

Nota de Investigación/Research Note

Variaciones temporales en la tasa de regeneración a lesiones artificiales de dos morfotipos de *Porites panamensis*

Temporal variation in the regeneration rate of artificial lesions in two morphotypes of *Porites panamensis*

D A Paz-García, H Reyes-Bonilla*

Universidad Autónoma de Baja California Sur, Departamento de Biología Marina, Apartado postal 19-B, La Paz CP 23080, Baja California Sur, México. * E-mail: hreyes@uabcs.mx

Resumen

Se comparó la capacidad de regeneración del daño provocado por lesiones artificiales entre las formas columnar y masiva del taxón nominal *Porites panamensis*, con el fin de contribuir al conocimiento de la fisiología del complejo de especies y ayudar a aclarar la situación taxonómica de sus formas. El estudio se realizó en Punta Gaviotas (24°17.134' N, 110°19.870' W) y Punta Galeras (24°21.236' N, 110°17.028' W), Bahía de La Paz, México. Se realizó una lesión circular por colonia a entre 26 y 30 colonias por localidad (diámetro de 0.70 ± 0.09 cm y profundidad de 0.5 cm) y se comparó la tasa de regeneración durante la temporada fría (19–22°C, marzo a abril de 2004) y la cálida (28–30°C, septiembre a octubre de 2004). La tasa de regeneración tuvo un comportamiento exponencial negativo para ambas formas en las dos estaciones del año estudiadas. El proceso fue más rápido en la temporada cálida que en la fría, probablemente debido a la mayor disponibilidad de energía lumínica para las zooxantelas en esa temporada. Se observaron diferencias en los porcentajes de regeneración completa entre las formas en la temporada cálida, y en la proporción de las colonias que presentaron fijación algal en las lesiones; la masiva mostró un daño tres veces mayor que la columnar en ambas temporadas. Como las formas de *P. panamensis* presentaron la misma tasa de regeneración, se sugiere que probablemente representen una misma especie. Sin embargo, las diferencias en la susceptibilidad a la colonización por algas y en el porcentaje de regeneración completa de las colonias, podrían significar una ventaja selectiva de la forma columnar.

Palabras clave: *Porites panamensis*, regeneración, taxonomía, corales escleractinios, Golfo de California.

Abstract

The regeneration of artificial lesions in the columnar and massive forms of the nominal taxon *Porites panamensis* was compared, in order to contribute to the knowledge of the physiology of the species complex and to help clarify the taxonomic situation of the phenoms. The study was carried out at Punta Gaviotas (24°17.134' N, 110°19.870' W) and Punta Galeras (24°21.236' N, 110°17.028' W), in La Paz Bay, Mexico. One circular lesion per colony (0.70 $\pm$ 0.09 cm diameter and 0.5 cm deep) was inflicted on 26 to 30 colonies at each site and the regeneration rate was compared during the cold season (19–22°C, March–April 2004) and the warm season (28–30°C, September–October 2004). The regeneration rate followed a negative exponential model for both forms of *P. panamensis* in both seasons, but the process was faster in the warm season than in the cold season, probably due to increased light availability for zooxanthellae at that time of year. We observed differences in the percentage of full regeneration between forms during the warm season and in the proportion of colonies invaded by algae in the lesion area, the massive form showing three times more damage than the columnar in both seasons. As the morphotypes of *P. panamensis* showed the same regeneration rate, it is suggested that they might represent the same species; however, the differences in susceptibility to algal colonization and in the percentage of complete recovery of the colonies might indicate a selective advantage of the columnar form over the massive one.

Key words: *Porites panamensis*, regeneration, taxonomy, scleractinian corals, Gulf of California.

Introducción

La capacidad de regeneración juega un papel fundamental dentro de la historia de vida de los corales pétreos (Bak y Steward-Van Es 1980, Bak 1983) ya que favorece su supervivencia y su reclutamiento asexual. El proceso regenerativo requiere de energía, por lo que un coral dañado presenta, en general, menor éxito reproductivo, tasa de crecimiento,

Introduction

Regeneration is important for the survival and asexual recruitment of hard corals and thus plays a fundamental role in their life history (Bak and Steward-Van Es 1980, Bak 1983). The regeneration process requires energy and a damaged coral will generally show reduced reproductive success, growth rate, resistance to illness and competitive ability (Meesters *et al.*

resistencia contra enfermedades y habilidad competitiva (Meesters *et al.* 1994, Van Veghel y Bak 1994, Oren *et al.* 2001). Una colonia que posea una tasa de regeneración baja puede ofrecer un sustrato disponible y favorecer la fijación de organismos ajenos a la colonia como esponjas o algas, que pueden ocasionar daños al coral y eventualmente su muerte (Bak y Steward-Van Es 1980, Meesters *et al.* 1994).

La capacidad de regeneración en corales ha sido estudiada desde los años treinta, principalmente mediante la formación de lesiones artificiales (Stephenson y Stephenson 1933, Kawaguti 1937). Estudios posteriores se han enfocado a conocer las relaciones existentes entre la tasa de regeneración y el tamaño colonial (Loya 1976), y entre la forma, tamaño y posición de la lesión en la colonia (Meesters *et al.* 1992, Meesters y Bak 1993, Hall 1997, Oren *et al.* 1997). También se ha explorado el efecto que tienen sobre la regeneración algunos factores ambientales como salinidad y temperatura (Lester y Bak 1985), profundidad (Nagelkerken *et al.* 1999), sedimentación (Meesters *et al.* 1992), y también se ha revisado la influencia de aspectos ecológicos como la competencia (Bak *et al.* 1977) y el blanqueamiento coralino (Meesters y Bak 1993). Se ha concluido que la capacidad de regeneración es una herramienta útil para evidenciar la condición de salud de las poblaciones coralinas (Meesters y Bak 1994) y, además, que la estrategia y tasa de regeneración de los corales varía en cada especie (Bak y Steward-Van Es 1980, Lester y Bak 1985, Hall 1997, Van Woessik 1998). Así, éste puede ser un carácter ecofisiológico que puede contribuir para determinar la posición taxonómica de especies hermanas o crípticas (Van Veghel y Bak 1994, Nagelkerken y Bak 1998).

El género *Porites* Link 1807 posee una distribución cosmopolita y cuenta con alrededor de 60 especies que están entre las principales constructoras de arrecifes en el mundo (Veron 2000). El género se caracteriza por la dificultad de delimitar con eficiencia la posición taxonómica de varias especies debido a que poseen gran diversidad morfológica y ello produce sobreposición de caracteres entre taxa (Jameson 1997, Veron 2000). En el Golfo de California existe un complejo de especies que presenta este problema e involucra al taxón nominal *Porites panamensis* Verrill 1866 (fig. 1). Este coral presenta cuatro formas coloniales que fueron originalmente descritas como especies distintas: la forma masiva (*P. panamensis*, *sensu stricto*), la forma incrustante (*P. californica* Verrill 1870), la forma columnar (*P. nodulosa* Verrill 1870) y la forma ramificada (*P. sverdrupi* Durham 1947). Aunque durante muchos años fueron consideradas como sinonimias (Squires 1959, Wells 1983), recientes estudios morfométricos y genéticos (López-Forment 2003, López-Pérez *et al.* 2003) indican que al menos la forma ramificada (*P. sverdrupi*) es una especie válida y endémica del Golfo de California. Además, existen diferencias morfológicas conservativas entre las formas columnar y masiva de *P. panamensis*, e incluso se ha observado que la forma columnar está ausente en arrecifes fuera del Golfo de California (Ketchum y Reyes-Bonilla 2001), mientras que la forma masiva, la más abundante dentro del golfo, se distribuye

1994, Van Veghel and Bak 1994, Oren *et al.* 2001). A colony that has a low regeneration rate can become a suitable substrate for the settlement of foreign organisms such as sponges or algae, which will cause serious damage and the eventual death of the coral (Bak and Steward-Van Es 1980, Meesters *et al.* 1994).

Regeneration capacity in corals has been studied since the 1930s (Stephenson and Stephenson 1933, Kawaguti 1937), mainly through the formation of artificial lesions. More recent research has focused on determining the relationship between regeneration rate and colony size (Loya 1976), and between the shape, size and position of the lesion in the colony (Meesters *et al.* 1992, Meesters and Bak 1993, Hall 1997, Oren *et al.* 1997). The effects on regeneration of some environmental factors such as salinity and temperature (Lester and Bak 1985), depth (Nagelkerken *et al.* 1999) and sedimentation (Meesters *et al.* 1992), and of ecological aspects like competition (Bak *et al.* 1977) and coral bleaching (Meesters and Bak 1993) have also been studied. It has been concluded that regeneration capacity is a useful tool to evaluate the health of coral populations (Meesters and Bak 1994) and that regeneration rate and strategy vary in each species (Bak and Steward-Van Es 1980, Lester and Bak 1985, Hall 1997, Van Woessik 1998). Hence, this ecophysiological character can be used to determine the taxonomic position of sister or cryptic species (Van Veghel and Bak 1994, Nagelkerken and Bak 1998).

The genus *Porites* Link 1807 has a cosmopolitan distribution and comprises around 60 of the world's main reef-building species (Veron 2000). It has proved difficult to efficiently delimit the taxonomic position of several species of this genus because of their considerable morphological diversity, resulting in overlapping of characters among taxa (Jameson 1997, Veron 2000). In the Gulf of California, a complex of species presents this problem, involving the nominal taxon *Porites panamensis* Verrill 1866 (fig. 1). This coral exhibits four colony forms that were originally described as distinct species: the massive form (*P. panamensis*, *sensu stricto*), the encrusting form (*P. californica* Verrill 1870), the columnar form (*P. nodulosa* Verrill 1870) and the branching form (*P. sverdrupi* Durham 1947). Though they were considered synonymies for many years (Squires 1959, Wells 1983), recent morphometric and genetic studies (López-Forment 2003, López-Pérez *et al.* 2003) indicate that at least *P. sverdrupi* is a valid and endemic species of the Gulf of California. Moreover, conservative morphological differences exist between the massive and columnar forms of *P. panamensis*, the distribution of the former, the most abundant within the Gulf of California, extending to Panama (Squires 1959, Reyes-Bonilla 2003), whereas the former is absent outside the gulf (Ketchum and Reyes-Bonilla 2001). Finally, Brusca *et al.* (2004) considered the columnar form to be *P. panamensis* and the massive-encrusting form to be *P. californica*, both valid species.

This study aims to determine the differences in the rate and occurrence of regeneration of artificial lesions in the columnar and massive forms of *P. panamensis*. The results reveal new

hasta Panamá (Squires 1959, Reyes-Bonilla 2003). Finalmente, Brusca *et al.* (2004) consideran la forma columnar como *P. panamensis* y a la forma masiva-incrustante como *P. californica*, ambas como especies válidas.

El objetivo del presente trabajo fue determinar diferencias en la tasa y ocurrencia de la regeneración del daño provocado por lesiones artificiales presentada por las formas columnar y masiva de *P. panamensis*. Los resultados aportan nueva información sobre la fisiología del complejo de especies, y muestran que el uso de herramientas ecológicas-fisiológicas es adecuado para ayudar a aclarar la posición taxonómica de este grupo de especies.

Materiales y métodos

El estudio fue realizado en dos localidades de fácil acceso en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (fig. 2), Punta Gaviotas (24°17.134' N, 110°19.870' W) y Punta Galeras (24°21.236' N, 110°17.028' W), debido a que la forma columnar de *P. panamensis* es relativamente más abundante en Punta Gaviotas, y la forma masiva en Punta Galeras. Se trabajó a profundidades de 1 a 3 m. Para observar si la capacidad de regeneración de ambas formas se mantenía a lo largo del año, el experimento se realizó separadamente durante la temporada fría (19°–24°C, de marzo a abril de 2004) y la temporada cálida (28°–30°C, de septiembre a octubre de 2004). Las temperaturas fueron tomadas *in situ*. Se escogieron en la temporada cálida 26 y 28 colonias de las formas masiva y columnar, respectivamente, y 30 colonias de ambas formas en la temporada fría. Con el fin de que el proceso de regeneración no fuera afectado por el tamaño de la colonia (Oren *et al.* 2001), se escogieron sólo colonias con tamaño mayor a 40 cm².

En la parte superior de cada coral se realizó una lesión circular con ayuda de un taladro manual (diámetro medio de 0.7 ± 0.09 cm y profundidad de 0.5 cm), y su tamaño fue determinado posteriormente con un vernier (precisión 0.05 mm) a intervalos de 3 a 11 días en cada sitio de muestreo. Se revisaron los ejemplares de la siguiente forma (las cifras representan días posteriores al inicio del experimento): en temporada fría, la forma masiva los días 8, 11, 22 y 28, y la columnar en los días 7, 10, 22 y 28; en temporada cálida, la forma masiva los días 13 y 22, y la columnar en los días 12 y 21. El estudio se dio por concluido una vez que más del 50% de las colonias presentaron una regeneración completa o mortalidad total.

La tasa de regeneración de las lesiones se determinó con base en la pendiente de la recta generada por el tamaño de la lesión (en mm², en el eje y) vs. el tiempo (número de días de transcurrido el experimento, en el eje x). Dado que la relación entre las variables siguió un modelo exponencial negativo, se realizó un análisis exploratorio de los gráficos y se linealizó la curva mediante la obtención del logaritmo del área de la lesión; se sumó 1 mm² para evitar la presencia de ceros que hubiera impedido la regresión (Van Woesik 1998). Finalmente, para conocer las diferencias en ocurrencia de la regeneración, se estimó el porcentaje de colonias que presentaron regeneración



Figura 1. Colonia del coral *Porites panamensis* en el Golfo de California.
Figure 1. Colony of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California.

information on the physiology of the species complex and show that the use of ecological and physiological tools is suitable for clarifying the taxonomic position of this group of species.

Material and methods

The study was carried out in 2004 at two accessible locations in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico (fig. 2): Punta Gaviotas (24°17.134' N, 110°19.870' W) and Punta Galeras (24°21.236' N, 110°17.028' W). The columnar form of *P. panamensis* is relatively more abundant at Punta Gaviotas and the massive form at Punta Galeras. To observe whether the regeneration capacity of both morphotypes was the same throughout the year, the experiment was conducted during the cold season (19°–24°C, March–April 2004) and during the warm season (28°–30°C, September–October 2004), at 1–3 m

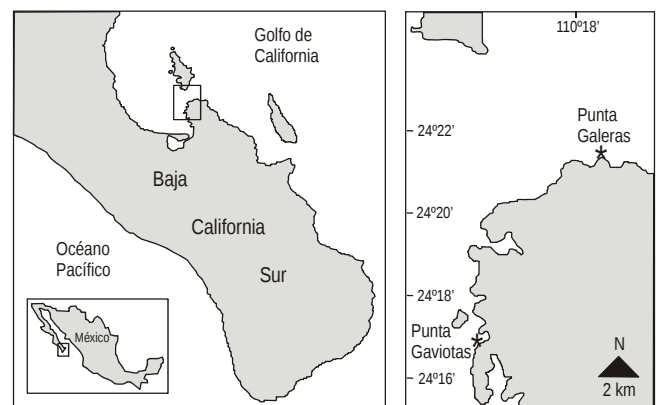


Figura 2. Área de estudio, marcando las localidades donde se realizó el experimento.
Figure 2. Study area, indicating the locations where the experiment was conducted.

completa, las que presentaron regeneración parcial y las que presentaron mortalidad (especialmente por colonización de algas) al término del experimento.

Resultados

La tasa de regeneración presentó diferencias temporales en ambas formas de *P. panamensis*. Durante la temporada fría, la recuperación inició con la secreción de mucus con una extensión de tejido indiferenciado sobre la herida, posteriormente se formaron las estructuras esqueléticas y los pólipos ya pigmentados. En la temporada cálida aparecieron pequeños pólipos pigmentados en los bordes de la lesión, a pesar de que en el centro todavía existía tejido indiferenciado.

En ambas estaciones del año la regeneración de las heridas fue más rápida en los primeros días del experimento, en comparación con los días próximos a la recuperación completa de las heridas. En ambas formas coloniales este comportamiento siguió un modelo exponencial negativo (fig. 3). No se encontraron diferencias significativas entre las pendientes de las curvas linealizadas (equivalentes a la tasa de regeneración entre las formas), ni en la temporada fría ($t_{56} = 0.563$, $P > 0.50$) ni en la temporada cálida ($t_{53} = 1.448$, $P = 0.14$). En contraste, se observaron diferencias significativas entre tasas de regeneración cuando se compararon las distintas temporadas del año para cada uno de los morfotipos (Punta Gaviotas: $t_{56} = 2.719$, $P = 0.007$; Punta Galeras: $t_{53} = 2.802$, $P = 0.004$).

La figura 4 muestra que los porcentajes de regeneración completa y parcial en la temporada fría fueron similares entre las formas. En contraste, la temporada cálida mostró diferencias en los porcentaje de regeneración completa entre las formas, en los que la columnar mostró un mayor porcentaje que la masiva. También se pudo observar que la proporción de las colonias que presentaron fijación algal en las lesiones fue diferente entre las formas, mostrando la masiva fijación tres veces mayor que la columnar en las dos temporadas estudiadas (fig. 4).

Discusión

La literatura señala la existencia de diferencias interespecíficas en la capacidad de regeneración de los corales (Hall 1997, 2001; Van Woesik 1998). Hay algunas especies que presentan estrategias en las que la regeneración de las lesiones causadas natural o artificialmente pueden ser cerradas enteramente por tejido indiferenciado antes de que los nuevos pólipos puedan ser observados (Meesters *et al.* 1997). En otras, los pólipos con pigmentos se desarrollan casi simultáneamente con el progreso de la nueva capa de tejido (Bak 1983, Meesters *et al.* 1997). En el presente estudio se demostró que para las dos formas de *P. panamensis*, la primera estrategia fue observada en la temporada fría, mientras que la segunda fue la principal en la temporada cálida. Esto es un indicativo de la influencia de la temporada del año sobre la tasa y la estrategia de regeneración, así como de la capacidad regeneración de que poseen las

depth. Temperature was measured *in situ*. In the warm season, 26 and 28 colonies of the massive and columnar forms, respectively, were studied, while 30 colonies of both forms were studied in the cold season. Each colony was larger than 40 cm² so that the regeneration process would not be affected by size (Oren *et al.* 2001).

A circular lesion (0.7 ± 0.09 cm in diameter and 0.5 cm deep) was inflicted on the upper surface of each coral colony with a hand drill, and its size was determined with a vernier caliper (accuracy 0.05 mm) at intervals of 3 to 11 days at each site. The colonies were examined on the following days after initiating the experiment: during the cold season, the massive morphotype on days 8, 11, 22 and 28, and the columnar morphotype on days 7, 10, 22 and 28; during the warm season, the massive morphotype on days 13 and 22, and the columnar morphotype on days 12 and 21. The experiment was concluded when more than 50% of the colonies showed complete regeneration or had died.

The regeneration rate of the lesions was determined by plotting lesion size (mm², y-axis) vs time (number of days since initiating the experiment, x-axis). Since the relationship followed a negative exponential model, an exploratory analysis of the graphs was made and the curve was linearized by obtaining the logarithm of the lesion area; 1 mm² was added to avoid zeroes that would have prevented the regression (Van Woesik 1998). Finally, in order to determine the differences in the occurrence of regeneration, the percentage of colonies that showed complete regeneration, partial regeneration and that did not survive (especially as a result of algal colonization) was estimated at the end of the experiment.

Results

The regeneration rate in both forms of *P. panamensis* indicated temporal differences. During the cold season, regeneration initiated with the secretion of mucus and the appearance of undefined tissue over the wound, followed by the formation of skeletal structures and pigmented polyps. During the warm season, small pigmented polyps appeared on the edges of the lesion even though undifferentiated tissue still existed in the middle.

Regeneration of the wounds in both seasons was faster in the first days of the experiment than in the days approaching full recovery. This behaviour followed a negative exponential model for both morphotypes (fig. 3). No significant differences were found in the slope of the linearized curves (equivalent to the regeneration rate between morphotypes), in both the cold season ($t_{56} = 0.563$, $P > 0.50$) and the warm season ($t_{53} = 1.448$, $P = 0.14$). In contrast, significant differences were observed in the seasonal regeneration rates of each morphotype (Punta Gaviotas: $t_{56} = 2.719$, $P = 0.007$; Punta Galeras: $t_{53} = 2.802$, $P = 0.004$).

Figure 4 shows that the percentages of full and partial recovery in the cold season were similar between morphotypes. In the warm season, however, the percentage of full recovery

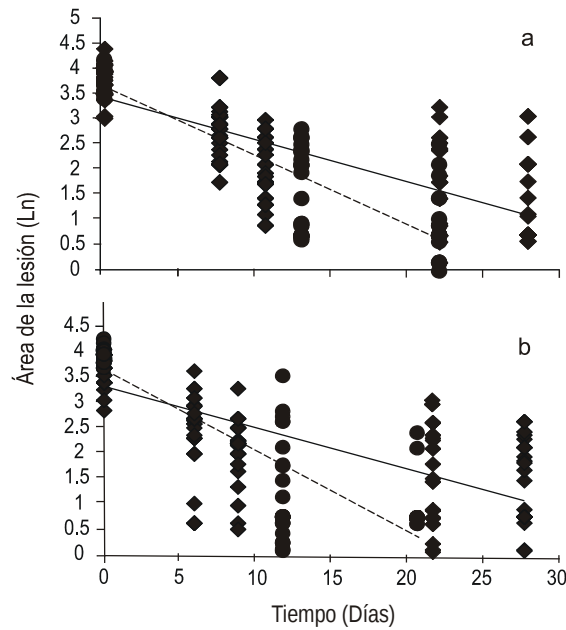


Figura 3. Curva de regeneración de lesiones en morfotipos de *Porites panamensis*. (a) Colonias masivas: (♦) temporada fría ($n = 30$) y (—) modelo ajustado ($y = -0.0847x + 3.4467$, $R^2 = 0.585$); (●) temporada cálida ($n = 26$) y (—) modelo ajustado ($y = -0.1379x + 3.6742$, $R^2 = 0.7867$). (b) colonias columnares: (♦) datos temporada fría ($n = 30$) y (—) modelo ajustado ($y = -0.081x + 3.3172$, $R^2 = 0.5503$); (●) datos temporada cálida ($n = 28$) y (—) modelo ajustado ($y = -0.1573x + 3.6411$, $R^2 = 0.7358$).

Figure 3. Curve of lesion regeneration in *Porites panamensis* morphotypes. (a) Massive colonies: (♦) cold season ($n = 30$) and (—) fitted model ($y = -0.0847x + 3.4467$, $R^2 = 0.585$); (●) warm season ($n = 26$) and (—) fitted model ($y = -0.1379x + 3.6742$, $R^2 = 0.7867$). (b) Columnar colonies: (♦) cold season ($n = 30$) and (—) fitted model ($y = -0.081x + 3.3172$, $R^2 = 0.5503$); (●) warm season ($n = 28$) and (—) fitted model ($y = -0.1573x + 3.6411$, $R^2 = 0.7358$).

formas de *P. panamensis*. En contraste con las anteriores estrategias de regeneración observadas en *P. panamensis*, en *P. compressa* de Hawaii la regeneración de las colonias ocurrió por proyecciones subsuperficiales del tejido (Jokiel *et al.* 1993), mientras que la regeneración en *P. lobata* y *P. lutea* inicia mediante una extensión hacia arriba de los pólipos circundantes, y posteriormente una construcción extratentacular y sobrecrecimiento lateral sobre el área muerta (Van Woesik 1998). Finalmente, Hall (1997) mostró que *P. lichen* y *P. mayeri* producen nuevos pólipos directamente alrededor del margen de la lesión y se extienden hacia el centro. Lo anterior muestra que existen claras diferencias en la tasa y en las estrategias de regeneración entre las especies del mismo género, e incluso que una misma especie (*P. panamensis*) puede tener distintas estrategias dependiendo de la temporada del año.

Por otra parte, el presente estudio reveló que la regeneración de las dos formas de *P. panamensis* siguió un modelo exponencial negativo, independientemente de la temporada del año analizada (fig. 3). Este es el patrón más común que describe el proceso de regeneración en corales pétreos (Bak 1983, Van Woesik 1998, Nagelkerken y Bak 1998), el cual fue

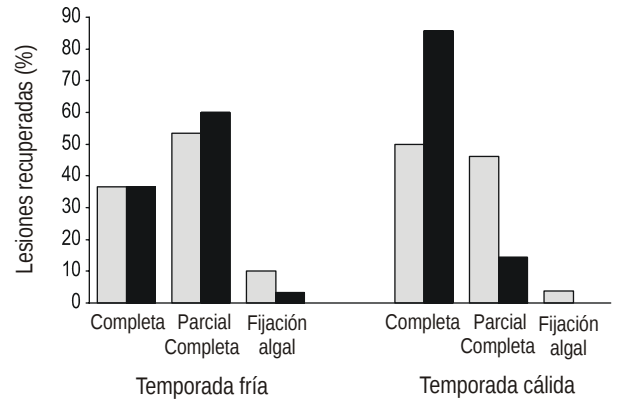


Figura 4. Porcentaje de lesiones con regeneración completa y parcial, y con colonización algal en colonias masivas (gris) y columnares (negro) de *Porites panamensis* durante las dos temporadas estudiadas.

Figure 4. Percentage of lesions with complete regeneration, partial regeneration and algal colonization in massive (grey) and columnar (black) colonies of *Porites panamensis* during the warm and cold seasons.

was higher for the columnar form than for the massive form. Differences were also found in the proportion of colonies that showed algal colonization in the lesions, the massive form being three times more affected than the columnar in both seasons (fig. 4).

Discussion

The literature indicates that there are interspecific differences in the regeneration capacity of corals (Hall 1997, 2001; Van Woesik 1998). In some species, the naturally or artificially inflicted lesions can be entirely covered by undifferentiated tissue before new polyps appear (Meesters *et al.* 1997). In others, the pigmented polyps and new layer of tissue develop almost simultaneously (Bak 1983, Meesters *et al.* 1997). In this study, the first strategy was observed in the cold season and the second in the warm season in both forms of *P. panamensis*. This indicates the influence of the season on the rate and strategy of regeneration, as well as the regeneration capacity of the morphotypes. In contrast, regeneration in *P. compressa* colonies in Hawaii occurred through subsurface tissue projections (Jokiel *et al.* 1993), while in *P. lobata* and *P. lutea* it began by the upward extension of surrounding polyps, followed by extratentacular budding and lateral overgrowth over the dead area (Van Woesik 1998). Hall (1997) reported that *P. lichen* and *P. mayeri* produce new polyps directly around the lesion's edge that extend towards the centre. Hence, clear differences exist in the regeneration rate and strategies among species of the same genus, and even the same species, such as *P. panamensis*, can have different strategies depending on the time of year.

This study showed that regeneration in the two forms of *P. panamensis* followed a negative exponential model, regardless of the season (fig. 3). This is the most common pattern in the regeneration process of hard corals (Bak 1983, Van Woesik 1998, Nagelkerken and Bak 1998). The regeneration rate in the

evidente por la rápida regeneración durante los primeros días en las colonias de *P. panamensis* que fueron dañadas, en comparación con la disminución de la regeneración presentada en los días próximos del cierre de las lesiones, en las que el esqueleto ha sido recubierto con mucus y tejido. Es probable que la tasa de regeneración que se presenta en los primeros días de la lesión ocurra para tratar de impedir o dificultar que el área afectada sea colonizada por otros invertebrados o por algas, evento que disminuye significativamente la probabilidad de supervivencia de la especie en estudio (Reyes-Bonilla 2001).

La tasa de regeneración en las formas masiva y columnar de *P. panamensis* varió en relación con la temporada del año, observándose en la fría la regeneración más lenta de las temporadas estudiadas (figs. 3, 4). Kramarsky-Winter y Loya (2000) compararon la ocurrencia de regeneración en *Fungia granulosa* y señalaron que a una temperatura de 25°C el porcentaje de colonias completamente recuperadas es mayor que a temperaturas bajas (21°C). La diferencia en la ocurrencia de regeneración se atribuyó a la disminución del metabolismo del coral por la temperatura baja. Por otra parte, la importancia de la cantidad de luz para la supervivencia de los corales constructores de arrecifes ha sido evidenciada dado que el carbono que es fijado fotosintéticamente es trasladado desde la zooxantela hasta el hospedero y aporta más del 100% de la energía diaria necesaria para la supervivencia (Davies 1984, 1991). Por ello las condiciones termales resultan poco estresantes, y la prolongada iluminación aumenta la disponibilidad de energía para la recuperación y explica por qué la tasa de regeneración de las heridas es mayor en temporadas cálidas.

Uno de los objetivos de este estudio fue la comparación de las tasas de regeneración entre formas de *P. panamensis* como herramienta taxonómica, tal y como ha sido usada en el caso de géneros como *Montastraea*, *Porites* y *Stephanocoenia* (Van Veghel y Bak 1994, Nagelkerken y Bak 1998). Con base en lo anterior, el que no se encontraran diferencias en la tasa de regeneración entre morfotipos, independientemente de la temporada del año (fig. 3), sugiere que éstos deben pertenecer a la misma especie. Sin embargo, consideramos que la cuestión debe seguir abierta a discusión debido a que hay excepciones a la regla. Por ejemplo, Nagelkerken y Bak (1998) no encontraron diferencias en las tasas regenerativas en tres morfotipos pertenecientes al género *Madracis*, pero posteriormente datos ecológicos, morfológicos y genéticos mostraron que todas deben considerarse especies válidas y que forman un "complejo" o "singameon" según el modelo de evolución reticular (Veron 1995, Diekmann *et al.* 2001).

Por otro lado, entre los morfotipos de *P. panamensis* se observaron diferencias en la ocurrencia de la regeneración (fig. 4). La forma columnar fue menos susceptible a la colonización por algas y, además, tuvo un mayor porcentaje de colonias con regeneración completa durante la temporada cálida. Estas diferencias pueden significar que la forma columnar posea ventajas en supervivencia sobre la forma masiva, quizá por efecto de las características morfológicas de la colonia (zonas de crecimiento, densidad de esqueleto y diferencias

P. panamensis colonies was faster in the first days after being wounded than in the last days of the healing process when the skeleton was covered by mucus and tissue. This faster regeneration rate at the beginning probably occurs to try to hinder or prevent other invertebrates or algae from colonizing the affected area, since this significantly decreases the species' chance of survival (Reyes-Bonilla 2001).

The regeneration rate in the massive and columnar forms of *P. panamensis* varied in relation to the time of year and was slower in the cold season than in the warm one (figs. 3, 4). Kramarsky-Winter and Loya (2000) compared the occurrence of regeneration in *Fungia granulosa* and indicated that at a temperature of 25°C the percentage of fully recovered colonies was greater than at a lower temperature (21°C). This difference in regeneration occurrence was attributed to a decrease in the coral's metabolism because of the low temperature. The amount of light is also considered important for the survival of reef-building corals, because photosynthetically-fixed carbon is transferred from zooxanthellae to the host and contributes more than 100% of the daily energy requirements (Davies 1984, 1991). Hence, warmer conditions are less stressful and greater light availability provides more energy for the regeneration of wounds, explaining why the rate of recovery is higher in hot seasons.

One of the objectives of this study was to compare the regeneration rates of the columnar and massive forms of *P. panamensis* as a taxonomic tool, as has been done in the case of other genera like *Montastraea*, *Porites* and *Stephanocoenia* (Van Veghel and Bak 1994, Nagelkerken and Bak 1998). The fact that there were no differences in regeneration rates between morphotypes, regardless of the time of year (fig. 3), suggests that they must belong to the same species. Nevertheless, we believe that this question should remain open to discussion because there are exceptions to the rule. For example, Nagelkerken and Bak (1998) did not find differences in the regenerative rates of three morphotypes of the genus *Madracis*, but subsequent ecological, morphological and genetic data showed that all of them should be considered valid species and that they form a complex or syngameon under the reticular evolution model (Veron 1995, Diekmann *et al.* 2001).

On the other hand, differences were observed between the two morphotypes of *P. panamensis* in relation to regeneration occurrence (fig. 4). The columnar form was less susceptible to colonization by algae and had a higher percentage of colonies with full recovery during the warm season. These differences suggest that the columnar form may well have a survival advantage over the massive form, perhaps because of the morphological characteristics of the colony (growth areas, skeleton density and differences in tissue layer thickness) that generally dictate the susceptibility to lesions, as has been reported for other species (Hall 1997, 2001). It has also been mentioned that the massive and encrusting morphologies are more vulnerable to algal colonization and overgrowth (Hughes 1989), and that they have less regenerative capacity than other coralline forms such as branching and columnar colonies (Hall 1997).

en el grosor de la capa de tejido) que generalmente dictamina la susceptibilidad a las lesiones, tal como ha ocurrido en otras especies ya mencionadas (Hall 1997, 2001). Adicionalmente, se ha mencionado que las morfologías masiva e incrustante son más vulnerables a la colonización y sobrecrecimiento por algas (Hughes 1989), y que poseen una menor capacidad de regeneración que otras formas coralinas como colonias ramificadas y columnares (Hall 1997).

Otras diferencias entre las morfologías fueron mencionadas por Squires (1959), quien consideró a las morfologías columnar y masiva de *P. panamensis* como ecotipos que presentan modificaciones para vivir a diferentes profundidades. Estas diferencias se han observado en su distribución vertical: la forma masiva puede presentarse desde 1 hasta 30 m (López-Pérez *et al.* 2003) mientras que la columnar sólo se ha encontrado desde 1 hasta 5 m como máximo, y se desarrolla mejor en ambientes protegidos a oleaje (Paz-García obs. pers.). La explicación de la diferenciación de las formas parece ser debida al ambiente (oleaje, corrientes, luz y profundidad); sin embargo, esta razón no revela por qué la forma columnar está ausente en ambientes fuera del Golfo de California, mientras que a lo largo de su distribución dentro del golfo existen localidades donde el morfotipo columnar es relativamente más abundante que el morfotipo masivo y viceversa.

En conclusión, las formas masiva y columnar de *P. panamensis* presentaron la misma tasa de regeneración y ambas fueron más eficientes para recuperarse de los daños artificiales durante la temporada cálida que en la fría, ya que durante la primera el coral cuenta con mejores condiciones de vida (mayor temperatura e irradiación solar). La evidencia señala que probablemente las dos formas representan la misma especie válida. Sin embargo, se notaron diferencias en los porcentajes de regeneración completa y en la susceptibilidad a la colonización por algas, que podrían significar una ventaja en la supervivencia de la forma columnar sobre la masiva. Sugerimos una revisión más completa de la ecología de ambos morfotipos de *P. panamensis* para aclarar su situación taxonómica, ya que ésta es una de las especies de coral más abundantes del Golfo de California y el Pacífico mexicano. Entender la fisiología y taxonomía serán relevantes para depurar los estudios biogeográficos y aclarar el origen evolutivo de este género en el continente americano.

Agradecimientos

A Saúl González, Lorenzo Filip, Leonardo de la Peña, Pablo Lobera, Diana Sánchez-Toyes y a otros estudiantes de Biología Marina (UABCS) por su valiosa ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo se realizó con el patrocinio de la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (proyecto AS007, responsable Luis E. Calderón-Aguilera, CICESE, Ensenada).

Referencias

Bak RPM. 1983. Neoplasia, regeneration and growth in the reef-building coral *Acropora palmata*. Mar. Biol. 77: 221–227.

Squires (1959) reported other differences between morphologies and considered the columnar and massive forms of *P. panamensis* to be ecotypes that present modifications to live at different depths. Their vertical distribution has revealed differences, the massive form capable of inhabiting depths between 1 and 30 m (López-Pérez *et al.* 2003), while the columnar form has only been found between 1 and 5 m depth (maximum) and develops better in wave-protected environments (Paz-García pers. obser.). These differences between forms may be due to environmental factors (wave action, currents, light and depth); however, this explanation does not clarify why the columnar form is absent in environments outside the Gulf of California but relatively more abundant within it than the massive form and vice versa.

In conclusion, the massive and columnar forms of *P. panamensis* had the same regeneration rate and both recovered more efficiently from artificial lesions in the warm season than in the cold season as a result of the better environmental conditions (high temperature and solar irradiance). The results indicate that both forms probably represent the same valid species; however, differences were found in the percentage of full recovery and in the susceptibility to algal colonization, which could mean that the columnar form has a survival advantage over the massive form. We recommend a more complete revision of the ecology of both morphotypes of *P. panamensis* to clarify its taxonomic situation, since it is one of the most abundant coral species in the Gulf of California and Mexican Pacific. Understanding the physiology and taxonomy is important to sort through the biogeographic studies and clarify the evolutionary origin of the genus in the American continent.

Acknowledgements

We thank Saúl González, Lorenzo Filip, Leonardo de la Peña, Pablo Lobera, Diana Sánchez-Toyes and other marine biology students at the University of Baja California Sur for their valuable help in the field. This study was supported by Mexico's National Commission for the Knowledge and Use of Biodiversity (CONABIO, project AS007, principal investigator Luis E. Calderón-Aguilera, CICESE, Ensenada).

English translation by Christine Harris.

- Bak RPM, Steward-Van Es Y. 1980. Regeneration of superficial damage in the scleractinian corals *Agaricia agaricites*, *F. purpurea* and *Porites asteroides*. Bull. Mar. Sci. 30: 883–887.
- Bak RPM, Brouns JJWM, Heys FML. 1977. Regeneration and aspects of spatial competition in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* and *Montastrea annularis*. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. 1: 143–149.
- Brusca RC, Kimrey E, Moore W. (2004). Invertebrates. In: Brusca RC, Kimrey E, Moore W (eds.), Seashore Guide to the Northern Gulf of California. Arizona-Sonora Desert Museum, pp. 35–106.
- Davies PS. 1984. The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. Coral Reefs 2: 181–186.
- Davies PS. 1991. Effect of daylight variations on the energy budgets of shallow-water corals. Mar. Biol. 108: 137–144.

- Diekmann OE, Bak RPM, Stam WT, Olsen JL. 2001. Molecular genetic evidence for probable reticulate speciation in the coral genus *Madraca* from a Caribbean fringing reef slope. *Mar. Biol.* 139: 221–233.
- Hall VR. 1997. Interspecific differences in the regeneration of artificial injuries on scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212: 9–23.
- Hall VR. 2001. The response of *Acropora hyacinthus* and *Montipora tuberculosa* to three different types of colony damage: Scraping injury, tissue mortality and breakage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264: 209–223.
- Hughes TP. 1989. Community structure and diversity of coral reefs: The role of history. *Ecology* 70: 275–279.
- Jameson SC. 1997. Morphometric analyses of the Poritidae (Anthozoa: Scleractinia) off Belize. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1591–1596.
- Jokiel PL, Hunter CL, Taguchi S, Watari L. 1993. Ecological impact of a freshwater “reef kill” in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs* 12: 177–184.
- Kawaguti S. 1937. On the physiology of reef corals. III. Regeneration and phototropism in reef corals. *Palao Trop. Biol. Stn. Stud.* 1: 209–216.
- Ketchum JT, Reyes-Bonilla H. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, México. *Rev. Biol. Trop.* 49: 803–848.
- Kramarsky-Winter E, Loya Y. 2000. Tissue regeneration in the coral *Fungia granulosa*: The effect of extrinsic and intrinsic factors. *Mar. Biol.* 137: 867–873.
- Lester RT, Bak RPM. 1985. Effects of environment on regeneration rate of tissue lesions in the reef coral *Montastraea annularis* (Scleractinia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24: 183–185.
- López-Forment MB. 2003. Evolutionary biology of corals from the Gulf of California: A historical and conservation perspective. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley, 376 pp.
- López-Pérez RA, Reyes-Bonilla H, Budd AF, Correa-Sandoval F. 2003. The taxonomic status of *Porites sverdrupi*, an endemic coral of the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 29: 677–691.
- Loya Y. 1976. Skeletal regeneration in a Red Sea scleractinian coral population. *Nature* 261: 490–491.
- Meesters EH, Bak RPM. 1993. Effects of coral bleaching on tissue regeneration potential and colony survival. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96: 189–198.
- Meesters EH, Bak RPM. 1994. Regeneration of tissue lesions in corals: A biomonitoring tool? Abstracts 6th Pacific Congress on Marine Science and Technology (PACON), p. 199.
- Meesters EH, Bos A, Gast GJ. 1992. Effects of sedimentation and lesion position on coral tissue regeneration. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.* 2: 671–678.
- Meesters EH, Noordeloos M, Bak RPM. 1994. Damage and regeneration: Links to growth in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 119–128.
- Meesters EH, Pauchli W, Bak RPM. 1997. Predicting regeneration of physical damage on a reef-building coral by regeneration capacity and lesion shape. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 91–99.
- Nagelkerken I, Bak RPM. 1998. Differential regeneration of artificial lesions among sympatric morphs of the Caribbean corals *Porites astreoides* and *Stephanocoenia michelinii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163: 279–283.
- Nagelkerken I, Meesters EH, Bak RPM. 1999. Depth-related variation in regeneration of artificial lesions in the Caribbean corals *Porites astreoides* and *Stephanocoenia michelinii*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 29–39.
- Oren U, Benayahu Y, Loya Y. 1997. Effect of lesion size and shape on regeneration of the Red Sea coral *Favia fавus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 101–107.
- Oren U, Benayahu Y, Lubinevsky H, Loya Y. 2001. Colony integration during regeneration in the stony coral *Favia fавus*. *Ecology*, 82: 802–813.
- Reyes-Bonilla H. 2001. Effects of the 1997–1998 El Niño-Southern Oscillation communities of the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 69: 251–266.
- Reyes-Bonilla H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science, pp. 331–349.
- Squires DF. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 118: 367–432.
- Stephenson FA, Stephenson A. 1933. Growth and asexual reproduction in corals. *Sci. Rep. Gt. Barrier Reef Exped.* 3: 167–217.
- Van Veghel MLJ, Bak RPM. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. III. Reproduction in damaged and regenerating colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 109: 229–233.
- Van Woesik R. 1998. Lesion healing on massive *Porites* spp. corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164: 213–220.
- Veron JEN. 1995. *Corals in Space and Time*. Comstock/Cornell, Ithaca, 321 pp.
- Veron JEN. 2000. *Corals of the World*. Vols. 1–3. Australian Institute of Marine Science, Townsville.
- Wells JW. 1983. Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos Islands. In: Glynn PW, Wellington GM (eds.), *Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 212–295.

Recibido en abril de 2005;
aceptado en octubre de 2005