcificados con una mezcla de ácido clorhídrico al 10% y una solución amortiguadora a base de EDTA. Los tejidos fueron nuevamente conservados en alcohol y posteriormente deshidratados en una serie de alcoholes (70, 80, 90 y 100%) y aclarados con Hemo-De® (sustituto de xileno) para ser posteriormente incluidos en parafina y cortados a un grosor de 8 μ m con un microtomo de rotación marca American Optical Modelo 820. Los detalles sobre la preparación de cada solución se especifican en el anexo I.

De cada muestra se obtuvieron series de cortes con 5 o 6 muestras en cada laminilla. Con el fin de muestrear diferentes pólipos se mantuvo un espacio de 150 a 200 μ m aproximadamente entre cada corte y se obtuvieron 5 laminillas por colonia. Estos cortes fueron desparafinados y teñidos con la técnica de Mallory Heidenhain descrita en Humanson (1967), que da como resultado una tinción tricrómica (Anexo I). Las observaciones se realizaron con la ayuda de un microscopio compuesto Axioscop motorizado (Zeiss).

Durante el análisis microscópico se elaboró una bitácora donde se registraron las observaciones de cada corte y en los casos en que se detectó la presencia de gametos, se observaron sus características principales y se identificaron con respecto a lo descrito por Szmant-Froelich *et al.* (1985) pero modificado por Glynn *et al.* (1991) para *P. damicornis* (Tabla 1a), Glynn *et al.* (1994) para *P. panamensis* (Tabla 1b) y Glynn *et al.* (1996) para *P. gigantea* (Tabla 1c).

Tabla Ia. Descripción de estadios gonádicos en *Pocillopora damicornis* (modificado de Szmant-Froelich *et al.*, 1985 y Glynn *et al.*, 1991)

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	Células pequeñas ubicadas en la parte media de los pólipos. Tamaño < 20 µm.	Agrupación de células intersticiales cerca de la mesoglea.
II	Núcleos y Nucleolos visibles. Membranas bien definidas. Presencia de vacuolas lipídicas. Tamaño de 20 a 40 µm.	Agrupación de células con núcleos pequeños. Migración de espermatoцитos primarios desde el endodermo.
III	Tamaño de 30-250 µm. Gran cantidad de vitelo. Tinción de color naranja o azul claro. Núcleo evidente.	Reducción de células. Agrupaciones en la periferia. Ausencia de flagelos. Aumento en la coloración.
IV	Tamaño mayor a 200 µm. Ubicados en la base del mesenterio. Desarrollo de muesca en el núcleo (condensado). Puede estar separado del vitelo. Presencia de zooxantelas.	Se observa una mayor densidad celular. Tinción de rojo a magenta. Observación de flagelos. Acomodo en forma de ramillete.

Tabla Ib. Descripción de estadios gonádicos en *Porites panamensis* (modificado de Szmant-Froelich *et al.*, 1985 y Glynn *et al.*, 1994).

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	Tamaño de 6-10 μm de diam. Elongados con poco citoplasma. Forma irregular. Núcleo con diam. de $2.0 \pm 0.4 \mu\text{m}$, con tinción gris o incoloro.	Tamaño 3 μm . Cinco células intersticiales agrupadas localizadas en el endodermo. Núcleos grandes.
II	Tamaño < 40 μm de diam. Vesículas lipídicas en el polo vegetal. Núcleo con diam. de 2-4 μm . Citoplasma azul o morado. Células juntas pero no en ovarios.	Tamaño 30 μm . Agrupación de 10 o mas células. Migración hacia la periferia.
III	Tamaño de 33-160 μm de diam. Citoplasma lleno de vesículas lipídicas. Formación de vitelo. Núcleo de $2.9 \pm 0.2 \mu\text{m}$ de diam.	Tamaño de 150-260 μm . Aparición de lumen circular. Observación de flagelos al centro.
IV	Tamaño de 135-170 μm (hasta 250 μm) de diam. Núcleo con forma alargada migrado hacia la periferia. Citoplasma con tinción naranja. Zooxantelas en su interior.	División de espermatocitos del centro hacia la periferia. Núcleo oscuro y denso. Forma alargada y de ramillete. Tamaño de 130-230 μm .
Plánula	Estructuras de 400 a 800 μm . Ectodermo, mesodermo y endodermo diferenciados.	

Tabla Ic. Descripción de estadios gonádicos en *Pavona varians* y *Pavona spp.*
(modificado de Szmant-Froelich *et al.*, 1985 y Glynn *et al.*, 1996).

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	Células pequeñas. Tamaño de 15-20 μm de diam. Forma redonda u ovalada. Núcleos visibles.	De 1 a 5 células agrupadas en la gastrodermis fuera de la mesoglea.
II	Tamaño < 40 μm . Núcleos y nucleolos bien definidos. Formación de cordones. Forma esférica. Núcleo de 8-15 μm de diam.	Células pequeñas con núcleos. Mayores a 25 μm de diam. Los agregados celulares no son del mismo color.
III	Tamaño de 30-100 μm de diam. Vitelo presente. Citoplasma más oscuro que el núcleo. Núcleo al centro. Zooxantelas asociadas.	Migración celular hacia la periferia. Tamaño de 30-120 μm . Forma redonda y oval. Sin observación de flagelos.
IV	Migración del núcleo. Tamaño >100 μm . Núcleo fragmentado. Núcleo del lado opuesto a citoplasma.	Reducción de tamaño celular. División iniciada al centro. Observación de flagelos. Arreglo en forma de ramillete. Color celular oscuro.

Es importante mencionar que para la identificación de madurez, se utilizaron, algunas características generales de la ovogénesis que ayudaron a la identificación de cada uno de los estadios: 1) a partir de células germinales primordiales se desarrollan los ovocitos estadio I considerados una ovogonia primaria los cuales son células pequeñas con núcleos alargados; 2) los ovocitos estadio II corresponden a la etapa pre-vitelogénica y por lo tanto se consideran como 'no vitelados', su citoplasma es estrecho y existe una capa de células que darán el inicio a la formación de la capa granulosa; 3) los ovocitos estadio III se consideran como en estadio temprano de síntesis de vitelo ó 'parcialmente vitelados' haciéndose el núcleo es más ovalado. 4) los ovocitos estadio IV son considerados dentro de la etapa vitelogénica; en esta fase adquieren su tamaño máximo en un corto tiempo, poseen esférulas de tamaños variables las cuales indican que se encuentran 'vitelados', y donde hay una mezcla de los componentes del núcleo y del citoplasma, lo cual indica el final de su maduración. Otro de los detalles que cabe mencionar con respecto a la espermatogénesis es que de manera general, los que se caracterizan como en estadio I también se denominan espermatogonias; aquellos que se encuentran en estadio II espermatocitos; en estadio III espermatídes y cuando tienen una maduración completa, es decir se encuentran en estadio IV se consideran espermatozoides. (Wourms, 1987).

4.4. Registro fotográfico y procesamiento de datos.

Para evaluar el estado reproductivo de las muestras obtenidas, se llevó a cabo un registro fotográfico de todos los gametos presentes y a partir de estas fotografías y auxiliándonos del Software Axiovision Rel. 4.2 (Carl. Zeiss) se obtuvieron datos de medición de cada ovocito. Para estimar la medida de los gametos, primero se calibro calibró el programa por medio de una imagen de dimensiones conocidas para que correspondiera a cada uno de los objetivos utilizados en las fotografías de las preparaciones histológicas. Los datos registrados corresponden a la longitud total del ovocito, así como del núcleo y nucleolo en caso de que este último fuera evidente. A partir de los datos obtenidos se calculó tanto la media como el valor máximo y mínimo encontrado en cada mes para cada estadio de cada una de las especies.

Para realizar los análisis estadísticos se consideraron los datos de la longitud total de los ovocitos separándolos por estadios, meses y años en los que fueron encontrados. Las características de los ciclos gametogénicos entre las tres especies estudiadas resultaron distintos (Tabla 2), por lo que no fue posible homogeneizar los análisis entre las tres especies.

Tabla II. Presencia de los diferentes estadios gametogénicos en *P. gigantea*, *P. panamensis* y *P. damicornis* durante 2002-2003 y 2004 en bahía La Entrega.

	2002-2003				2004			
	II	III	IV	PI	II	III	IV	PI
<i>P. gigantea</i>		X				X		
<i>P. panamensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. damicornis</i>					X	X		

(X) indica la presencia de gametos femeninos. II, III y IV indican los correspondientes estadios de desarrollo. PI = plánula

A partir de la prueba τ se comparó la longitud total de los ovocitos de cada estadio entre el 2003 y 2004. Con el objetivo de identificar diferencias en las longitudes entre los gametos de un mismo estadio a lo largo del periodo de muestreo se aplicó un análisis de varianza (Zar, 1999).

Cuando se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los diámetros totales de los ovocitos del mismo estadio correspondientes diferentes meses durante el periodo de muestreo se elaboró una prueba de comparación múltiple de Tukey (para diferente tamaño de muestra) con el fin de encontrar de manera puntual cuales fueron los meses que resultaron distintos.

5. Resultados.

Las muestras de *Pavona gigantea* y *Porites panamensis* correspondientes al primero año de muestreo se encontraban con el tejido muy frágil debido a que se mantuvieron en una solución fijadora a base de formol con agua de mar al 10% desde la fecha de muestreo hasta la de procesamiento. Debido a esto, algunos meses, no pudieron ser procesados (septiembre y febrero del 2003); además, faltaron algunas muestras del segundo año (septiembre y noviembre del 2004), sin embargo, al tener muestras representativas de las dos épocas del año se pudo establecer una comparación entre ambos periodos y además una caracterización completa de su ciclo.

5.1 *Porites panamensis*.

5.1.1 Descripción General

Porites panamensis en Bahía La Entrega presentó gametos masculinos durante casi todo el año de 2003 (excepto durante los meses de febrero y septiembre) y en 2004 solamente los presentó de mayo a agosto. Los gametos femeninos se desarrollaron de mayo a agosto en ambos periodos anuales y esta especie presentó reposo total (ausencia de gametos) de diciembre del 2003 a abril del 2004; en todo el periodo se encontraron colonias en reposo asociadas a las que presentaron gametos (Ver figs. 2 y 7).

En enero, noviembre y diciembre del 2003, todos los pólipos correspondieron a organismos machos y en el caso de junio del mismo año fueron hembras en su totalidad. En los meses donde se presentaron ambos sexos, no se encontró evidencia que se desarrollaran dentro del mismo pólipo o colonia, por lo que se considera que *P. panamensis* es una especie gonocórica en esta zona.

Los espermiarios se observaron como agrupaciones alargadas. Dentro del mismo pólipo se pudieron encontrar células en distintas etapas de desarrollo con grupos inmaduros compuestos por espermatocitos y espermátides (estadios II y III) y grupos maduros con espermatozoides como componente dominante (Fig. 3).

En el caso de los gametos femeninos se encontró un arreglo casi individual, es decir, pocas veces se encontraron asociaciones de varios

ovocitos. El número máximo de ovocitos por pólipos fue de cuatro en el mes de junio de 2004 donde además, todas las colonias muestreadas fueron hembras. No se lograron observar ovogonias u ovocitos en estadio I. A diferencia de los espermiarios, los ovocitos sólo se desarrollaron de mayo a agosto de ambos periodos. La mayor parte de estos fueron ovocitos no vitelados o en estadio II (Fig. 4) y ovocitos parcialmente vitelados o en estadio III asociados en el mismo pólipo (Figs. 4, 5). El total de gametos femeninos inmaduros siempre fue mayor que los maduros (62%). Se observaron gametos vitelados (Fig. 5, 6a) durante todo este periodo. Asimismo, se encontraron plánulas de junio a agosto, resultado de un proceso de fecundación interna y por lo tanto de reproducción sexual en la especie (Fig. 6b).

Debido a que se pudieron observar distintos estadios de desarrollo dentro de un mismo pólipo tanto masculino como femenino, esta especie se consideró que tiene una maduración asincrónica. Además, al observarse que los gametos femeninos maduros solamente se encuentran durante cuatro meses del año se considera que la especie tiene una periodicidad anual. La descripción de las características encontradas en cada estadio de desarrollo se resumen en la tabla 3.

Tabla III. Características de los gametos de *P. panamensis* en Bahía La Entrega.

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	No se observaron células en este estadio	No se observaron células en este estadio
II	Células entre 17-59 μm de diam. Nucléolo poco evidente de color oscuro. Citoplasma homogéneo.	Se observa la agrupación homogénea de las células. Núcleos grandes. Comienza migración de células hacia la periferia.
III	Tamaño entre 85-160 μm . Observación de citoplasma poco vesiculado. Comienza migración de nucléolo con un diam. de 4-6 μm .	Células migradas hacia la periferia. Flagelos evidentes en color azul.
IV	Tamaño entre 150-290 μm . Considerados como maduros. Vitelados. Citoplasma con elevada cantidad de vesículas lipídicas ascidófilas. Se comienzan a observar zooxantelas en su interior. Migración total del nucléolo y aumento de su diámetro.	Células maduras (espermatozoides). Coloración más oscura. Disminución en su tamaño. Núcleos pequeños. Formación de ramilletes con los flagelos dirigidos hacia el centro del tubo. Aparente mayor densidad que en estadios anteriores.
Plánula	Observación de tejido epitelial. Asociación con zooxantelas. Tamaño mayor a 300 μm .	

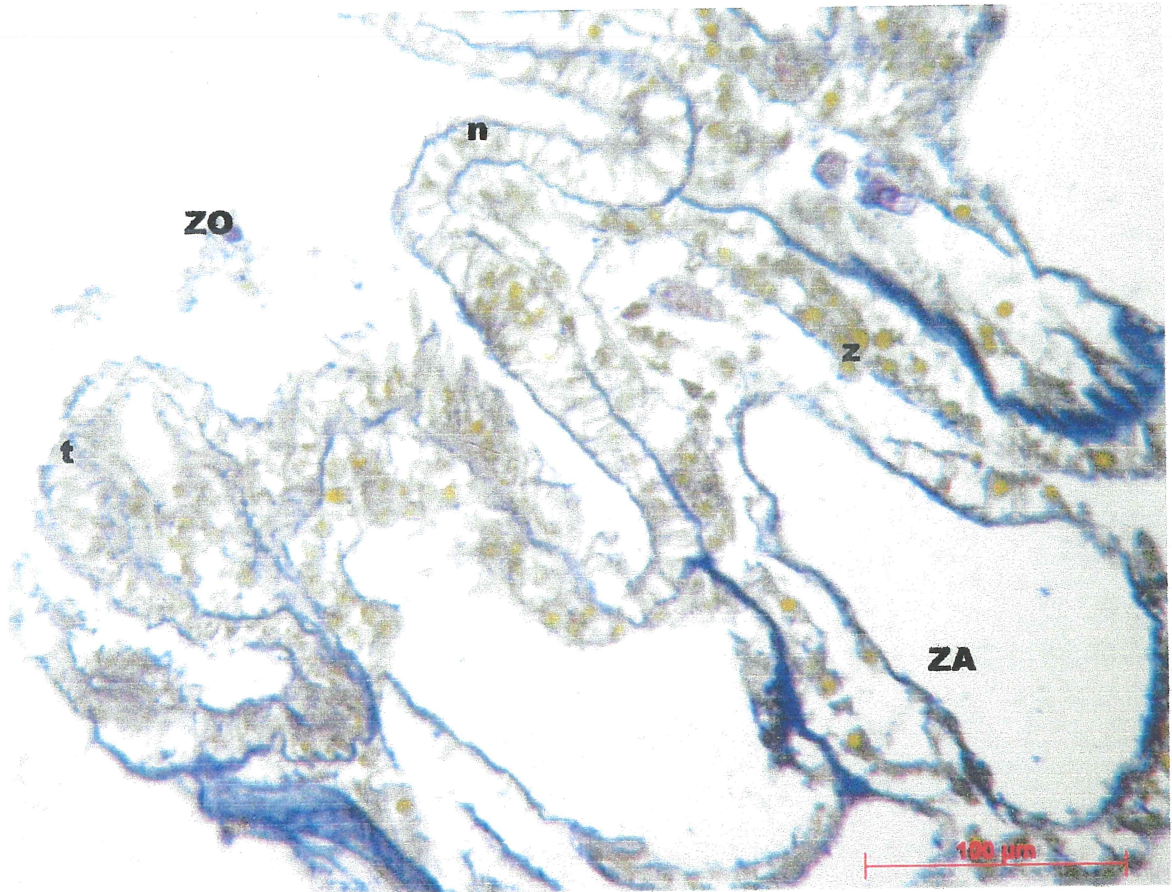


Fig. 2. Corte longitudinal de *Porites panamensis* en estadio reproductivo considerado en reposo. Obj. 10x. ZO: zona oral; ZA: zona aboral; n: nematocistos; t: tentáculo; z: zooxantelas.

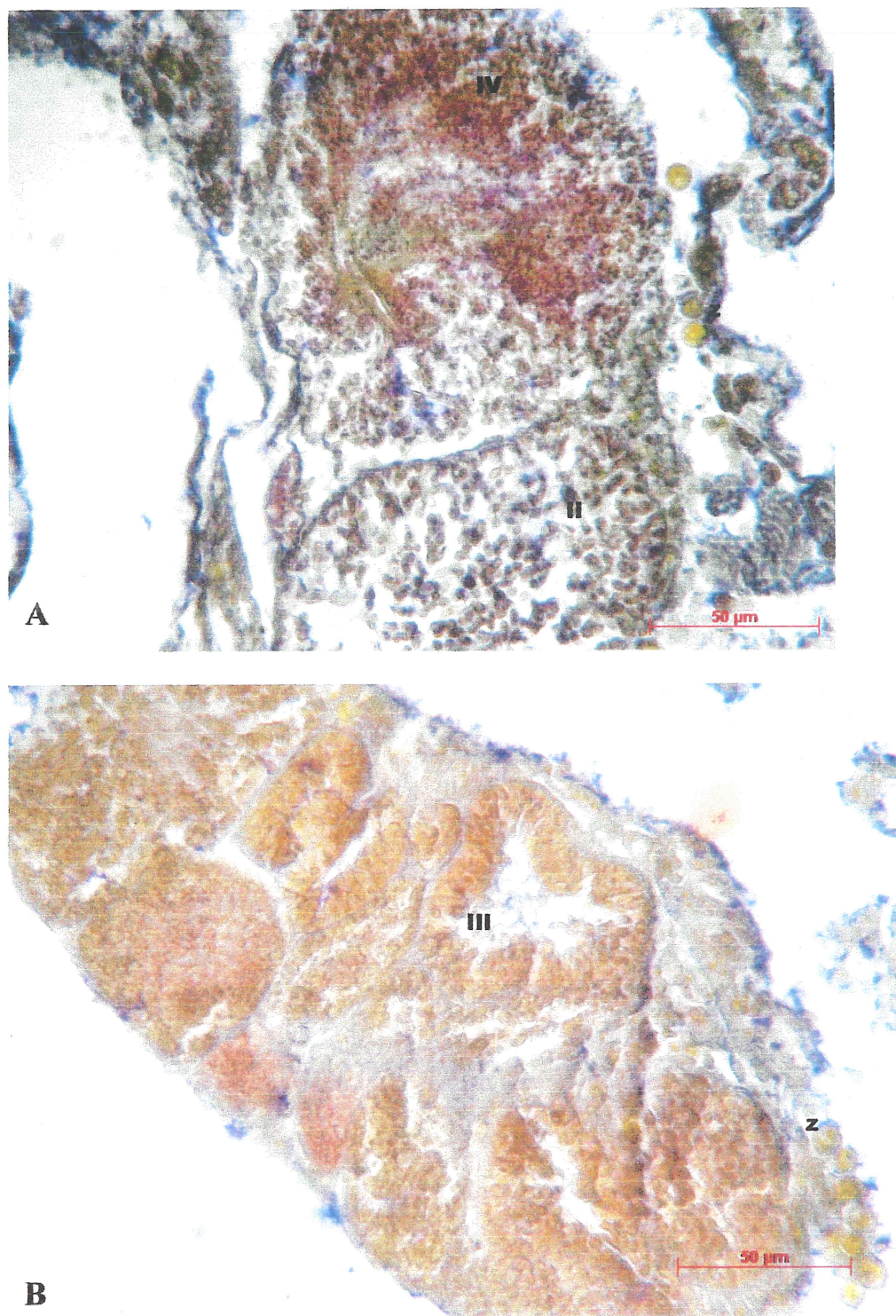


Fig. 3. Espermiarios correspondientes a *Porites panamensis*. A) Estadio II y IV. Obj. 40x B) Estadio III. Obj. 20x.; z: zooxantelas.

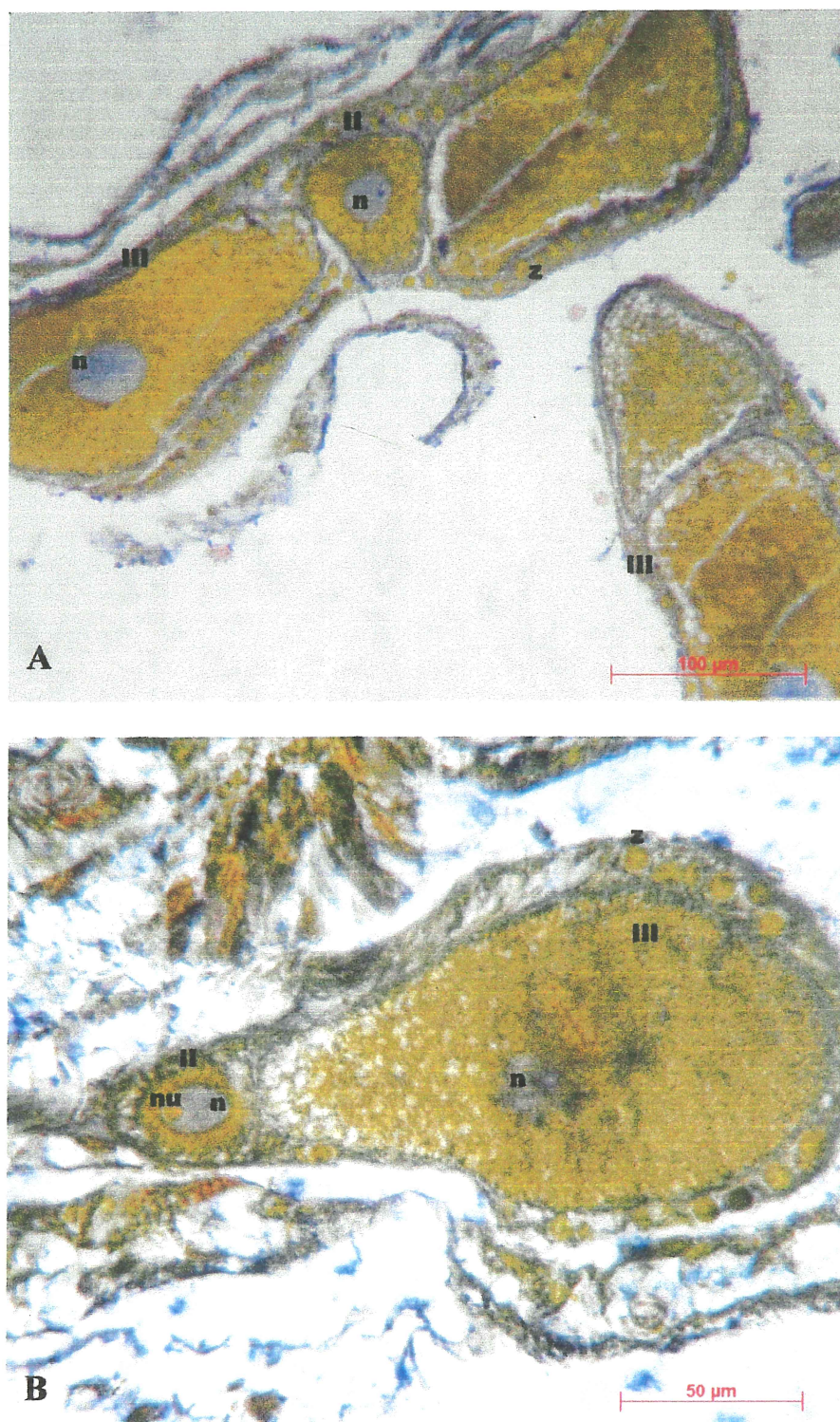


Fig. 4. Ovocitos inmaduros de *Porites panamensis*. II y III corresponden al estadio de desarrollo; n: núcleo; nu: nucléolo; z: zooxantela. A) 20x. B) 40x.

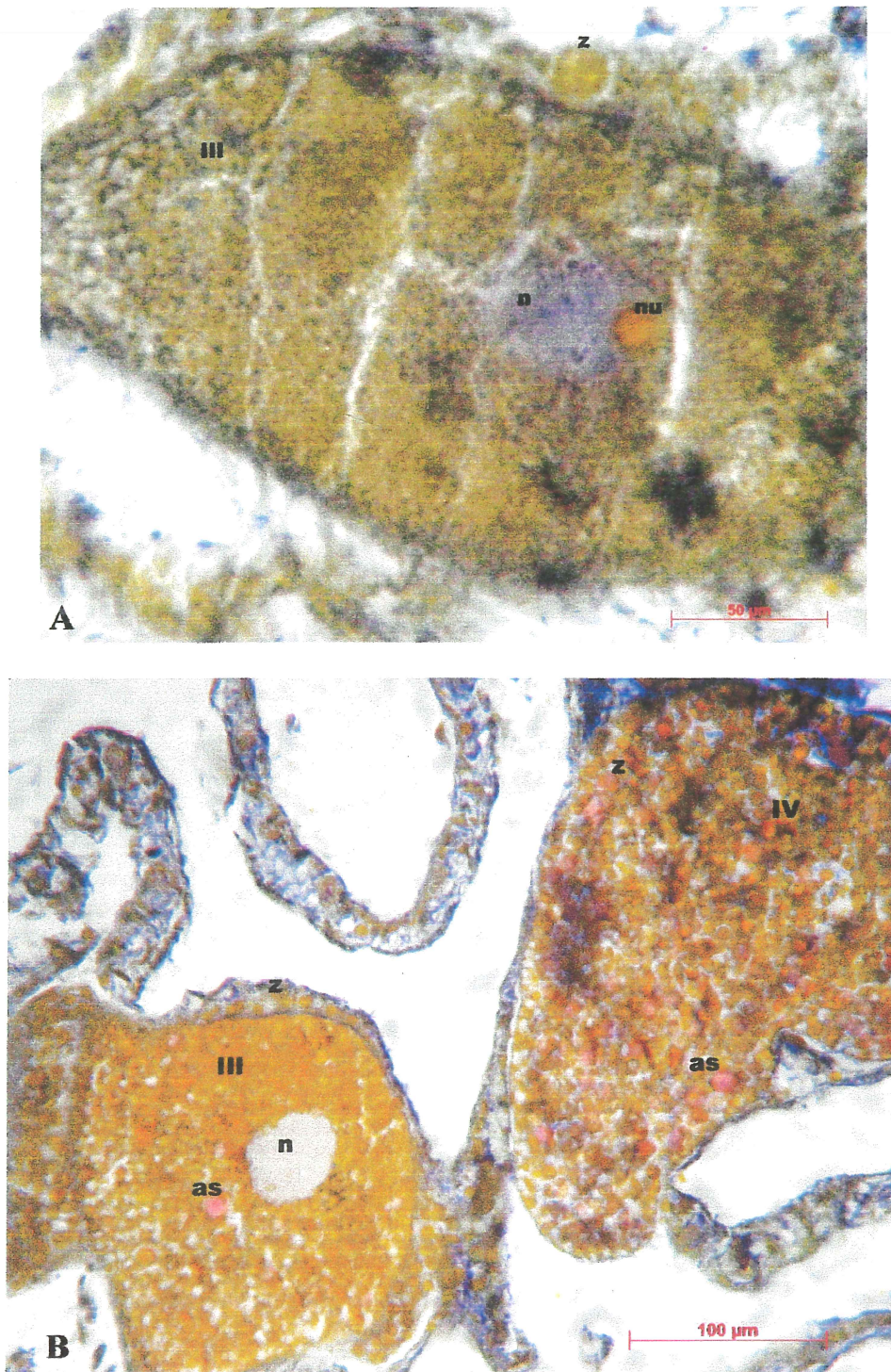


Fig. 5. Ovocitos inmaduros y maduros de *Porites panamensis*. Los números III y IV corresponden a su estadio de desarrollo. n: núcleo; nu: nucléolo; z: zooxantela; as: vesículas acidófilas. A) 40x. B) 20x.

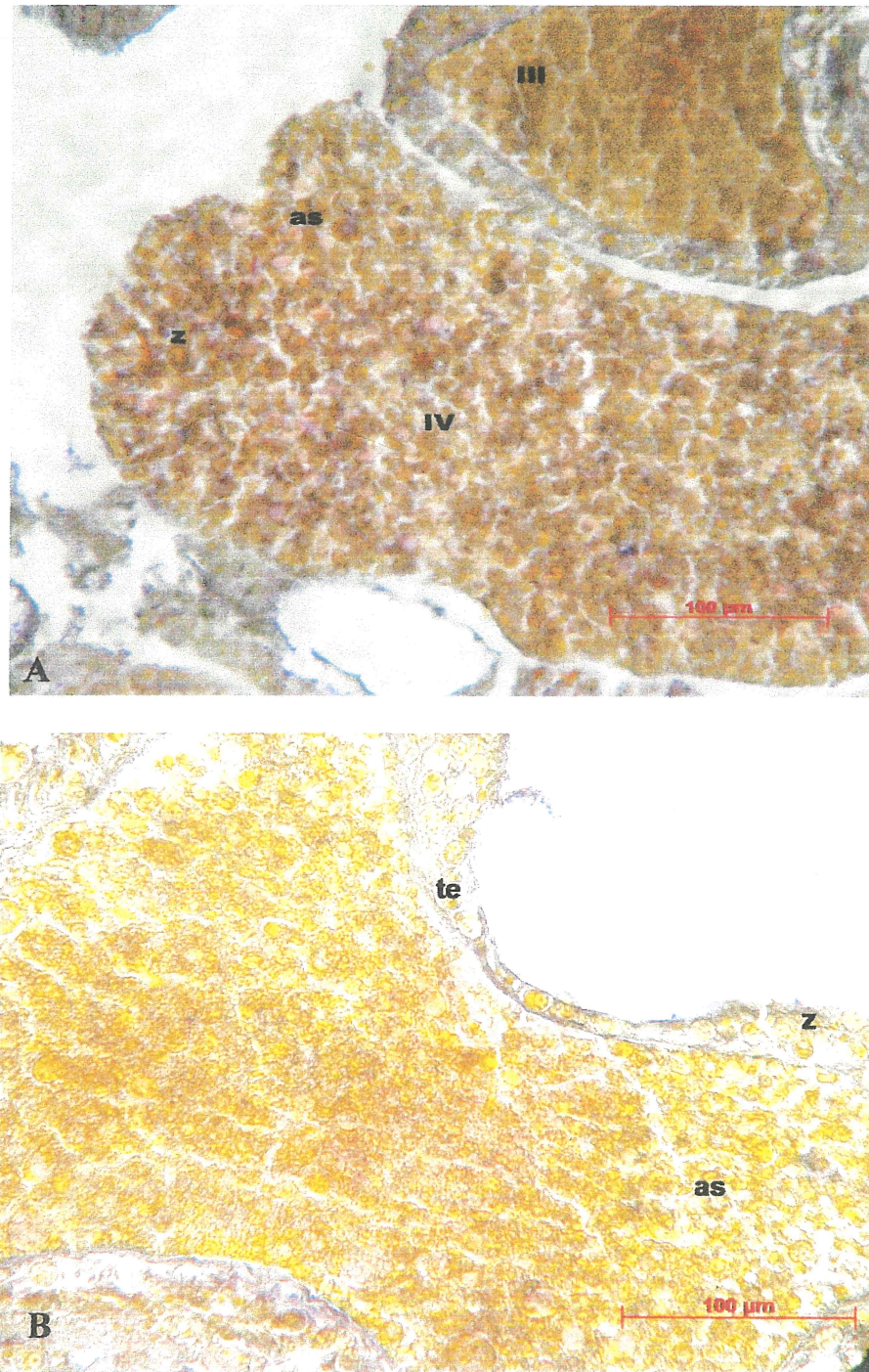


Fig. 6. Ovocitos de *Porites panamensis*. El número IV corresponde al estadio de desarrollo; z: zooxantela; as: vesículas acidófilas; te: tejido epitelial. A) ovocito maduro 20x. B) plánula 20x.

5.1.2 Proporción de sexos.

La proporción de sexos para *P. panamensis* tomando en cuenta el total de colonias masculinas y femeninas durante todo el periodo muestreado fue 1:0.4 (machos: hembras). El porcentaje de colonias de cada sexo fue distinto en cada mes (Fig. 7). En los periodos donde las colonias presentaron gametos, se observó una predominancia de colonias macho desde el mes de octubre de 2003 con el 100%; en enero, mayo, agosto y noviembre del 2003 con un 80%; y julio del 2004 junto con mayo del 2004 con el 60%. Los mayores porcentajes de colonias hembras se encontraron en junio del 2003 (100%) y agosto del 2003 (40%).

Existieron periodos de reposo total donde ninguna de las colonias presentó gametos; sin embargo, el estado de reposo se presentó todo el año y en algunos casos sobrepasó o igualó la proporción de colonias con gametos presentes, como fueron los casos de marzo del 2003 y junio del 2004 (60%).

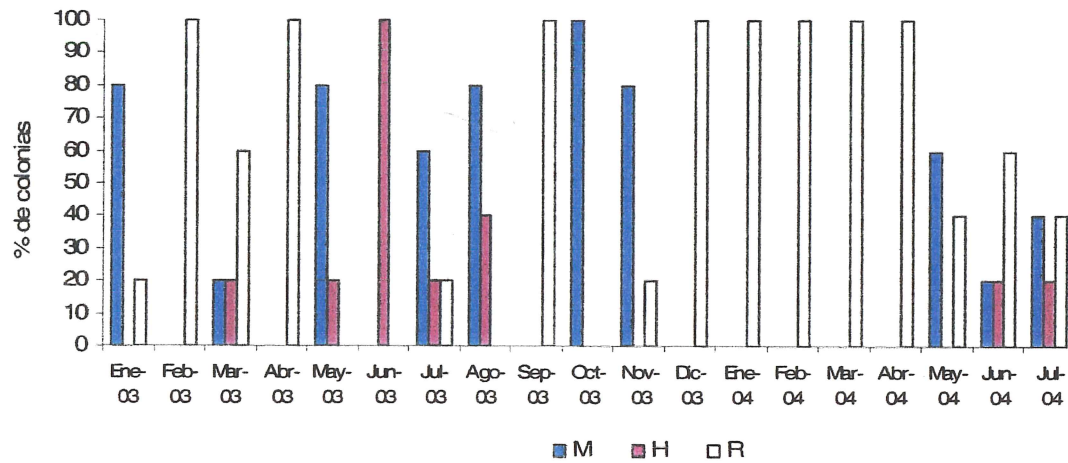


Fig. 7. Porcentaje de sexos para *P. panamensis* en Bahía La Entrega. Calculada a partir de un total de cinco colonias muestreadas por mes. (M) machos; (H) hembras; (R) Reposo.

5.1.3 Estado de maduración de las colonias

La maduración del pólipo se determinó tomando en cuenta el estadio de desarrollo dominante en los gametos que se presento en todo el individuo (en cada pólipo); por lo tanto los estadios de desarrollo de manera aislada no corresponden directamente a la maduración de la colonia.

Debido a la asincronía que caracterizó a *Porites panamensis*, se observaron en un mismo pólipo grupos celulares en distintos estadios de desarrollo. En el caso de las colonias masculinas, la mayoría de estas se encontraron en un proceso de maduración, ya que se observaron espermatoцитos, espermátides y en algunos casos espermatozoides, sin embargo, la presencia de algunas células maduras, no implica que todo el organismo se encuentre maduro y con la capacidad de desovar (Fig. 3a). Los organismos maduros con una presencia dominante de espermatozoides se encontraron en los meses de julio y agosto, y por lo tanto, es en el periodo donde se consideró que esta especie se encontraba madura y con la capacidad de reproducirse.

Este mismo caso se presentó en los gametos femeninos. Los ovocitos en su mayoría fueron no vitelados o parcialmente vitelados y por lo tanto, el organismo se consideró inmaduro.

Las colonias analizadas en los meses comprendidos entre marzo y mayo del 2003. En junio de 2003 se presentó la mayor cantidad de colonias maduras

(80%) donde se observaron en su mayoría ovocitos vitelados y plánulas; en julio y agosto de ambos años 40% de las colonias se consideraron como maduras.

5.1.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.

Durante el presente estudio, el aumento en la temperatura en Bahía La Entrega ocurrió a partir del mes de mayo. Esto coincidió con el aumento en la cantidad de ovocitos tanto maduros como inmaduros, el cual llegó a un número máximo en junio del 2003, mes en el que el 100% de las colonias fueron hembras, y posteriormente fue decreciendo. La mayor cantidad de ovocitos maduros se observó cuando la temperatura alcanzó sus máximos niveles (Fig. 8).

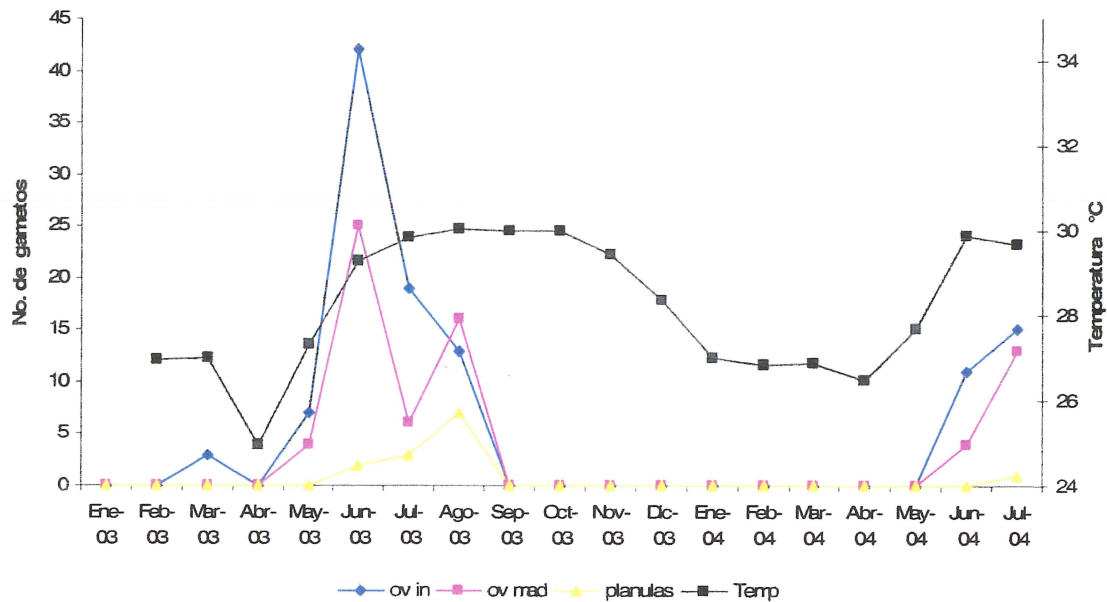


Fig. 8. Número de gametos vs. temperatura mensual para *P. panamensis*. Ov. in, agrupa a los ovocitos no vitelados y parcialmente vitelados; Ov. mad, agrupa a los ovocitos maduros.

5.1.5 Medición de los ovocitos.

Los registros completos de los datos obtenidos a partir de las mediciones de los ovocitos se presentan en la tabla 3. Los ovocitos en estadio II presentaron un diámetro mínimo de $17.6 \mu\text{m}$ y un máximo de $60 \mu\text{m}$; los que se caracterizaron como en estadio III presentaron diámetros de $87 \mu\text{m}$ como mínimo y $256 \mu\text{m}$ como máximo. Para el caso del estadio IV el diámetro total

aumentó de 132 a 287 μm y por último las plánulas tuvieron diámetros totales mayores a 300 μm .

Los datos de *Porites panamensis* cumplieron los supuestos de normalidad ($p > 0.20$, Kolmogorov-Smirnov), de acuerdo a la prueba F para comparar varianzas, los datos del estadio II y estadio III sí cumplieron con el supuesto ($p = 0.44$, $p = 0.21$ respectivamente), sin embargo para el estadio IV no se cumplió el supuesto ($p = 0.016$). A pesar de que hubo presencia de plánulas en las muestras ($n = 2$), no se consideró en el análisis por presentar insuficiencia de datos.

Al realizar la comparación de los tamaños de los ovocitos encontrados de cada estadio no se encontraron diferencias entre los dos años muestreados, pero si entre estadios (ANOVA $F_{GL_1, GL_2} = 137.19$; $P = 0.0001$). Al considerar por separado cada uno de los meses de muestreo, el análisis de varianza indicó que tanto en el estadio II como en el estadio IV, no existen diferencias significativas entre meses ($F_{4, 25} = 1.507$; $p = 0.2300$ y $F_{5, 56} = 2.087$; $p = 0.080$), mientras que en el estadio III si se presentaron dichas diferencias ($F_{6, 56} = 3.548$; $p = 0.005$), donde de acuerdo a la prueba de Tukey, junio con marzo del 2003 ($p = 0.0210$) fueron los meses que se detectaron con una diferencia estadística.

Tabla IV. Medidas de los gametos femeninos encontrados en *P. panamensis* durante 2003 y 2004 en bahía La Entrega (los datos registrados corresponden a los diámetros en μm).

Mes	Estadio II									Estadio III								
	Promedio			Min.			Máx.			Promedio			Min.			Máx.		
	Tot	N	Un	Total	N	Un	Total	N	Nu	Total	N	Un	Total	N	Nu	Total	N	Nu
Mar-03	49.66	*	*	49.66	*	*	49.66	*	*	116.72	30.39	12.53	64.33	24.1	*	256.77	36.68	*
May-03	50.01	*	*	50.01	*	*	50.01	*	*	122.11	25.73	*	85.42	*	*	187.8	*	*
Jun-03	44.78	16.75	*	17.62	11.25	*	59.56	23.89	*	87.22	22.64	4.94	62.53	10.3	1.8	126.89	31.75	7.44
Jul-03	54.19	18.62	6.88	46.48	12.27	5.48	59.28	24.54	9.02	101.92	22.03	*	70.16	7.07	*	146.5	14.63	*
Ago-03	53.55	19.9	*	40.3	13.39	*	58.36	22.86	*	107.85	24.75	5.99	60.33	16.47	3.34	145.42	34.83	9.36
Jun-04	45.1	17.27	3.6	36.61	14.47	2.43	59.98	19.7	4.77	114.92	22.04	*	68.17	14.47	*	147.41	36.94	*
Jul-04	43.47	16.06	3.75	36.65	11.53	3.05	50.17	20.32	4.14	94.85	24.56	*	63.22	8.88	*	126.22	39.34	*

continuacion tabla 3...

Mes	Estadio IV									Plánula		
	Promedio			Min.			Máx.			Promedio	Min.	Máx.
	Total	N	Un	Total	N	Un	Total	N	Nu	Total	Total	Total
Mar-03	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
May-03	246.36	44.06	*	233.89	20.19	*	263.99	60.03	*	*	*	*
Jun-03	180.62	33.66	*	134.63	39.15	*	260	41.61	*	361.13	296.18	512.14
Jul-03	194.28	30.14	11.87	163.88	15.05	11.5	211.82	35.15	12.25	327.08	25.26	411.42
Ago-03	270.24	29.01	15.29	181.73	17.78	*	239.15	35.91	*	416.69	304.68	52.98
Jun-04	216.83	24.33	*	150.2	16.11	*	358.53	37.88	*	*	*	*
Jul-04	191.49	40.27	9.86	132.29	26.64	5.34	287.05	52.17	13.65	356.36	329.07	383.65

*. Indica ausencia o poca
visibilidad de la estructura.

Tot. Diámetro total

N. Núcleo

Nu. Nucléolo

Min. Medida mínima.

Max. Medida máxima.

5.2 *Pavona gigantea*.

5.2.1 Descripción General

En *Pavona gigantea* se observaron gametos masculinos de marzo a junio del 2003 y de marzo a agosto del 2004. Los ovocitos se encontraron durante el mes de enero, posteriormente de marzo a agosto del 2003, y durante el segundo periodo de muestreo correspondiente al 2004, se desarrollaron solamente de mayo a agosto. El periodo de reposo total fue del mes de septiembre del 2003 a febrero del 2004 (Fig. 9).

El proceso de gametogénesis observado de enero del 2003 hasta julio del 2004 se caracterizó por desarrollar un sólo sexo en cada colonia; sin embargo, durante julio y agosto del 2004 se detectaron tres colonias que mostraron gametos masculinos y femeninos dentro de la misma colonia, en pólipos diferentes; una en junio del 2004 y dos en agosto del mismo año. Esto es evidencia de que *Pavona gigantea* en Bahía La Entrega, tuvo un comportamiento gonocórico en la mayoría de los casos, pero también se comportó como hermafrodita (Fig. 14).

Para ambos años de muestreo, de marzo a agosto se observaron espermatocitos (estadio II) y espermatídes (estadio II). Ambos grupos son considerados como agrupaciones inmaduras y se encontraron asociadas dentro del mismo organismo (Fig. 10). Fueron pocos los meses donde se encontraron espermiarios en estadio IV; en julio del 2003 se encontró solo una colonia madura, pero de forma contrastante, durante marzo del 2004 se registró

el 100% de colonias como machos y de estas el 80% se encontraron maduras (Fig. 11).

En esta especie, los ovocitos tuvieron un arreglo con formaciones de cordones que se extendieron por la cavidad gástrica (Fig. 12) agrupando hasta 38 huevos en un sólo pólip. Se encontraron pocas ovogonias (estadio I) durante julio y agosto del 2004 con un diámetro menor a 40 μm y se caracterizaron por tener núcleo evidente (Fig. 13). No se encontraron ovocitos no vitelados (estadio II). El resto de los huevos (99% aprox.) fueron ovocitos parcialmente vitelados (estadio III). Estos se observaron en el mes de enero del 2003 y de manera continua de marzo a agosto del 2003. Durante el segundo año muestreado el periodo de ovogénesis fue mas corto y comprendió de mayo a agosto del 2004 (Fig. 12).

Debido a que se pudieron observar distintos estadios de desarrollo dentro de un mismo pólip durante el proceso de maduración de ambos sexos, esta especie se consideró asincrónica y al desarrollar gametos masculinos maduros durante el mismo periodo en que se encontraron los gametos femeninos (todos inmaduros), se puede considerar que esta especie tiene un desarrollo gametogénico con una periodicidad anual. Las características encontradas en cada estadio de desarrollo se resumen en la tabla 4.

Tabla V. Descripción de estadios gonádicos para *Pavona gigantea* en Bahía La Entrega.

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	Las células en este estadio se observaron de forma ovalada con núcleos visibles que abarcan la mayor parte del citoplasma.	No se observaron células en este estadio
II	No se observaron células en este estadio.	Células pequeñas con núcleos grandes. Comienza migración.
III	Tamaño entre 53-79 μm . Citoplasma poco vesiculado y de color azul pardo. Diámetro del núcleo de 15-19 μm y de 5 a 9 μm del nucléolo.	Migración total de las células hacia la periferia. Disminución del tamaño de las células. Comienza cambio de coloración. Se observan flagelos.
IV	No se observaron gametos en este estadio.	La mayoría de los grupos celulares observados no estaban completamente maduros, ya que no habían completado la migración hacia la periferia aunque si cumplían en su mayoría con la reducción de su tamaño y tenían forma de ramilletes.

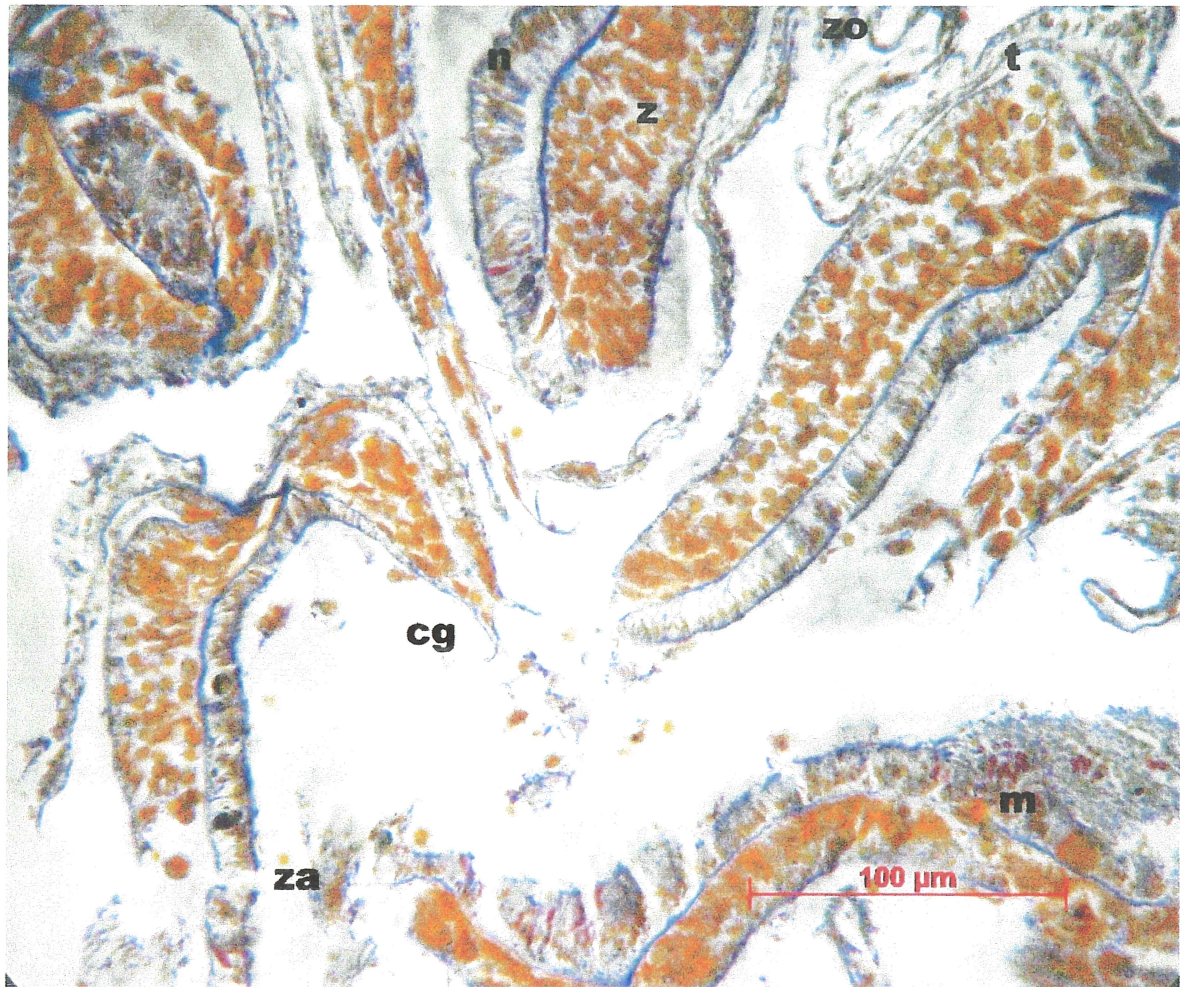


Fig. 9. Corte longitudinal correspondiente a *Pavona gigantea* en estadio de reposo (ausencia de gametos). Obj. 20x. t: tentáculos; cg: cavidad gástrica; za: zona aboral; zo: zona oral; m: mesenterios; z: zooxantelas.

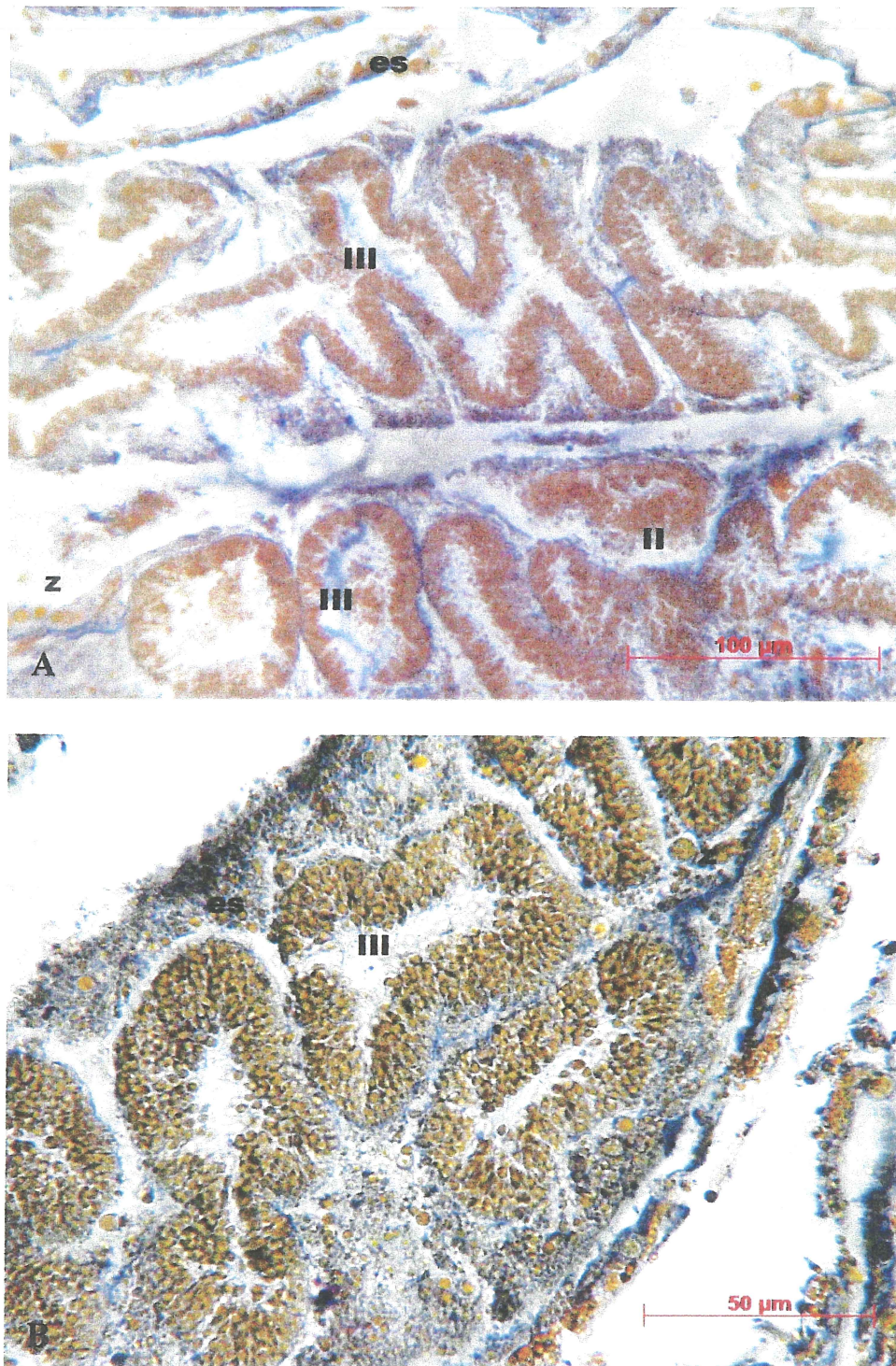


Fig. 10. Estructuras masculinas inmaduras en *Pavona gigantea*. El número II y III corresponden al estadio de desarrollo; es: espermiario; z: zooxantelas. A) 20x. B) 40x

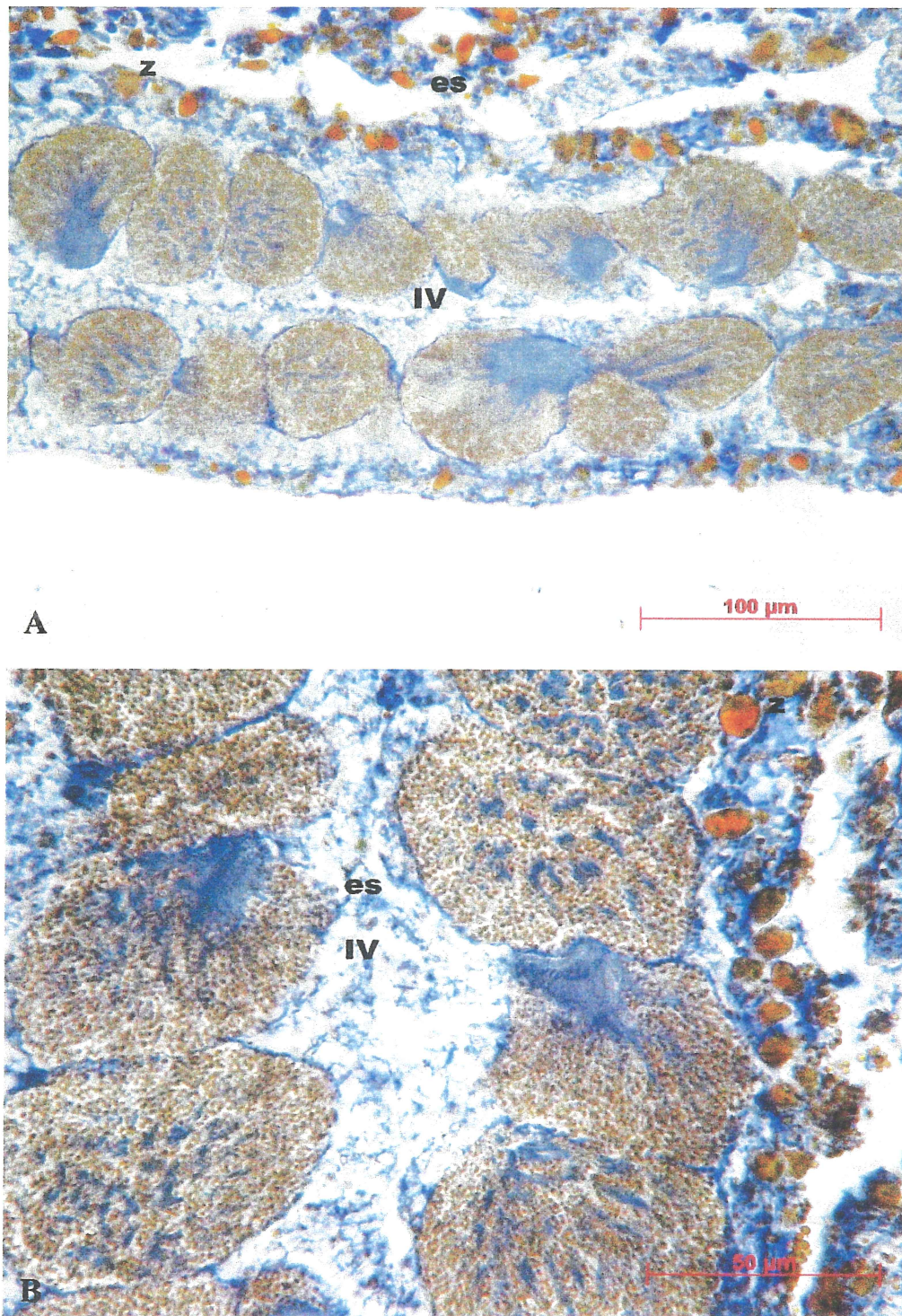


Fig. 11. Estructuras masculinas maduras en *Pavona gigantea*. El número IV corresponde al estadio de desarrollo maduro; es:espermario. A) 20x. B) 40x

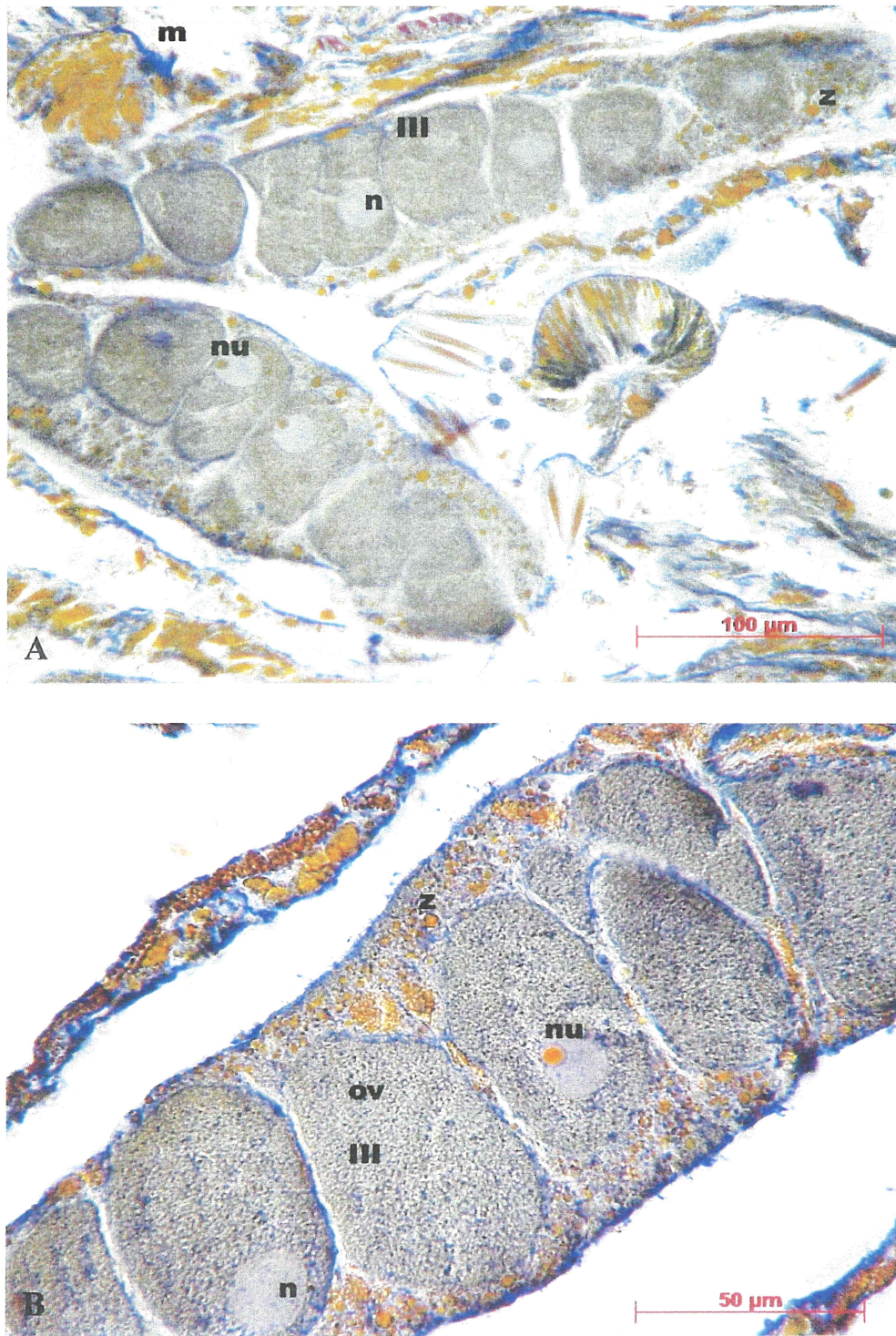


Fig. 12. Estructuras femeninas inmaduras en *Pavona gigantea*. ov: ovocito III corresponde al estadio de desarrollo; n: núcleo; nu: nucléolo z: zooxantelas; m: mensenterio. A) 20x. B) 40x

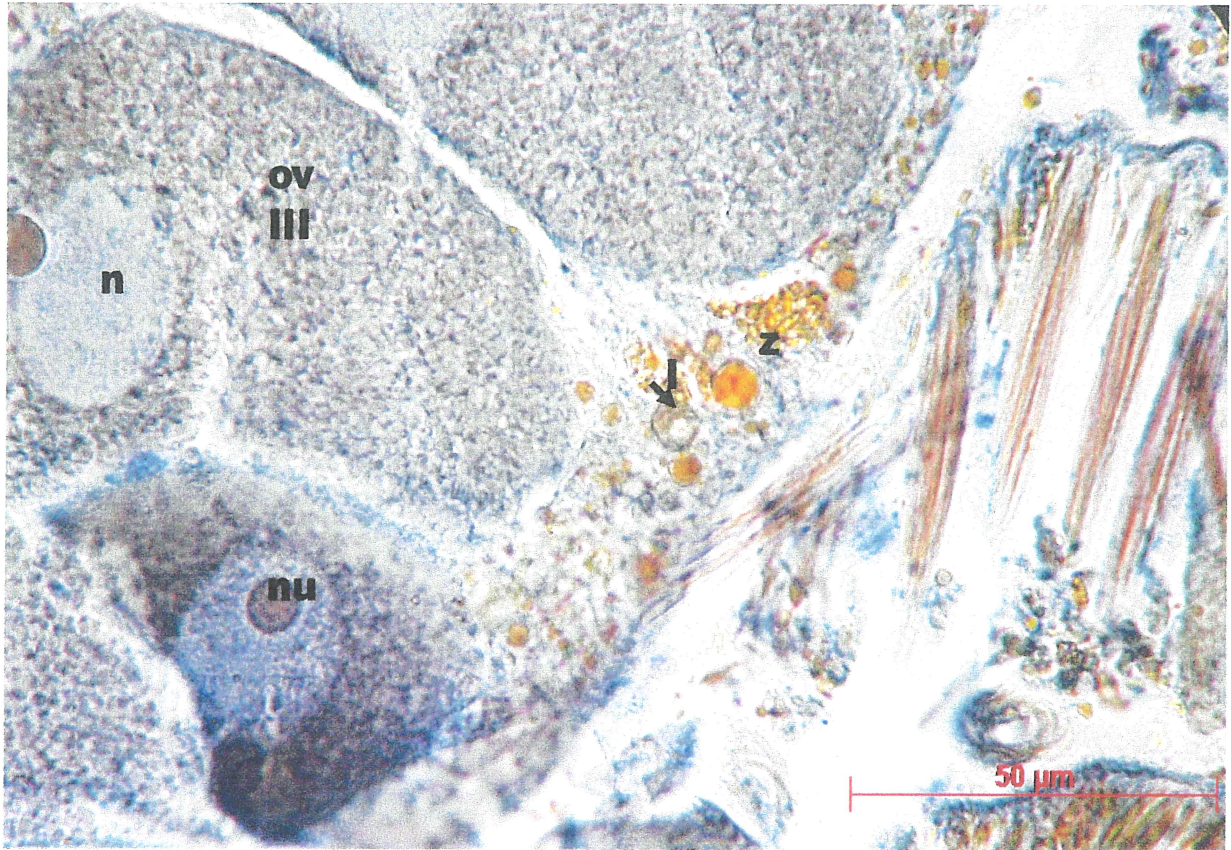


Fig. 13. Estructuras femeninas inmaduras en *Pavona gigantea*. ov: ovocito; I y III corresponden al estadio de desarrollo; n: núcleo; nu: nucléolo z: zooxantelas. Obj. 63x.

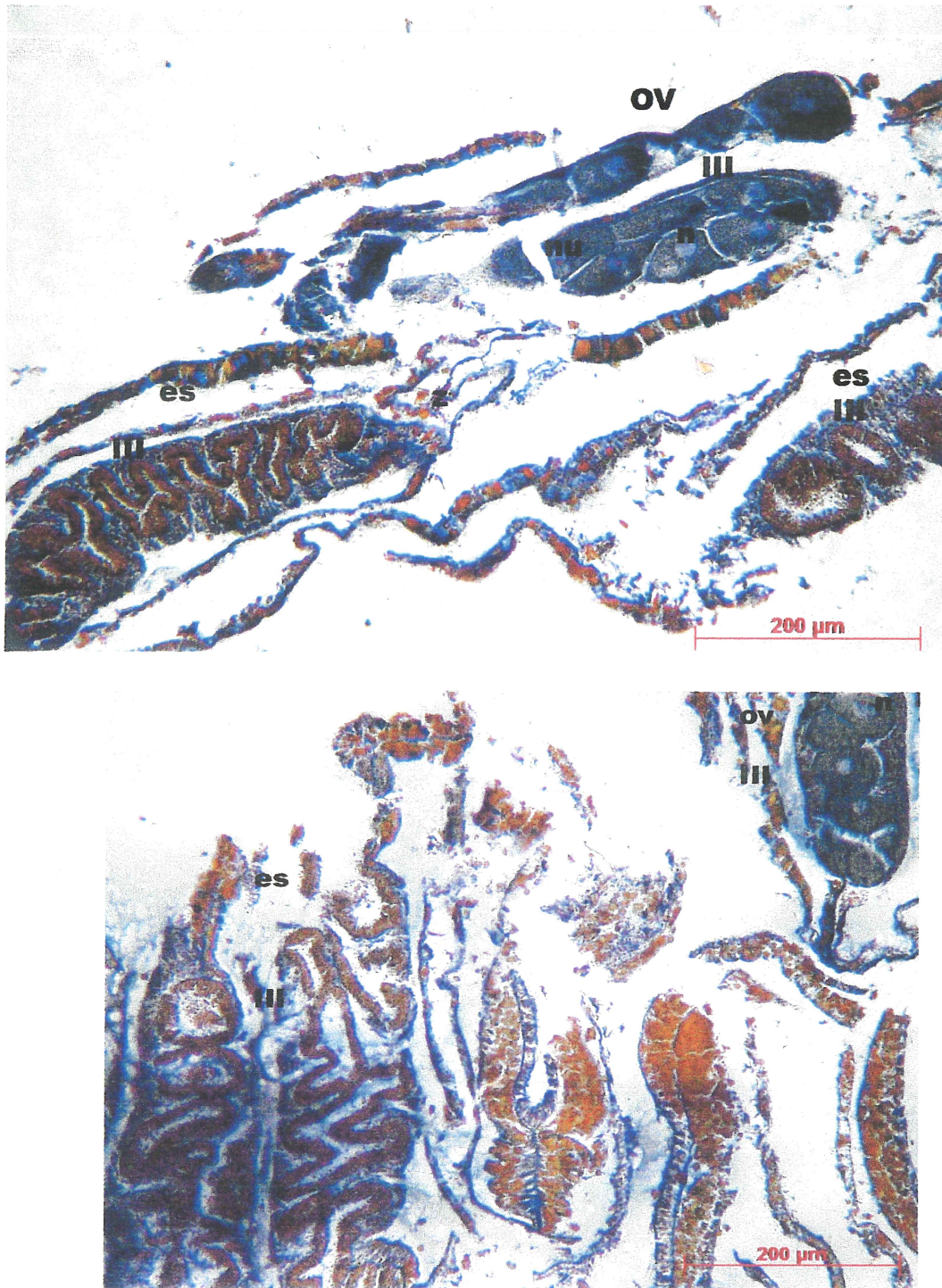


Fig. 14. Comportamiento hermafrodita en *Pavona gigantea*. Obj. 10x. ov: ovocito; es: espermiario; III corresponde al estadio de desarrollo; n: núcleo; nu: nucléolo.

A diferencia de las otras dos especies muestreadas, en el caso de *P. gigantea* se observó una mayor densidad de células glandulares que tienen la función de soportar la estructura del pólipo. Estas se encontraron asociadas a toda la periferia del mismo y posee una gran cantidad de zooxantelas (Fig. 15). Esta acumulación dentro del tejido se pudo observar mejor en los meses en donde había ausencia de gametos, sin embargo, durante el mes de agosto, donde si se presentaron gametos, también se encontró este acomodo celular, pero en menor grado.

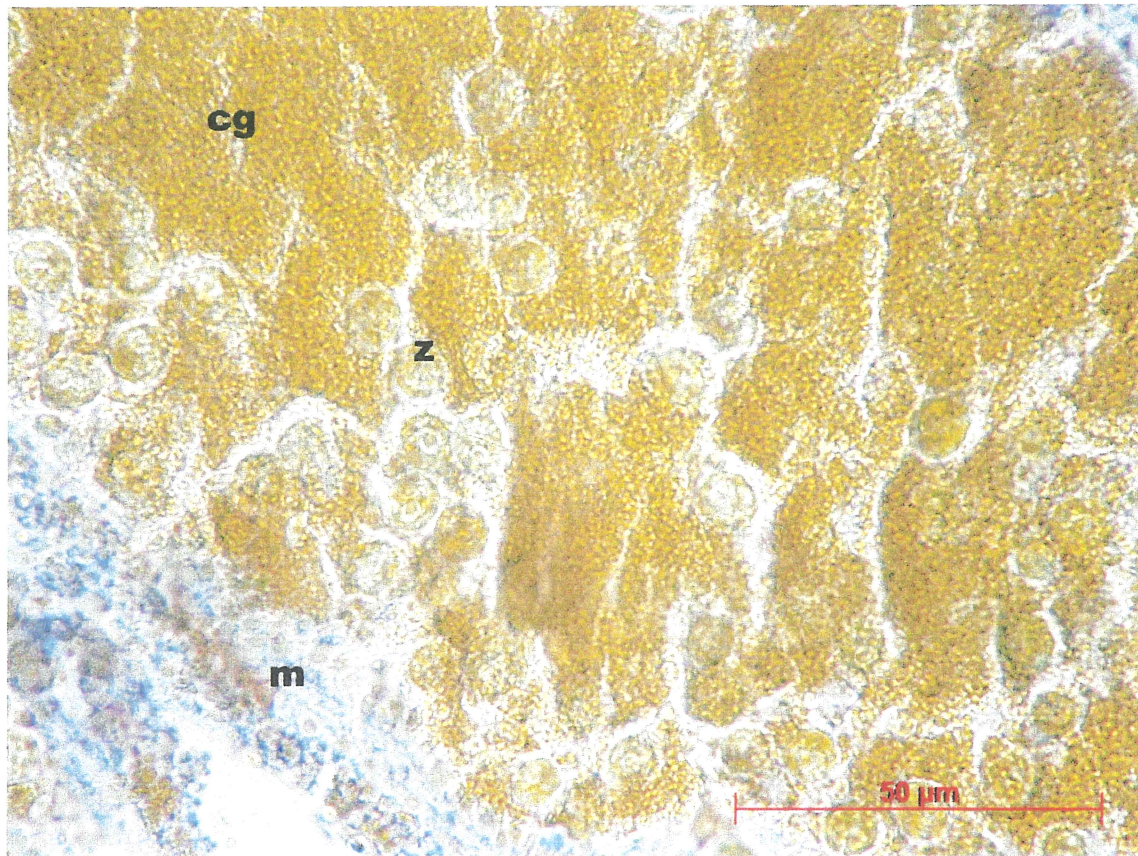


Fig. 15. Células glandulares asociadas al tejido de *Pavona gigantea*. Obj. 63x.
z: zooxantelas; cg: empaquetamiento de células glandulares; m: mesenterio.

5.2.2 Proporción de sexos.

La proporción de sexos, en *Pavona gigantea* fue variable durante todo el periodo de muestreo. Durante marzo y mayo del 2003 la proporción fue de 1:1; pero en agosto del mismo año el 100% de las colonias fueron hembras y en marzo y mayo del 2004 el 90% fueron machos. Durante julio y agosto del 2004, meses en donde se observaron las colonias hermafroditas, la proporción fue del 50% con respecto a las colonias en reposo (Fig. 16).

Cabe señalar, que en todos los meses excepto en agosto del 2003 se encontraron siempre colonias en estadio de reposo las cuales en la mayoría de los casos igualaron o superaron a la cantidad de colonias con gametos presentes.

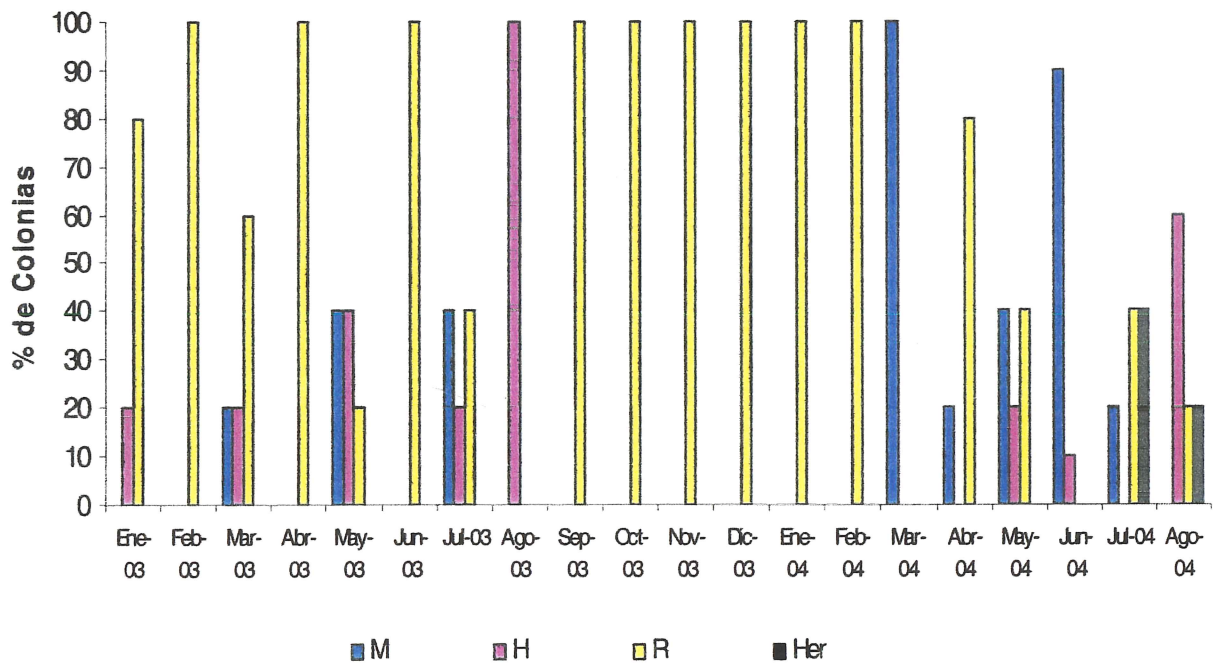


Fig. 16. Proporción de sexos para *Pavona gigantea* durante 2003 y 2004 en bahía La Entrega, Oaxaca. Calculada a partir de un total de cinco colonias distintas muestreadas durante 2002 a 2004. M: machos; H: hembras, R: reposo Her: hermafroditas.

5.2.3 Estado de maduración de las colonias

Las colonias hembras de *Pavona gigantea* encontradas en bahía la Entrega se encontraron inmaduras en su totalidad. La mayoría de los ovocitos se caracterizaron como parcialmente vitelados y no se encontró, durante el periodo muestreado, estadios de desarrollo más avanzados que indicaran que estas colonias llegaron a madurar sexualmente.

En las colonias masculinas, aunque no se encontraron los primeros estadios de desarrollo (espermatogonias), si se observaron distintos estadios de maduración de sus gametos. Aunque la mayor parte de los espermiarios contenían células inmaduras (espermatocitos y espermátides), también se encontraron colonias en las que la totalidad de los gametos se encontraron en el estadio maduro de espermatozoides, siendo esta una evidencia de que las colonias masculinas durante marzo y mayo del 2004 se encontraron sexualmente maduras.

5.2.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.

Como se mencionó anteriormente, se observaron en su mayoría ovocitos inmaduros en estadio III. La cantidad de estos gametos dentro de cada pólipo fue muy variable ya que se encontraron individuos con 3 gametos y hasta con un máximo de 38. Una elevada cantidad de ovocitos se presentó en mayo del 2003 con un total de 289 ovocitos; sin embargo, el máximo fue observado en agosto del 2003 con 426 ovocitos parcialmente vitelados. Este valor se encontró directamente relacionado con el mes en el que se registraron las temperaturas más elevadas durante el periodo 2003. A lo largo del periodo de muestreo realizado durante 2004, la cantidad de ovocitos fue menor, pero se observó un comportamiento muy similar en mayo, julio y agosto, donde nuevamente coincidió el aumento en la cantidad de ovocitos presentes con el incremento de la temperatura (Fig. 17).

Los meses en donde la temperatura disminuyó coincidieron con el periodo de reposo o ausencia de gametos femeninos.

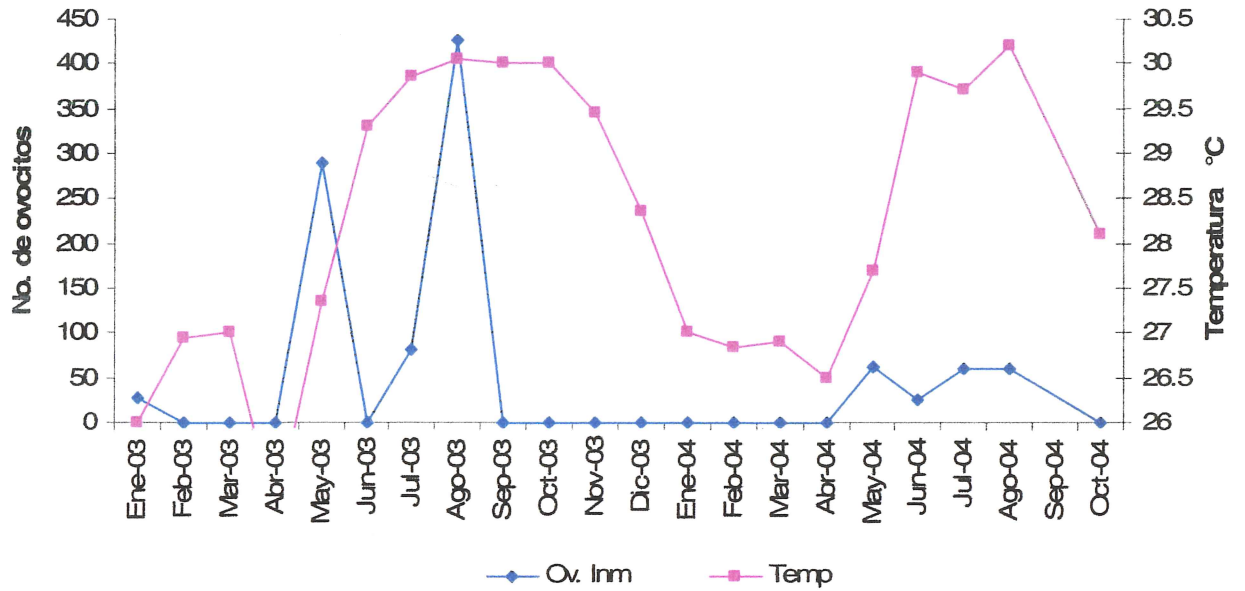


Fig. 17. Número de ovocitos encontrados en *P. gigantea* vs temperatura durante el periodo 2003-2004 en B. La Entrega.

5.2.5 Medición de los ovocitos.

El tamaño de los ovocitos para *Pavona gigantea* se resumen en la Tabla 5. Como las ovogonias fueron de un tamaño muy pequeño sólo se consideraron como de un diámetro menor a 40 μm .

La longitud total mínima de los ovocitos se encontró durante enero del 2003 (46.36 μm) y el máximo se encontró durante mayo del mismo año (103 μm). En el caso del núcleo se registró un diámetro mínimo durante mayo del 2003 (7 μm) y un máximo de 27.35 μm . El nucléolo tuvo un diámetro mínimo de 3 μm y un máximo de 7.69 μm ; este último, no en todos los ovocitos fue posible detectarlo.

Los datos de *Pavona gigantea* correspondientes al 2003 cumplieron con los supuestos de normalidad ($p > 0.20$, Kolmogorov-Smirnov), pero no fue así con los del 2004 ($p < 0.05$, Kolmogorov-Smirnov) lo que no permitió el uso de estadística paramétrica y por consiguiente se compararon las longitudes totales de los años con la prueba U de Mann-Whitney (Zar, 1999). Estos análisis indican que entre los años de 2003 y 2004 existe evidencia para decir que hay diferencias significativas entre los diámetros totales de los ovocitos del estadio III ($U_{177, 156} = 8295$; $p < 0.000$). De acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis se identificó que existen diferencias significativas entre algunos de los meses de muestreo ($H_{7, 33} = 120.31$; $p = 0.000$) donde en siete de 28 combinaciones posibles, la prueba de Tukey detectó diferencias ($p < 0.005$) siendo en su mayoría partícipe los meses de agosto del 2004 y junio y agosto del 2004.

Tabla VI. Tamaño de los gametos femeninos encontrados en *P. gigantea* durante 2003 y 2004 en Bahía La Entrega (los datos corresponden a los diámetros en μm).

Mes	Estadio III								
	Promedio			Min			Máx.		
	Total	N	Nu	Total	N	Nu	Total	N	Nu
Ene-03	70.40	18.38	9.13	46.36	10.06	*	9.02	24.79	*
May-03	71.66	15.54	5.56	43.72	7.02	3.04	103.68	23.87	8.03
Jul-03	63.84	19.04	5.31	43.89	13.09	3.2	90.83	24.55	8.03
Ago-03	78.16	18.32	5.06	65.09	7.02	2.41	102.82	27.35	7.36
May-04	73.88	18.79	5.22	46.92	9.45	3.61	100.66	24.79	7.69
Jun-04	53.73	16.32	4.53	42.44	11.64	3.02	71.3	19.45	7.87
Jul-04	66.7	19.1	5.03	50.7	10.4	3.04	94.01	24.75	7.62
Ago-04	57.93	19.22	5.61	49.61	13.72	4.02	64.93	24.55	7.52

*Indica la ausencia o poca visibilidad de la estructura.

N. Núcleo

Nn. Nucléolo

Max. Diámetro máximo

Mín. Diámetro mínimo

5.3 *Pocillopora damicornis*

5.3.1 Descripción general

En el área de estudio *Pocillopora damicornis* presentó periodos de reposo total de septiembre a abril (Fig. 18). Esta especie desarrolló gametos masculinos y femeninos asociados al mismo pólipo, y se ubicaron en forma individual dentro de la cavidad gástrica (Fig. 20). Lo anterior se considera como evidencia de que es una especie hermafrodita.

En esta especie, los gametos masculinos (espermiarios) fueron más abundantes que los femeninos (ovocitos), ya que en algunos casos se encontraron pólipos solamente con espermiarios compuestos de manera conjunta por espermatoцитos (estadio II), espermátides (estadio III) y en algunos casos una proporción pequeña de espermatozoides (estadio IV). Estos pólipos siempre se encontraron asociados a pólipos con gametos de ambos sexos, perteneciendo a una colonia hermafrodita (Fig. 19).

En el caso de los gametos femeninos, estos se desarrollan en conjuntos celulares con conexión al mesenterio. Se encontraron solamente dos ovogonias (estadio I) durante el mes de mayo (Fig. 22). Los ovocitos no vitelados (estadio II) se presentaron desde mayo hasta agosto (Figs. 20, 21, 22), y ovocitos parcialmente vitelados (estadio III) a partir de junio (Figs. 20-22). El número máximo de ovocitos por pólipo fue de 15 los cuales se encontraron juntos o divididos en dos o tres paquetes. En todos los casos hubo predominancia de

ovocitos con desarrollo en estadio III. No se observó ningún pólipo que tuviera solamente gametos femeninos.

Como se observaron distintos estadios de desarrollo dentro de un mismo pólipo, se caracterizó a esta especie como asincrónica; y debido a que se encontraron gametos solamente durante una parte del año (mayo a agosto), se considera como una especie con periodicidad anual. La descripción de los estadios de desarrollo se resume en la tabla 6.

Tabla VII. Descripción de estadios gonádicos para *Pocillopora damicornis* en Bahía La Entrega durante el periodo anual 2004.

Estadio	Ovogénesis	Espermatogénesis
I	Células pequeñas de color oscuro con núcleos alargados. Tamaño < 30 μm .	No se observaron células en este estadio.
II	Tamaño de 25-35 μm . Núcleos visibles con tamaño de 7-10 μm . Nucléolo oscuro poco evidente. Forma redondeada. Se observan algunas vacuolas.	Agrupación de células en estructuras tubulares. Se comienza a observar migración hacia la periferia.
III	Tamaño de 50-70 μm . Núcleo y nucléolo visibles. Se observa la migración de este último. Citoplasma vacuolado y en algunos casos presencia de zooxantelas. Mayor acumulación de vacuolas.	Migración celular completa. Se observan flagelos de color azul en toda la estructura. Disminución en el tamaño celular.
IV	No se observaron gametos en este estadio.	Se observaron estructuras que presentaban algunas características de este estadio, como es la disminución del tamaño celular y el acomodo homogéneo, sin embargo, no se encontraban totalmente maduras por lo que se caracterizaron como estadio III.

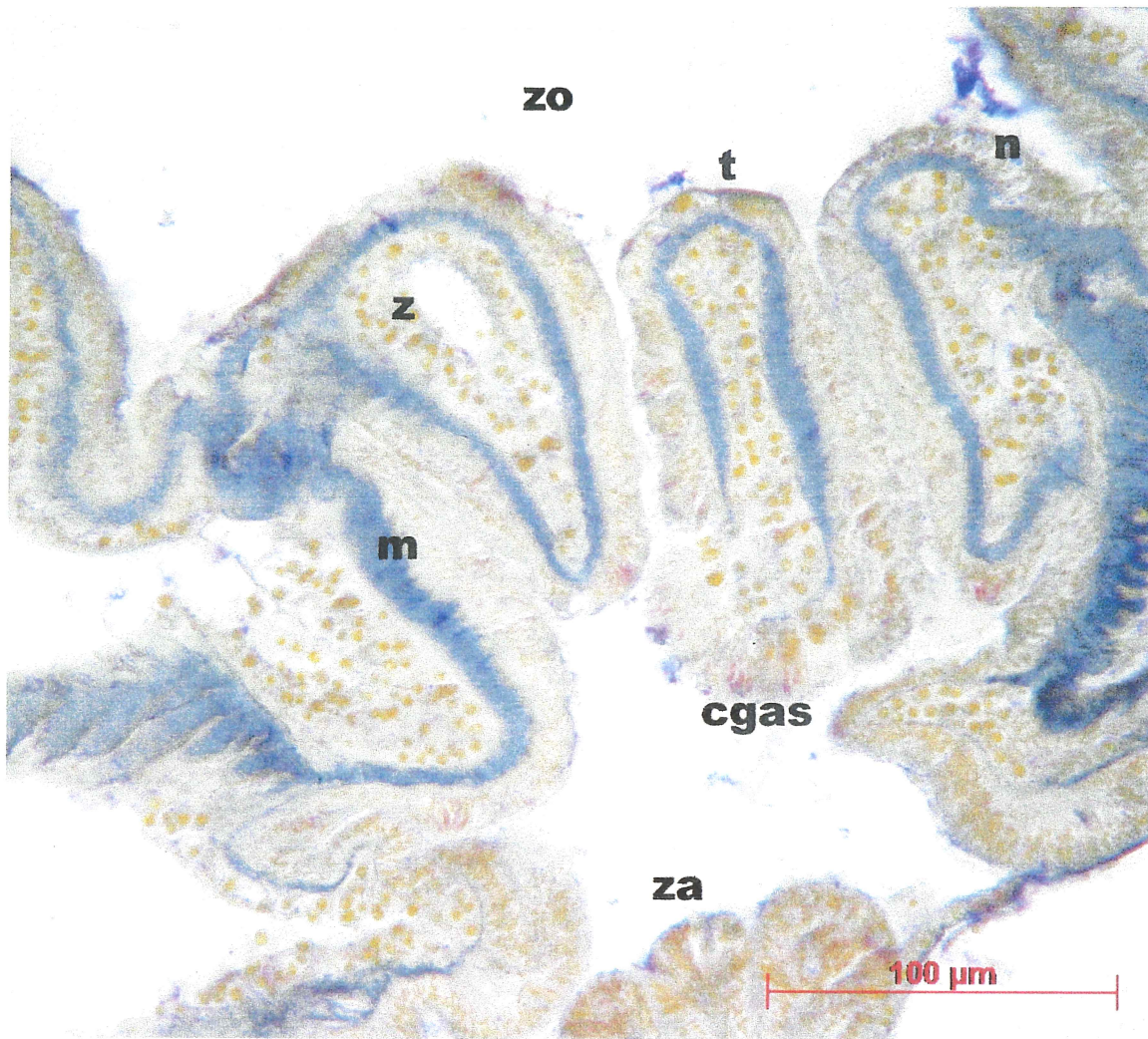


Fig. 18. Corte longitudinal correspondiente a *Pocillopora damicornis* en estadio de reposo. n: nematocistos; t: tentáculos; z: zooxantelas; cgas: cavidad gástrica; m: mesenterio; za: zona aboral; zo: zona oral. Obj. 20x.

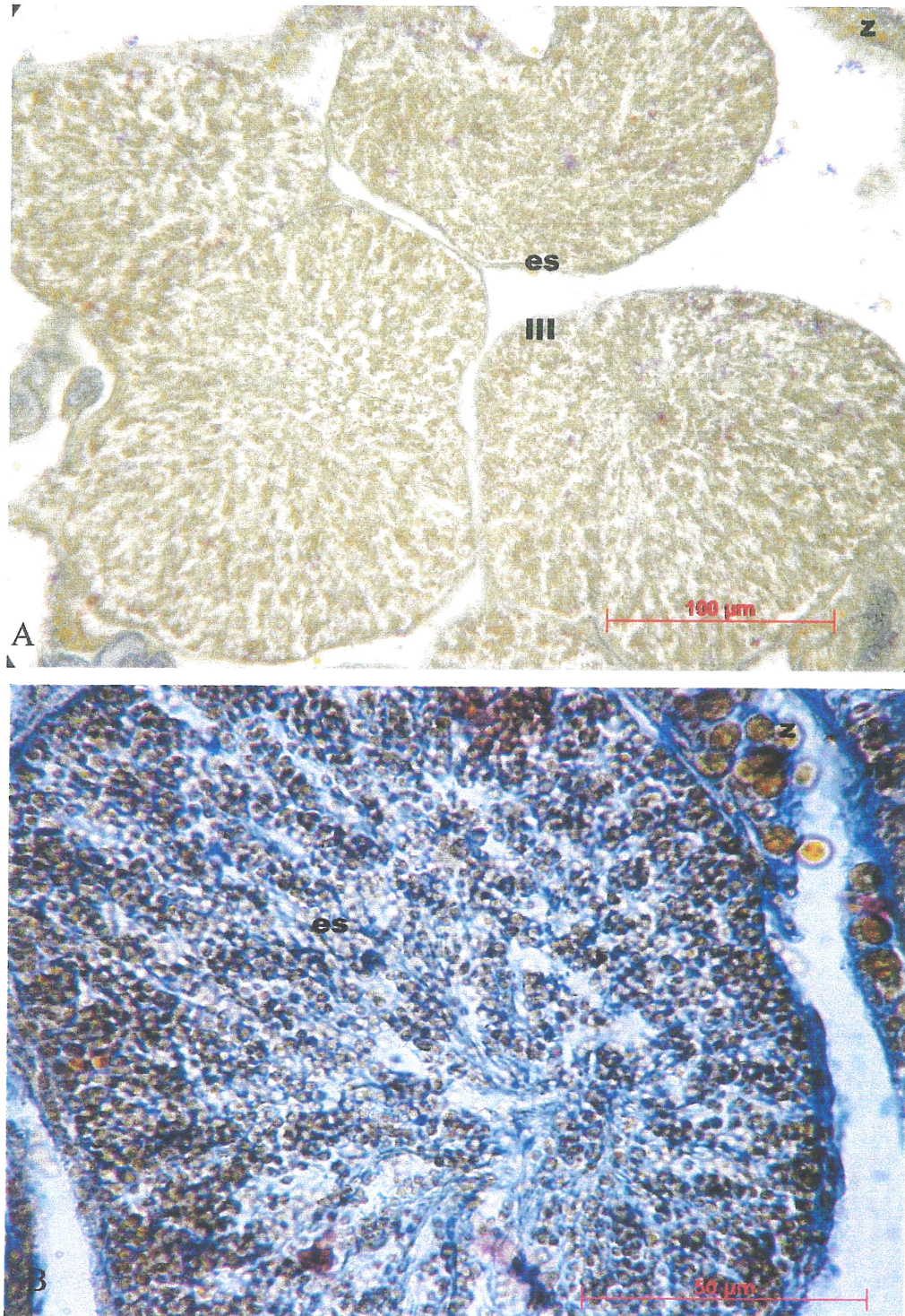


Fig. 19. Corte longitudinal de espermiarios inmaduros en *Pocillopora damicornis*. El número III corresponde al estadio de desarrollo.; es: espermiario; z: zooxantela. A)Obj. 20x. b) Obj. 40x.

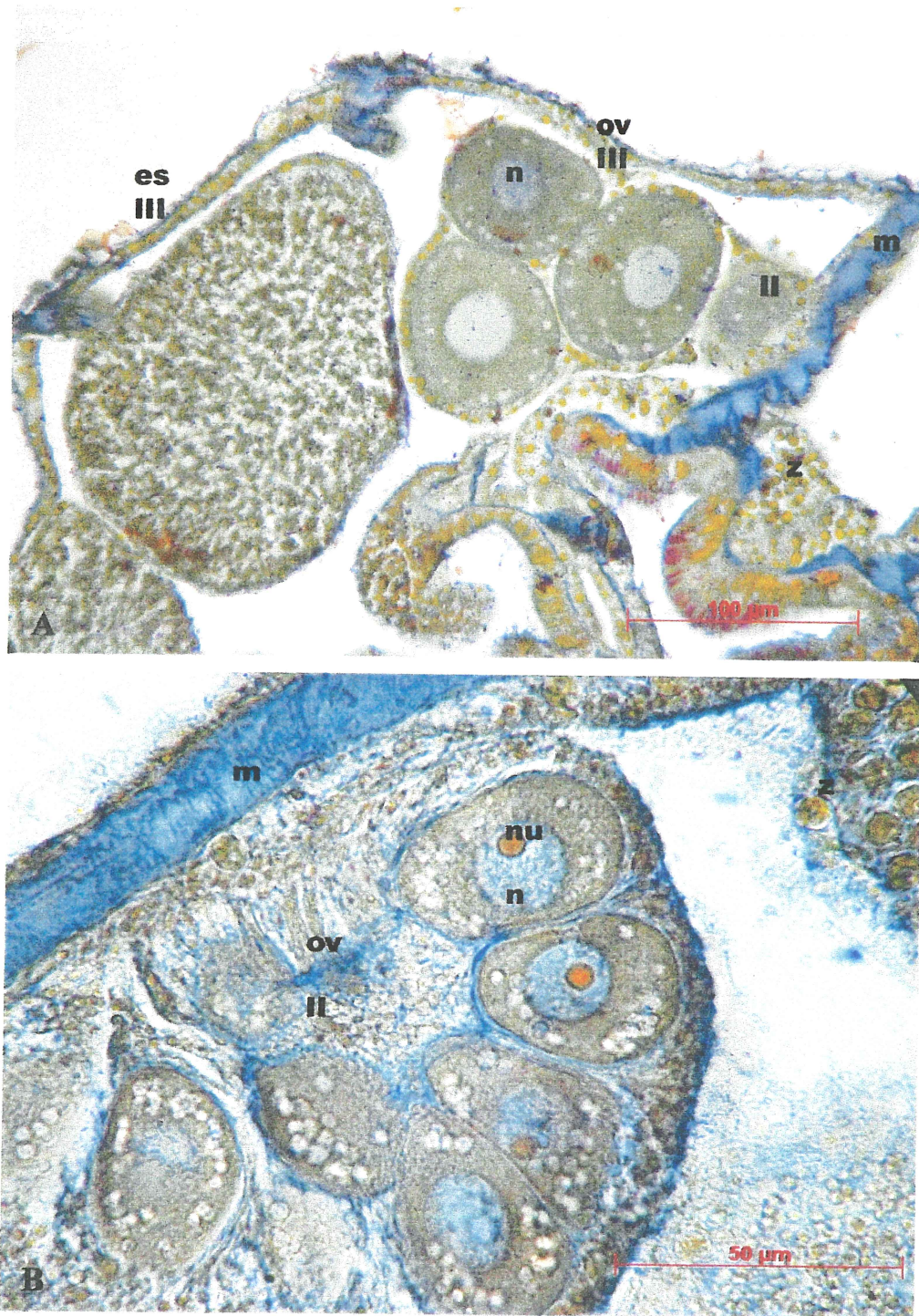


Fig. 20. Células femeninas y masculinas correspondientes a *Pocillopora damicornis*. Los números II y III corresponden al estadio de maduración de la célula; ov: ovocito; n: núcleo; nu: nucléolo; m: mesenterio; z: zooxantela; es: espermario. A) Obj. 20x. B) Obj. 63x

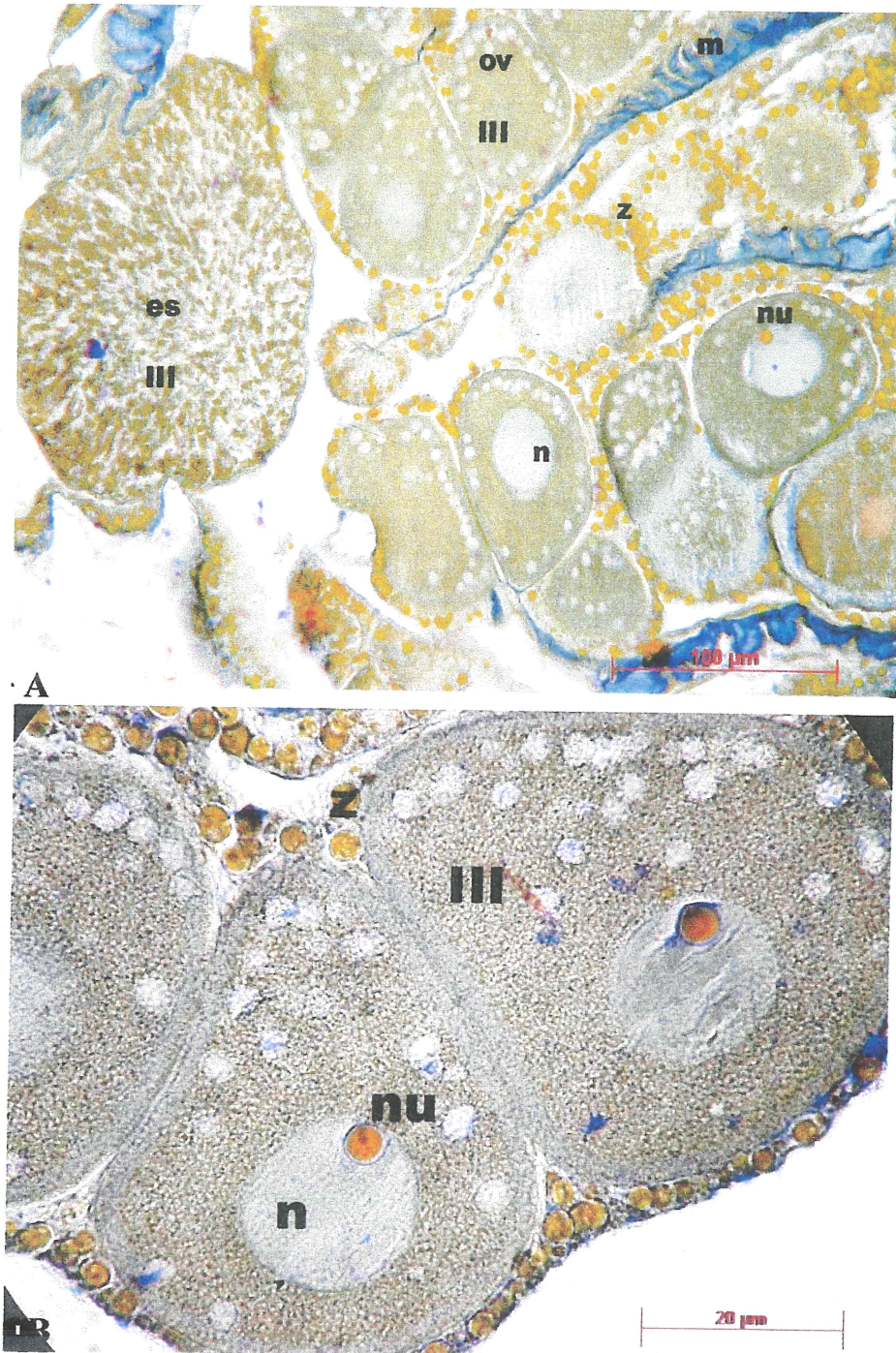


Fig. 21 Gametos correspondientes a *Pocillopora damicornis*. El número III corresponde al estadio de maduración de la célula; ov: ovocito; n: núcleo; nu: nucléolo; z: zooxantela; es: espermario. A) Hermafrodita Obj. 20x. B) Ovocitos Obj. 63x.

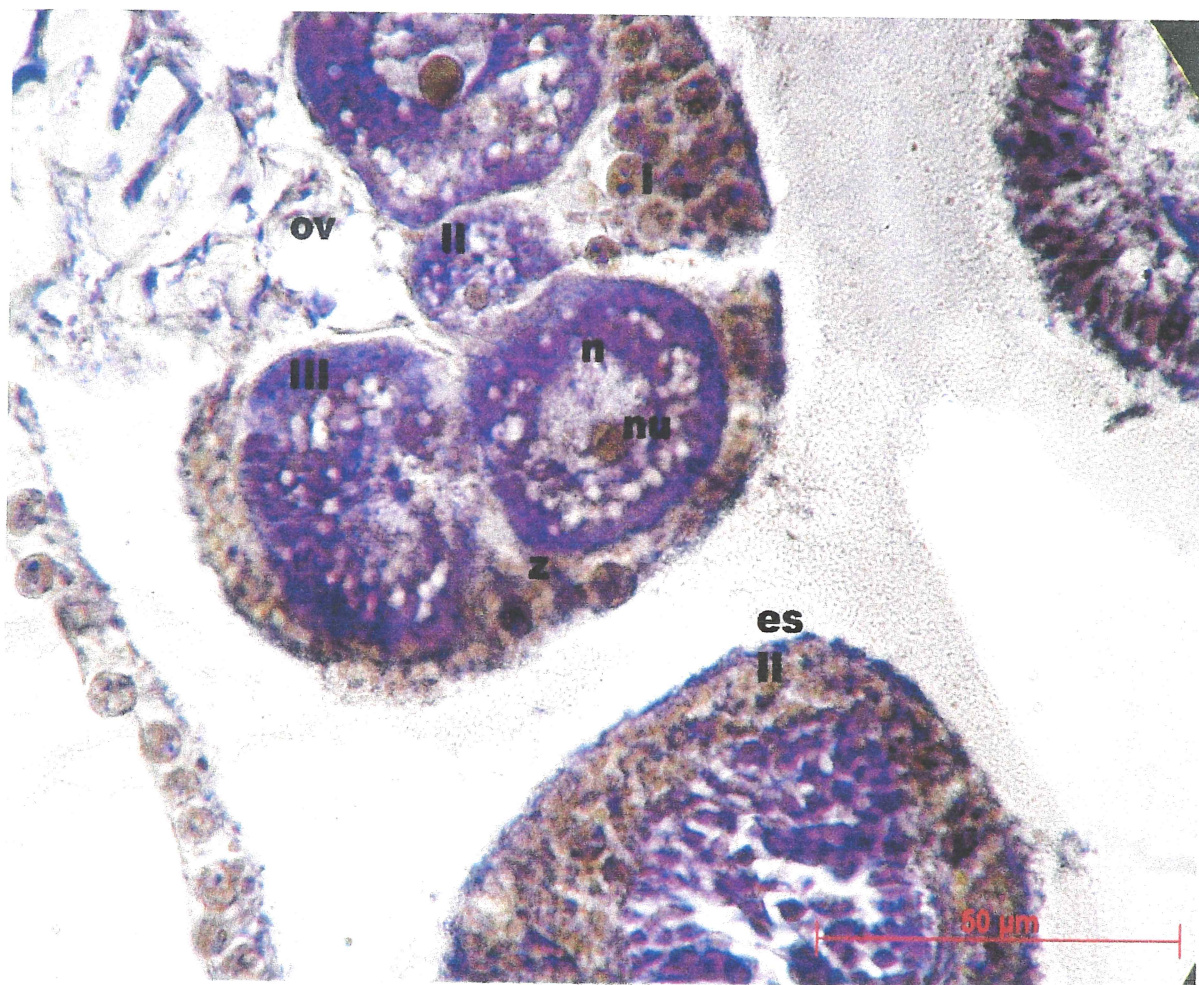


Fig. 22. Gametos correspondientes a *Pocillopora damicornis*. El número I, II y III corresponden al estadio de maduración de la célula; ov: ovocito; n: núcleo; nu: nucléolo; z: zooxantela; es: espermiario. Obj. 63x.

5.3.2 Proporción de sexos.

No se calculó la proporción de sexos en *Pocillopora damicornis*, ya que al ser una especie hermafrodita la proporción siempre fue igual al 50%. Los pólipos que contenían solamente células masculinas fueron muy pocos y no afectaron la proporción principal.

En esta especie, durante el periodo de gametogénesis todas las colonias presentaron gametos, es decir, no hubo presencia de colonias en reposo durante el periodo de formación de gametos que correspondió de mayo a agosto del 2004.

5.3.3 Maduración de las colonias

Pocillopora damicornis en bahía la Entrega, presentó gametos femeninos inmaduros durante su periodo de gametogénesis. Al encontrarse solamente ovogonias, ovocitos no vitelados y ovocitos parcialmente vitelados, se consideró que en esta especie, no hay evidencia de que haya alcanzado su máximo estadio de madurez en ninguna de las colonias durante el periodo de colecta.

En el caso de los gametos masculinos, se encontró que mayo, junio y agosto estuvieron mayormente representados por espermátocitos y espermátides; la proporción de espermatozoides encontrados fue mínima (27.7% durante todo el año) y por lo tanto, las colonias correspondientes a estos meses se consideraron en su mayoría inmaduras; sin embargo durante julio del 2004 el 100% de las colonias se encontraron maduras.

5.3.4 Relación de la gametogénesis con la temperatura.

Todas las células femeninas encontradas fueron inmaduras (estadio II y III). El número máximo de ovocitos en estadio II se registró durante mayo (34%) y junio (38%); el primero de estos se encontró asociado con el aumento de la temperatura. El máximo de ovocitos en estadio III (parcialmente vitelados) se encontró durante el mismo mes de junio (74%) cuando se registro uno de los máximos de temperatura de todo el año (Fig. 23).

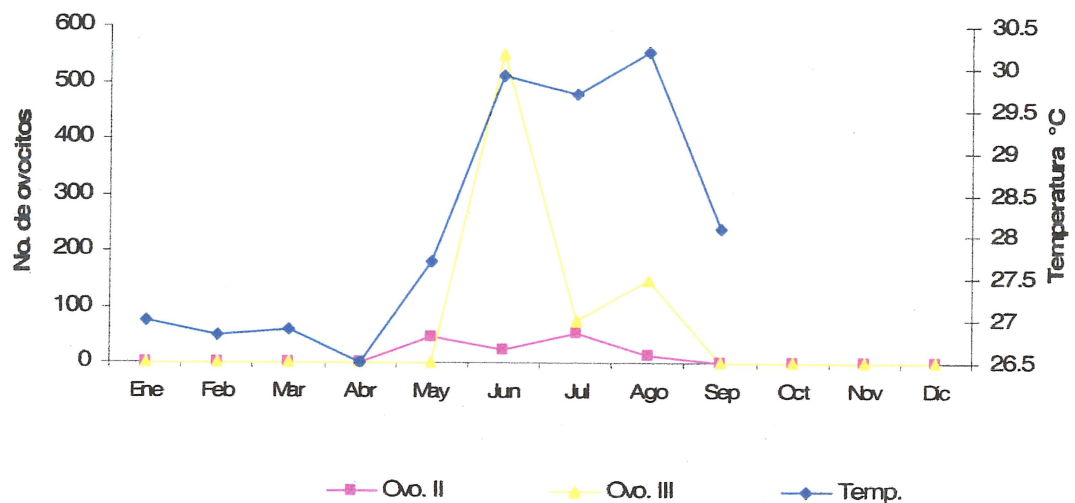


Fig. 23. Ovocitos inmaduros encontrados en *Pocillopora damicornis* vs temperatura en Bahía La Entrega durante un periodo anual correspondiente de enero a diciembre del 2004. Ovo. II: ovocitos estadio II; Ovo. III: ovocitos estadio III; Temp: temperatura

5.3.5 Medición de los ovocitos.

Al igual que para *P. gigantea* en *P. damicornis* no se lograron medir los ovocitos en estadio I. El diámetro en los ovocitos estadio II tuvo un mínimo de 15.43 μm durante mayo y un máximo de 47.29 μm durante agosto. Los ovocitos estadio III tuvieron un mínimo de 46 μm y un máximo de 123.59 μm asociados al mes de junio. En cuanto al núcleo se registraron diámetros que oscilaron entre 3.14 y 38.29 μm (Tabla 7).

Los datos de *Pocillopora damicornis* no cumplieron ni con el supuesto de normalidad ($p < 0.05$ Kolmogorov-Smirnov) ni con el de homocedasticidad de acuerdo a la prueba F ($p < 0.05$); por lo que se aplicó un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). En esta especie se encontró que para el estadio II, no existieron diferencias significativas entre los meses de muestreo ($H_3, 72 = 5.584$; $p = 0.134$). En el estadio III se detectaron diferencias de agosto en relación a junio y julio ($H_2, 237 = 77.931$; $p < 0.000$; Tukey $p < 0.0000$).

Tabla VIII. Medidas de los gametos femeninos encontrados en *P. damicornis* durante 2004 en Bahía La Entrega (los datos corresponden a los diámetros en μm).

Mes	Estadio II									Estadio III								
	Promedio			Min.			Máx.			Promedio			Min.			Máx.		
	Total	N	Nu	Total	N	Nu	Total	N	Nu	Total	N	Nu	Total	N	Nu	Total	N	Nu
May-04	27.42	10.39	*	15.43	3.14	*	41.17	18.03	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Jun-04	26.90	9.90	*	18.17	5.29	*	44.78	13.01	*	75.21	25.08	4.84	46.34	17.07	2.91	123.59	36.34	8.26
Jul-04	28.91	9.81	*	22.76	5.33	*	35.86	16.2	*	77.09	27.2	4.28	63.27	14.62	2.76	91.38	38.29	6.26
Ago-04	35.87	7.28	*	23.79	5.29	*	47.29	12.33	*	60	19.31	5.05	47.54	5.29	3.05	75.03	27.39	8.01

* Indica la ausencia de la estructura.

Tot. Diámetro total.

N. Núcleo

Nu. Nucléolo

Min. Diámetro mínimo.

Max. Diámetro máximo.

6. Discusión

6. 1 Generalidades

Las tres especies de corales formadoras de arrecife estudiadas en Bahía La Entrega, Oaxaca durante el periodo de muestreo presentaron gametos durante diferentes épocas del año y estos tuvieron características físicas distintas dependiendo de la especie. Estas diferencias se manifestaron en el diámetro total del ovocito que caracterizó a cada estadio y la densidad aparente del citoplasma dentro de este. Para los tres casos se utilizó como base la descripción elaborada por Szmant-Froelich *et al.*, (1985). Las células masculinas en las tres especies tuvieron características similares; las diferencias se observaron en el acomodo que los espermiarios tenían con respecto a los gametos femeninos.

La ausencia de gametos maduros en *Pocillopora damicornis* y *Pavona gigantea* durante el periodo de muestreo, no excluye la posibilidad de que en fechas no muestreadas pudiera haberse presentado el desarrollo de gametos maduros. Stoddart y Black (1985) encontraron en *Pocillopora damicornis* que las últimas fases de la gametogénesis y la consecutiva formación de la larva después de la fecundación interna se lleva a cabo en un periodo muy corto. Por lo tanto, con la intensidad del muestreo aplicado en este estudio, donde solo se realizó un muestreo al mes, posiblemente no se obtuvieron muestras durante el tiempo correspondiente al final del proceso de maduración. En consecuencia, para poder precisar si realmente no maduran los gametos de

estas dos especies se debe hacer un muestreo más intenso y con mayor frecuencia, para seguir el proceso de una manera más detallada.

Cabe señalar, que en los tres casos se logró asociar de manera directa, que el aumento en la temperatura superficial coincidió con el inicio de la gametogénesis de ambos sexos en *Pocillopora* y *Pavona*; para *Porites* fue el inicio del desarrollo de gametos femeninos el que estuvo asociado con el aumento en la temperatura, ya que se encontraron gametos masculinos durante todo el año, por lo que hasta ahora se puede considerar que este es el factor que sirve de disparador para la actividad gametogénica (Stoddart y Black, 1985; Harrison y Wallace, 1990; Ward, 1992; Sorokin, 1995; Knowlton y Jackson, 2001). Este aumento en la temperatura fue registrado durante el mes de mayo con el máximo durante el mes de junio.

Bahía La Entrega, al pertenecer al Golfo de Tehuantepec esta fuertemente influenciada por los vientos 'Tehuano' los cuales afectan la salinidad y además difunden agua fría, promoviendo el intercambio de agua oceánica con el agua costera que modifica la estratificación de la columna de agua y en consecuencia, la temperatura superficial del agua (Roden, 1961; Roden, 1962; Wyrki, 1965; Álvarez *et al.*, 1989; Friedler, 1992; Trasviña y Barton, 1997). Estos eventos coinciden normalmente con la época de secas (octubre a marzo) que es el periodo donde no se observaron gametos femeninos. Además, es importante mencionar que durante el muestro del primer año se presentó una anomalía del ENSO moderado (McPhaden, 2004); sin embargo, no se sabe con que intensidad afectaron a provocando

condiciones pocos favorables en el proceso de gametogénesis de las tres especies.

6. 2 *Porites panamensis*.

En las colonias de *Porites panamensis* se identificó la presencia de machos y hembras de manera separada, caracterizando a esta especie como un organismo gonocórico, con maduración gametogénica asincrónica y fecundación interna. Este comportamiento fue similar a lo encontrado para este género en otras localidades (Smith, 1991; Glynn *et al.*, 1994; Shlesinger *et al.*, 1998; Vizcaíno-Ochoa, 2003; Mora-Pérez, 2005).

Por otra parte, se encontró que el periodo de gametogénesis fue diferente a lo registrado en otras regiones. En Bahía La Entrega la presencia de gametos fue diferente durante los dos años observados ya que se presentaron desde mayo hasta agosto de 2003; para los meses de octubre y noviembre de 2003 sólo se detectaron machos, para volver a presentarse tanto machos como hembras en junio y julio del 2004. Además en todos los meses se encontraron colonias en reposo asociadas a las colonias que si generaron gametos, y periodos de reposo total; por lo tanto no presentaron una periodicidad equivalente durante los dos años, y así, con el estudio realizado no se puede establecer con certeza si tienen una formación de gametos con periodicidad mensual o anual. En trabajos realizados por Glynn *et al.* (1994) en el Pacífico Este Central, y Mora-Pérez (2005) en Punta Gaviotas localizada al norte del Pacífico Mexicano, no se identificó una

alternancia entre machos y hembras a lo largo de un ciclo anual, ya que hubo presencia de gametos de ambos sexos durante todo el año, sin encontrarse periodos de reposo. Por otra parte, las colonias estudiadas en Bahía Banderas, registraron un periodo de reposo de octubre a marzo (Vizcaíno-Ochoa, 2003).

Vizcaíno-Ochoa (2003) encontró la particularidad de que *Porites panamensis* en Bahía Banderas solamente desarrolla un ovocito por pólip; Mora-Pérez (2005) en Punta Gaviotas cuantificó hasta 3 ovocitos por pólipo, y Glynn *et al.* (1994) en la región central del Pacífico Este, menciona que en los ovarios de esta especie puede haber más de 5 ovocitos, todos con desarrollo sincrónico. En el presente estudio, el número máximo de ovocitos encontrados por pólipo fue de cuatro, los cuales se encontraban en diferentes estadios de maduración; sin embargo, esto se dio en pocas colonias y la generalidad fue el encontrar uno o dos ovocitos solamente, lo que demuestra un comportamiento similar al que se ha encontrado a lo largo del Pacífico Mexicano.

En Bahía La Entrega, se encontraron ovocitos en diferentes estadios, asociados al mismo pólipo, sin embargo, no se observó el proceso de reabsorción ya que en ninguno de los casos se encontró que los ovocitos contiguos tuvieran sus membranas rotas, lo cual sería una señal de un posible intercambio de nutrientes de uno hacia el otro. En este respecto, Chorensky y Peters (1987) caracterizaron en *Porites asteroides* el comportamiento de reabsorción, donde un ovocito con un estadio más

avanzado utiliza los nutrientes de un ovocito inmaduro como una estrategia para asegurar la maduración de por lo menos uno de estos dos gametos.

La proporción de sexos en Bahía La Entrega (tomando en cuenta solamente los meses donde se observaron colonias de ambos sexos) fue de 1:0.4 (machos: hembras); siendo los machos dominantes, comportamiento similar al observado por Glynn *et al.* (1994), en otros lugares como Costa Rica, donde se calculó una proporción igual a 2:1. Sin embargo, la proporción de sexos no es un dato que sea fácilmente comparable, ya que este puede depender en muchos casos de la cantidad de colonias muestreadas e inclusive si se muestrean o no las mismas colonias a lo largo del estudio. Por ejemplo, algunos autores han encontrado que la igualdad en proporción de sexos es un comportamiento documentado en las especies incubadoras (Fadlallah, 1983; Sorokin, 1995; Kramarsky-Winter y Loya, 1998) como *Porites panamensis* que en isla Uva, Panamá y en Punta Gaviotas, México tiene una proporción sexual de 1:1 (Smith, 1991; Glynn *et al.* 1994; Mora-Pérez, 2005). Pero, de manera contraria, Szmant (1986) menciona que debe existir mayor cantidad de colonias hembras debido a que son necesarias para que se lleve a cabo el proceso de fecundación interna.

Las características reproductivas tales como periodicidad de la gametogénesis y el tipo de desove de cada especie pueden cambiar de manera latitudinal dentro de la misma especie (Harrison y Wallace, 1990; Tanner, 1996), por lo tanto el tamaño de las células gaméticas puede ser distinto dependiendo de las condiciones ambientales a las que este sujeta la

localidad donde se encuentra la especie y no resulta una característica muy útil para distinguir diferencias entre especies (Wallace, 1985; Ayre *et al.* 1997; Goffredo *et al.* 2005). Registros documentados acerca de los diámetros de los ovocitos de *Porites panamensis* demuestran que estos son diferentes en cada localidad (Ver. Presente estudio; Smith, 1991; Vizcaíno-Ochoa, 2003; Mora-Pérez, 2005). Con los datos obtenidos durante este estudio se encontró que el tamaño del huevo fue similar entre Panamá (Smith, 1991) y el presente trabajo (Anexo II). De manera particular comparando las medidas obtenidas para esta especie en el área de estudio se detectaron algunas diferencias con respecto al diámetro total medido entre los ovocitos del estadio III. Se encontraron diferencias significativas entre el diámetro total de los ovocitos de marzo del 2003 y junio del 2003 (Tukey, $p=0.0210$); sin embargo, estas diferencias no afectaron la caracterización general de los gametos y puede ser una respuesta ante las diferencias en temperatura que se registraron de un mes al otro, pero también estos contrastes pueden deberse a que fueron pocos los gametos encontrados en ambos meses.

En las muestras histológicas observadas en el presente estudio, no se midieron los espermiarios. Lo anterior debido a que por las diferentes posiciones en que se elaboraron los cortes, el estimar el tamaño del espermiario hubiera sido una medición ambigua y con un error de estimación grande.

Durante el periodo de gametogénesis desarrollado en *Porites panamensis* en Bahía La Entrega, se encontraron gametos maduros de mayo a septiembre, lo cual coincidió con los meses en que se observaron plánulas, siendo este un periodo más amplio que el encontrado en el Pacífico Mexicano Central donde se reportaron solamente larvas durante agosto y septiembre (Vizcaíno-Ochoa, 2003). Por otra parte, en el Pacífico Este Central Glynn *et al.* (1996) encontró que pueden liberar plánulas durante casi todo el año (excepto en enero y febrero) y solamente se observó una disminución en la actividad reproductiva durante los eventos de surgencias.

Como se mencionó anteriormente, el aumento en la temperatura fue el disparador de la formación de gametos femeninos (ya que en el caso de los gametos masculinos durante 2002-2003 se observaron en todo el año). Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1994) mencionan que esta especie puede sobrevivir en aguas con temperaturas que oscilen entre 19 y 30 °C. En Bahía La Entrega, el primer disparador se dio durante marzo del 2003 donde se registró una temperatura de 27 °C, sin embargo, hubo una disminución de la temperatura durante el mes de abril a 25 °C que posiblemente provocó la ausencia de gametos durante ese mes; posteriormente en mayo aumentó nuevamente a 27 °C, y junto con este aumento se observó nuevamente la formación de gametos femeninos. Durante el año 2004 el aumento de temperatura fue en el mes de junio (29.9 °C), lo cual coincidió con la presencia de ovocitos. La presencia de plánulas se encontró con temperaturas de hasta 30 °C, la cual para algunas especies puede ser la

causante del aborto de las plánulas o hasta blanqueamiento del organismo (Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Glynn y Ault, 2000).

Porites panamensis en Bahía La Entrega es una especie incubadora la cual expulsa los gametos masculinos y se lleva a cabo la fecundación de manera interna en las colonias femeninas. El haber encontrado evidencia de plánulas en las muestras, demuestra una reproducción sexual exitosa, que se ratifica con el estudio de Mora-Pérez (2002), quien encontró reclutas durante un estudio elaborado en esta misma localidad. Este modo reproductivo promueve el intercambio genético entre colonias y ayuda a que exista mayor variabilidad genética lo cual es un beneficio para la población cuando se dan cambios ambientales como lo son eventos ENSO (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994; Ayre *et al.*, 1997). Otro modo reproductivo es la reproducción asexual por fragmentación, la cual no se descarta en su totalidad en esta especie, sin embargo, debido al tamaño de las colonias y a su forma sucede en pocas ocasiones y particularmente, no se ha reportado en esta localidad (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994; Glynn y Leyte-Morales, 1997).

El estímulo para que se lleve a cabo el desove ha sido relacionado además de con los cambios en la temperatura, con los ciclos lunares o de marea, los cuales están directamente relacionados con los cambios en el nivel del mar (Harrison y Wallace, 1990; Sorokin, 1995). Para *Porites panamensis* en Bahía La Entrega no se tienen datos sobre esta relación debido a que aunque se cuentan con las fechas para obtener la fase lunar en

la que se tomó cada muestra, no se tienen datos sobre los días aproximados en que sucedió la liberación de las plánulas observadas en los cortes y por lo tanto, no se puede establecer un patrón que relacione a ambas.

En el Pacífico Mexicano, *Porites panamensis* es una especie altamente adaptada a los cambios de temperatura, salinidad y nutrientes que se puedan dar a lo largo del año a diferentes latitudes (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Esto queda demostrado, ya que aunque en cada localidad se registran cambios estacionales diferentes, que determinaron las características de su ciclo reproductivo, en todos los casos se encontró evidencia de reproducción sexual exitosa.

6.3. *Pavona gigantea*.

Pavona gigantea es una muy especie poco estudiada a escala mundial. Se tienen algunos registros de este género, los cuales describen pocas características de *Pavona explanulata*, *P. varians*, y *P. cactus*, pero no mencionan información sobre su modo reproductivo (Ver. Fadlallah, 1983; Richmond y Hunter, 1990; Glynn *et al.*, 1996). La especie *Pavona gigantea* de Bahía La Entrega, tiene un comportamiento gonocórico, ya que se encontraron colonias con sexos separados durante todo el periodo muestreado, y hermafrodita ya que en los meses de julio y agosto del 2004 se encontró evidencia de ambos sexos dentro de la misma colonia. Hay registros de que especies pertenecientes al mismo género como *Pavona varians* y *Pavona spp.* en el Pacífico Oriental Tropical tienen este mismo

comportamiento (Glynn *et al.*, 1996); sin embargo, el primer trabajo elaborado en el Pacífico Mexicano Central indicó que *Pavona gigantea* es una especie solamente gonocórica (Vizcaíno-Ochoa, 2003).

La particularidad de tener comportamiento gonocórico y hermafrodita permite auto-fecundarse y ha sido descrito por algunos autores como cosexualidad secuencial. En esta se establece que el hermafroditismo está dado por la maduración sucesiva (protándrica o protogínica) del macho y de la hembra durante una misma estación reproductiva (Fadlallah, 1986; Heyward y Babcock, 1986; Richmond y Hunter, 1990) y ha sido descrito anteriormente para otras especies como *Stylophora pistillata* y *Goniastrea favulus* (Rinkevich y Loya, 1979; Kojis y Quinn, 1981; Heyward y Babcock, 1986).

En Bahía La Entrega la periodicidad en la formación de gametos fue diferente para cada sexo, ya que los gametos masculinos se observaron de marzo a agosto, por lo que la presencia de gametos masculinos está presente a lo largo de 6 meses. En el caso de los gametos femeninos, estos se presentaron durante todo el año excepto en enero y abril del 2003. Por esta razón, se consideró que esta especie tiene una periodicidad mensual en la formación de gametos. La periodicidad encontrada por Vizcaíno-Ochoa (2003) en Bahía Banderas es anual comprendida entre los meses de julio a agosto; con ausencia de gametos femeninos maduros, pero sí con evidencia de espermiarios maduros. Otra característica encontrada en La Entrega es

que se trata de una especie asincrónica mientras que Vizcaíno-Ochoa (2003) y Glynn *et al.* (1996) encuentran que esta es una especie sincrónica.

Esta especie en Bahía La Entrega tuvo una proporción 1:0.6 (machos:hembras) y una proporción 1:0.0025 (gonocóricos:hermafroditas). En las localidades estudiadas por Glynn *et al.* (1996) se encontró que esta proporción (macho:hembra) fue variable en dos localidades de Panamá (Saboga 1:4.0 y Taboga 1:0.53); y en cuanto a las proporciones entre colonias gonocórica : hermafrodita en Panamá fue de 1:17 a 1:0.6 respectivamente. Estas diferencias en las proporciones, pueden estar asociadas al doble comportamiento reproductivo que presentan de las colonias (Ver, Glynn *et al.*, 1996), y además, en el presente estudio, el número limitado de muestras que se obtuvieron también podrían las proporciones calculadas.

El encontrar un número mínimo de colonias hermafroditas y solamente durante el periodo de julio a agosto del 2004 puede indicar que este tipo de desarrollo no es un comportamiento común en la especie y que este se desarrolló por alguna condición en el medio diferente a todo el resto del periodo de muestreo. Durante esos dos meses se registraron temperaturas elevadas, sin embargo, estas temperaturas fueron similares a las que se reportaron el año anterior, por lo que se tendría que hacer un seguimiento de otros factores como la incidencia de luz o la cantidad de nutrientes para saber si estos son los que modificaron el comportamiento que había tenido esta especie durante los años anteriores como lo encontraron Pires *et al.*

(1999) y Neves y Pires (2002) para el género *Mussimilia*. O bien, que este comportamiento sea normal y por lo tanto se caracterizaría a la especie como con 'cosexualidad secuencial'.

Ya se había mencionado que el tamaño de las células gaméticas puede variar dentro de la misma especie dependiendo de la latitud en la que se distribuyen (Harrison, 1985; Wallace, 1985; Ayre *et al.*, 1997; Goffredo *et al.*, 2005). Para *Pavona gigantea*, se tienen los registros elaborados en el presente trabajo, los de Glynn *et al.* (1996) y Vizcaíno-Ochoa (2003) (Anexo II) Haciendo una comparación de los datos, existe una aparente tendencia a que el tamaño del ovocito sea mayor para las poblaciones que se encuentran cerca del ecuador y este va disminuyendo conforme aumenta la latitud. Esto se puede asociar a que a menores temperaturas el ovocito se desarrolla con un menor tamaño ya que las condiciones son menos favorables para el organismo y de esta manera, invierte una menor cantidad de energía en la formación del ovocito, pero se desarrolla con una menor superficie. Esta respuesta reproductiva ha sido observada en varios invertebrados marinos (Harrison, 1985; Levitan, 1996).

Además, existieron diferencias entre los diámetros totales de los ovocitos en estadio III durante el periodo de gametogénesis dentro de Bahía La Entrega. Entre los datos que resaltan se tiene que los diámetros mayores se observaron durante agosto del 2003 y los más pequeños se encontraron durante junio y agosto del 2004. Estos últimos coinciden con el desarrollo del comportamiento hermafrodita en algunas colonias, lo que hace suponer que

el desarrollo de ambos sexos implica tener que dividir las reservas energéticas entre gametos masculinos y femeninos. Como consecuencia, se tiene disminución en el desarrollo de los gametos comportamiento ya encontrado por otros autores quienes mencionan que es una respuesta sistemática en organismos con desarrollo larval (Ver. Harrison, 1985; Podolsky y Strathmann, 1996; Goffredo *et al.*, 2005)

En el caso de esta especie, la espermatogénesis fue inducida cuando se tuvieron registros de 27 °C. El aumento de temperatura se generó hasta mayo (29 °C). Por lo que el inició en la formación de gametos femeninos en esta especie esta asociado con temperaturas menores a las requeridas para la formación de ovocitos. Por otra parte, la ovogénesis si se disparó junto con el aumento de la temperatura en los dos años. Este es un aumento similar al observado en Bahía Banderas donde la inducción de la gametogénesis se generó cuando la temperatura aumentó de 26 a 28.5 °C durante el mes de mayo (Vizcaíno-Ochoa, 2003)

Cabe enfatizar que en Bahía La Entrega, a pesar de que durante ambos periodos las temperaturas fueron similares, hubo una mayor cantidad de ovocitos durante el 2003 con respecto al 2004, cuando se presentó la anomalía de El Niño moderado (Ver. McPhaden, 2004), lo anterior hace suponer que este disturbio pudo promover el desarrollo de ovocitos como ya se ha documentado para otras especies por Glynn y Ault (2000).

La reproducción asexual por fragmentación al igual que en *Porites panamensis*, es poco común en *Pavona gigantea* ya que la forma de la

colonia no es la más adecuada para este tipo de proceso. Además, las colonias de esta especie se encuentran en la parte profunda del arrecife donde el efecto del oleaje es casi nulo (Ver. Glynn y Leyte-Morales, 1997). Sin embargo, esta parte del arrecife se encuentra expuesta a poblaciones de organismos bioerosionadores (Ver. Zamorano y Leyte-Morales, 2005a) que pueden fracturar el esqueleto de especies con colonias en forma masiva. Este rompimiento de la colonia es considerado también como un tipo de reproducción sexual por fragmentación (Ver. Glynn *et al.*, 1979; Highsmith, 1982). En el presente trabajo no se realizaron observaciones para evaluar el aporte de la fragmentación como estrategia de esta especie, sin embargo, al menos durante los periodos de muestreo, no se observó que los fragmentos en el substrato fueran abundantes.

El tener la capacidad de desarrollar colonias tanto gonocóricas como hermafroditas, puede ser una respuesta de adaptación de la especie, asegurando que exista la posibilidad de la fecundación aunque sea con la misma colonia. Sin embargo, al no encontrarse gametos maduros, ni evidencia de plánulas no se puede aseverar si tienen la capacidad de autofecundación. Las especies gonocóricas debido a que liberan sus gametos tienen la posibilidad de fecundarse con otras colonias logrando una recombinación genética que les ayude a generar organismos genéticamente diferentes que tengan la capacidad de adaptarse a disturbios que se generen en el medio (Ver. Fadlallah, 1983; Richmond y Hunter, 1990; Sorokin, 1995). En cambio las especies hermafroditas aunque también liberan sus gametos,

en algunos casos pueden autofecundarse, lo cual evita el intercambio genético. Sin embargo, este tipo de fecundación tiene la ventaja de asegurar la existencia de ambos sexos en el área y por lo tanto de una fecundación exitosa (Harrison *et al.*, 1984; Richmond, 1987; Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990; Sorokin, 1995).

6.4 *Pocillopora damicornis*.

Para el área del sur del Pacífico Mexicano *Pocillopora damicornis* se caracterizó como una especie hermafrodita encontrándose presencia de ambos sexos en todas las colonias muestreadas. Esto concuerda con lo documentado en otras localidades del Pacífico Mexicano, Pacífico Este Central y Pacífico Occidental (Stoddart, 1983; Richmond, 1987; Stoddart y Black, 1985; Glynn *et al.* 1991; Ward, 1992, Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo 2004; Whitaker, 2006). Sin embargo, este comportamiento no fue homogéneo durante todos los años, ya que en un estudio previo Rodríguez-Troncoso (2004) encontró ausencia total de gametos durante todo el periodo 2002-2003 en esta misma localidad.

El desarrollo de los gametos fue de tipo asincrónico, ya que en algunos casos se lograron observar ovocitos I, II y III dentro del mismo pólip. Esto difiere con todos los reportes hechos para esta especie en el Pacífico Este (Glynn *et al.*, 1991; Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo, 2004). Sin embargo, a pesar de haberse observado todos los estadios de desarrollo en el presente estudio, no se encontraron gametos maduros

(masculinos o femeninos) y por lo tanto, no hay evidencia de que exista liberación de los gametos al medio. Chávez-Romo (2004) durante el periodo de su estudio, tampoco observó el desove, pero asume que en Punta Gaviotas hubo desove al igual que se documenta para Panamá y Costa Rica (Glynn *et al.*, 1991).

Debido a la respuesta variable de la misma especie en distintas regiones y considerando que pueden responder reproductivamente a cambios ambientales en un periodo muy corto de tiempo, resulta arriesgado asumir que la presencia de gametos maduros asegura el desove. Cambios en las condiciones oceanográficas pueden convertir un proceso caracterizado por una intensa de gametogénesis, en un proceso que muestre reabsorción de gametos y por lo tanto, una reducción o ausencia de desove (Ver. Rinkevich y Loya, 1979; Richmond y Jokiel, 1984; Stoddart y Black, 1985; Chorensky y Peters, 1987; Glynn *et al.*, 1991).

Pocillopora damicornis en Bahía La Entrega, presentó el mismo periodo de formación de gametos encontrado en otras dos localidades estudiadas del Pacífico Mexicano (Ver. Chávez-Romo, 2004; Vizcaíno-Ochoa, 2003). Sin embargo, fue diferente a lo registrado en el Pacífico Oriental Tropical donde se reporta la presencia de gametos (aunque estos no siempre maduran), desove y generación de plánulas por fecundación interna durante todo el año (Glynn *et al.*, 1991; Richmond y Hunter, 1990). El no encontrar gametos maduros durante el presente estudio no debe descartar la

posibilidad de que hayan madurado gametos, pero que esto no se haya observado debido a la periodicidad del muestreo.

Al igual que para las otras dos especies caracterizadas en el presente estudio, se tienen diferentes registros de los diámetros totales asociados a los ovocitos de cada estadio de desarrollo dependiendo de la localidad donde se observaron. Para esta especie se tienen datos del Pacífico Mexicano (Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo, 2004) y del Pacífico Central (Ver. Glynn *et al.*, 1991). Al comparar los registros encontrados con los generados en el presente estudio, encontramos que los ovocitos estadio I y II tuvieron tamaños similares a los registrados para Panamá reportados por Glynn *et al.* (1991), pero en el caso de los estadio III, son mas pequeños en el presente estudio. En el caso de esta especie, no se logro observar un patrón que permita comparar el tamaño del ovocito con la localización latitudinal de cada localidad.

Tomando en cuenta solamente los diámetros de los gametos femeninos medidos de la localidad, tenemos que en La Entrega, los ovocitos del mes de agosto del 2004 fueron de mucho menor tamaño (Tukey $p < 0.0000$), que los encontrados en los otros meses; esta disminución en el desarrollo puede estar asociada a que en este mes se registraron las temperaturas más altas con un posterior decremento muy brusco, que pudo provocar un estrés, donde en vez de provocar un aborto de los gametos estos solo disminuyen en su talla. Estas son respuestas que se han encontrado en estudios similares en gran variedad de invertebrados marinos

muestran lo mismo (Rinkevich y Loya, 1979; Levitan, 1996; Podolsky y Strarthmann, 1996).

El primer registro de gametogénesis coincide con el aumento de temperatura (mayo) y el máximo en la cantidad de gametos coincidió con el máximo de temperatura (29.9 °C) registrado durante junio del 2004. Además, el decremento en la cantidad de ovocitos se relaciona de manera directa con la disminución de la temperatura junto con el periodo donde todas las colonias muestreadas se encuentran en reposo (de octubre a marzo) durante la época de secas cuando la temperatura se mantiene baja. Este es un comportamiento que coincide por el caracterizado en esta especie por otros autores (Ver. Stoddart y Black, 1985; Glynn *et al.*, 1991).

Nuevamente se debe de resaltar que aunque las temperaturas registradas se encontraron muy por arriba de lo que se ha denominado como adecuadas para la producción de gametos o bien que pueden producir el blanqueamiento de algunas colonias (Ver. Glynn y Leyte-Morales, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Reyes-Bonilla *et al.*, 2002), en esta localidad aparentemente fueron las adecuadas para que se disparara el proceso de gametogénesis en esta especie. Estas condiciones de temperatura se han documentado en algunos casos que pueden favorecer el proceso reproductivo (Glynn y Ault, 2000).

La temperatura registrada como disparador de la gametogénesis en *P. damicornis* en Bahía La Entrega fue de 29 °C que se considera elevada con respecto a otras localidades, donde se encuentra en un rango entre 26 y

28 °C para Bahía Banderas (Vizcaíno-Ochoa, 2003) y Punta Gaviotas (Chávez-Romo, 2004) (en esta última llegó a aumentar más) y en Panamá de 27-29 °C (Glynn *et al.*, 1991). Considerando lo anterior se puede establecer que las comunidades de esta especie del Pacífico Este, se inducen a la gametogénesis a una temperatura promedio de 28 °C.

Pocillopora damicornis al ser una especie ampliamente distribuida presenta varios modos reproductivos (Richmond y Hunter, 1990). Generalmente se ha caracterizado, en relación con su reproducción sexual, como una especie desovadora con producción de hasta tres plánulas por pólipo, las cuales pueden permanecer durante un largo periodo en la columna de agua (Ver. Stoddart y Black, 1985; Richmond, 1987; Harrison y Wallace, 1990; Isomura *et al.*, 2001; Harii *et al.*, 2002; Whitaker, 2006). Sin embargo, también ha desarrollado mecanismos de reproducción asexual. Uno de estos es la formación de plánulas a partir de un proceso ameiótico o partenogenético de los ovocitos maduros, dando como resultado una plánula asexual (Stoddart, 1983). Además, debido a su forma ramificada, la fragmentación es otra forma reproductiva muy común en esta especie. Se ha demostrado que es un modo reproductivo que utiliza esta especie cuando se encuentra ante condiciones que la llevan a su límite de tolerancia fisiológica y que además esta fragmentación se ve incrementada cuando las colonias se encuentran a poca profundidad o en contacto directo con la acción mecánica del oleaje (Richmond y Hunter, 1990; Highsmith, 1982). Este tipo de reproducción se ha observado en todas las localidades estudiadas. En el

caso específico de Bahía La Entrega, Rodríguez-Troncoso (2004) al no encontrar gametos en ninguna colonia que este era posiblemente su principal modo reproductivo.

La fragmentación no solamente es provocada por fenómenos naturales como la acción mecánica del oleaje, cambios de marea o acción bioerosionadora de invertebrados asociados al arrecife, sino también por la fuerte influencia antropogénica que se ha desarrollado en el área, debido a que se utiliza como área de buceo libre y autónomo con fines recreativos. Estos factores ya han sido documentados por diversos autores como elementos que favorecen la fragmentación de las colonias coralinas (Highsmith, 1992; Richmond, 1993; Ward, 1995; Huges *et al.*, 2003).

Cabe mencionar que existen algunas desventajas de la fragmentación como forma de reproducción, ya que produce un nulo intercambio genético entre las colonias, y restringe la capacidad de dispersión que puedan tener los fragmentos hacia áreas adyacentes (Harrison y Wallace, 1990; Highsmith, 1982). Además, se tienen estudios que demuestran que la continua fragmentación de una colonia de esta especie puede producir la reducción o completa inhibición de la producción de gametos, y por lo tanto disminución en la actividad reproductiva (Zakai *et al.*, 2000; Cummings, 2002). En Bahía La Entrega, en estudios posteriores sería conveniente cuantificar la tasa de fragmentación y ver si esta se encuentra directamente relacionada con los cambios en la cantidad de gametos que generan las colonias.

El comportamiento reproductivo observado en esta especie en Bahía La Entrega fue diferente a lo encontrado tanto en *Porites panamensis* como en *Pavona gigantea*, ya que a partir de no encontrarse gametos durante un periodo completo de estudio (Ver. Rodríguez-Troncoso, 2004), al siguiente año se observaron gametos que aunque no maduraron si estuvieron presentes en la mayoría de las colonias. Con esto, se podría inferir que las colonias pudieron estar bajo algún tipo de estrés (como es el fenómeno del ENSO durante el año anterior), provocando que no produjeran gametos durante todo un periodo anual y que durante el segundo las condiciones hayan sido las 'normales' para que esta especie formara gametos. Esto se deduce ya que varios autores han mencionado como cambios asociados a fenómenos como el ENSO pueden provocar condiciones poco favorables no solamente en la reproducción, sino en todas las actividades fisiológicas y reproductivas de las colonias e inclusive afecta a los organismos recién reclutados. (Knowlton, 2001; Edmunds, 2005; Harley *et al.*, 2006). Sin embargo, ahora puede ser que se encuentre en un periodo de recuperación y por lo tanto, no se debe descartar que en años próximos se puedan esperar desoves en esta localidad.

6.5 Implicaciones del comportamiento reproductivo de las tres especies de corales en el Pacífico Mexicano.

Las características reproductivas encontradas en las tres especies de coral formadoras de arrecife en Bahía La Entrega, al sur del Pacífico Mexicano presentan variaciones interespecíficas y temporales, las cuales se ven reflejadas en sus periodos gametogénicos y el éxito sexual reproductivo en la localidad. Estas diferencias entre especies, son debidas, entre otras cosas a las variaciones oceanográficas y a las características del hábitat dentro del área (Ver. Leyte-Morales, 2001). Lo anterior, hace necesario documentar de manera más precisa y continua parámetros como variación de la temperatura con la profundidad, considerando a su vez la distribución particular que tiene cada una de las especies (Ver. Glynn y Leyte-Morales, 1997). Esto permitiría tener un conocimiento mejor integrado de las respuestas fisiológicas de cada especie. Asimismo, se encontró una variación regional a lo largo del Pacífico Mexicano en las tres especies estudiadas (Ver. Presente estudio, Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo, 2004; Rodríguez-Troncoso, 2004 y Mora-Pérez, 2005). Con esto resulta evidente que las condiciones oceanográficas de cada localidad influyen directamente en el comportamiento reproductivo de cada especie, y por lo tanto, cada especie desarrolla adaptaciones a las condiciones del área en la que se encuentra (Ver. Tanner, 1996; Harrison y Wallace, 1990; Sorokin, 1995), mas aún considerando la plasticidad con que reproductivamente se comportan los corales.

Por ejemplo, *Porites panamensis* es la única especie en la que se logró documentar reproducción sexual exitosa en todo el Pacífico Mexicano (Ver. Presente estudio; Vizcaíno-Ochoa, 2003; Mora-Pérez, 2005). El asociar la temporalidad reproductiva con las características oceanográficas de la región, nos permitirá establecer si estas larvas alimentan por medio de la dispersión a áreas o regiones adyacentes lo cual apoyaría la posibilidad de que existe un flujo genético entre las poblaciones de comunidades coralinas a lo largo del Pacífico Mexicano.

En cambio *Pocillopora damicornis* que es la especie con mayor cobertura y con patrones reproductivos ampliamente descritos (Ver. Stoddart, 1983; Stoddart y Black, 1985; Richmond y Hunter, 1990; Glynn *et al.*, 1991), es la que presentó dentro del área de estudio un comportamiento reproductivo sin una periodicidad definida y hasta el momento no hay evidencia de reproducción sexual exitosa en todo el Pacífico Mexicano (Ver. Vizcaíno-Ochoa, 2003; Chávez-Romo, 2004; Rodríguez-Troncoso, 2004). Cabe señalar que en todos los casos la relación que se ha establecido con los patrones oceanográficos ha sido pobre, ya que en la mayoría de las localidades, el registro de las variables físicas es escaso o estos, se derivan de estudios que han caracterizado a esa zona en periodos anteriores a los periodos de muestreo de los corales.

Los datos generados en la presente investigación y los generados en otros estudios previos en el Pacífico Mexicano, hasta el momento solamente han establecido la presencia o ausencia de gametos en las especies

estudiadas, sin embargo, debido al escaso registro de datos ambientales en las diferentes zonas (registros continuos de temperatura, nutrientes, etc.) , no se ha logrado establecer como se han mantenido las poblaciones de las tres principales especies formadoras de arrecife y si interacciones entre estas áreas o con poblaciones mas lejanas como son las del Pacífico Oriental Tropical, en las cuales se pueden observar estas mismas especies con características reproductivas distintas (Ver. Glynn *et al.*, 1991; 1994; 1996).

Por esto, el estudio de localidades que se encuentren contiguas, no solamente de aspectos ecológicos del arrecife sino relacionados de una manera integral con la oceanografía costera de cada localidad, ayudará a poder establecer de manera más clara como van cambiando las conductas reproductivas de las poblaciones coralinas en cada región y con respecto a la latitud. Esto permitirá establecer la línea base de conocimientos para tratar de entender a diferentes escalas (local, regional, y global), la respuesta que tienen estos ecosistemas ante cambios oceanográficos anuales, y con un monitoreo a largo plazo, como se han comportado ante fenómenos como son El Niño, fenómenos interdecadales y finalmente hasta poder pronosticar el probable comportamiento de estas comunidades ante el cambio global o la creciente emisión de contaminantes, y poder ofrecer alternativas de manejo y conservación en la región.

7. Conclusiones.

- ✓ *Pocillopora damicornis*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*, en la zona de Bahía La Entrega, presentaron un ciclo de gametogénesis distinto en los dos años de muestreo.
- ✓ Se encontró una relación directa entre el aumento en la temperatura y la actividad gametogénica en las tres especies estudiadas.
- ✓ *Porites panamensis*, se caracterizó como una especie gonocórica con desarrollo asincrónico y gametos presentes durante la mayor parte del año.
- ✓ Las plánulas observadas durante el periodo del muestreo son evidencia de que ésta es una especie incubadora con reproducción sexual exitosa en la localidad estudiada.
- ✓ *Pavona gigantea* se caracterizó como una especie con comportamiento tanto gonocórico como hermafrodita, presencia de gametos durante gran parte del año y desarrollo asincrónico.
- ✓ En esta especie se observó gametogénesis, pero no desove.
- ✓ *Pocillopora damicornis* se caracterizó como una especie hermafrodita pero no hay evidencia de desove.
- ✓ Debido a que en una primera investigación se encontró ausencia total de gametos y en el siguiente muestreo se observó gametogénesis, se considera la posibilidad de que esta especie se encuentre en fase de

recuperación y que pueda en un futuro, madurar sus gametos y generar desoves.

- ✓ El comportamiento reproductivo de las tres especies no es totalmente diferente a lo reportado en otras localidades, ya que comparten algunas características con otras comunidades del Pacífico Mexicano y con el Pacífico Oriental Tropical.

8. Recomendaciones.

La mayor parte de las recomendaciones que se pueden hacer en este trabajo se discutieron previamente.

Es necesario seguir los muestreos en las tres localidades, con el fin de llevar un seguimiento más detallado del ciclo reproductivo de las tres especies a lo largo del Pacífico Mexicano, ya que en algunas localidades se tienen los datos de un año y, se desconoce si en estos casos existe la misma variación anual en el ciclo reproductivo como se encontró en Bahía La Entrega. Además el obtener muestras en periodos más cortos cuando hay presencia de ovocitos maduros, ayudaría a tener datos más completos sobre el tiempo que estos tardan en madurar. Se debe recalcar, la importancia de monitorear la mayor cantidad de aspectos oceanográficos de cada zona, no solamente la temperatura, sino el pH, salinidad, oxígeno disuelto, cantidad de nutrientes, etc. Ya que con estos datos se podría establecer la respuesta del organismo ante los cambios ya que influyen a todo su ambiente.

Además, debido a que estos son ecosistemas altamente diversos y productivos, es importante relacionar todo esto a nivel de ecosistema, y con todos los datos tomados tratar de explicar los cambios que estas comunidades (tanto corales como organismos asociados a estos), tendrán ante fenómenos oceanográficos como son los cambios anuales, decadales, el fenómeno de El Niño o el Cambio Climático Global.

9. Literatura citada.

- Álvarez, L. G., A. Badan-Dangon y A. Valle. 1989. On coastal currents off Tehuantepec. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 29:89-96.
- Ayre, D. J., T. P. Huges, y R. J. Standish. 1997. Genetic differentiation, reproductive mode, and gene flow in the brooding coral *Pocillopora damicornis* along the Great Barrier Reef, Australia. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 159:175-187.
- Badan, A. 1997. La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. P: 99-112 En: **Contribuciones a la Oceanografía Física en México: Monografía No. 3 (F. Lavín ed.)**. Unión Geofísica Mexicana.
- Barranco-Servín, L. M. 2004. Variación temporal y espacial en la Ictiofauna asociada al arrecife de coral, en la bahía de 'La Entrega' Huatulco, Oaxaca. **Tesis de Licenciatura**. UMAR. 66 pp.
- 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**. UABCS. 79 pp.
- Chorensky, E. A. y E. C. Peters. 1987. Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites asteroides*. **Biol. Bull.** 172:161-177.
- Cortés, J. 1986. Biogeografía de corales hermatípicos: El Istmo Centro Americano. **Ana. Inst. Cienc. Mar. Limnol.** UNAM. 13:297-304.

- Cortés, J. 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. **Coral Reefs**. 16:39-46.
- Cumming, R. L. 2002. Tissue injury predicts colony decline in reef-building corals. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 242: 131-141.
- Cupul-Magaña, A. L., O. S Aranda-Mena, P. Medina-Rosas y V. Vizcaino-Ochoa. 2000. Comunidades coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, Mexico. *Revista Mexicoa*.1:14-22.
- Dana, T. F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. **Mar. Biol.** 33:355-374.
- Edmunds, P. J. 2005. Effect of elevated temperature on aerobic respiration on coral recruits. **Mar. Biol.** 146: 655-663.
- Fadlallah, Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. A review. **Coral Reefs**. 2:129-150.
- Fan, T. Y. y C. F. Dai. 1995. Reproductive ecology of the scleractinian coral *Echinopora lamellose* in northern and southern Taiwan. **Mar. Biol.** 123: 565-572.
- Fiedler, P. C. 1992. Seasonal Climatologies and Variability of Eastern Tropical Pacific Surface Waters. **NOAA. Technical Report. NMFS109 Southeast Fisheries Science Center**. California, 65 pp.
- Fiedler, P. C. 2002. Enviromental changes in eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 244:265-283.

- García, E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. Inst. Geogr. UNAM. 264 pp.
- Gittings, S. R., G. S. Boland, K. J. P. Deslarzes, Ch. L. Combs, B. S. Holland y T. J. Bright. 1992. Mass spawning and reproductive viability of reef corals at the east flower garden bank, northwest Gulf of Mexico. **Bull. Mar. Sci.** 5(3): 420-428.
- Glynn, P. W., R. Stewart y J. McCosker. 1972. Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution and predators. **Geol. Rundschau.** 61: 483-519.
- Glynn, P. W. y I. G. Macintyre. 1977. Growth rate and age of the coral reefs on the Pacific coast of Panama. **Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.** 2:251-259.
- Glynn, P. W. y G. M. Wellington. 1983. **Corals and coral reefs of the Galapagos Islands**. University of California. Berkley. 330 pp.
- Glynn, P. W. y Leyte-Morales, G. E. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of California. **Rev. Biol. Trop.** 45(3):1033-1047.
- Glynn, P. W., N. J. Gassman, C. M. Eakin, J. Cortes, D. B. Smith y H. M. Guzmán. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Island (Ecuador). I. Pocilloporidae. **Mar. Biol.** 109:355-368.

- Glynn, P. W., S.B. Colley, C. M. Eakin, D. B. Smith, J. Cortés, N. J. Gassman, H. M. Guzmán, J. B. Del Rosario y J. S. Feingold. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá and Galápagos Island (Ecuador). II. Poritidae. **Mar. Biol.** 118:191-208.
- Glynn, P. W., S.B. Colley, N.J. Gassman, K. Black, J. Cortés y J. L. Maté. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galápagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*).
- Glynn, P. W. y J. S. Ault. 2000. A biogeographic análisis and review of the far eastern Pacific coral reef region. **Coral Reefs**. 19:1-23
- Goffredo, S., J. Radectić, V. Airi y F. Zaccanti. 2005. Sexual reproduction of the solitary subset cup coral *Leptopsamia pruvoti* (Scleractinia: Dendrophylliidae) in the Mediterranean. 1. Morphological aspects of gametogenesis and ontogenesis. **Mar. Biol.** 147:485-495.
- Goffredo, S., S. Arnore y F. Zaccanti. 2002. Sexual reproduction in the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 229:83-94.
- Grigg, R. W. y R. Hey. 1992. Paleocenography of the Tropical Eastern Pacific Ocean. **Science**. 255:172-178.
- Harley, C. D. G., A. R. Hughes, D. M. Hultgren, b. G. Miner, C. B. B. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek y S. L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. **Ecology Letters**. 9:228-241.

- Harii, S. H., 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.
- 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.
- Harrison, P. C., R. C. Babcock, G. D. Bull, J. K. Oliver, C. C. Valle y B. L. Willis. 1984. Mass spawning in tropical reefs corals. **Science**. 464: 221-224.
- Harrison, P. C. 1985. Sexual characteristics of scleractinian corals: systematic and evolutionary implications. **Proc. 5th Coral Reef Cong. Tahiti**. 4: 337-342.
- Harrison, P. C. y C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. P. 133-207. En: **Ecosystems of the world 25. Coral Reefs (Z. Dibinsky, ed.)**. Elsevier. Amsterdam.
- Heck, K. L. y McCoy E. D. 1978. Long-distance dispersal and the reef-building corals of the eastern Pacific. **Mar. Biol.** 48:348-356.
- Heltzel, P. S. y R. C. Babcock. 2002. Sexual reproduction, larval development and benthic planulae of the solitary coral *Monomyces rubrum* (Scleractinia: Anthozoa). **Mar. Biol.** 140: 659-667.

- Hernández-Ballesteros, L. M. 2002. Aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales zooxantelados (Anthozoa:Scleractinia) en el arrecife de La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. **Tesis de Maestría**. UMAR. 70 pp.
- Heyward, A. J. y R. C. Babcock. 1986. Self- and cross- fertilization in scleractinian corals. **Mar. Biol.** 90: 191-195.
- Highsmith, R. C. 1982. Reproduction by fragmentation in Corals. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 7: 207-226.
- Hughes, T. P., A. H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connolly, C. Folkie, R. Grosberg, O. Hoegh-Guildberg, J. B. C. Jackson, J. Kleypas, J. M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S. R. Palumbi, J. M. Pandolfi, b. Rosen y J. Roughgarden. 2003. Climate Change, Human Impacts and the Resilience of Coral Reefs. **Science**. 301: 929-933.
- Humanson, G. L. 1967. Animal tissue technique. W. H. Freeman and Company, U.S.A. 596 pp.
- Isomura, N., M. Nishihira. 2001. Size variation of planulae and its effect on the lifetime of planulae in three pocilloporid corals. **Coral Reefs**. 20: 309-315.
- Jokiel, P. L. 1985. Lunar periodicity of planulae release in the reef coral *Pocillopora damicornis* in relation to various environmental factors. Proc. 5 th Coral Reef Congr. French Polinesia. 4: 307-312.
- Knowlton, N. 2001. The future of coral reefs. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**. 98: 5419-5425.

- Knowlton, N. y J. B. C. Jackson. 2001. The Ecology of Coral Reefs. P. 395-421.
En: **M. Bertness, S. Gaines y M. Hay eds.** Marine Community Ecology.
Snauer Associates, Inc. E.U.A.
- Kojis, B. L. y N. J. Quinn. 1981a. Aspects of sexual reproduction and larval development in the shallow water hermatypic coral *Goniastrea asutrelensis*. **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.
- Kruger, A. y M. H. Schleyer. 1998. Sexual reproduction in the coral *Pocillopora verrucosa* (Cnidaria:Scleractinia) in KwaZulu-Natal, South Africa. **Mar. Biol.** 132:703-710.
- Lavin, M. F., J. M. Robles, M. L. Argote, E. D. Barton, R. Simth, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H. S. Velez y J. Garcia. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. *Rev. Cien. Des.* 103 (XVIII): 97-107.
- Levinton, J. S. 1995. **Marine Biology.** Function, biodiversity, ecology. Oxford University Press. New York. 420 pp.
- Levitan, D. R. 1996. Predicting optimal and unique egg sizes in free-spawning marine invertebrates. **Am. Nat.** 148(1): 174-188.
- 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.** UMAR, 94 pp.

- López-Pérez, R. A. y H. Reyes-Bonilla. 2003. The taxonomic status of *Porites sverdrupi*, an endemic coral of the Gulf of California. **Cien. Mar.** 29(4B): 677-691.
- Martin-Chavez, E. 1986. Gametogenesis and origin of planulae in the hermatipic coral *Pocillopora damicornis*. En: **P. L. Jokiel, R. H. Richmond and R. A. Rogers (Eds). Coral Reef Population Biology** Hawaii Inst. Mar. Biol. Tech. Rep. No. 37:193-205.
- Maté, J. L. 2003. Ecological, genetic and morphological differences among three *Pavona* (Cnidaria:Anthozoa) species from the Pacific coast of Panama. I. *P. varians*, *P. chiriquiensis* and *P. frondifera*. **Mar. Biol.** 142:427-440.
- McCoy, E. D. y Heck, K. L. 1976. Biogeography of corals, seagrasses and mangroves: an alternative to the center of origin concept. **Syst. Zool.** 25:201-210.
- McGuire, M. P. 1998. Timing of larval release by *Porites asteroides* in the northern Florida Keys. **Coral Reefs.** 17:369-375.
- Medina-Rosas, P. M., J. D. Carriquiry y A. L. Cupul-Magaña. 2005. Reclutamiento de *Porites* (Scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997-98 en Bahía de Banderas, Pacífico Mexicano. **Cien. Mar.** 31:103-109.
- McPhaden, M. J. 2004. Evolution of the 2002/03 El Niño. **Am. Meteor. Soc.** 85(5): 677-695.
- Miller, K. C. y C. Mundy. 2003. Rapid settlement y broadcast spawning corals: implications for larval dispersal. **Coral Reefs.** 22:99-106.

- Mitchell-Arana, L. M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca. **Tesis de Licenciatura**. UNAM. 74 pp.
- Molina-Cruz, A. y M. Martínez-López. 1994. Oceanography of the Gulf of Tehuantepec, Mexico, indicated by Radiolaria remains. **Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology**. 110:179-195.
- Morales L. de B. M., D. Oliveira y C. Barrerira. 2003. Sexual reproduction of the Brazillina reef coral *Siderastrea stellata* Verrill 1868 (Anthozoa, Scleractinia). **Bull. Mar. Sci.** 73:713-724.
- Morales-Vallín, L. E. 2002. Estructura de tallas, distribución espacial y sobrevivencia de corales juveniles del coral *Pocillopora* Lamark 1816 (Anthozoa: Scleractinia), en Bahías de Huatulco, Oaxaca. **Tesis de Licenciatura**. UMAR. 86 pp.
- Mora-Pérez, M. G. 2002. Reclutamiento sexual y asexual de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) en seis arrecifes coralinos de la costa de Oaxaca, Mexico. **Tesis de Licenciatura**. UMAR. 70 pp.
- Mora-Pérez, M. G. 2005. Biología reproductiva del coral *Porites panamensis* Verrill 1866 (Anthozoa:Scleractinia), en la Bahía de la Paz, Baja California Sur, Mexico. **Tesis de Maestría**. IPN-CICIMAR. 81 pp.
- Neves, E. G. y D. O. Pires. 2002. Sexual reproduction of Brazilian coral *Mussismilia hispida* (Verrill, 1902). **Coral Reefs**. 21:161-168.
- Nybbakken, J. W. 1993. **Marine Biology an Ecological Approach**. 3a ed. Harper Collins College Publishers. U.S.A. 462 pp.

- Odgen, J. C. 1997. Ecosystem interaction is the tropical coastal seascape. p. 288-297 En: **C. Birkeland (ed). Life and Death of Coral Reefs.** Chapman y Hall. E. U. A.
- Pires, D. O. C. B. Castro, C. C. Ratto. 1999. Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*. **Mar. Biol.** 135(3): 463-471.
- Podolsky, R. D. y R. R. Stathmann. 1996. Evolution of egg size in free-spawners: consequences of the fertilization-fecundity trade-off. **Am. Nat.** 148(1): 160-173.
- Reyes-Bonilla, H. y R. A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. **Cien. Mar.** 24: 211-224.
- Reyes-Bonilla, H. y L. E. Calderón-Aguilera. 1994. Parámetros poblacionales de *P. panamensis* (Anthozoa: Scleractinia) en el arrecife de Cabo Pulmo, México. **Rev. Biol. Trop.** 42:121-128.
- Reyes-Bonilla, H., J. D. Carraquira, G. E. Leyte-Morales y A. L. Cupúl-Magaña. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of Mexico. **Coral Reefs.** 21:368-372.
- Richmond, R. H. y P. J. Jokiel. 1984. Lunar periodicity in larval release in the reef coral *Pocillopora damicornis* at Enewetak and Hawaii. **Bull. Mar. Sci.** 34: 280-287.

- Richmond, R. H. 1987. Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*. **Bull. Mar. Sci.** 41:594-604.
- Richmond, R. H. y C. L. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 60:185-203.
- Richmond, R. H. 1993. Coral Reefs: Present Problems and Future Concerns Resulting from Anthropogenic Disturbance. **Amer. Zool.** 33: 524-536.
- Rinkevich, B. y Y. Loya. 1979b. The reproduction of the Red Sea Coral *Stylophora pistillata*. II. Synchronization in breeding and seasonality of plánulas shedding. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 1:145-152.
- Roden, G. I. 1961. Sobre la circulación producida por el viento en el golfo de Tehuantepec y sus efectos sobre las temperaturas superficiales. **Geofísica Internacional.** 1:55-72.
- Roden, G. I. 1962. Aspectos oceanográficos del Pacífico ecuatorial oriental. **Geofísica Internacional.** 4:77-92.
- Rodríguez-Troncoso, A. P. 2004. Caracterización del ciclo reproductivo de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758), en el arrecife de La Entrega, Oaxaca, México. **Tesis de Licenciatura.** UMAR. México. 62 pp.
- Secretaría de Marina. 1978. **Temperatura y salinidad de los Puertos de México en el Océano Pacífico.** Secretaría de Marina/Dirección general de Oceanografía. México. 45 pp.

- Sier, C. J. S. y P. J. W. Olive. 1994. Reproduction and reproductive variability in the coral *Pocillopora verrucosa* from the Republic of Maldives. **Mar. Biol.** 118:713-722.
- Smith, D. B. 1991. The reproduction and recruitment of *Porites panamensis* Verrill at Uva Island, Pacific Panama. **Tesis de Maestría**. Univ. Miami. 64 pp.
- Sorokin, Y. I. 1995. **Coral Reef Ecology**. 2a imp. Springer, E.U.A. 426 pp.
- Stoddart, J. A. 1983. Asexual production of planulae 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, P. M. 1986. Reproductive Ecology of Caribbean reefs corals. **Coral Reefs**. 5:43-54.
- Szmant-Froelich, A., M. Reutter y S. Riggs. 1985. Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): Lunar patterns of gametogenesis, embryogenesis and planulation in Puerto Rico. **Bull. Mar. Sci.** 37:880-892.
- Tanner, 1996. Seasonality and lunar periodicity in the reproduction of Pocilloporid corals. **Coral Reefs**. 15:59-66.
- Trasviña, A. y E. D. Barton. 1997. Los 'Nortes' del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. P. 25-46. En: **F. Lavín (ed). Contribuciones a la oceanografía física en México: Monografía No. 3**. Unión Geofísica Mexicana.

- Vermeji, M. J. A., E. Sampayo, K. Bröker 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.
- Veron, J. E. N. 1995. **Corals In Space And Time: The Biogeography And Evolution Of The Scleractinia**. Constock/Cornell. Ithaca. 321 pp.
- Veron, J. E. N. y Pichon. 1976. **Scleractinia of Esatern Australia. Part I. Families Thamnasteriidae, Strocoeniidae y Pocilloporidae**. Aus. Int. Mar. Monog. Ser. Vol 1. 56 pp.
- Vizcaíno-Ochoa, V. 2003. Biología reproductiva de tres especies de corales formadores de arrecifes en Bahía Banderas, México. **Tesis de Maestría**. UABC, 74 pp.
- Wallace, C. C. 1988. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of coral genus *Acropora*. **Mar. Biol.** 88:217-223.
- Ward, S. 1992. Evidence for broadcast spawning as well as brooding in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. **Mar. Biol.** 112:641-646.
- Ward, S. 1995. The effect of damage on the growth, reproduction and storage of lipids in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). **Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 187: 193-206.
- Whitaker, K. 2006. Genetic evidence for mixed modes of reproduction in the coral *Pocillopora damicornis* ant its effect on population structure. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 306: 115-124.

- Willet, C. S. y R. R. Leben. 1997. Anticlonic eddies in the eastern tropical Pacific Ocean, Part 1: A census from satellite altimetry and drifting buoy observations. **Jour. Of Geoph. Research.** 101:720-731.
- Wourms, J. P. 1987. Oogenesis. P: 50-179. En: **A. Grese, J. Pearse y V. B. Pearse (eds). Reproduction of Marine Invertebrates. Vol IX. Cap. 2..** Blackwell Scientific Publications. U.S.A.
- Wyrtki, K. 1965. The annual and semiannual variation of sea surface temperature in the north Pacific Ocean. **Limnology and Oceanography.** 10:307-313.
- Wyrtki, K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Pacific Ocean. **Journ. Of Ocean. and Limn.** 1:117-147.
- Zakai, D., O. Levy, N. E. Chadwick-Furman. 2000. Experimental fragmentation reduces sexual reproductive output by the reef building coral *Pocillopora damicornis*. **Coral Reefs.** 19: 185-188.
- Zamorano, P. y G. E. Leyte-Morales. 2005a. Cambios en la diversidad de equinodermos asociados al arrecife coralino de La Entrega, Oaxaca, México. **Ciencia y Mar.** IX 27: 19-28.
- Zamorano, P. y G. E. Leyte-Morales. 2005b. Densidad poblacional de cuatro especies de erizos (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. **Oceanidades.** 20(2): en prensa.
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical Analisis.** 4ª ed. Prentice Hall. E. U. A. 663 pp.

Anexo I. Técnica histológica utilizada para las muestras de *Pocillopora damicornis*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*.

1. Sumergir las muestras en solución Zenker durante 18 horas. Se mezclan en 1 lt de agua de mar filtrada: 25 g dicromato de potasio, 45 g de cloruro mercúrico, 10 g de sulfato de sodio, 50 ml Ac. Acético Glacial.
2. Enjuagar en agua corriente 8 horas.
3. Preservarlos en alcohol al 70%.
4. Descalcificar. El tiempo es variable, por lo que se debe hacer un monitoreo continuo de las muestras. La solución descalcificadora consta de: 100 ml de Ac. Hidroclorhídrico, 0.7 g EDTA, 0.14 g Tartrato de Sodio, 0.0008 Tartrato de potasio de sodio diluido en 1 lt de agua destilada.
6. Enjuagar el excedente en agua corriente.
7. Preservar en alcohol al 70%.
 8. Deshidratación. En este caso se utilizaron 12 pasos los cuales constaron de 10 en alcohol y 2 en parafina.
8. Tinción de Mallory Heindenhain.
 - ✓ Eliminar la parafina dejando las muestras durante dos horas en la estufa y posteriormente sumergirlas en Hemo-De® durante 3 horas.
 - ✓ Sumergir en alcohol al 95% durante 5 min.
 - ✓ Sumergir en alcohol al 70% durante 5 min.
 - ✓ Hidratar las muestras por ambos lados con agua destilada durante 5 min.

- ✓ Sumergir durante 7 minutos en una solución de alcohol al 80% con cristales de yodo (5 g de cristales de yodo por cada 1000 ml de alcohol 80%) para de esta manera remover el HgCl_2 .
- ✓ Enjuagar en alcohol 80%.
- ✓ Sumergir en una solución de tiosulfato y alcohol al 80% (5 g de tiosulfato de sodio por cada 1000 ml de alcohol 80%) durante 3.5 min.
- ✓ Enjuagar en agua corriente.
- ✓ Sumergir en el colorante azocarmín (1.5 g de azocarmín por cada 200 ml de agua destilada) durante 45 minutos colocándolos en una estufa con una temperatura constante de 60°C .
- ✓ Enjuagar en alcohol anilina (1 ml de aceite de anilina por cada 100 ml de alcohol al 95%).
- ✓ Sumergir en alcohol ácido (1 ml de ácido acético glacial por cada 100 ml de alcohol al 95%) durante 2.5 min.
- ✓ Sumergir en ácido fosfotúngstico (5 g de ácido fosfotunstico por cada 100 ml de agua destilada) durante 5 minutos.
- ✓ Fijar en una solución de azul anilina (0.5 g), naranja g (2.0 g) y ácido acético glacial (8 ml) diluido en agua destilada (100 ml) durante 2 min.
- ✓ Aclarar en alcohol al 95%
- ✓ Diferenciar en alcohol 100%.
- ✓ Tratar con hemo-de (sustituto de xilol) durante 15 min.
- ✓ Montaje. La muestra fue montada con resina para montaje ultratransparente.

Anexo II Registros documentados referentes al diámetro de los ovocitos en las especies a) *Porites panamensis*, b) *Pavona gigantea* y c) *Pocillopora damicornis* en el Pacífico Este.

a) *Porites panamensis*.

Autor	Estadio de Desarrollo (medidas en μm)			
	I	II	III	IV
Smith (1991)	5-10	20-60	60-200	< 250
Vizcaíno-Ochoa (2003)	26-34	> 40	*	*
Mora-Pérez (2005)	*	55-77	*	*
Presente estudio.	*	17-59	85-160	150-190

*. No hay registros.

b) *Pavona gigantea*

Autor	Estadio de Desarrollo (medidas en μm)			
	I	II	III	IV
Glynn <i>et al.</i> (1996)	*	< 40	30-300	*
Vizcaíno-Ochoa (2003)	*	< 40	< 100	*
Presente estudio.	*	*	53-79	*

*. No hay registros.

C) *Pocillopora damicornis*

Autor	Estadio de Desarrollo (medidas en μm)			
	I	II	III	IV
Glynn <i>et al.</i> (1991)	< 20	20-40	30-250	*
Vizcaíno- Ochoa (2003)	< 20	< 60	> 60	*
Chávez- Romo (2004)	18	35	55	*
Presente estudio.	< 30	25-35	50-70	*

*No hay registros.