



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

DIMORFISMO SEXUAL DE LOS CARACTERES
MORFOLÓGICOS DEL CORAL *Porites panamensis*
VERRIL, 1866 EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología marina)

Presenta

PEDRO CUAUHTÉMOC GONZÁLEZ ESPINOSA

La Paz, Baja California Sur, Febrero de 2015

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 6 del Mes de Enero del 2015, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Dimorfismo sexual de los caracteres morfológicos del coral *Porites panamensis* Verril, 1866 en el Golfo de California"

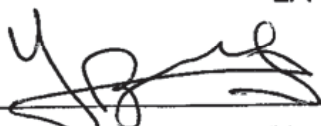
Presentada por el alumno:

Pedro Cuauhtémoc González Espinosa

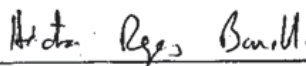
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN BIOLOGÍA MARINA

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


LA COMISION REVISORA



Dr. Eduardo F. Balart Páez
DIRECTOR DE TESIS



Dr. Héctor Reyes Bonilla
CO-TUTOR



Dr. Salvador E. Lluch Cota
CO-TUTOR



DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Director de tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S C. La Paz B.C.S., México.

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Co-Tutor

Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., México

Dr. Salvador E. Lluch Cota

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S C. La Paz B.C.S., México.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Dr. Salvador E. Lluch Cota

JURADO DEL EXÁMEN

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Dr. Salvador E. Lluch Cota

SUPLENTE

Dra. Ma. Dinorah Herrero Perezrul

Resumen

Los corales del género *Porites* son considerados como uno de los principales constructores de arrecifes en todo el mundo y uno de los dominantes en las comunidades coralinas del Pacífico oriental. En este último se distribuyen desde el alto Golfo de California hasta Colombia, estando representados por 14 especies nominales, siendo *Porites panamensis* una de las más abundantes. *P. panamensis* es un coral de crecimiento masivo, aunque puede desarrollar crecimiento columnar, y reproductivamente es una especie gonocórica incubadora, liberando una larva plánula desarrollada lista para asentarse. A partir de su reclutamiento en los fondos costeros lleva una vida sésil que es directamente influenciada por condiciones ambientales como la temperatura superficial del mar (TSM), saturación de aragonita (Ω_{ar}), sedimentación, y concentración de nutrientes, entre otros. Un estudio reciente en el Golfo de California encontró que las tasas de elongación y calcificación de las colonias son significativamente mayores en machos que en hembras. La hipótesis sugerida fue que existe un gasto energético diferencial asociado a la reproducción entre machos y hembras, invirtiendo estas últimas menos energía en crecimiento esquelético. Este trabajo plantea que las demandas asociadas con el alojamiento de la plánula, también podrían reflejarse en un dimorfismo sexual de los caracteres morfológicos del coral. Para probar esta hipótesis se muestrearon fragmentos de colonias de *P. panamensis* en tres localidades del Golfo de California: Bahía de Los Ángeles (BLA), Bahía Concepción (BCO) y Bahía de La Paz (BLP). Las muestras fueron sexadas siguiendo protocolos histológicos convencionales, y se exploraron doce caracteres morfológicos y morfométricos a nivel de coralite. Tres de los caracteres utilizados fueron útiles para discriminar el sexo de los coralites, siendo el diámetro del coralite el que mayor peso tuvo. El análisis morfométrico demostró la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras de *Porites panamensis* en una de las tres localidades de estudio (BLP). Así mismo, se encontraron diferencias significativas latitudinales entre las hembras de

las diferentes localidades y lo mismo entre los machos de la zona de estudio. Se concluye que la existencia de dimorfismo sexual en BLP sigue la pauta enmarcada en la hipótesis del alojamiento de la larva, mientras que en las dos localidades norteñas (BCO y BLA) algunos factores ambientales se imponen sobre las condiciones que regulan al coralite para la sobrevivencia del pólipo.

Palabras claves: Dimorfismo sexual, morfología coralina, especie incubadora, condiciones ambientales.

Abstract

Corals of the genus *Porites* are considered as one of the main reef builders around the world and one of the dominant in the coral communities in the eastern Pacific. In the eastern Pacific it is distributed from the upper Gulf of California to Colombia and it is represented by 14 nominal species, being one of the most abundant *Porites panamensis*. In general, this species has a massive growth, but can also be found columnar growth; its sexual reproduction is as a gonochoric and brooder species that release a well-developed planula larva ready to settle. Once the planula is recruited in coastal zones, it starts a sessile life directly influenced by environmental conditions such as sea surface temperature (SST), aragonite saturation (Ω_{ar}), sedimentation rate, and nutrient concentration, among others. A recent study of *P. panamensis* in the Gulf of California found that rates of elongation and calcification of the colonies are significantly higher in males than in females. The suggested hypothesis was that the energy expenditure associated with reproduction between males and females is quite different; females invest more energy in reproduction than in skeletal growth. This paper discusses that the demand of guarding a planula also be could reflected in a sexual dimorphism of morphological characters of coral. To test this hypothesis, fragments of colonies of *P. panamensis* were sampled at three locations in the Gulf of California: Bahía de Los Angeles (BLA), Bahía Concepción (BCO) and Bahía de La Paz (BLP). Samples were sexed following standard histological protocols. Twelve morphological and morphometric structures were measured at corallite level. Only three characters were useful to discriminate the sex of corallites, being the diameter of corallite the most important. The morphometric analysis indicated statistically significant differences between males and females of *Porites panamensis* in one of the three study sites (BLP). Latitudinal significant differences between females of different localities were also found and the same occurred among males. It is concluded that the existence of sexual dimorphism in BLP follows the initial hypothesis of the necessity of more volume to house the planula,

while in the northern sites (BCO and BLA) the environmental factors imposed the conditions governing the corallite shape and size for the survival of the polyp.

Key words: Sexual dimorphism, coral morphology, brooder coral species, environmental conditions.

Dedicatoria

Solo nos debemos a nuestros padres, maestros, hermanos, amigos y a todas las personas con la que compartimos algún instante de nuestra vida.

Lo que somos hoy y seremos mañana es gracias a ellos, para todos ellos son estas líneas.

Agradecimientos

Al CONACYT por la beca otorgada número 488156. Al proyecto SEP-CONACYT 157993: “Efecto de la acidificación del océano en los arrecifes del Pacífico mexicano: paisaje genético, reconstrucción climática y crecimiento coralino”, cuyo financiamiento hizo posible la realización de esta tesis. Asimismo se agradece al proyecto EP0.02 del Programa de Ecología Pesquera por el apoyo logístico en las salidas de campo.

Al Dr. Eduardo Francisco Balart Páez por su considerada dirección. Gracias ¡Doc! por su tiempo, paciencia, dedicación y por su gratificante tutoría. Por todas las correcciones, sugerencias, consejos y puntos de vista expresados durante la realización de este trabajo. Por su apoyo integral en aspectos académico, profesional, moral y personal.

A los miembros del comité revisor;

Dr. Salvador Lluch Cota, “Chava Lluch” por tus valiosos consejos y sugerencias. Por las amenas pláticas siempre con el ánimo de realizar un buen trabajo. Dr. Héctor Reyes Bonilla por tu intrínseca manera de instruir e indicar como se hace una investigación y por brindarme un espacio en tu laboratorio en parte de la escritura de esta tesis.

Al Dr. Francisco Magallón Barajas por su apoyo moral, personal y espiritual. Por las largas pláticas que terminan siempre con una sonrisa. ¡Por su ConCiencia!

A mis amigos y colegas;

David Paz García por su inigualable disposición de apoyo y amistad, siempre buscando la superación y excelencia. A Rafa Cabral por estar siempre dispuesto a ayudar a que este trabajo fuera óptimo.

A Noemí Bocanegra Castillo por su apoyo en el trabajo en el Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes durante las sesiones de fotografía, a María Eulalia Meza Chávez, a María del Carmen Rodríguez Jaramillo por el apoyo en la preparación y procesamiento de muestras en el Laboratorio de Histología e Histoquímica. A Sergio Scarry González Pelaez por ayudarme en el uso de la cámara digital, y ponerla a disposición. A Alejandra Mazariegos, del Laboratorio de Macroalgas, por el apoyo con el microscopio estereoscópico.

A Ely por su apoyo incondicional en cualquier momento, por sus sugerencias y comentarios; gracias por brindarme de tu tiempo para procurar opiniones y puntos de vista que enriquecieron siempre mi persona.

A mis amigos de LAVISA y CICESE por compartir su tiempo. Triana, Dany Auliz, Petatan extrañaré las pijamadas de tesis en el lab. Un agradecimiento especial a Jennica por su tiempo, sus palabras, ánimo, apoyo y comentarios siempre alentadores.

A mis amigos y compañeros de generación por su apoyo en clases, seminarios, platicas, reuniones académicas y extra académicas, gracias por la estima y cariño.

Finalmente a mis colegas miembros de la Academia de Biología Marina por sus comentarios y sugerencias durante los seminarios.

Contenido	
Resumen en español	i
Abstract	ii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Contenido	vii
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xi
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	5
III. JUSTIFICACIÓN	6
IV. HIPÓTESIS	7
IV OBJETIVOS	8
VI MATERIALES y MÉTODOS	9
VI.1 Área de muestreo	9
VI.2 Análisis histológico	10
VI.3. Procesamiento de muestras para el análisis morfométrico	11
VI.4. Análisis morfométrico y cuantitativo	13
VI.5 Obtención de datos ambientales	15
VI.6 Análisis estadísticos	16
VII. RESULTADOS	17
VII.1 Análisis morfométrico	17
VII.2. Análisis de discriminantes	25
VII.3. Correlación de datos ambientales	32

VIII. DISCUSIÓN	40
IX. CONCLUSIONES	50
X. REFERENCIAS	51

Lista de Figuras

- Figura 1.** Zona de estudio, Golfo de California y las tres localidades de muestreo.....10
- Figura 2.** Imágenes del coralite a 4x (izquierda) y 2x (derecha).....12
- Figura 3** Izquierda: Esquema general de la vista de un coralite. Tomado del Australian Institute of Marine Science 2013. Derecha: Fotografía digital tomada de un espécimen de *Porites panamensis* para ilustrar un coralite en este trabajo...12
- Figura 4.** Caracteres utilizados para este análisis. Arriba izquierda, ejemplifica densidad de coralites D1; arriba derecha, distancia entre coralites DC y coralites adyacentes CA; Abajo central, diámetro D2, longitud de septo dorsal LD, ancho de septo dorsal AD, espesor de la pared AC, longitud del septo ventral LV, ancho del septo ventral AV, longitud del septo lateral LL, ancho del septo lateral AL y número de pali NP.....15
- Figura 5** Media, error estándar, y desviación estándar de los caracteres analizados en hembras y machos de *Porites panamensis* en Bahía de La Paz (BLP). Diferencias significativas mediante ANOVA.....17
- Figura 6** Media, error estándar, y desviación estándar de los caracteres analizados de hembras y machos de *Porites panamensis*. Los valores de p no indican diferencias significativas entre sexos mediante ANOVA.....22
- Figura 7** Histograma de las puntuaciones discriminantes para machos y hembras agrupados.....26
- Figura 8** Histograma de las puntuaciones discriminantes para colonias machos y hembras de Bahía de La Paz.....27
- Figura 9** Agrupamiento de las hembras en las tres diferentes localidades determinadas con base en el análisis de discriminantes. Cada punto representa una colonia.....32
- Figura 10** Agrupamiento de los machos en las tres diferentes localidades determinados con base en el análisis de discriminantes. Cada punto representa una colonia.....32
- Figura 11** Correlación entre el carácter “Coralites Adyacentes” de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....34
- Figura 12** Correlación entre el carácter “Densidad” de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....35

Figura 13 Correlación entre el caracter “Diámetro” de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....36

Figura 14 Correlación entre el caracter “Coralites Adyacentes” de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....37

Figura 15 Correlación entre el caracter “Densidad” de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....38

Figura 16 Correlación entre el caracter “Diámetro” de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).....39

Lista de Tablas

Tabla I Número de colonias hembras y machos muestreadas por localidad en el Golfo de California.....	9
Tabla II Caracteres diagnósticos.....	14
Tabla III Promedio de los caracteres de los coralites hembras y machos de <i>Porites panamensis</i> de Bahía de La Paz. Mediciones en micras.....	20
Tabla IV Valores promedio de los caracteres de <i>Porites panamensis</i> para hembras y machos del Golfo de California.....	22
Tabla V Valores de significación estadística encontradas mediante una ANOVA de 2 vías, con la interacción localidad*sexo.....	23
Tabla VI Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de <i>Porites panamensis</i> entre las distintas localidades de estudio para el carácter número de coralites adyacentes.....	23
Tabla VII Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de <i>Porites panamensis</i> entre las distintas localidades de estudio para el carácter densidad de coralites.....	24
Tabla VIII Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de <i>Porites panamensis</i> entre las distintas localidades de estudio para el carácter diámetro del coralite.....	24
Tabla IX Valor del análisis discriminante global obtenido.....	25
Tabla X Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas.....	25
Tabla XI Valores del análisis de discriminantes obtenido en Bahía de La Paz...	27
Tabla XII Porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía de La Paz.....	27
Tabla XIII Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Correlación entre la variable canónica y original, y coeficientes estandarizados.....	28
Tabla XIV Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía Concepción.....	28
Tabla XV Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía de Los Ángeles.....	29
Tabla XVI Valor de la primera variable canónica del análisis de discriminantes obtenido por localidad para las hembras.....	29

Tabla XVII Porcentaje de colonias hembra correctamente clasificadas por localidad.....	30
Tabla XVIII Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las dos variables calculadas.....	30
Tabla XIX Valor de la primera variable canónica del análisis de discriminantes obtenido por localidad para los machos.....	30
Tabla XX Muestra el porcentaje de colonias macho efectivamente clasificadas por localidad.....	31
Tabla XXI Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las dos variables calculadas.....	31
Tabla XXII Coeficiente de correlación de los 3 caracteres significativamente diferentes con variables ambientales.....	33
Tabla XXIII Tamaño de los gametos masculinos y femeninos en estadio 4 del coral <i>Porites panamensis</i> en Bahía de La Paz.....	41
Tabla XXIV Comparativo del tamaño de los gametos masculinos y femeninos <i>Porites panamensis</i> en diversos estudios realizados en Bahía de La Paz.....	42
Tabla XXV Sistema sexual y modo reproductivo dentro de algunas integrantes del género <i>Porites</i>	43

I. Introducción

Uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad, complejidad y productividad del mundo son los arrecifes y comunidades coralinas; su importancia ecológica radica en que son zonas de gran heterogeneidad espacial y alta productividad que proporcionan alimento y refugio a una diversa y gran cantidad de otros organismos, y son zonas de reconversión de nutrientes; también ofrecen variados servicios a los hombres como proteger la línea de costa contra huracanes y ser fuente de proteína por la gran cantidad de peces y otros animales que allí se congregan, además de ser una importante fuente de divisas para muchas localidades o países a través del turismo (Buddemeier *et al.* 2004; Hoegh Guldberg *et al.* 2007; Sheppard *et al.* 2009). La base de los arrecifes está conformada por colonias de especies coralinas capaces de construir un esqueleto pétreo gracias a su habilidad para extraer y fijar carbonato de calcio (CaCO_3) del medio en forma de aragonita. Estos organismos se conocen como corales hermatípicos o formadores de arrecifes y su distribución está restringida a la zona eufótica de las aguas tropicales entre los 30°N y 30°S (Veron 2000; Spalding *et al.* 2001; Wilkison 2002).

El éxito de su supervivencia en las aguas pobres en nutrientes del trópico, radica en que este tipo de corales viven en simbiosis con microalgas dinoflageladas llamadas zooxantelas, las cuales se encuentran dentro de su endodermo en un número mayor a 10^6 cel/cm² (Glynn 1996; van Oppen y Lough 2009). Esta asociación permite considerar a los corales a nivel ecosistema como productores primarios. Las zooxantelas proveen a su hospedero hasta el 95% de la energía que el pólipo requiere a través de sus productos fotosintéticos como carbohidratos, aminoácidos y péptidos; igualmente se ha sugerido que es la energía aportada por los simbiontes la utilizada para llevar a cabo funciones básicas como crecimiento, calcificación y reproducción (van Oppen y Lough 2009).

Los corales son organismos modulares con una unidad fundamental individual denominada pólipo que han evolucionado en una gran diversidad de modos de reproducción asexual y sexual. La importancia de la reproducción asexual y sexual puede variar de especie en especie (Fadlallah 1983; Harrison y Wallace 1990; Richmond 1997). Los corales al ser organismos sésiles son incapaces de agregarse para la reproducción, por lo que la liberación sincrónica masiva de gametos masculinos y femeninos, para que ocurra la fertilización externa, es crucial para el éxito reproductivo en algunos casos. Por otro lado, existen corales donde solo el macho expulsa sus gametos, y la fecundación y crecimiento de la larva ocurre dentro del pólipo femenino, previniendo que los gametos del macho puedan ser dispersados por la corriente antes de que encuentren una hembra y ocurra la fertilización, lo que reduce el efecto de dilución de esperma, y evitan la depredación (Oliver y Babcock 1992).

Así, los corales muestran dos aspectos en sus patrones reproductivos sexuales; pueden ser organismos hermafroditas o ser organismos gonocóricos, pudiendo expulsar sus gametos en masa (desovadores) o criar a sus larvas (incubadores) como un modo de desarrollo larval (Kojis y Quinn 1981). Los corales hermafroditas tienen tanto gónadas masculinas como femeninas desarrolladas dentro de cada pólipo o en diferentes pólipos dentro de la misma colonia, mientras que los corales gonocóricos tienen sexos separados a nivel de colonia. Los reproductores desovadores llevan a cabo la fertilización de forma externa en la columna de agua, mientras que las especies incubadoras llevan a cabo la fertilización interna dentro del pólipo materno y liberan larvas plánulas. En general, sobre la base de la información de la sexualidad y el modo de desarrollo, los corales escleractíneos son en su mayoría desovadores hermafroditas con una temporada de reproducción relativamente corta (Harrison y Wallace 1990; Harrison 2011).

Existen cerca de 1300 especies de corales escleractíneos descritas (Todd 2008) y, al igual que en la mayoría de las otras taxa, prácticamente basadas en caracteres

morfológicos, especialmente de su estructura esquelética. La morfología de los corales está determinada genéticamente en buena parte, sin embargo se pueden dar variaciones morfológicas a nivel colonial asociadas a cambios ambientales (Ow y Todd 2010). La mayoría de los estudios taxonómicos realizados en corales escleractineos, se han basado principalmente en la morfología de su estructura esquelética a nivel pólipo, conocido colectivamente como coralite, además de otros caracteres a nivel rama y colonia. El hecho de ser una estructura edificada con carbonato de calcio hace relativamente sencilla su conservación, permitiendo realizar comparaciones directas incluso en registros fósiles (Brakel 1977). No obstante, la distinción taxonómica ha enfrentado diversas dificultades de precisión, identificando incorrectamente muchas especies al ser un tanto variables o mal definidos los caracteres establecidos, por lo que actualmente se involucran también estudios con marcadores moleculares que puedan contribuir de forma más clara a establecer la identificación específica de los organismos (Weil 1992; Budd y Klaus 2001; Jameson y Cairns 2012). Por otra parte, específicamente dentro del género *Porites*, pequeñas diferencias de sus caracteres morfológicos han permitido agrupar o desagrupar especies, utilizando hasta 20 caracteres distintos para poder discernirlas (Brakel 1977; López-Pérez *et al.* 2003).

Porites figura como uno de los géneros coralinos dominantes y es considerado uno de los principales constructores de arrecifes en todo el mundo (Weil 1992). En el Pacífico Oriental Tropical se han considerado hasta 14 especies nominales dentro de este género, siendo *Porites panamensis* una de las más abundantes. Su distribución va desde el alto Golfo de California hasta Colombia (Ketchum y Reyes-Bonilla 2001; Reyes-Bonilla *et al.* 2005). En cuanto a su reproducción, esta especie se distingue por ser gonocórica, es decir, existen colonias macho y hembra separadas, donde solo el macho expone sus gametos, los cuales son incubados por la hembra dentro de su propio tejido. Las hembras de esta especie liberan una larva plánula de vida libre que permanece en la columna de agua hasta encontrar el sitio con las condiciones adecuadas para su anclaje. El

reclutamiento y crecimiento de los corales se ve directamente influenciado por condiciones ambientales como temperatura superficial del mar (TSM), saturación de aragonita (Ω_{ar}), sedimentación y concentración de nutrientes (Lough y Cooper 2011).

En un estudio reciente realizado en el Golfo de California (Cabral-Tena *et al.* 2013), se encontró que las tasas de crecimiento y calcificación de las colonias son significativamente mayores en machos que en hembras, y esto fue asociado al mayor gasto energético empleado por las hembras en la reproducción. Algo similar fue registrado en *Siderastrea siderea*, una especie coralina escleractínea presente en aguas del caribe mexicano (Carricart-Ganivet *et al.* 2013). Este planteamiento lleva a preguntarse también si existe también una diferenciación morfológica asociada al sexo de las colonias.

El gasto energético diferencial asociado al sexo descrito para *Porites panamensis* implica que las colonias hembras son de tamaño menor que las correspondientes al macho. Sin embargo, la estrategia reproductiva de las especies escleractíneas gonocóricas con modo de reproducción de incubación sugiere, paradójicamente, un dimorfismo sexual a nivel pólipo donde el coralite debiera ser de mayor tamaño en las hembras que en los machos, debido a la necesidad de alojar en su interior a las plánulas.

Por lo tanto el presente estudio pretende dilucidar, utilizando a *Porites panamensis* como modelo a) si existe un dimorfismo sexual en los caracteres morfológicos y morfométricos a nivel coralite, y b) si este dimorfismo sexual refleja la demanda de un mayor tamaño para los coralites hembras asociada al alojamiento de la/las plánulas.

II. Antecedentes

En muchas especies animales hay notables diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento entre los sexos (Berns 2013). Este fenómeno se denomina dimorfismo sexual y puede llegar a ser muy acusado en algunos casos.

En cuanto al tamaño existe una gran variación en el grado de dimorfismo sexual, el grado y la dirección están determinados por la interacción de varias diferentes presiones de selección (directos e indirectos) y la biología del organismo (Andersson 1994). En los vertebrados, en promedio, los machos son el sexo más grande en aves y mamíferos, mientras que en peces, reptiles y anfibios, las hembras tienden a ser más grandes que los machos. El grado de dimorfismo sexual presente puede ser influenciado directamente o indirectamente por varias restricciones fisiológicas y ecológicas.

En invertebrados con frecuencia el patrón del dimorfismo sexual por tamaño muestra que hembras son más grandes que los machos, un hecho que se cree es el resultado de las presiones ejercidas sobre el tamaño del cuerpo de las hembras asociadas a una mayor fecundidad. La competencia entre machos, que podría actuar positivamente en el tamaño del cuerpo, no parece desempeñar un papel tan importante en la evolución del dimorfismo sexual en invertebrados como él que aparentemente ejerce en algunos grupos de vertebrados (Poulin 1997).

Dentro de los corales escleractineos solo se conocen dos casos de dimorfismo sexual documentados, ambos asociados a las características de crecimiento y calcificación, pero no morfológicos. Uno es el de *Porites panamensis* ya mencionado (Cabral-Tena *et al.* 2013) y el otro de *Siderastrea siderea* (Carricart-Ganivet *et al.* 2013). De esta forma, no existen reportes de dimorfismo sexual morfológico en este grupo.

III. **Justificación**

Porites panamensis Verrill 1866, es un coral endémico del Pacífico Oriental Tropical y es considerado como uno de los más importantes dentro del Golfo de California debido a su abundancia en las comunidades arrecifales (López-Pérez *et al.*, 2003; Reyes-Bonilla, 2003). Esta especie forma colonias gonocóricas, esto es, que poseen sexos separados. Recientemente un estudio acerca de las tasas de calcificación y crecimiento entre hembras y machos de *Porites panamensis* encontró diferencias significativas entre ambos sexos (Cabral-Tena *et al.* 2012). Este hallazgo plantea la posibilidad de la existencia de diferencias en los caracteres morfológicos entre machos y hembras, al menos a nivel del coralite, las cuales podrían tener relación con aspectos reproductivos. Esto no ha sido ni siquiera considerado para ser evaluado hasta el momento en cnidarios de este orden, por lo que este estudio sería no solo un aporte relevante al conocimiento de la biología de los corales, sino que estaría estableciéndose un nuevo elemento dentro de la biología evolutiva de los corales hermatípicos.

IV. Hipótesis

La existencia de una relación entre la estrategia reproductiva de *Porites panamensis* de incubar una larva y la morfología de los coralites lleva a pensar que las demandas asociadas con la necesidad de alojamiento de la larva plánula en los pólipos de las colonias hembras se verán reflejadas en un dimorfismo sexual de los caracteres morfológicos del coralite.

V. Objetivos

- Determinar si existe dimorfismo sexual a nivel coralite entre hembras y machos del coral *Porites panamensis* en el Golfo de California, México.

Objetivos específicos

- Identificar cuales caracteres cuantitativos y morfométricos a nivel coralite son útiles para determinar dimorfismo sexual.
- Determinar si hay dimorfismo sexual en los caracteres cuantitativos y morfométricos a nivel coralite de machos y hembras del coral *Porites panamensis* por localidad.
- Determinar si hay dimorfismo sexual en los caracteres cuantitativos y morfométricos a nivel coralite de machos y hembras del coral *Porites panamensis* a nivel global (Golfo de California).
- Determinar si hay diferencias significativas entre hembras dependiendo la latitud.
- Determinar si hay diferencias significativas entre machos dependiendo la latitud.

VI. Materiales y métodos

VI.1 Muestreo

Se analizaron muestras coralinas de 3 localidades dentro del Golfo de California (Figura 1): Bahía de Los Ángeles (29° N), Bahía Concepción (26° N) y Bahía de La Paz (24° N). En cada localidad se tomaron 2 fragmentos por colonia de no menos de 10 colonias; un fragmento fue para el análisis histológico y el otro para el análisis morfométrico. Las muestras para histología se fijaron en Davidson, y las otras muestras se colocaron en frascos de plástico con formol al 10%. En total se colectaron 87 fragmentos de colonias diferentes y su distribución por localidad y sexo se muestra en la Tabla I.

Tabla I: Número de colonias hembras y machos muestreadas por localidad en el Golfo de California.

Localidad	Hembras	Machos
Bahía de La Paz	39	24
Bahía Concepción	5	5
Bahía de Los Ángeles	7	7
Total	51	36

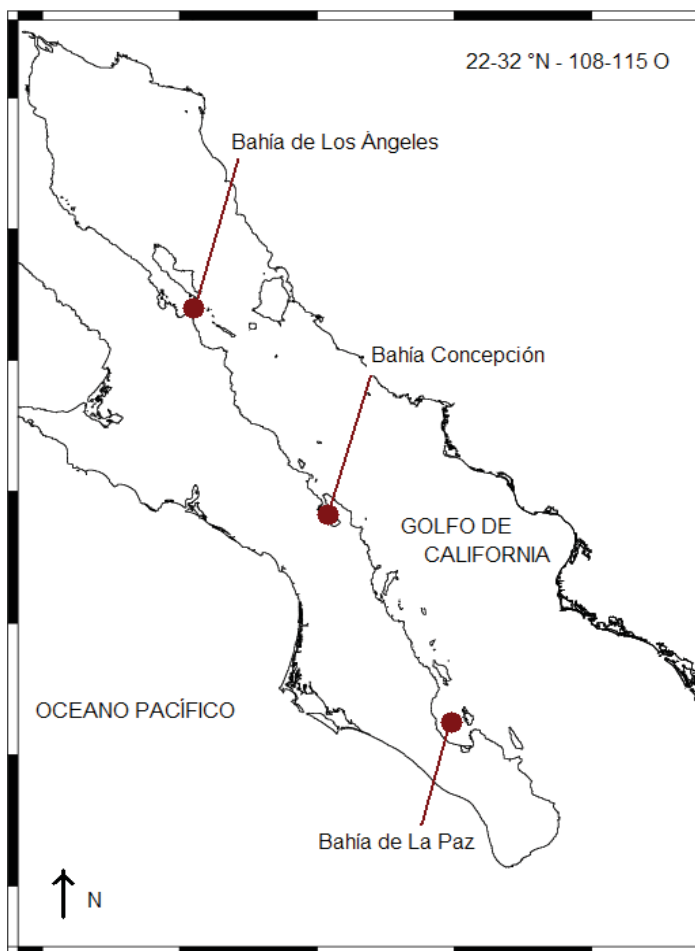


Figura 1: Zona de estudio. Golfo de California y las tres localidades de muestreo.

VI.2 Análisis histológico

En un trabajo previo a esta tesis las muestras fueron analizadas empleando la metodología siguiente. Los fragmentos se descalcificaron por 24 horas en una solución de HCL 10% con 0.7 g de EDTA, 0.008 g de Potasio Sódico, y 0.14 g de Tartrato de Sodio por litro (Glynn *et al.* 1994). El tejido se lavó posteriormente en agua corriente para remover el ácido y luego se pasó a etanol 70% para ser procesado de acuerdo a las técnicas histológicas convencionales (Humason 1979). Con un micrómetro se obtuvieron secciones de 8 micras de grosor que

fueron teñidas con hematoxilina y eosina. Ya montadas en portaobjetos se analizaron al microscopio. La presencia de plánulas u oocitos indicó que el fragmento correspondía a una colonia hembra, y la presencia de cualquier espermatozoido a una colonia macho (Cabral-Tena *et al.* 2013).

VI.3 Procesamiento de muestras para el análisis morfométrico

Los fragmentos coralinos en formol se lavaron en agua corriente. Para la remoción de toda la materia orgánica los fragmentos se sumergieron por 24 horas en una solución de hipoclorito de sodio al 20%.

Aunque algunos autores han sugerido que 5 pudiera ser el número mínimo de coralites por colonia para el análisis (i.e., Foster 1985), aquí se atendió la recomendación de López-Pérez (1998) en el sentido de aumentar el tamaño de muestra para tener mayor resolución y robustez estadística en los análisis. Con ayuda de un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZ40 se seleccionaron 10 coralites por colonia por localidad y por sexo, a los que se les tomaron fotografías con una cámara digital marca Moticam 2500 (con resolución de 5.0 MP) a diferentes aumentos conectada al ocular del microscopio estereoscópico. Con el aumento de 4X se buscó capturar las medidas de las estructuras del coralite, y a 2X imágenes para realizar un conteo de los coralites vecinos y diámetro de los coralites (figura 2). Las imágenes digitales se procesaron con el programa Motic Images Plus 2.0 ML y los conteos y mediciones se realizaron con ayuda del programa Image “J”.

Cada coralite seleccionado se orientó de manera tal que la parte ventral (tripleto de septos) se ubicara en la parte inferior de la imagen y la dorsal en la parte superior (figura 3). Igualmente, fue necesario colocar una escala para referenciar el tamaño en la imagen.

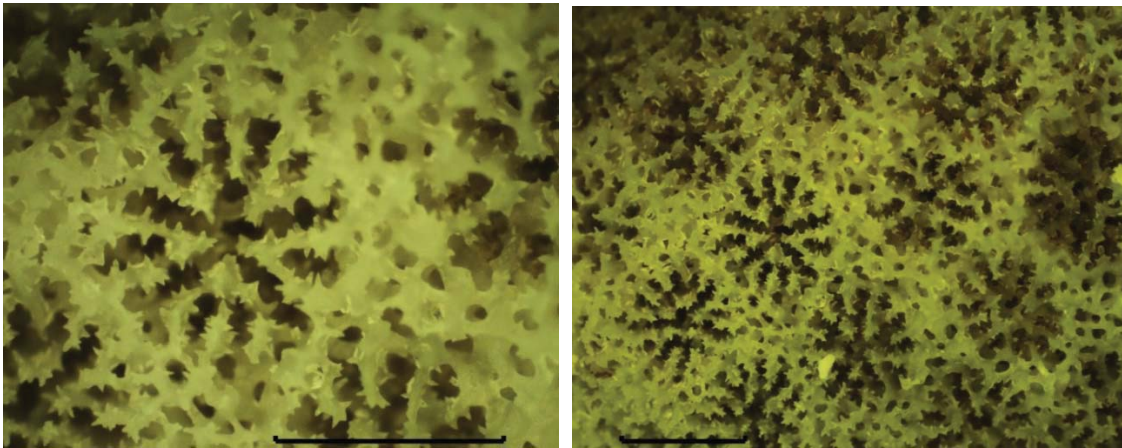


Figura 2. Imágenes del coralite a 4x (izquierda) y 2x (derecha). *La escala (línea negra en el borde inferior) mide 1000 micras (=1 mm).

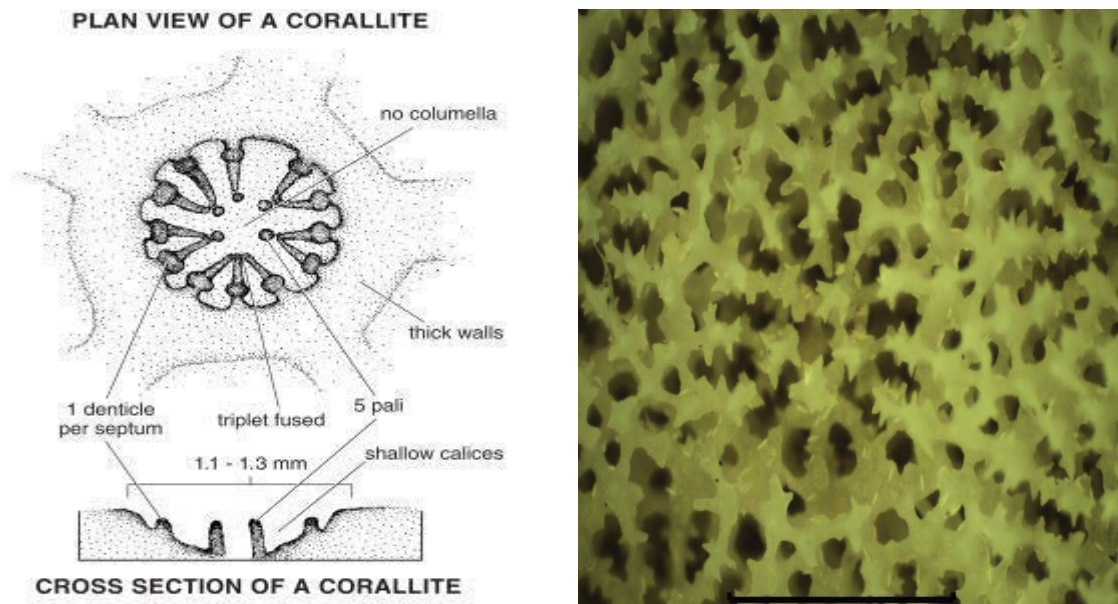


Figura 3.- Izquierda: Esquema general de la vista de un coralite. Tomado del Australian Institute of Marine Science 2013. Derecha: Fotografía digital tomada de un espécimen para ilustrar un coralite en este trabajo.

VI.4 Análisis morfométrico y cuantitativo

En un principio se determinó utilizar la mayoría de las características diagnósticas para la identificación de especies fósiles y actuales del género *Porites* en general (Tabla II; Figura 4; Brakel, 1977; Foster 1986; Weil 1992; Jameson 1997; López-Pérez 1998) y de *Porites panamensis* en particular (López-Pérez *et al.* 2003; Paz García 2005). Se escogieron arbitrariamente las que podrían presentar alguna variación intraespecífica relacionada al sexo. Esto es importante, ya que los trabajos previos, como el realizado por López Pérez *et al.* (2003), buscaban diferencias interespecíficas en algunos caracteres a nivel coralite entre *P. sverdrupi* (un coral que incluso ha sido considerado como ecotipo de *P. panamensis*), y *P. panamensis*.

Los doce caracteres seleccionados (Tabla II) fueron utilizados para el análisis exploratorio.

Este análisis se realizó solo en Bahía de La Paz (BLP), que fue la localidad en donde Cabral-Tena *et al.* (2013) hallaron diferencias significativas en la elongación y calcificación del esqueleto. Considerando que 9 caracteres morfométricos resultaron ser poco informativos, ellos fueron excluidos de los análisis posteriores en las otras localidades.

Tabla II. Caracteres diagnósticos utilizados en *Porites*.

-
1. Densidad de coralites. (D1) Número de coralites por cm²
 2. Espacio entre coralites. (DC) Es la distancia lineal entre el centro del coralite y las columnelas de los coralites adyacentes más cercano y más lejano.
 3. Longitud del septo dorsal (LD). Es la distancia lineal entre inicio del septo dorsal y el margen interno de la pared.
 4. Longitud del septo ventral (LV). Es la distancia lineal entre inicio del septo ventral y el margen interno de la pared.
 5. Longitud del septo lateral (LL). Corresponde a la distancia lineal entre inicio del septo lateral y el margen interno de la pared.
 6. Ancho del septo dorsal (AD). Es la distancia lineal a través del punto medio del septo dorsal.
 7. Ancho del septo ventral (AV). Distancia lineal a través del punto medio del septo ventral.
 8. Ancho del septo lateral (AL). Distancia lineal a través del punto medio del septo lateral pareado superior derecho.
 9. Espesor de la pared. (AC) Distancia lineal entre los márgenes de la pared.
 10. Número de coralites adyacentes (CA).
 11. Número de pali. (NP) Corresponde al número de pali presente.
 12. Diámetro del coralite. (D2) Corresponde a la distancia lineal desde inicio de la pared del septo dorsal hasta el inicio de la pared septo ventral.
-

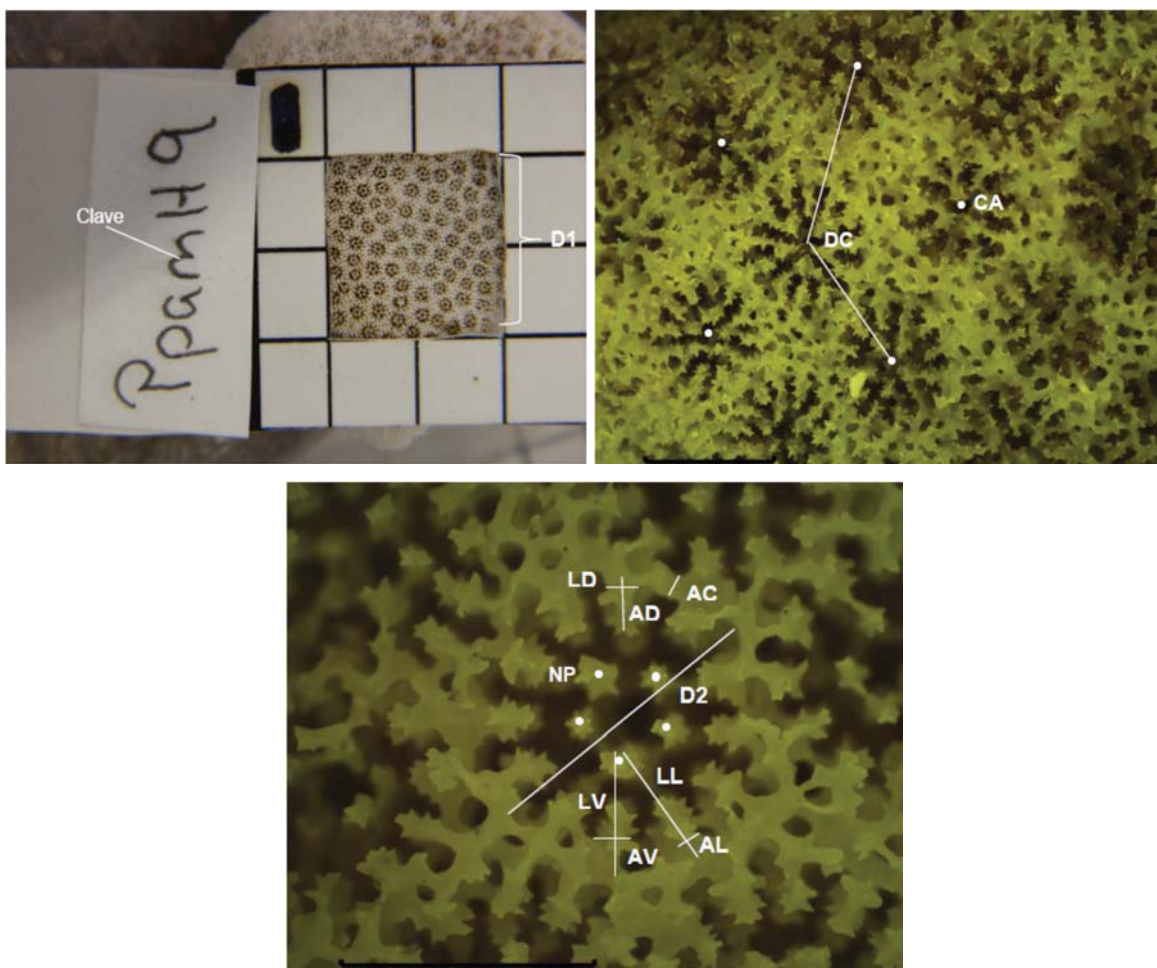


Figura 4.- Caracteres utilizados para el análisis exploratorio. Arriba izquierda, ejemplifica densidad de coralites (D1); arriba derecha, distancia entre coralites (DC) y coralites adyacentes (CA); Abajo central, diámetro (D2), longitud de septo dorsal (LD), ancho de septo dorsal (AD), espesor de la pared (AC), longitud del septo ventral (LV), ancho del septo ventral (AV), longitud del septo lateral (LL), ancho del septo lateral (AL) y número de pali (NP).

VI.5 Obtención de datos ambientales

Se obtuvieron datos satelitales de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y de la radiación fotosintéticamente disponible (PAR), usando la aplicación web GIOVANNI, desarrollada por el Centro de Datos de Ciencias de la Tierra y Servicios de Información Goddard (GES DISC), que provee una manera simple de visualizar, analizar y acceder a datos a través de sensores. Los datos

descargados fueron obtenidos con una resolución de cuadrantes de 0.5° de lado de las siguientes coordenadas:

Bahía de La Paz: 110.5°-110° N y 24.5°-24.0° O

Bahía Concepción: 27.0°-26.5° N y 112.0°-111.5 O

Bahía de Los Ángeles: 29.0°-28.5 N y 113.5-113.0° O

VI.6 Análisis Estadístico

En todos los análisis estadísticos se usaron los promedios de cada carácter por colonia. Para los análisis morfométricos exploratorios se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para cada uno de los 12 caracteres correspondientes a Bahía de La Paz. Los análisis subsecuentes (incluyendo las tres localidades) se realizaron utilizando solo los 3 caracteres con diferencias significativas, donde de igual forma se efectuaron ANOVA de una vía. Posteriormente fue hecho un ANOVA de dos vías para observar la interacción entre el sexo y las localidades. Para detectar la existencia de diferencias entre los caracteres medidos el valor significativo (p) debió ser menor a 0.05 (Zar 1996). Finalmente, y con el fin de determinar si esta combinación de variables nos permitirían discriminar entre los grupos que tenemos, se aplicó un análisis de discriminantes, donde los grupos a separar fueron machos y hembras provenientes de tres sitios dentro del Golfo de California (BLP, BCO, y BLA). Para que los grupos fueran considerados como verdaderos, éstos debieron de ser distintos a un nivel de significancia de $P < 0.05$. Los análisis fueron realizados con el programa STATISTICA v. 8 (Statsoft, inc).

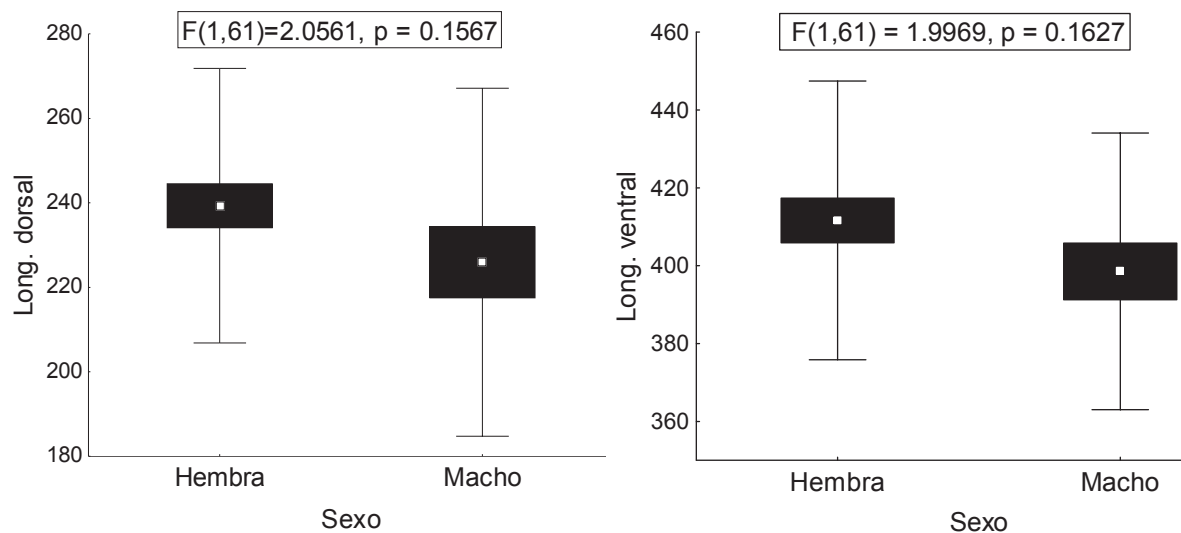
VII. RESULTADOS

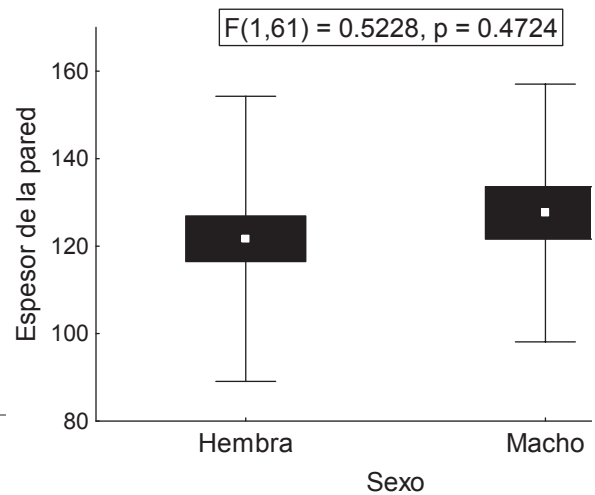
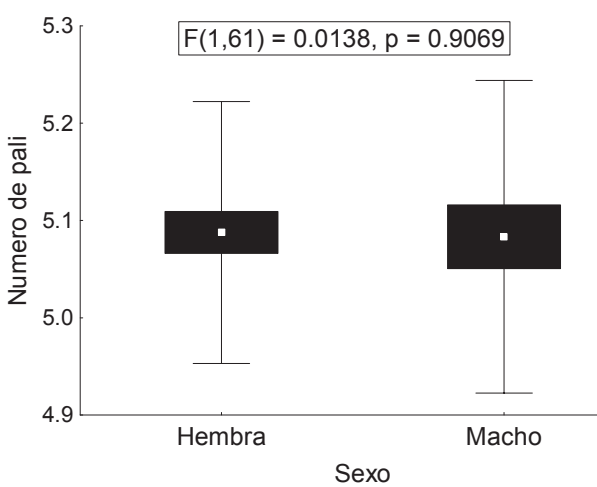
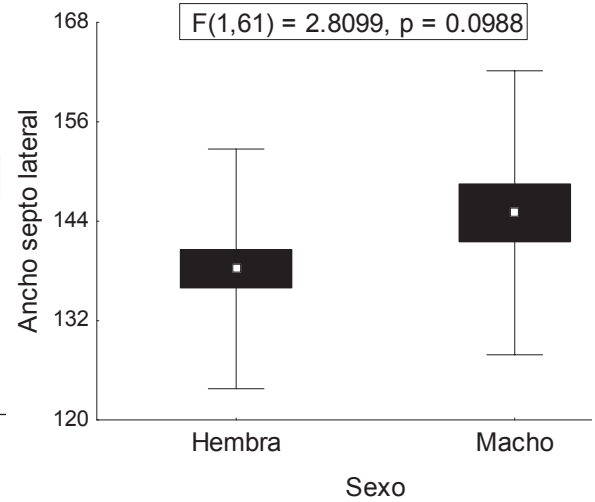
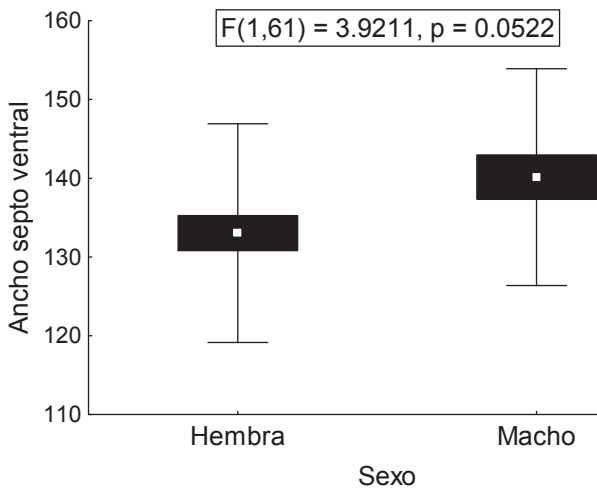
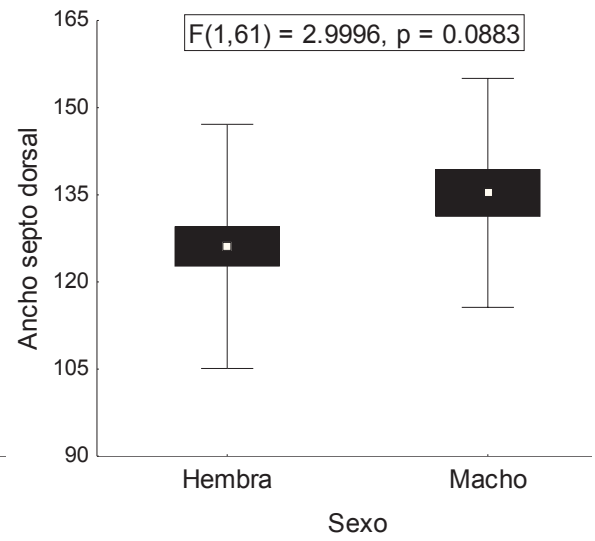
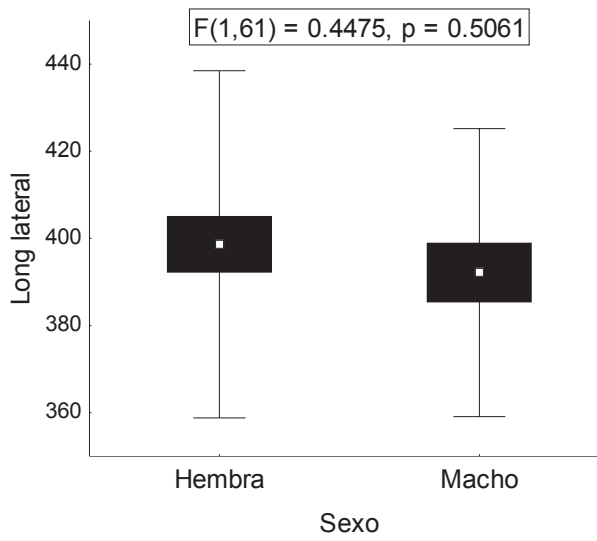
VII.1 Análisis morfométrico

Caracteres informativos para discriminar hembras de machos

El ANOVA de 1 vía de los 12 caracteres morfológicos seleccionados de los coralites de las muestras de Bahía de La Paz (39 hembras y 24 machos) reveló que solo 3 caracteres presentan diferencias estadísticamente significativas (Figura 5). De ellos, el número de coralites adyacentes fue el que obtuvo el valor de mayor significancia estadística (Número de coralites adyacentes $p=0.0037$, Diámetro $p=0.0202$, y Densidad $p=0.0155$; figura 3). En todos los casos se comprobó con antelación el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Los promedios y desviaciones estándar de cada medición se despliegan en la tabla III.

Los caracteres que evidenciaron el dimorfismo sexual de los coralites en Bahía de La Paz fueron 3: el número de coralites adyacentes y la densidad de coralites por cm^2 fueron mayores en machos que en hembras, mientras que el tamaño de las hembras basadas en el diámetro de los coralites fue mayor que en los machos.





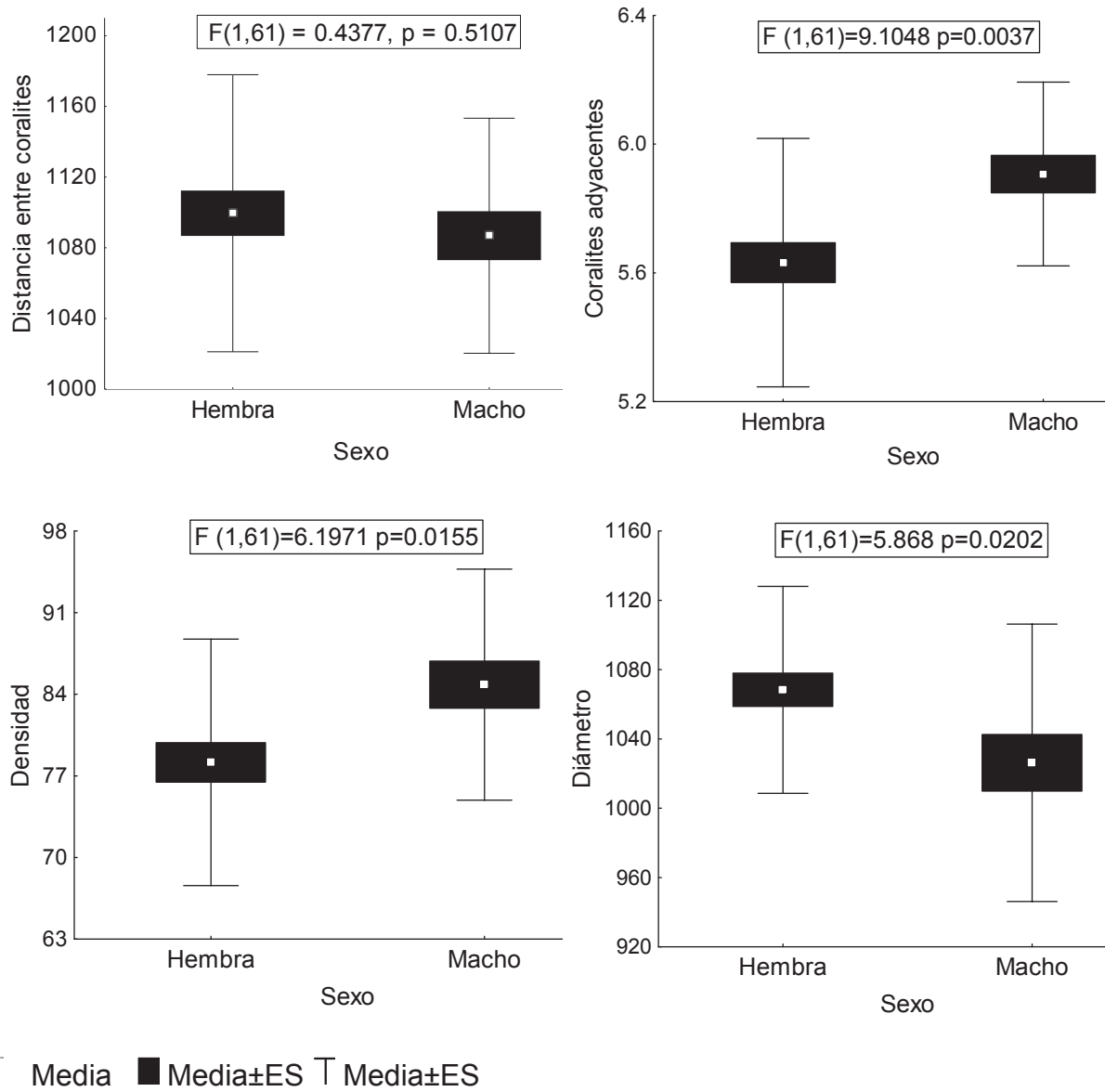


Figura 5. Media, error estándar, y desviación estándar de los caracteres analizados en hembras y machos de *Porites panamensis* en Bahía de La Paz (BLP). Diferencias significativas definidas de acuerdo al valor de p del ANOVA.

Tabla III- Promedio de los caracteres de los coralites hembras y machos de *Porites panamensis* de Bahía de La Paz. (*) Con diferencia significativa. Mediciones en micras.

Carácter	Media		Desviación estándar		Valor p
	Hembra	Macho	Hembra	Macho	
	n=39	n=24	n=39	n=24	
Longitud dorsal	239.33	225.92	32.51	41.18	0.1567
Longitud ventral	411.63	398.54	35.79	35.54	0.1627
Longitud lateral	398.65	392.15	39.86	33.06	0.5060
Ancho dorsal	126.11	135.34	21.02	19.69	0.0883
Ancho ventral	133.03	140.15	13.89	13.77	0.0521
Ancho lateral	138.25	145.01	14.46	17.13	0.0988
Número de pali	5.08	5.08	0.13	0.16	0.9069
Espesor de la pared	121.67	127.57	32.59	29.45	0.4729
Distancia entre coralites	1099.57	1086.84	78.44	66.53	0.5107
Coralites adyacentes*	5.63	5.90	0.38	0.28	0.0037
Densidad de coralites *	78.15	84.82	10.57	9.90	0.0155
Diámetro del coralite *	1068.39	1026.26	59.70	80.07	0.0202

Dimorfismo sexual a nivel global (Golfo de California)

Se realizó un análisis extensivo dentro de todo el conjunto de hembras y machos de colonias de *Porites panamensis* muestreados dentro de cada localidad del Golfo de California (Bahía de La Paz 39 hembras y 24 machos, Bahía Concepción 5 hembras y 5 machos, y Bahía de Los Ángeles 7 hembras y 7 machos). Para este análisis solo se tomaron en consideración los 3 caracteres (Densidad, diámetro y número de coralites adyacentes) donde se encontraron diferencias previamente (BLP), descartándose 9 caracteres por ser poco informativos y estadísticamente no significativos.

El análisis de varianzas de todo el conjunto de hembras y machos, es decir de todas las localidades, no mostró diferencias estadísticamente significativas entre ambos sexos (Tabla IV; Figura 6). Los valores correspondientes a cada ANOVA de una vía (por carácter) realizada se despliegan en la figura 6.

Aunque el ANOVA no demostró diferencias significativas, el análisis señala que los valores promedio del número de coralites adyacentes y la densidad de coralites fueron mayores en machos, mientras que el diámetro del coralite fue mayor en hembras.

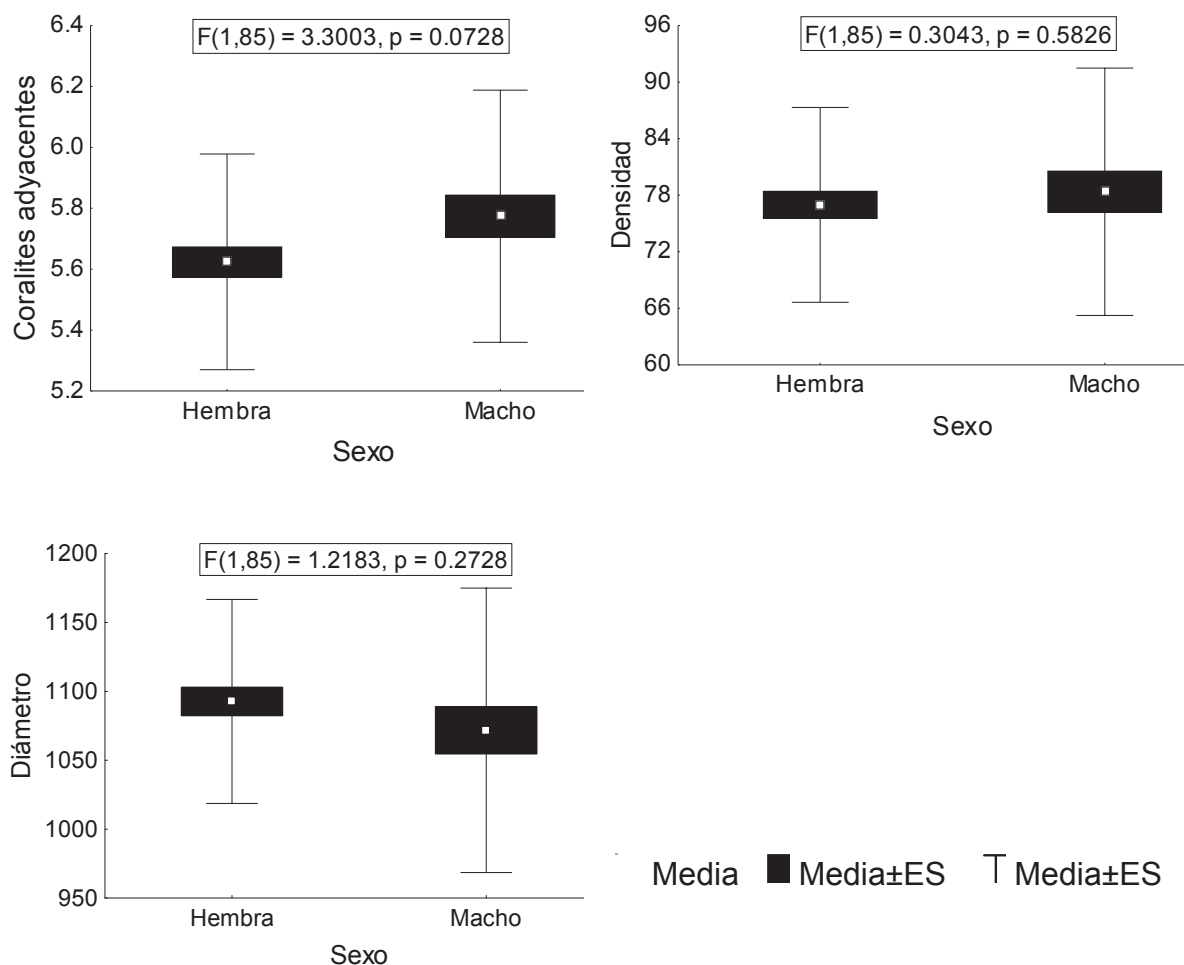


Figura 6. Media, error estándar, y desviación estándar de los caracteres analizados de hembras y machos de *Porites panamensis*. Los valores de p no indican diferencias significativas entre sexos mediante ANOVA.

Tabla IV. Valores promedio de los caracteres de *Porites panamensis* para hembras y machos del Golfo de California. Los valores de p indican que no hay diferencias significativas entre sexos.

Carácter	Media		Desviación estándar		Valor p
	Hembra n=51	Macho n=36	Hembra n=51	Macho n=36	
Número de coralites vecinos	5.58	5.69	0.36	0.46	0.0728
Densidad	75.16	76.93	11.08	12.98	0.5826
Diámetro	1114.60	1090.61	94.36	112.96	0.2728

Variación de caracteres por sexo y localidad

Se realizó un ANOVA de 2 vías para cada uno de los 3 caracteres morfológicos informativos (Número de coralites adyacentes, densidad de coralites, y diámetro del coralite) separando las muestras por localidad y sexo. Los resultados del análisis demuestran, en los 3 caracteres, la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre al menos una localidad y en alguno de los sexos (Tabla V). No se encontraron diferencias entre las hembras de las tres localidades para el número de coralites adyacentes. Por otro lado, los machos de BLP mostraron diferencias significativas con las localidades BCO y BLA. Sin embargo los machos de BCO y BLA no denotaron diferencias significativas al ser comparados entre sí (Tabla VI). En cuanto a la densidad de coralites por cm² las diferencias solo se encontraron entre las hembras de BLP y BLA, mientras que los machos denotaron diferencias entre las tres localidades (Tabla VII). Finalmente, el diámetro de los coralites de BLP mostró diferencias con BCO y BLA tanto en hembras como en machos. De igual forma el diámetro de coralite en los machos de BCO y BLA fueron diferentes al ser contrastados entre ellos, pero no así entre las hembras, donde no fueron evidentes las diferencias (Tabla VIII).

Tabla V. Valores de significación estadística encontradas mediante un ANOVA de 2 vías, con la interacción localidad*sexo. Las diferencias significativas $p < 0.05$ se resaltan en negro.

	Coralites adyacentes	Densidad	Diámetro
Localidad	0.032	0.000	0.000
Sexo	0.754	0.362	0.275
Localidad*sexo	0.124	0.007	0.547
Valores de F	F(2,81)=3.57	F(2,81)=17.31	F(2,81)=30.418

Tabla VI. Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de *Porites panamensis* entre las distintas localidades de estudio para el carácter número de coralites adyacentes.

Localidad	Sexo	{BLP H} - {BLP M}	{BCO H} - {BCO M}	{BLA H} - {BLA M}		
		5.631	5.906	- 5.495	- 5.420	- 5.671
BLP	Hembra	0.004	0.434	-----	0.792	-----
BLP	Macho	0.004	-----	0.008	-----	0.035
BCO	Hembra	0.434	-----	0.744	0.413	-----
BCO	Macho	-----	0.008	0.744	-----	0.481
BLA	Hembra	0.792	-----	0.413	-----	0.610
BLA	Macho	-----	0.035	-----	0.481	0.610

Tabla VII. Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de *Porites panamensis* entre las distintas localidades de estudio para el carácter densidad de coralites.

Localidad	Sexo	{BLP H} - {BLP M}	{BCO H}	{BCO M}	{BLA H} - {BLA M}	
		78.158	- 84.826	- 77.267	- 73.467	70.190
BLP	Hembra	0.008	0.845	-----	0.046	-----
BLP	Macho	0.008	-----	0.018	-----	0.000
BCO	Hembra	0.845	-----	0.532	0.210	-----
BCO	Macho	-----	0.018	0.532	-----	0.016
BLA	Hembra	0.046	-----	0.210	-----	0.043
BLA	Macho	-----	0.000	-----	0.016	0.043

Tabla VIII. Valores de la prueba a posteriori de Fisher de hembras y machos de *Porites panamensis* entre las distintas localidades de estudio para el carácter diámetro del coralite.

Localidad	Sexo	{BLP H} - {BLP M}	{BCO H}	{BCO M}	{BLA H} - {BLA M}	
		1068.4	- 1026.3	- 1136.4	- 1113.3	1197.1
BLP	Hembra	0.018	0.036	-----	0.000	-----
BLP	Macho	0.018	-----	0.010	-----	0.000
BCO	Hembra	0.036	-----	0.590	0.128	-----
BCO	Macho	-----	0.010	0.590	-----	0.034
BLA	Hembra	0.000	-----	0.128	-----	0.978
BLA	Macho	-----	0.000	-----	0.034	0.978

VII.2 Análisis de discriminantes

Análisis de discriminantes global

En un análisis discriminante basado en datos provenientes de las tres localidades del Golfo de California usando los 3 caracteres con diferencias estadísticamente significativas (número de coralites adyacentes, densidad y diámetro) no fue posible reconocer grupos distintos que correspondieran a los sexos de *P. panamensis* (Tabla IX); las colonias hembra se clasificaron correctamente en un 90 %, mientras que solo el 33 % de las colonias macho se identificaron correctamente (Tabla X). A nivel global (Golfo de California) las diferencias morfológicas entre ambos grupos no fueron lo suficientemente grandes para discriminarlos correctamente a cada uno de ellos por lo que es evidente un traslape (Figura 7).

Tabla IX. Valor del análisis discriminante global obtenido.

Eigen-valor	R. Canónica	Lambda de Wilks	Chi-Cuadrada.	df	Valor-p
0.059	0.237	0.943	4.841	3	0.183811

Tabla X: Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas

	Porcentaje Correcto	H - p=.58586	M - p=.41414
H	90.19608	46	5
M	33.33333	24	12
Total	66.66666	70	17

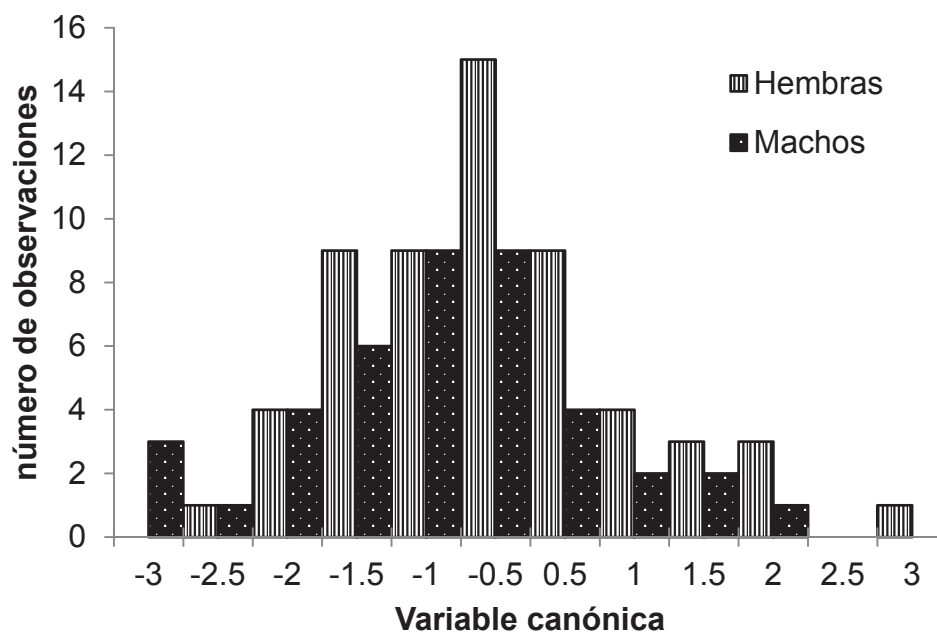


Figura 7. Histograma de las puntuaciones discriminantes para machos y hembras agrupados.

Análisis de discriminantes por sitio

Bahía de La Paz

El análisis de discriminantes entre hembras y machos de *P. panamensis* mostró diferencias significativas entre ellos en la localidad de Bahía de La Paz (Tabla XI; Lambda de Wilks 0.7822). Se reconocieron dos grupos correspondientes a cada sexo con un 79.48 % y 58.33% (Tabla XII) de colonias correctamente clasificadas como hembras y machos respectivamente, aunque es evidente un ligero traslape entre ambos sexos (Figura 8). Una variable canónica fue calculada, siendo el número de coralites adyacentes el que mayor peso tuvo en la variable (-7927; Tabla XIII).

Tabla XI. Valores del análisis de discriminantes obtenido en Bahía de La Paz.

Eigen-valor	R- Canónica	Lambda de Wilks	Chi-Cuadrada.	df	Valor p
0.278	0.466	0.782	14.611	3	0.002

Tabla XII. Porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía de La Paz.

	Porcentaje Correcto	H - p=.61905	M - p=.38095
H	79.48	31	8
M	58.33	10	14
Total	71.42	41	22

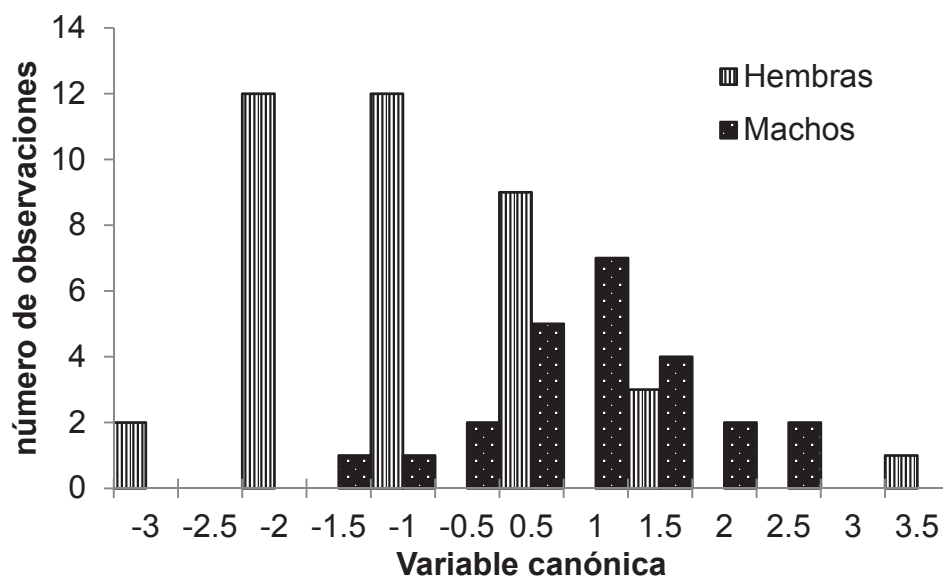


Figura 8. Histograma de las puntuaciones discriminantes para colonias machos y hembras de Bahía de La Paz.

Tabla XIII-. Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Correlación entre la variable canónica y original, y coeficientes estandarizados (C.E).

	Original	C. E.
Número de coralites	-2.2557	-0.7927
Densidad	-0.0075	-0.0775
Diámetro	0.0094	0.6439
Eigenvalor	0.2783	0.2783

Análisis de discriminantes Bahía de Concepción

El análisis de discriminantes entre hembras y machos de *P. panamensis* de la localidad de Bahía Concepción no mostró diferencias estadísticamente significativas entre ambos sexos (Lambda de Wilks =0.7122, $F = (3, 6) = 0.8080$; $p < 0.5308$; Eigenvalor= 0.404; Chi-cuadrada= 2.205), a pesar de clasificarse correctamente un 60 % y 80 % de las colonias de hembras y machos respectivamente (Tabla XIV).

Tabla XIV. Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía Concepción.

	Porcentaje Correcto	Hembra - $p=.50000$	Macho - $p=.50000$
Hembra	60	3	2
Macho	80	1	4
Total	70	4	6

Análisis de discriminantes Bahía de Los Ángeles

En la localidad de Bahía de los Ángeles el análisis de discriminantes entre hembras y machos de *P. panamensis* no fue capaz de reconocer dos grupos de sexos al no mostrar diferencias estadísticamente significativas entre ellos (Lambda de Wilks =0.4877, $F=(3, 10) = 3.5012$; $p < 0.0575$; Eigenvalor= 1.050; Chi-

cuadrada= 7.539). La clasificación correcta de las colonias corresponde a 85.71% para hembras y 100% para machos (Tabla XV).

Tabla XV. Muestra el porcentaje de colonias efectivamente clasificadas en Bahía de Los Ángeles

	Porcentaje - Correcto	Hembra - p=.50000	Macho - p=.50000
Hembra	85	6	1
Macho	100	0	7
Total	92	6	8

Análisis de discriminantes por sexo entre localidades

El análisis de discriminantes entre hembras por localidad mostró diferencias significativas entre ellos (Tabla XVI; Lambda de Wilks 0.561; Figura 9). Se reconocieron al menos dos grupos ($p=0.000139$), correspondientes a las localidades de BLP y BLA con un 100 % y 71% de las colonias correctamente clasificadas respectivamente (Tabla XVII); en el caso de BCO se obtuvo un 0% de colonias correctamente clasificadas. Dos variables canónicas fueron calculadas, siendo el diámetro del coralite el que mayor peso tuvo en la variable (-1.14; Tabla XVIII).

Tabla XVI. Valor de la primera variable canónica del análisis de discriminantes obtenido por localidad para las hembras.

Eigenvalor	V. Canónica R	Lambda de Wilks	Chi- Cuadrada	df	Valor p
0.7112	0.6446	0.5618	27.093	6	0.000139

Tabla XVII. Porcentaje de colonias hembra correctamente clasificadas por localidad.

	Porcentaje correcto	BLP - p=.76471	BCO - p=.09804	BLA - p=.13725
BLP	100.00	39	0	0
BCO	0.00	4	0	1
BLA	71.43	2	0	5
Total	86.27	45	0	6

Tabla XVIII. Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las dos variables calculadas

	Variable 1	Variable 2
Número de corallites adyacentes	0.0635	-0.8760
Densidad	-0.3435	0.9253
Diámetro	-1.1472	0.2820
Eigenvalor	0.7112	0.0400

El análisis de discriminantes entre machos por localidad mostró diferencias significativas entre ellos (Tabla XIX; Lambda de Wilks 0.31173; Figura 10). Se reconocieron 3 grupos ($p=0.000$), correspondientes a las 3 localidades de estudio con un porcentaje de colonias correctamente identificadas de 95.83 %, 40 % y 71.42 % para BLP, BCO y BLA respectivamente (Tabla XX). Dos variables canónicas fueron calculadas, siendo la densidad de corallites por cm^2 el que mayor peso tuvo en la variable (-0.59; tabla XXI).

Tabla XIX. Valor de la primera variable canónica del análisis de discriminantes obtenido por localidad para los machos.

Eigenvalor	V. Canónica R	Lambda de Wilks	Chi- cuadrada	df	Valor-p
1.897	0.8092	0.3117	37.30	6	0.000

Tabla XX. Muestra el porcentaje de colonias macho efectivamente clasificadas por localidad.

	Porcentaje -Correcto	BLP - p=.66667	BCO - p=.13889	BLA - p=.19444
BLP	95.83	23	0	1
BCO	40.00	2	2	1
BLA	71.42	1	1	5
Total	83.33	26	3	7

Tabla XXI. Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las dos variables calculadas

	Variable1	Variable 2
Número de corallites adyacentes	-0.4221	-0.9783
Densidad	-0.5986	0.6741
Diámetro	0.5117	0.3817
Eigenvalor	1.8976	0.1071

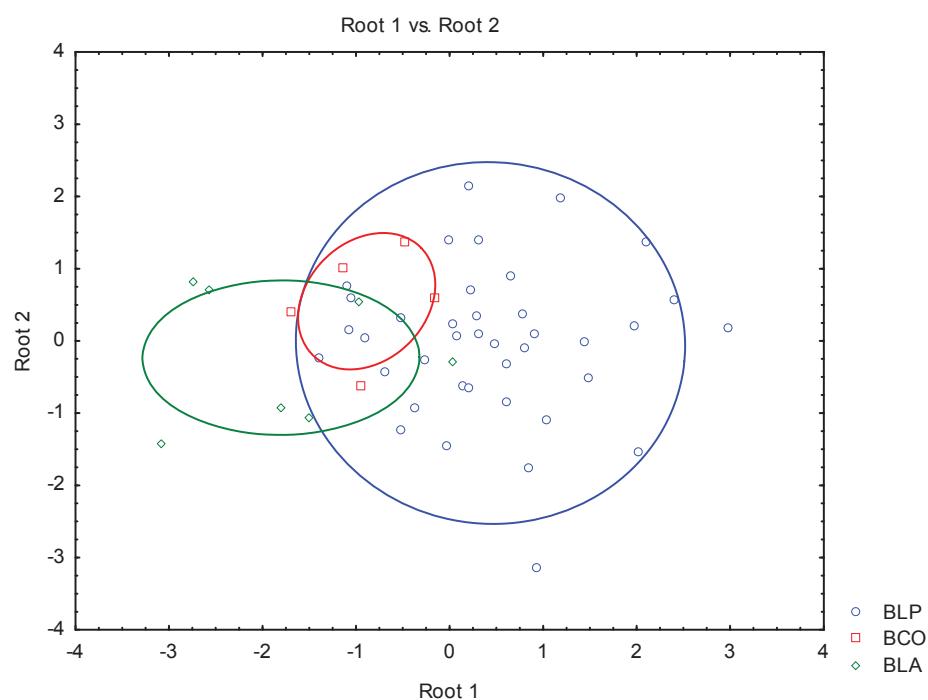


Figura 9. Agrupamiento de las hembras en las tres diferentes localidades determinadas con base en el análisis de discriminantes. Cada punto representa una colonia.

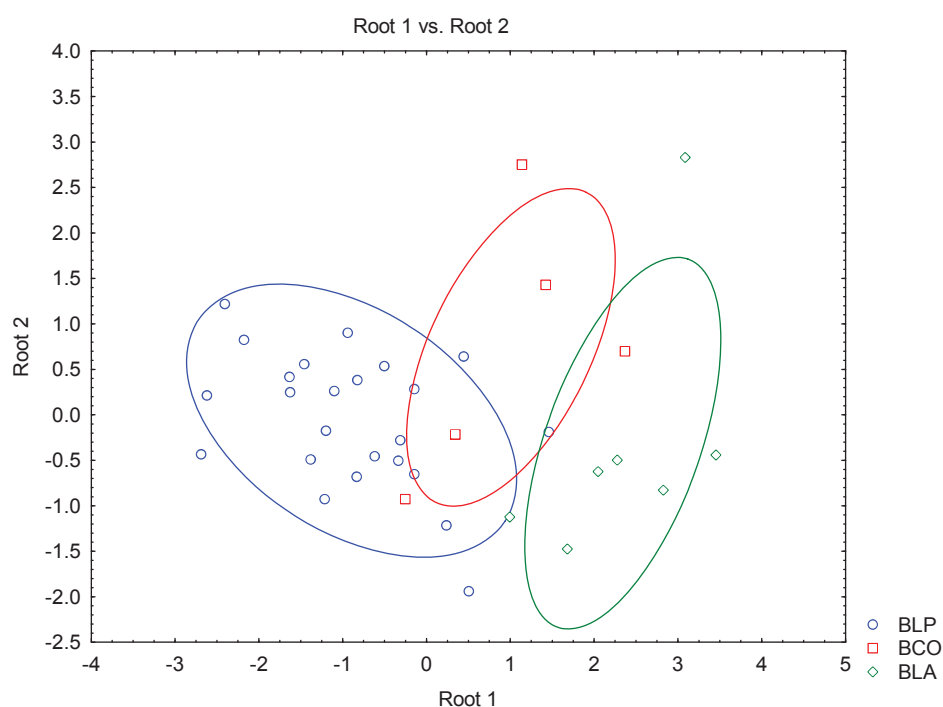


Figura 10. Agrupamiento de los machos en las tres diferentes localidades determinados con base en el análisis de discriminantes. Cada punto representa una colonia.

VII.3 Coeficiente de correlación con datos ambientales

El análisis muestra la existencia de cierto grado de asociación entre los tres caracteres morfológicos informativos y algunos parámetros ambientales como temperatura superficial del mar (TSM), radiación fotosintéticamente disponible (PAR) y concentración de clorofilas (CHLO). La mayor correlación negativa (-0.9592) en las hembras se dio entre el diámetro y la TSM, mientras que la mayor

correlación positiva se dio entre la CHLO y el diámetro del coralite (0.9570). En los machos el valor más alto se encontró igualmente en el diámetro y la CHLO (0.9837), siendo la correlación negativa mayor (-0.9514) entre el diámetro y la TSM (Tabla XXII). Para visualizar claramente las tendencias de cambio y su correlación entre caracteres del coralite y algunas variables ambientales, es necesario observar las figuras 11 a 16.

Tabla XXII. *Porites panamensis*. Coeficiente de correlación de los 3 caracteres significativamente diferentes con variables ambientales.

	Hembras			Machos		
	Coralites adyacentes	Densidad	Diámetro	Coralites adyacentes	Densidad	Diámetro
TSM	0.4157	0.8115	-0.9592	0.7522	0.8334	-0.9514
PAR	0.8769	0.2713	-0.2339	0.2609	0.2544	-0.4106
CHLO	-0.5464	-0.7268	0.9570	-0.9447	-0.8711	0.9837

Hembras

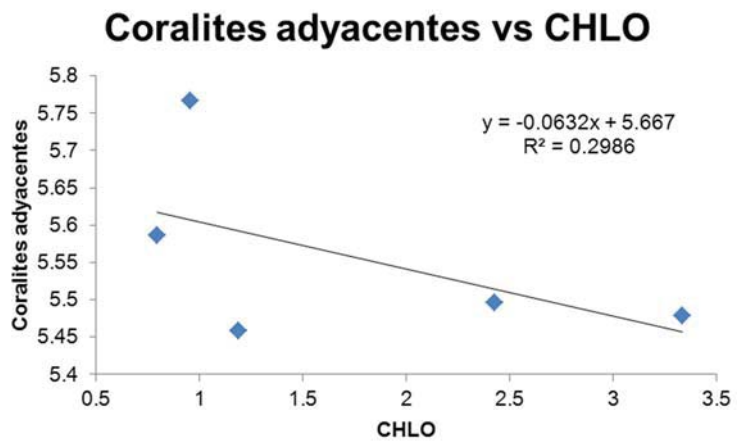
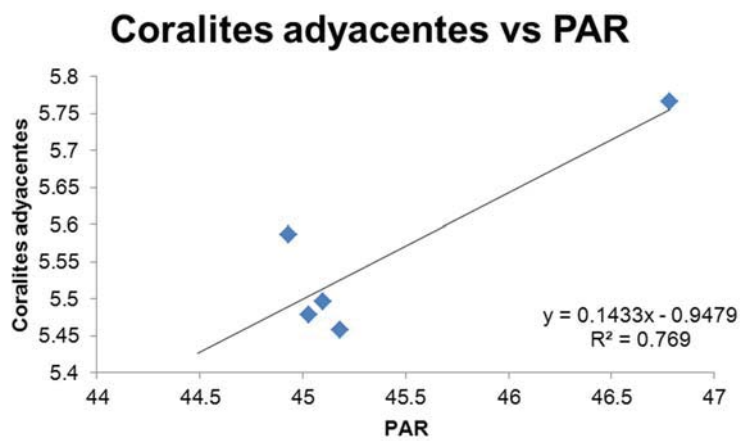
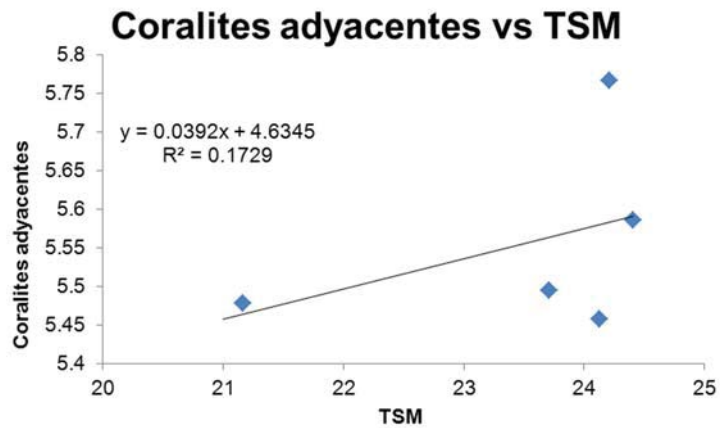


Figura 11. Correlación entre el caracter “Coralites Adyacentes” de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).

Densidad vs TSM

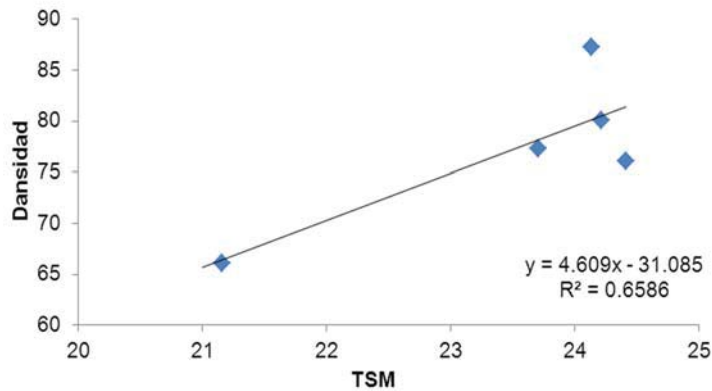
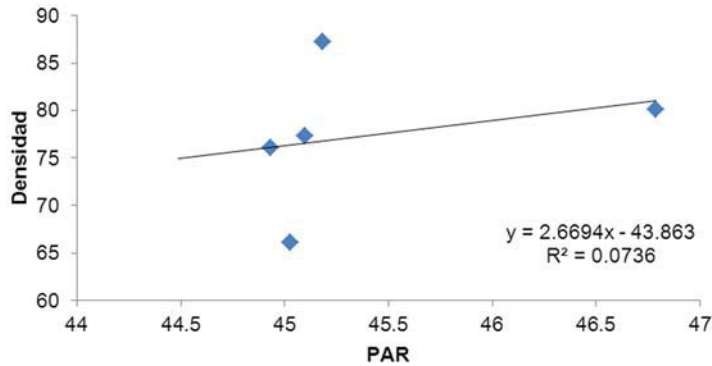
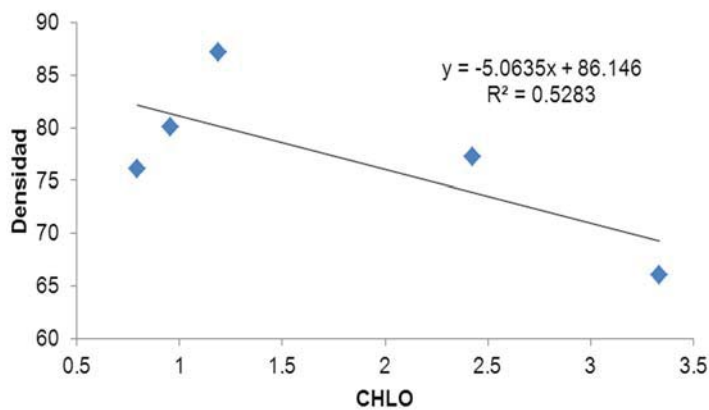


Figura 12. Correlación entre el caracter "Densidad" de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).

Densidad vs PAR



Densidad vs CHLO



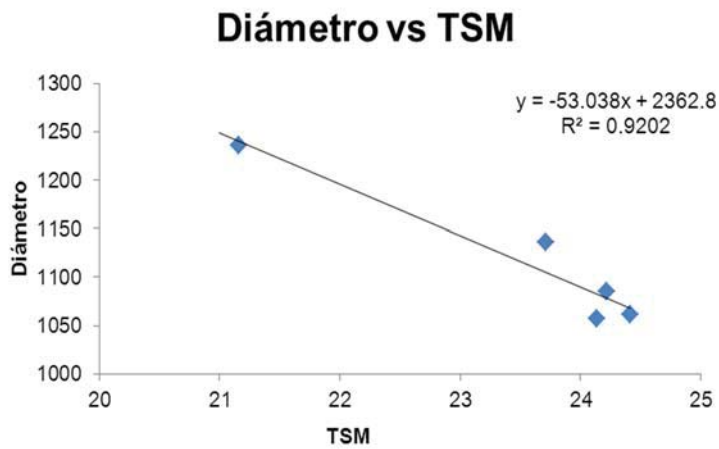
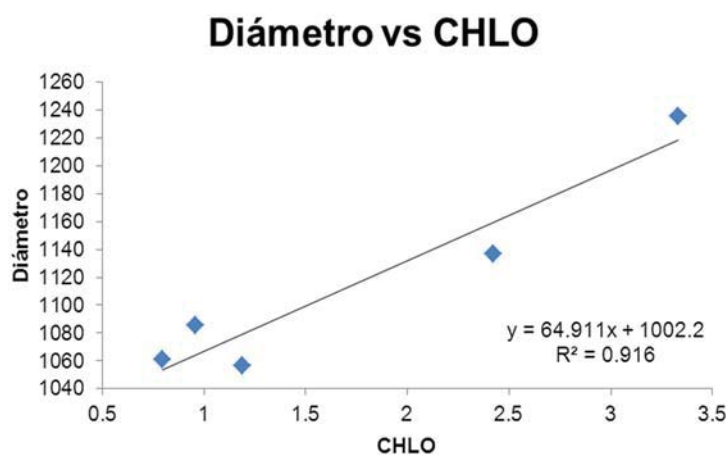
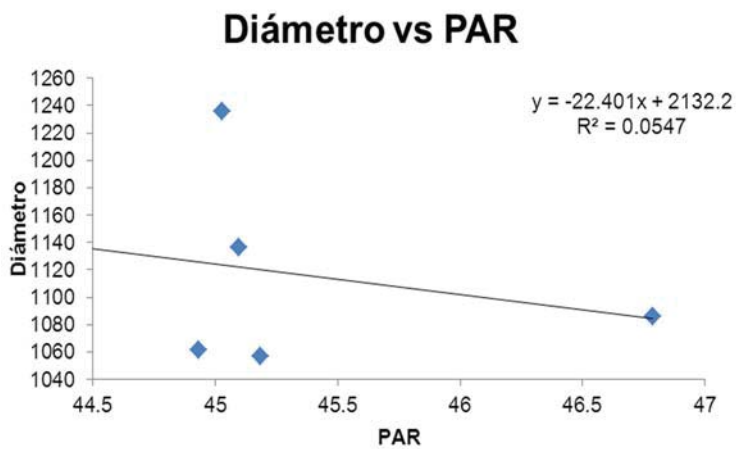


Figura 13. Correlación entre el caracter "Diámetro" de hembras y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).



Machos

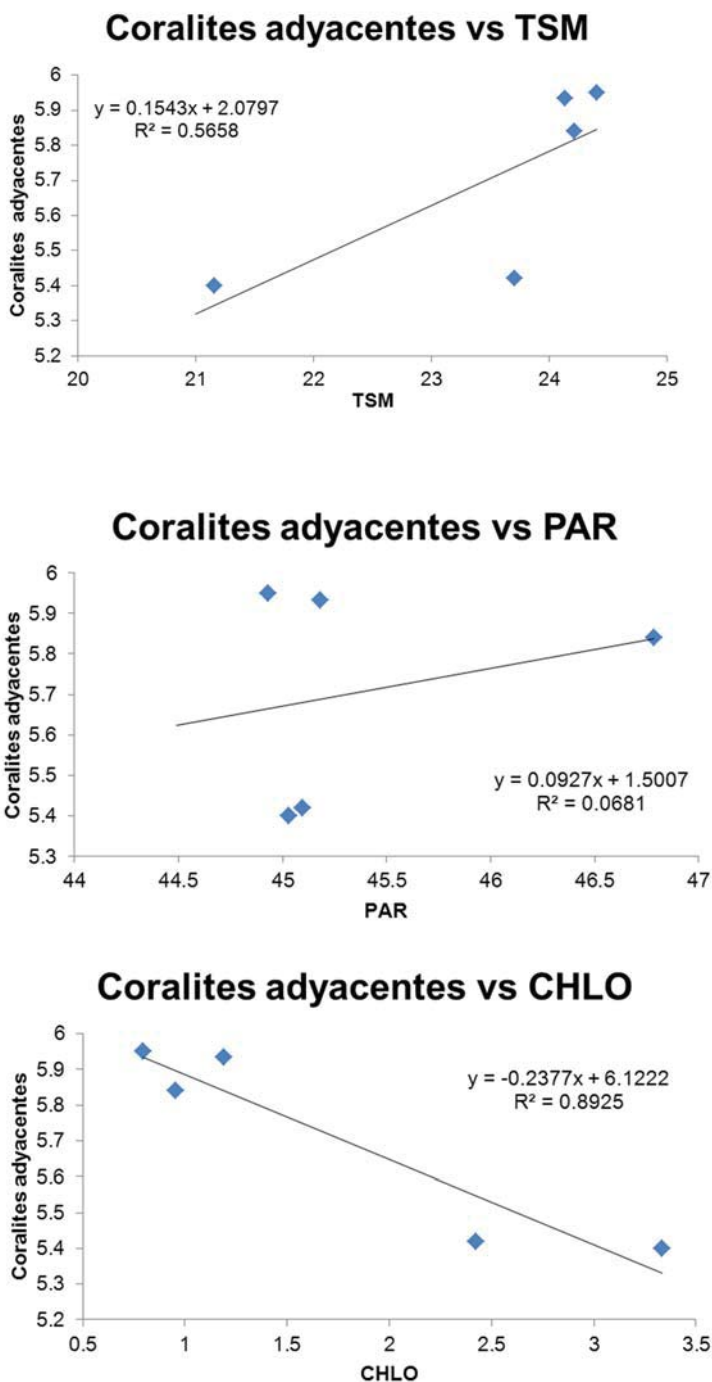


Figura 14. Correlación entre el caracter “Coralites Adyacentes” de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).

Densidad vs TSM

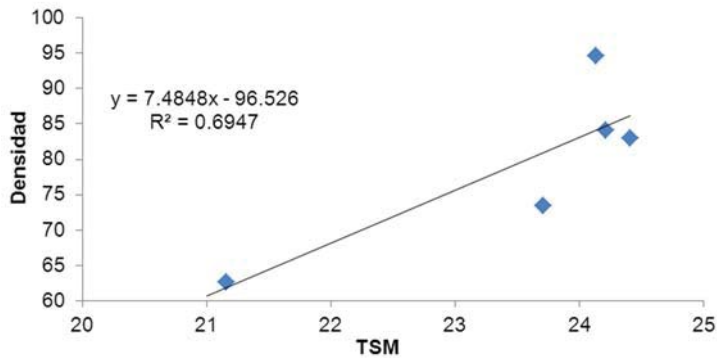
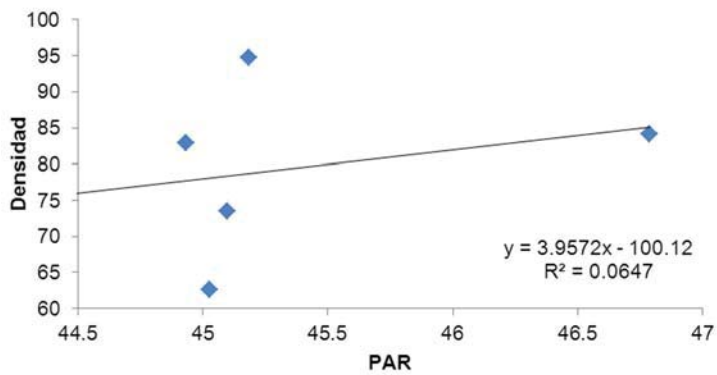
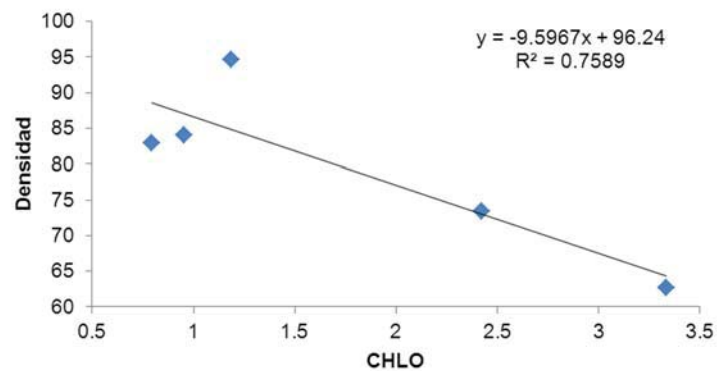


Figura 15. Correlación entre el caracter “Densidad” de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).

Densidad vs PAR



Densidad vs CHLO



Diámetro vs TSM

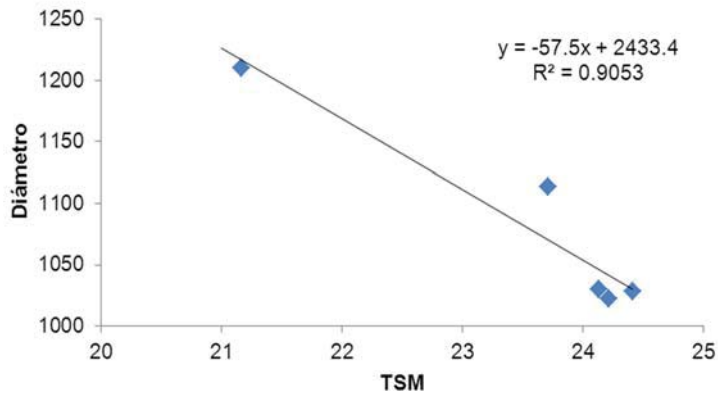
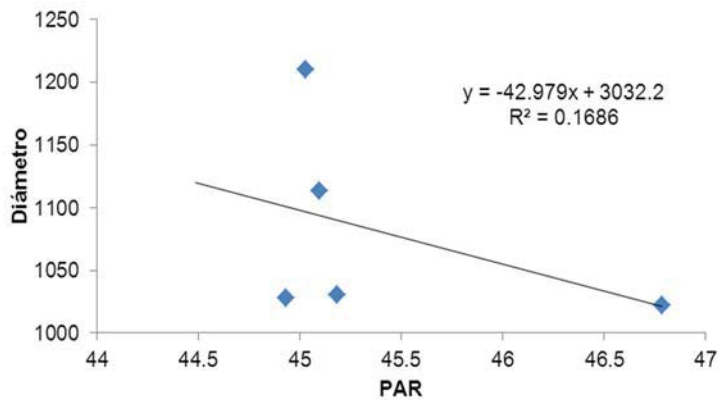
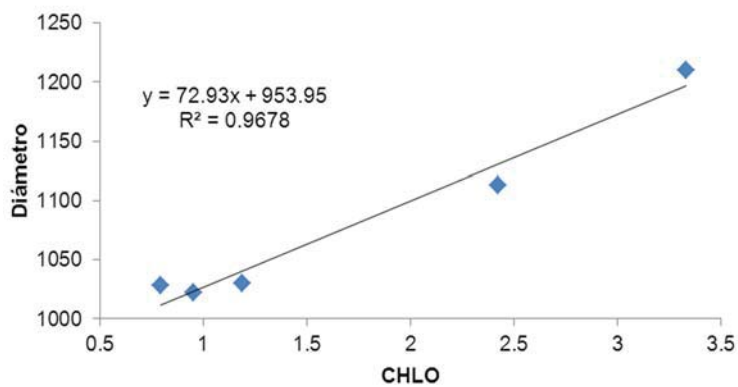


Figura 16. Correlación entre el caracter "Diámetro" de machos y los factores ambientales temperatura ($^{\circ}\text{C}$) radiación fotosintéticamente disponible ($\text{Einstein}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}$) y concentración de clorofilas ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$).

Diámetro vs PAR



Diámetro vs CHLO



Discusión

Harrison (1985) desde la década de los 80's mencionaba que las tendencias en los caracteres sexuales apoyaban la clasificación de los corales basada principalmente en la morfología del esqueleto. Esta clasificación, a la que hacía referencia, era meramente interespecífica, donde es relativamente fácil y conveniente discernir entre dos o más especies con características similares. Como es posible observar en los resultados de esta tesis, de los doce caracteres escogidos, solo tres fueron informativos y asociados al sexo de las colonias. Estos caracteres estuvieron relacionados con el espacio volumétrico del coralite, no así los otros nueve caracteres segregados, que fueron considerados caracteres que podrían estar variando sin denotar diferencias entre hembras y machos. Este hecho se puede inferir a partir de los trabajos de taxonomía mencionados previamente (Brakel 1977; López-Pérez *et al.* 2003; Paz-García 2005; y López Pérez 2013), donde se enlistan los distintos caracteres tomados en cuenta para discernir especies congénicas, y donde incluso se discute la variación entre caracteres de distintas especies dependiendo de la latitud y tiempos geológicos (López Pérez 2013).

En este trabajo fue posible demostrar diferencias en ciertos caracteres a nivel coralite, que permitieron establecer la existencia de dimorfismo sexual morfológico por primera vez entre los corales escleractinios con forma de reproducción gonocórica. Esto da pie para hacer varias inferencias acerca de sus posibles causas, aunque esto no es sencillo ni evidente a primera vista. Por ejemplo, el tamaño de los sexos debería reflejar una estrategia evolutiva para algunas circunstancias en particular, siguiendo la idea de Darwin (1871) de que la evolución es fundamentalmente la historia de la adaptación a ambientes locales. Se ha propuesto que el dimorfismo sexual más temprano es la diferencia en tamaño de espermatozoides y óvulos reconocida en distintos grupos animales (Lakshmi 2009). Esta diferencia ya ha sido documentada en *P. panamensis* (Mora-

Pérez 2005), donde los gametos masculinos y femeninos varían por casi tres veces en tamaño (Tabla XXIII), lo cual hace pensar que podría acarrear consecuencias en la morfología esquelética del pólipo: gametos más pequeños pueden ser empaquetados en espacios menores y viceversa, gametos de mayor tamaño requieren espacio de alojamiento mayor.

Tabla XXIII: Tamaño de los gametos masculinos y femeninos en estadio 4 del coral *Porites panamensis* en Bahía de La Paz. (Tomado de Mora-Pérez 2005)

Espermatocitos	Oocitos
89.0 ± 17.0 µm dmáx	252.0 ± 68.0 µm dmáx
67.0 ± 10.0 µm dmín.	192.0 ± 56.0 µm dmín.

Acerca del espacio volumétrico desarrollado por *P. panamensis* es importante señalar que no solo el tamaño y número de los gametos pueden ser considerados como causantes de un dimorfismo sexual; un paso más adelante está la fecundación del oocito y formación de la larva plánula correspondiente. Específicamente Mora-Pérez (2005) menciona que la fecundación de los gametos femeninos de *P. panamensis* probablemente se lleva a cabo dentro de la cavidad gastrovascular, lugar donde las larvas plánulas se desarrollan y crecen, reforzando parcialmente nuestra hipótesis sobre la necesidad, en la estrategia reproductiva de este coral, de incubar una larva y de disponer de mayor capacidad de almacenamiento dentro de la estructura esquelética.

Haciendo un recuento sobre las dimensiones entre los oocitos y espermatozoides, la fecundación, la formación de la larva y su alojamiento, es posible inferir como la adición de estos factores haría altamente probable marcar diferencias entre ambos sexos. Sin embargo, se sabe que el diámetro de los gametos parece variar dentro de la misma especie en diferentes localidades; en el caso de *Porites panamensis*

(Tabla XXIV), la latitud más al norte donde se ha realizado un estudio sobre su biología reproductiva ha sido Bahía de La Paz (aproximadamente 24°N-111°O). Al no haber estudios sobre caracterización de factores reproductivos en sitios más al norte, parecería que al menos el dimorfismo sexual de los caracteres morfológicos entre ambos sexos no pudo ser evidente, ya que la morfología de corales de latitudes más altas pudiera estar sujeta a otros factores.

Tabla XXIV: Comparativo del tamaño de los gametos masculinos y femeninos del coral *Porites panamensis* en diversos estudios realizados en Bahía de La Paz.

Autor	Oocitos		Espermatoцитos	
	Estadio III	Estadio IV	Estadio III	Estadio IV
Smith (1991)	60 - 200 μm	----	35 - 170 μm	170.0 μm
Vizcaino-Ochoa (2003)	---	205.0 μm	---	---
Mora-Pérez (2005)	178.0 \pm 41.0 μm dmáx	252.0 \pm 68.0 μm dmáx	76.0 \pm 13.0 μm dmáx	89.0 \pm 17.0 μm dmáx

Lakshmi (2009) sugiere que el estado ancestral en los animales en realidad puede ser el hermafroditismo, y la dioecia pudo evolucionar debido a la selección en la especialización de la liberación de los espermatozoides. Por lo tanto la evolución de los machos y hembras sería un paso separado en la evolución de los sexos, y puede ser seleccionado mediante un mecanismo que aumenta la aptitud de ambos sexos. En el caso de los corales ocurre algo peculiar: se ha propuesto que el hermafroditismo con modo reproductivo desovador, dominante actualmente en un gran número de corales habitantes de aguas someras, parece haber surgido de un ancestro gonocórico donde, según Kerr *et al.* (2011), el gonocorismo es 100 veces más factible de ser perdido que ganado, indicando que organismos gonocóricos desovadores preferentemente cambiarían a gonocóricos incubadores, después a hermafroditas incubadores y finalmente a hermafroditas desovadores,

siempre teniendo en cuenta todas las implicaciones que esto conlleva. Dentro del género *Porites* existen especies afines a *P. panamensis* que comparten o difieren en el sistema sexual y modo reproductivo (Baird *et al.* 2009; Tabla XXV), y donde al menos cuatro se pueden encontrar en el Pacífico Oriental Tropical. Sin embargo, ninguna tiene una distribución latitudinal tan alta como *P. panamensis*, a excepción de *P. sverdrupi* (Reyes Bonilla 1993), factor que podría estar determinando la inexistencia de dimorfismo sexual en los corales que habitan en los extremos de los límites de distribución (BCO y BLA), y que a su vez hace pensar que otras especies hermanas con sistemas y modo de reproducción similares a *P. panamensis*, pero cuya distribución es más restringida, podrían denotar la hipótesis planteada en esta tesis sobre el requerimiento espacial para el alojamiento de oocitos y larvas.

Tabla XXV. Sistema sexual y modo reproductivo dentro de algunas integrantes del género *Porites*. (Tomado de Mora-Pérez 2005, Fukami *et al.* 2008 y Baird *et al.* 2009)

	Sistema sexual		Modo reproductivo	
	Gonocórico	Hermafrodita	Incubador	Difusor
<i>P. australiensis</i> *	X			X
<i>P. cylindrica</i> *	X			X
<i>P. porites</i> †	X	X	X	X
<i>P. lutea</i> *	X			X
<i>P. panamensis</i>*	X		X	
<i>P. heronensis</i> *	X		X	
<i>P. furcata</i> *	X		X	
<i>P. astreoides</i> †	X	X	X	
<i>P. evermani</i> *	X			X
<i>P. compressa</i> *	X			X
<i>P. solida</i> *	X			X
<i>P. lobata</i>*	X			X

<i>P. horizontalapa</i> *	X		X
<i>P. rus</i> *	X		X
<i>P. sverdrupi</i>*	X		X
<i>P. arnaudi</i>*	X		
<i>P. lichen</i> †	X	X	
<i>P. murrayensis</i> ¥	X		X
<i>P. hadonni</i> ¥	X		X

(¥ Mora-Pérez 2005, † Fukami *et al.* 2008, *Baird *et al.* 2009; **En negritas** corales encontrados en el POT).

Como es posible observar en el estudio realizado por Baird *et al.* (2009), en el género *Porites* existe un gran número de especies dioicas pero con diferentes modos reproductivo, sin mostrar una tendencia clara, hacia ser incubadores o difusores. Sin embargo, si se comparara el tamaño de las larvas que pueden ser albergadas y liberadas posteriormente con las larvas que se forman a través de una fecundación de los gametos externa, vemos que hay diferencias de hasta un orden de magnitud: especies incubadoras pueden desarrollar larvas tan grandes como 2 mm mientras que corales difusores de gametos desarrollan larvas tan pequeñas como 0.2 mm (Loya *et al.* 2009; Fadlallah 1983), factor que sin duda debe ser tomado en consideración al momento de señalar una variación en las estructuras morfológicas de corales que pueden incubar larvas. De esta forma, se ha establecido que *Porites panamensis*, coral gonocórico con fecundación e incubación larvaria interna, tiene un tamaño de su larva estimado en 350 µm, pudiendo albergar hasta 3 larvas por pólipos según lo reporta Mora-Pérez (2005).

La estrategia reproductiva adoptada por *P. panamensis* no solo tiene un significado evolutivo por su alto potencial reproductivo debido a las múltiples liberaciones de larvas plánulas durante todo el año (Glynn *et al.* 1994; Mora-Pérez 2005; Chávez-Romo 2013), sino que confirman parcialmente la hipótesis

planteada sobre la necesidad espacial volumétrica del esqueleto de las hembras para albergar tanto los oocitos de gran tamaño y a las larvas plánulas, explicando así el dimorfismo sexual morfológico aquí descrito. Sin embargo, cabe recordar que esta afirmación sobre la existencia de dimorfismo sexual a nivel coralite solo fue consistente y demostrada en corales en Bahía de La Paz, única localidad de estudio donde los coralites hembra fueron estadísticamente diferentes y mayores en diámetro con respecto a los machos. El hallazgo inesperado fue constatar que el tamaño, aunque se incrementa conforme aumenta la latitud, ya no muestra diferencias estadísticamente significativas entre sexos como se observa en localidades del centro y alto Golfo de California (BCO y BLA respectivamente).

Cabral Tena y colaboradores (2013) encontraron que las tasas de elongación y calcificación del esqueleto de *P. panamensis* son mayores en machos que en hembras, mientras que en el presente trabajo se demuestra la existencia de dimorfismo sexual morfológico tras analizar ciertos caracteres. En ambos estudios las diferencias fueron encontradas en la localidad de La Paz, el sitio de estudio más al sur del Golfo de California, pero no así en las otras dos bahías más norteñas donde no hubo contundencia en las diferencias significativas. Se sabe que el gasto energético que conlleva la producción de huevos y espermatozoides es diferente y en parte parece ser el causante de una divergencia en el crecimiento de los corales dependiendo su sexo (Cabral Tena *et al.* 2013), sin embargo en esta tesis se infiere qué al analizar los datos en conjunto de una región tan grande como es el Golfo de California (más de 1000 km de extensión) y sin distinguir localidades parecería que excluimos las diferencias regionales, provocando una homogenización que impediría observar las variaciones propias dentro de cada región

Así, los factores ambientales intrínsecos a cada localidad o asociados a características que varían latitudinalmente podrían ser responsables no solo de modificar la estructura de los corales, sino que lo hacen tan drásticamente al grado que no es posible encontrar diferencias entre ambos sexos en corales de latitudes

mayores (BCO y BLA). Esto lleva a pensar que el factor ambiental y sus implicaciones fisiológicas parecen tener un peso mucho mayor sobre la morfología del coral a nivel coralite, como ocurre con el coral *Montastraea annularis* (Klaus *et al.* 2007), y enmascaran la modificación de tamaño para efectos reproductivos, algo que es altamente probable, ya que los corales parecen responder de manera importante y presentar plasticidad morfológica dependiendo el ambiente que los rodea (Ow y Todd 2010).

Las características del Golfo de California influyen notablemente sobre la distribución de una gran cantidad de especies marinas, debido a que las variaciones de la temperatura superficial del mar (TSM), régimen de luz, aporte de nutrientes, surgencias y sistemas de corrientes entre otros son distintos dependiendo de la latitud, provocando incluso que ocurra algo singular; mientras que en general la abundancia de las especies coralinas aumenta conforme se acerca a la zona óptima donde las condiciones ambientales son ideales, en *Porites panamensis* ocurre lo contrario; su abundancia disminuye conforme se acerca a zonas señaladas como adecuadas para el desarrollo coralino conforme disminuye la latitud (Saavedra-Sotelo *et al.* 2013), haciendo a este coral dominante en el alto Golfo de California donde las condiciones ambientales son mucho menos estables pero para las cuales parece estar perfectamente adaptado y puede desarrollarse plenamente. Por ejemplo, el agua es mucho más productiva, turbia y con mayor acidez cuando hay surgencias (Hidalgo González *et al.* 1999), algo que sin duda limitaría el desarrollo de muchos corales pero que *P. panamensis* parece haber superado mediante adecuaciones necesarias que sería necesario investigar más a fondo, pero donde al menos hace inferir, basados en los resultados, que la morfología tanto de machos como de hembras se ajusta a las condiciones ambientales imperantes para sustentar sus necesidades.

La radiación solar puede ser considerada como una de las variables que promueven los ciclos reproductivos en corales, como lo mencionan Penland *et al.* (2004), van Woesik *et al.* (2006), y sugiere Mora-Pérez (2005). Por su parte, se

sabe que las zooxantelas embebidas en el tejido de los corales son mayormente responsables de proveerles la energía necesaria para llevar a cabo sus requerimientos como el crecimiento, calcificación y reproducción, donde puede estar involucrado el desarrollo larvario (Rinkevich 1989; Muscatine 1990). De esta forma podemos argumentar que la posible diferenciación en el tamaño entre los pólipos a través de las tres localidades de estudio se debe posiblemente a que en corales adaptados a vivir en aguas poco profundas y de alta radiación de luz, la fotosíntesis por sí sola puede satisfacer todas las necesidades nutricionales (Falkowski *et al.*, 1984, Mass *et al.* 2010), como es el caso de Bahía de La Paz; mientras que en los corales habitantes de latitudes más norteñas (BLA y BCO), donde se presenta mayor variación ambiental, podrían seguir un camino similar al de los corales que habitan aguas más profundas, donde la radiación fotosintéticamente disponible (PAR) sólo puede suministrar una pequeña parte de la demanda energética requerida, complementada posiblemente con heterotrofia.

Corales de la misma especie pueden no tener un crecimiento uniforme bajo diferentes factores ambientales, debido a las diferentes propiedades lumínicas (Rosenfeld *et al.* 2003) y, como se mencionó anteriormente, a que la energía derivada de la fotosíntesis puede no ser suficiente. Por lo tanto un aumento de tamaño favorecería tanto la heterotrofia como la fotosíntesis al aumentar la superficie de captación de presas y/o de luz. Así un aumento de tamaño juega un papel esencial en la adquisición de energía suplementaria en corales que viven bajo condiciones limitantes de luz (Mass *et al.* 2007). Esto llevaría a un aumento y a la similitud en la forma y tamaño entre ambos sexos de *P. panamensis* en el alto y Golfo Medio de California.

Muchos de los estudios que señalan la importancia de la luz como el mayor factor que regula la morfología esquelética de los corales, debido su relación con las algas simbióticas, se han enfocado en la intensidad de la radiación fotosintéticamente disponible (PAR) dejando los efectos del espectro de la luz ampliamente sin conocer. Un estudio reciente (Rocha *et al.* 2014) evaluó como

diferentes espectros de luz puede afectar las macro y microestructuras de los corales escleractineos. Bajo condiciones controladas pudieron detectar diferencias significativas en la morfometría de estructuras como la distancia entre coralites, ancho de la teca y diámetro de los coralites, así como en la organización de su microestructura esquelética. De esta forma, las correlaciones encontradas entre los tres caracteres estudiados (diámetro, densidad de coralites y coralites adyacentes) y la PAR (figuras 11-16) parecen tener un buen sustento a pesar de que solo se toma en cuenta la cantidad de moles disponibles por unidad de área en un tiempo específico, y no el espectro de luz del sitio de estudio, pero que permite suponer que es distinto, y que sería un agente causante de una variación morfológica en las estructuras del presente estudio.

Así, la foto-adaptación de los corales describe los ajustes fenotípicos que surgen a raíz de un cambio en el entorno de la luz y son genéticamente restringidos (Hennige *et al.* 2008). Por su parte las zooxantelas se fotoadaptan de la misma forma como lo hacen otras microalgas, ajustando varios constituyentes celulares incluida la pigmentación, concentración y número de centros de reacción para el almacenamiento de la luz (Winters *et al.* 2009; Iglesias Prieto y Trench 1994). Hennige *et al.* (2008) realizaron un estudio en 4 distintos corales, entre ellos *Porites lutea*, encontrando que esta especie exhibió un patrón de fotoadaptación en donde el coeficiente de saturación de luz y la tasa de transporte máxima de electrones disminuía con la profundidad óptica o espesor óptico. Esta relación entre la fotofisiología y la profundidad óptica ilustra la respuesta de los organismos hacia la disponibilidad de luz definida por la profundidad o turbidez como es el caso de *P. panamensis* distribuido en el alto Golfo de California.

La luz incidente en los corales muestra que la dispersión múltiple a través de su esqueleto puede mejorar el campo de luz localmente, aumentando así la absorción de esta. Como resultado de este fenómeno, los corales que habitan en ambientes de alta incidencia de luz pueden maximizar su capacidad de absorción invirtiendo menos en pigmentos al tiempo que se reduciría el auto sombreado

dentro del esqueleto de los corales en entornos de poca luz (Enriquez *et al.* 2005). Algo similar puede estar ocurriendo con la estructura esquelética de *P. panamensis*, donde la correlación PAR/diámetro del coralite, al ser negativa indicaría que coralites se agrandan a menor PAR y disminuyen a mayor PAR, apoyada por el modelo teórico descrito anteriormente donde la propia forma del coralite en cada localidad estaría permitiendo que la dispersión múltiple de la luz llegue de forma adecuada para cumplir los requerimientos necesarios dentro de cada localidad.

Por último como se muestra en los resultados, la correlación de la TSM y el diámetro de los coralites fue positiva (Figura 11-16) y proporcional. Este hecho parece ser un aspecto más entre la relación que existe luz-temperatura entre las zonas frías-turbias y cálidas-claras que la interacción misma de la TSM sobre el tamaño del coralite, ya que aunque se ha señalado que otros aspectos como la calcificación y el crecimiento de los corales es determinado por la TSM y la alta disponibilidad de aragonita en aguas tropicales someras (Veron *et al.* 2009; McNeil *et al.* 2004, Kleypas *et al.* 2005), esto no pareciera repercutir en microestructuras como las enmarcadas en la presente tesis; un estudio más exhaustivo sobre la densidad esquelética sobre las microestructuras dentro de cada localidad podría permitir encontrar una relación directa entre la TSM y las microestructuras esqueléticas del coral.

CONCLUSIONES

- Es posible determinar dimorfismo sexual de los caracteres morfológicos de *P. panamensis*.
- El dimorfismo sexual encontrado en Bahía de La Paz se explica por la necesidad de un espacio mayor para alojar una larva en el interior de los pólipos del coral gonocórico incubador *P. panamensis*.
- Los factores ambientales de cada localidad parecen influir en la modificación de la estructura esquelética de los coralite, convergiendo por tanto las características de los coralites hembras y machos.
- Se señala a la luz como el principal factor ambiental que puede determinar la forma y tamaño de los coralites, buscando compensar los distintos regímenes lumínicos.
- El tamaño de la plánula parece establecer el diámetro mínimo del coralite hembra, y las condiciones ambientales el máximo para ambos sexos.

REFERENCIAS

- Andersson M 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Australian Institute of Marine Science, 2013. AIMS Coral Fact Sheets - *Agaricia agaricites*.
- Berns CM 2013. The evolution of sexual dimorphism: understanding mechanisms of sexual shape differences. Pp. 1-16. En: H. Moriyama (Ed.), Sexual dimorphism. InTech, Rijeka, Croatia.
- Budd A y Klauss J. 2001. The origin and early evolution of the *Montastraea annularis* species complex (Anthozoa: Scleractinia) Journal of Paleontology, 75: 527-545.
- Buddemeier RW, Kleypas JA, Aronson RB. 2004. Coral reefs and global climate change. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystem. Pew Center on Global Climate Change, Arlington
- Brakel WH. 1977. Corallite variation in the *Porites* and the species problem in corals. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, 1: 457–462.
- Cabral-Tena RA, Reyes-Bonilla H, Lluch-Cota S, Paz-García DA, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López O y Balart EF. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. Mar. Ecol. Progr. Ser. 476: 1-8.
- Chávez-Romo EH, Paz-García DA, Correa-Sandoval F, Reyes-Bonilla H, López-Pérez RA y Medina-Rosas P. 2013. Diferencia en las estrategias reproductivas de dos corales escleractinios. Ciencias Marinas, 39 (4): 387–400.
- Dana JD. 1843. On the temperature limiting the distribution of corals. Am. J. Sci. 45: 130-131.
- Enriquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R. 2005 Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. Limnol. Oceanogr. 50 (4): 1025-1032.

- Fadlallah YH. 1983 Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. *Coral reefs* 2: 129-150.
- Foster AB. 1986. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic. 3, The family Poritidae (Anthozoa, Scleractinia). *Bull. Amer. Paleon.* 90: 45-123.
- Glynn PW. 1996, Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology*, 2: 495–509
- Glynn PW, Colley SB, Eakin CM, Smith DB, Gassman NJ, Guzmán HM, del Rosario JB, Maté JL. 1994. Reef coral reproduction in the Eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador).II. Poritidae. *Mar. Biol.* 118: 191–208.
- Harrison PL. 2011. Sexual reproduction of scleractinian corals. In: Dubinsky Z y Stambler N (Eds), *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, 59-86
- Harrison PL, Wallace CC. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world: coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, 133–207
- Hennige S, Smith D, Perkins R, Consalvey M, Paterson D y Suggett D. 2008. Photoacclimation, growth and distribution of massive coral species in clear and turbid waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 369: 77-88
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell DR, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A y Hatzitolos ME. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification, *Science* 318
- Humason GL. 1979. *Animal tissues techniques*. W.H. Freeman, San Francisco, Ca.

- Iglesias Prieto y Trench. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagelates. 1. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. Mar. Ecol. Prog. Ser. 113:163-175.
in reef corals. In Ecosystems of the World, 25, Coral Reefs (ed. Z. Dubinsky), 75-87. Amsterdam: Elsevier
- Jameson SC. 1997. Morphometric analysis of the Poritidae (Anthozoa: Scleractinia) of Belice. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. 2: 1591-1596.
- Jameson SC y Cairns SD. 2012. Neotypes for *Porites porites* () and *Porites divaricata* and remarks on other western Atlantic species of *Porites* (Anthozoa: Scleractinia). Proceedings of the Biological Society of Washington: 125 (2): 189-207
- Kerr AM, Baird AH y Hughes TP. 2011. Correlated evolution of sex and reproductive mode in corals (Anthozoa: Scleractinia). Proc R Soc B Biol Sci 278: 75–81.
- Ketchum, J y Reyes-Bonilla H. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del archipiélago de Revillagigedo, México. Rev. Biol. Trop. 49: (3-4) 803-848.
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Eakin CM, Gattuso JP, Guinotte J, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R, Jokiel PL, Langdon C, Skirving W. y Strong AE. 2005. Comment on “Coral reef calcification and climate change: The effect of ocean warming” Geophys. Res. Lett. 32
- Kojis B y Quinn L. 1982. Reproductive strategies in four species of *Porites* (Scleractinia). Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines
- Klaus JS, Budd AF, y Fouke, B.W. 2007, Environmental controls on corallite morphology in the reef coral *Montastraea annularis*: Bulletin of Marine Science. 80: 233-260
- López-Pérez RA. 1998. Morfometría del género *Porites* (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.

- López-Pérez RA, Reyes-Bonilla H, Budd AF y Correa-Sandoval F. 2003. Posición taxonómica de *Porites sverdrupi*, coral endémico del Golfo de California. Cienc. Mar. 29 (4B): 677-691.
- Lough JM. y Cooper TF. 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. Earth Sci. Rev. 108: 170-184.
- Loya Y, Sakai K y Heyward A. 2009. Reproductive patterns of fungiid corals in Okinawa , Japan . Galaxea Jour. of Coral Reef Stud. 11: 119-129.
- Mass T, Einbinder S, Bronkovich E, Shashar N, Vago R, Erez J y Dubinsky Z. 2007. Photoacclimation of *Stylophora pistillata* to light extremes: metabolism and calcification. Mar Ecol. Prog. Ser. 334. 93-102.
- McNeil BI, Matear RJ, y Barnes DJ. (2004), Coral reef calcification and climate change: The effect of ocean warming, Geophys. Res. Lett.,31
- Muscatine L. (1990). The role of symbiotic algae in carbon and energy flux, 75-87. In: Z. Dubinsky (ed) Ecosystems of the World, 25. Coral Reefs. Elsevier Science Publishing Company, Inc. Amsterdam, The Netherlands, 550.
- Oliver J, Babcock R. 1992 Aspects of the fertilization ecology of broadcast spawning corals: sperm dilution effects and in situ measurements of fertilization. Biol Bull 183: 409–417
- Ow Y. y Todd P. 2010. Light induced morphological plasticity in the scleractinian coral *Goniastrea pectinata* and its functional significance. Coral reefs. 29: 797-808.
- Paz García, DA. 2005. Revisión taxonómica del coral *Porites panamensis* Verrill, 1866 (Anthozoa: Scleractinia) en el Golfo de California, México. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 71.
- Penland L, Kloulechad J, Idip D y van Woesik R. 2004. Coral spawning in the western Pacific Ocean is related to solar insolation: evidence of multiple spawning events in Palau. Coral Reefs 23:133-10

- Poulin R. 1997, Covariation of sexual size dimorphism and adult sex ratio in parasitic nematodes. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 567–580.
- Reyes-Bonilla H. 1993. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: SI Salazar-Vallejo, NE González (eds.), *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO. Chetumal. 207–222
- Reyes-Bonilla H, Calderon-Aguilera LE, Cruz-Piñon G, Medina-Rosas P, López-Pérez RA, Herrero-Pérezrul MD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL, Carriquiry-Beltrán JD 2005. Atlas de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. CICESE, CONACYT, CONABIO, UdeG / CU Costa, Umar.
- Rinkevich B. 1989. The contribution of photosynthetic products to coral reproduction. *Mar. Biol.* 44: 235-247.
- Richmond RH. 1997. Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. In: Birkeland C (ed) *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, New York, 175-197
- Rocha RJM, Silva AMB, Fernandes MHV, Cruz ICS, Rosa R, 2014 Contrasting Light Spectra Constrain the Macro and Microstructures of Scleractinian Corals. *PLoS ONE* 9(8).
- Sheppard, CRC, Davy SK, Pilling GM. 2009. *The Biology of Coral Reefs*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Spalding MD, Ravilious C y Green EP. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. WCMC-UNEP. University of California Press. Berkeley. USA.
- Todd P. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev.* 83: 315-337.
- van Oppen M, Lough JM. Eds. 2008, *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences*, Springer Verlag, Berlin.
- van Woesik R, Lacharnoise F y Koksals S. 2006. Annual cycles of solar insolation predict spawning times of Caribbean corals, *Ecol. Lett.* 9:390-398

- Veron JEN. 1986. Corals of Australia and the Indo-Pacific. Australian Institute of Marine Science.
- Veron JEN. 2000. Corals of the World, vol. 3. Australian Institute of Marine Science & CRR Qld Pty Ltd, Australia.
- Veron JEN, Hoegh-Guldberg O, Lenton TM, Lough JM, Obura DO, Pearce-Kelly P. y Rogers AD. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of < 350ppm CO². Marine pollution bulletin, 58(10): 1428-1436.
- Weil E. 1992. Genetic and morphological variation in Caribbean and eastern Pacific *Porites* (Anthozoa, Scleractinia). Preliminary Results. Proc. 7th Inter. Coral Reef Symp. 2: 643-656.
- Winters G, Beer S, Zvi BB, Brickner I y Loya Y. 2009. Spatial and temporal photoacclimation of *Stylophora pistillata*: zooxanthella size, pigmentation, location and clade. Mar. Ecol. Prog. Ser. 384: 107-119.
- Wilkinson C. 2002. Status of Coral Reefs of the World: 2002. Global Coral Reef Monitoring Network and Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia
- Zar JH. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey, 929.