

Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific

Evidencia de reproducción sexual en los corales hermatípicos *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano

E Carpizo-Ituarte^{1*}, V Vizcaíno-Ochoa¹, G Chi-Barragán¹, O Tapia-Vázquez², AL Cupul-Magaña³, P Medina-Rosas³

¹ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada 22860, Baja California, México.

² Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada 22860, Baja California, México.

³ Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, Av. Universidad de Guadalajara 203, Puerto Vallarta, Jalisco, México.

* Corresponding author. E-mail: ecarpizo@uabc.edu.mx, ecarpizo@gmail.com

ABSTRACT. The reproductive capacity of coral communities in the Mexican Pacific is still poorly documented. One of the most abundant coral communities in this region is found in Banderas Bay, yet the reproductive patterns of the coral species have not been analyzed. In order to document the annual reproductive cycle of the three most common species of corals in the bay, samples of *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* were collected monthly from Redonda Island from December 2001 to November 2002. Colony fragments were processed by histological techniques and analyzed under a microscope. The three species showed the presence of gametes, which was associated with an increase in sea surface temperature. Gametogenesis was first observed in *P. damicornis*, classified as hermaphrodite. In *P. panamensis*, reproductive cells were observed in May 2002, and embryos and planulae in September 2002; this species was classified as gonochoric, showing internal fertilization and a distinct reproductive behavior compared with that reported for other areas of the eastern tropical Pacific. In *P. gigantea*, gametogenesis started later and occurred over a short period of time; this species was classified as gonochoric and no mature gametes were evident. All three species showed reproductive potential during the summer, confirming the reproductive capacity documented for these species in adjoining areas of the Mexican Pacific. The intensity and duration of the reproductive cycle in Banderas Bay are likely regulated by periodic events like El Niño and microscale climate oscillations that modulate temperature and light patterns in the area.

Key words: gametogenesis, cnidarians, corals, reproduction.

RESUMEN. La capacidad reproductiva de las comunidades coralinas en el Pacífico mexicano está poco documentada. Una de las comunidades de coral más abundantes de esta región se encuentra en Bahía de Banderas; sin embargo, los patrones reproductivos de las especies de corales no han sido analizados. Con el objetivo de documentar el ciclo reproductivo anual de las tres especies de corales más abundantes en la bahía, se recolectaron muestras mensuales de *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* frente a Isla Redonda, de diciembre de 2001 a noviembre de 2002. Los fragmentos de las colonias se procesaron mediante técnicas histológicas y se analizaron con ayuda del microscopio. Las tres especies mostraron presencia de gametos, la cual se asoció con el incremento de la temperatura superficial del mar. La primera especie en presentar gametos fue *P. damicornis*, clasificada como hermafrodita. *Porites panamensis* presentó gametos a partir de mayo de 2002, y embriones y plánulas en septiembre del mismo año; esta especie se consideró como gonocórica, con fecundación interna y con comportamiento reproductivo diferente a lo reportado en otras localidades del Pacífico oriental tropical. *Pavona gigantea* fue la última especie en presentar gametos y por un periodo corto; se clasificó como gonocórica y no se observaron gametos maduros. Las tres especies mostraron un potencial reproductivo que se circunscribió al periodo de verano, lo que confirma la capacidad reproductiva documentada para estas especies en regiones aledañas del Pacífico mexicano. La intensidad y duración de los periodos reproductivos en Bahía de Banderas podrían estar en función de la presencia de fenómenos periódicos, como El Niño, y oscilaciones climáticas a nivel de microescala que afecten los patrones de temperatura e intensidad de luz en la bahía.

Palabras clave: gametogénesis, cnidarios, corales, reproducción.

INTRODUCTION

Coral communities in the eastern tropical Pacific are distributed from northern Mexico to southern Ecuador. They are characterized by the presence of small patches of coral reefs and densely spaced coral colonies that settle on substrates not originating from coral accretion (Glynn 2001). The imminent impact of climate change on marine ecosystems has heightened interest in the coral communities from the Mexican Pacific and knowledge of them has increased notably since the 1970s. Nevertheless, fundamental aspects of their reproductive cycles and function in the structure and continuity of the coral communities in this region are still not known. Research conducted over the past decades on the structure of the community in this region has shown that the most abundant coral species are *Pocillopora damicornis* (Linnaeus 1758), *Porites panamensis* Verrill 1864, and *Pavona gigantea* Verrill 1869 (Carriquiry and Reyes-Bonilla 1997, Reyes-Bonilla and López-Pérez 1998, Cupul-Magaña *et al.* 2000). Attempts have also initiated to quantify the reproductive effort in these conspicuous species from coral communities located in areas in the vicinity of institutions such as the Autonomous University of Baja California Sur (UABCS), the Coastal University Center of the University of Guadalajara (CUC-UG) at Puerto Vallarta, and the University of the Sea (UMAR) at Oaxaca. It has been reported that populations of *P. damicornis* off Punta Gaviotas (southwestern Gulf of California) behave as simultaneous hermaphrodites and mature gametes were observed over a five-month period (July to November) in 2001 (Chávez-Romo and Reyes-Bonilla 2007). Surveys of *P. panamensis* populations in La Paz Bay in 2002 and 2003 revealed that the species is gonochoric and able to reproduce throughout the year, decreasing its activity during the months of extreme hot or cold temperatures (Mora-Pérez 2005).

In the southern Mexican Pacific, in the first study on the reproductive cycle of *P. damicornis* at La Entrega reef (Oaxaca) conducted from September 2002 to August 2003, no evidence was found of reproductive activity during the sampling period (Rodríguez-Troncoso 2004); however, samples of the same species, as well as of *P. panamensis* and *P. gigantea*, obtained from the same area in 2004, showed evidence of the presence of gametes from May through August (Rodríguez-Troncoso 2006). Monthly surveys between December 1998 and July 1999 of underwater artificial substrates in Banderas Bay (Jalisco/Nayarit) and at two more southerly locations indicated the presence of recruits of the genus *Porites* (Medina-Rosas *et al.* 2005). Despite the presence of recruits, the massive coral mortality following the 1997–1998 El Niño raises doubts concerning the possible recovery of the coral communities in Banderas Bay, since the substrate containing the dead coral has been recolonized by filamentous algae and the effect of thermal stress on the reproductive capacity of the surviving coral is still not known (Carriquiry *et al.* 2001). To determine whether the most

INTRODUCCIÓN

Las comunidades coralinas de la región este del Pacífico tropical se distribuyen desde el norte de México hasta el sur de Ecuador. Éstas se caracterizan por la presencia de arrecifes coralinos pequeños distribuidos en parches y agregaciones densas o espaciadas de colonias de coral que se asientan en sustratos que no se originaron de la acreción de coral (Glynn 2001). El inminente impacto del cambio climático sobre los ecosistemas marinos ha reforzado el creciente interés en las comunidades coralinas de la región este del Pacífico mexicano y el conocimiento de éstas se ha incrementado notablemente desde la década de los años setenta. Sin embargo, aún se desconocen aspectos fundamentales de los ciclos reproductivos y su función dentro de la estructuración y permanencia de las comunidades coralinas en esta área. Trabajos realizados durante las últimas décadas sobre la estructura de la comunidad en esta región han mostrado que las especies de corales más abundantes son *Pocillopora damicornis* (Linnaeus 1758), *Porites panamensis* Verrill 1864 y *Pavona gigantea* Verrill 1869 (Carriquiry y Reyes-Bonilla 1997, Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998, Cupul-Magaña *et al.* 2000). En forma paralela, se ha iniciado la cuantificación del esfuerzo reproductivo en estas especies conspicuas en comunidades coralinas próximas a los centros de enseñanza como la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), El Centro Universitario de la Costa de la Universidad de Guadalajara (CUC-UG) en Puerto Vallarta y la Universidad del Mar (UMAR) en Oaxaca. Hasta el momento, se ha reportado que las poblaciones de *P. damicornis* frente a Punta Gaviotas (suroeste del Golfo de California) se comportan como hermafroditas simultáneas y se observaron gametos maduros durante un periodo de cinco meses (julio a noviembre) en 2001 (Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007). En muestreos de poblaciones de *P. panamensis* en la Bahía de La Paz durante 2002 y 2003, se encontró que esta especie se comporta como gonocórica y es capaz de reproducirse todo el año, disminuyendo su actividad durante los meses de temperaturas extremas, tanto frías como calientes (Mora-Pérez 2005).

Al sur del Pacífico mexicano, en el primer estudio sobre el ciclo reproductivo de *P. damicornis* en el arrecife La Entrega (Oaxaca), realizado entre septiembre de 2002 y agosto de 2003, no se encontró evidencia de actividad reproductiva durante el periodo de muestreo (Rodríguez-Troncoso 2004). Sin embargo, muestras de la misma especie, así como de *P. panamensis* y *P. gigantea*, obtenidas en la misma zona durante 2004, mostraron evidencia de la presencia de gametos durante los meses de mayo a agosto (Rodríguez-Troncoso 2006). Asimismo, los resultados de un monitoreo mensual, entre diciembre de 1998 y julio de 1999, de sustratos artificiales sumergidos a lo largo de Bahía de Banderas (Jalisco/Nayarit) y en dos localidades más sureñas revelaron la presencia de reclutas del género *Porites* (Medina-Rosas *et al.* 2005). A pesar de la presencia de reclutas, la mortandad

common coral species in Banderas Bay are capable of sexual reproduction, we conducted a systematic survey of the three most abundant species in the bay during 2002 and present an analysis of their gametogenic cycle. This study represents one of the first efforts to analyze the reproductive cycle of these species in the Mexican Pacific and the first to be conducted in Banderas Bay following the severe effects caused by the 1997–1998 El Niño event.

MATERIAL AND METHODS

Sample collection

Monthly samples of *P. damicornis*, *P. panamensis*, and *P. gigantea* were collected from Redonda Island, one of the two islands conforming the Marietas National Park (20°40'35"–20°41'45" N, 105°33'30" W), located in the northern part of Banderas Bay (Jalisco/Nayarit, Mexico; fig. 1). This bay is considered a transition zone because of the different currents that converge there and water temperature seems to be one of the most important factors regulating the reproductive cycle of corals in the area.

Coral samples were collected monthly from December 2001 to November 2002, except in July and August when samples were collected twice a month because, according to the literature, reproductive activity is more intense during this period. Samples were collected by scuba diving between 3 and 11 m depth. Three fragments measuring 5–10 cm in length of each species were chiseled off different, randomly-chosen colonies. In the case of *P. damicornis* and *P. gigantea*,

masiva de corales, producto de El Niño 1997–1998, deja de manera incierta la posible recuperación de las comunidades coralinas de Bahía de Banderas, ya que el sustrato con coral muerto ha sido recolonizado por algas filamentosas y aún se desconoce de qué forma el estrés térmico afectó las capacidades reproductivas de los corales sobrevivientes (Carriquiry *et al.* 2001). Con el objetivo de conocer si las especies de corales más comunes en Bahía de Banderas son capaces de reproducirse sexualmente, se llevó a cabo un muestreo sistemático de las tres especies más abundantes en la bahía durante el año 2002, y se reporta su ciclo gametogénico. El presente trabajo constituye uno de los primeros reportes del ciclo reproductivo para estas especies en el Pacífico mexicano y el primero que se lleva a cabo en Bahía de Banderas después del severo efecto de El Niño 1997–1998.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de muestras

Se obtuvieron muestras de *P. damicornis*, *P. panamensis* y *P. gigantea* de la Isla Redonda, una de las dos islas que conforman el Parque Nacional Islas Marietas (20°40'35"–20°41'45" N, 105°33'30" O) localizado al norte de Bahía de Banderas (Jalisco/Nayarit, México; fig. 1). Esta bahía es considerada una zona de transición por las diferentes corrientes que allí convergen y la temperatura del agua parece ser uno de los factores más importantes en la regulación del ciclo reproductivo de los corales de la zona.

Las muestras de corales se recolectaron mensualmente de diciembre de 2001 a noviembre de 2002. En julio y agosto el muestreo se intensificó a dos veces por mes debido a que se considera, según la literatura, que es el periodo de mayor actividad reproductiva. La recolección de muestras se realizó mediante buceo autónomo entre 3 y 11 m de profundidad. Con un cincel se tomaron tres fragmentos, entre 5 y 10 cm de longitud, de cada especie de colonias diferentes seleccionadas al azar. En el caso de *P. damicornis* y *P. gigantea*, una de las muestras de cada mes se obtuvo de una colonia que fue marcada al inicio del estudio; estas muestras se utilizaron como referencia para seguir el ciclo reproductivo dentro de la misma colonia. Lo anterior no fue posible para *P. panamensis* debido al tamaño pequeño de las colonias en la zona (diámetro promedio ~30 cm) y solamente se obtuvieron las muestras de tres colonias al azar.

La temperatura del agua se registró cada 5 min mediante el uso de un termógrafo digital submarino (TDS-85, fabricado en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California [IIO-UABC]), anclado a 5 m de profundidad en el sitio donde se distribuyen las colonias de coral. El aparato (precisión de 0.02 °C) se cambió cada dos meses. Paralelamente, se utilizó la información de temperatura superficial del mar, obtenida a partir de las imágenes de satélite de la base de datos NOAA-NESDIS

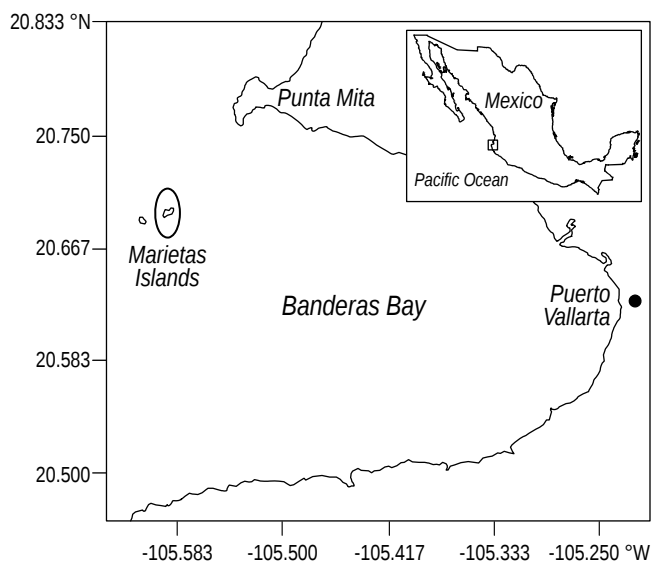


Figure 1. Location of the study area in the Mexican Pacific. Coral samples were collected from the southeastern side of Redonda Island (indicated by an oval).

Figura 1. Localización del área de estudio en el Pacífico mexicano. Las muestras de coral se obtuvieron de la región sureste de Isla Redonda (indicada con un óvalo).

one of the samples was obtained each month from a colony marked at the beginning of the study; these samples were used as reference to follow the reproductive cycle in the same colony. In the case of *P. panamensis*, this was not possible because of the small size of the colonies in the area (mean diameter of ~30 cm) and samples were only obtained from three randomly-selected colonies.

Water temperature was recorded at 5-min intervals by an underwater digital thermograph (TDS-85, manufactured at the Institute of Oceanological Research of the Autonomous University of Baja California [IIO-UABC]), anchored at 5 m depth at the site where the coral colonies are found. The instrument (precision of 0.02 °C) was changed every two months. Sea surface temperature imagery from NOAA-NESDIS SST14NA (www.class.noaa.gov.nasa) was used simultaneously to determine mean values for the sampling period.

On board, the coral fragments were immediately placed in 50-mL plastic flasks and fixed in 10% formalin. On land, they were packaged at CUC-UG and sent to IIO-UABC for histological processing following the method described by Glynn *et al.* (1991). The samples were embedded in paraffin and 8- μ m sections were cut using a rotary microtome (American Optical Model 820). A series of five consecutive sections was mounted on a slide, after which we moved 200 μ m further along the paraffin block to obtain sections from a different part of the colony; thus, an average of three series of five sections was obtained for each colony, with an average of 15 sections per colony. The slide-mounted sections were stained with azocarmine G and toluidine blue, and observed and analyzed under a Zeiss Axioskop compound microscope (20 $\times$, 40 $\times$, and 63 $\times$ objectives), fitted with a Sony Cyber-shot DSC-S75 digital camera (3.3 megapixels). Gametes were classified according to the criteria proposed by Szmant-Froelich *et al.* (1985) for *Favia fragum*, with modifications proposed by Glynn *et al.* (1991, 1994, 1996) for the species analyzed here. Oocytes were classified according to their general characteristics and size, whereas spermaries were classified solely according to their morphological characteristics.

RESULTS

Reproductive condition

Gametes were observed in all three species sampled during the annual cycle though their presence was not synchronous. Reproductive cells were visible in the species during the period from May to September, and reproductive activity coincided with an increase in sea surface temperature from 26 to 30 °C between April and September (fig. 2). Apparently, the origin of the gametes differed in each species. In *P. damicornis*, gametes in early stages of development were observed near the mesenteries, whereas in *P. panamensis* the germ cells were observed near the mesoglea. Though stage I

SST14NA (www.class.noaa.gov.nasa), para determinar los valores promedio para el periodo de muestreo.

En la embarcación las muestras de corales se colocaron en frascos de plástico de 50 mL y se fijaron inmediatamente en formalina al 10%. En tierra, se empaquetaron en el CUC-UG y se enviaron al IIO-UABC para procesarlas siguiendo el método histológico descrito por Glynn *et al.* (1991). Las muestras se incluyeron en parafina y se realizaron cortes de 8 μ m con un microtomo de rotación (American Optical Modelo 820). Cada serie de cinco cortes consecutivos se colocó en un portaobjetos y después se avanzaron 200 μ m en el bloque de parafina para obtener una parte diferente de la colonia. De esta forma, se obtuvo un promedio de tres series de cinco cortes para cada colonia, con un promedio de 15 cortes por colonia. Las secciones montadas en portaobjetos se tiñeron con azocarmin G y azul de toluidina, y se observaron y analizaron bajo un microscopio compuesto Zeiss Axioskop (objetivos 20 $\times$, 40 $\times$ y 63 $\times$), acoplado a una cámara digital Sony Cyber-shot DSC-S75 (3.3 megapíxeles). La clasificación de los gametos se realizó de acuerdo con la propuesta por Szmant-Froelich *et al.* (1985) para *Favia fragum*, con modificaciones de Glynn *et al.* (1991, 1994, 1996) para las especies del presente estudio. Los ovocitos se clasificaron de acuerdo con sus características generales y tamaño, mientras que los espermarios se clasificaron únicamente por sus características morfológicas.

RESULTADOS

Condición reproductiva

En las tres especies muestreadas se observaron gametos durante el ciclo anual, pero en tiempos desfazados. Las células reproductoras fueron visibles en las tres especies durante el periodo comprendido entre mayo y septiembre, y la actividad reproductiva coincidió con el aumento de la temperatura superficial del mar en la zona, de 26 a 30 °C, durante los meses de abril a septiembre (fig. 2). Aparentemente, el origen de los gametos fue diferente para cada especie. En *P. damicornis*, los gametos en estadio de desarrollo menos avanzado se observaron cerca de los mesenterios, mientras que en *P. panamensis* las células germinales se observaron cercanas a la mesoglea. A pesar de que no se observaron células en estadio I en *P. gigantea*, en algunos casos fue posible apreciar células con el citoplasma granulado y núcleos grandes y transparentes, las cuales posiblemente dieron origen a los ovocitos en esta especie; estas células se encontraron ubicadas principalmente en la parte oral de los pólipos.

El periodo de mayor actividad reproductiva para las tres especies ocurrió en julio. En el caso de las colonias de referencia de *P. damicornis* y *P. gigantea*, éstas presentaron gametos únicamente durante junio y agosto, respectivamente. La colonia de referencia de *P. gigantea* fue hembra en el primer muestreo de agosto y macho durante el segundo muestreo realizado a finales del mismo mes.

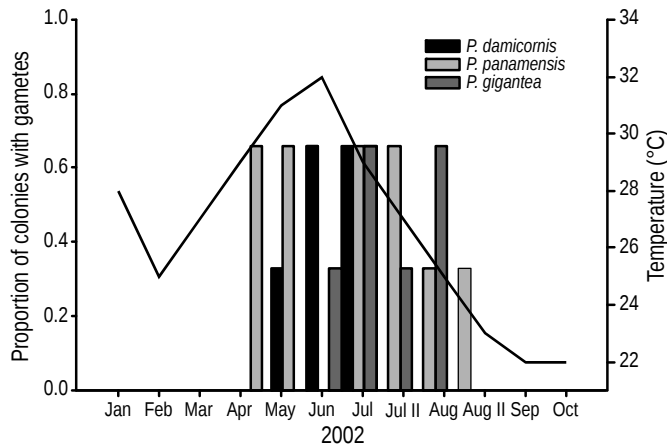


Figure 2. Sea surface temperature (continuous line) and proportion of colonies presenting gametes during the periods when reproductive activity was detected in the corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea*.

Figura 2. Temperatura superficial del mar (línea continua) y proporción de colonias que presentaron gametos durante los periodos en que se detectó actividad reproductiva en los corales *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, y *Pavona gigantea*.

cells were not found in *P. gigantea*, in some cases it was possible to observe cells with granulated cytoplasm and large and transparent nuclei, which probably produced the oocytes in this species; these cells were mainly found in the oral region of the polyps.

In all three species, reproductive activity was most intense in July. Gametes were only observed in the reference colonies of *P. damicornis* and *P. gigantea* in June and August, respectively. The *P. gigantea* reference colony was female in the first survey conducted in August and male in the second survey conducted at the end of that month.

Pocillopora damicornis

This species was classified as hermaphrodite in Banderas Bay. The *P. damicornis* colonies showed reproductive seasonality during the study period. Gametes were first detected in the samples collected in May 2002. Different stages of reproductive development were observed until the second survey in July. In August the organisms returned to their resting stage (stage 0 in the reproductive scale) and this stage continued for the rest of the annual cycle, during which there was no evidence of the presence of gametes. During the resting period, the tissue was characterized by an oral epithelium showing a greater abundance of zooxanthellae and the presence of nematocysts, with mesenteric filaments throughout the polyp.

When gametes were detected, they appeared in alternate form in the same polyp and, occasionally, in the same mesentery. Oocytes were found grouped in ovaries that contained

Pocillopora damicornis

Esta especie se clasificó como hermafrodita en Bahía de Banderas. Las colonias de *P. damicornis* mostraron un comportamiento estacional en su condición reproductiva durante el periodo de muestreo. La presencia de gametos se detectó por primera ocasión en las muestras recolectadas en mayo de 2002. La condición reproductiva con diferentes estadios de desarrollo se observó hasta el segundo muestreo de julio. En agosto los organismos regresaron a su estado de reposo (estadio 0 en la escala reproductiva) y se mantuvieron así durante el resto del ciclo anual, en el cual ya no se encontró evidencia alguna de la presencia de gametos. En el estado de reposo el tejido se caracterizó por un epitelio oral en donde se encontró una mayor abundancia de zooxantelas y se detectó la presencia de nematocistos, con filamentos mesenteriales a lo largo del pólipo.

Cuando se detectó la presencia de gametos, éstos se encontraron en forma alternada en un mismo pólipo y en ocasiones en un mismo mesenterio. Los ovocitos se encontraron agrupados en ovarios que contenían varias células, con un máximo de 12 ovocitos en diferentes estadios de desarrollo (tabla 1). Únicamente se encontraron ovocitos en estadios de desarrollo I, II y III. Los ovocitos en estadio I se caracterizaron por un tamaño pequeño (<20 µm de diámetro) y se ubicaron en la parte media de los mesenterios (fig. 3a, b). El estadio II se caracterizó por células menores que 60 µm de diámetro, con núcleos y nucleólos visibles, membranas bien definidas y gran cantidad de vacuolas lipídicas. En este estadio fue común observar ovocitos atrésicos. El estadio III se caracterizó por células mayores que 60 µm de diámetro y gran cantidad de vitelo (fig. 3c, d). No se observaron ovocitos en estadio IV para esta especie.

Se observaron espermarios con espermatogonias en estadio II durante junio y julio. Estas células presentaron núcleos muy pequeños, formando racimos más o menos homogéneos en el interior del espermario. El estadio III de desarrollo de las espermatogonias se caracterizó por núcleos más pequeños que los del estadio anterior, tendiendo a agruparse en la periferia del espermario, pero donde todavía no era visible el flagelo (fig. 3e, f). No se observaron espermatogonias en estadio IV, que corresponde al espermatozoide maduro.

En *P. damicornis* los ovocitos alcanzaron su mayor diámetro durante el mes de julio. En promedio el diámetro de los ovocitos fue de 52 µm, con un máximo de 80 µm. Al igual que los ovocitos, los espermarios alcanzaron su mayor diámetro durante julio. El diámetro promedio para éstos fue de 204 µm, con un máximo de 298 µm.

Porites panamensis

Esta especie se clasificó como gonocórica para la zona de Bahía de Banderas. Los gametos fueron evidentes sólo hasta que presentaron un estadio de desarrollo avanzado y únicamente fue posible identificar células germinales

Table 1. Mean number of oocytes in each stage of development observed in gonadal tissue during the period when there was reproductive evidence in the three coral species analyzed. Stages I, II, III, and IV correspond to the developmental stages described in the text for each species. The number in parentheses indicates the corresponding percentage; in the case of *Porites panamensis*, the percentage was estimated based on the maximum number of stages found.

Tabla 1. Número promedio de ovocitos, según su estadio de desarrollo, observadas en el tejido gonadal durante el periodo en que se observó evidencia reproductiva en las tres especies de corales analizadas. Los estadios I, II, III y IV corresponden a los estadios de desarrollo descritos en el texto para cada especie. El número entre paréntesis indica el porcentaje correspondiente; en el caso de *Porites panamensis*, el porcentaje se estimó con base en el número máximo de ovocitos encontrados.

Species	Stage I	Stage II	Stage III	Stage IV
<i>Pocillopora damicornis</i>	13 (21.7)	25 (41.7)	22 (36.6)	
<i>Pavona gigantea</i>		20 (52.6)	18 (47.4)	
<i>Porites panamensis</i>	1–2 (28.5)	1–2 (28.5)	1–2 (28.5)	1 (14.5)

several cells, with a maximum of 12 oocytes in different stages of development (table 1). Only stage I, II, and III oocytes were observed. Stage I oocytes were small ($<20\ \mu\text{m}$ in diameter) and located in the middle of the mesenteries (fig. 3a, b). Stage II was characterized by cells $<60\ \mu\text{m}$ in diameter, with visible nuclei and nucleoli, well-defined membranes, and many lipid vacuoles; atresic oocytes were commonly observed in this stage. Stage III was characterized by cells $>60\ \mu\text{m}$ in diameter, containing a large amount of vitellum (fig. 3c, d). Stage IV oocytes were not observed in this species.

Spermaries with stage II spermatogonia were observed in June and July. These cells presented very small nuclei and formed more or less homogeneous clusters within the spermary. Stage III spermatogonia presented smaller nuclei than in the previous stage and tended to group in the periphery of the spermary, but where the flagellum was not yet visible (fig. 3e, f). Stage IV spermatogonia, corresponding to a mature spermatozoid, were not observed.

In *P. damicornis* oocytes reached their largest diameter in July. Mean oocyte diameter was $52\ \mu\text{m}$, with a maximum of $80\ \mu\text{m}$. The largest spermary diameters were also recorded in July. Mean spermary diameter was $204\ \mu\text{m}$, with a maximum of $298\ \mu\text{m}$.

Porites panamensis

This species was classified as gonochoric in Banderas Bay. Only gametes in advanced stage of development were observed and it was only possible to identify male germ cells in developmental stage I. Like *P. damicornis*, the *P. panamensis* colonies showed seasonal reproductive activity and gametes were first detected in May. The reproductive condition extended until September, when it was still possible to observe some spermaries. Gametes were no longer observed in October and the colonies were considered to have initiated their resting period (reproductive stage 0). In the resting condition, the tissue was characterized by the presence of zooxanthellae in the oral part and thin mesenteric filaments.

masculinas en estadio I. Al igual que *P. damicornis*, las colonias de *P. panamensis* presentaron un comportamiento estacional en su actividad reproductiva y la presencia de gametos se detectó por primera vez en mayo. La condición reproductiva se extendió hasta septiembre, cuando todavía fue posible observar algunos espermarios. A partir de octubre, no se observaron gametos y las colonias se consideraron en estadio de reposo (estadio 0 en la escala reproductiva). En la condición de reposo el tejido se caracterizó por la presencia de zooxantelas en la parte oral y filamentos mesenteriales delgados.

La primera evidencia de ovogénesis se detectó en las muestras de julio. Sólo se observaron cuatro ovocitos pequeños ($<20\ \mu\text{m}$ de diámetro) en estadio I de desarrollo y se encontraron en colonias donde también habían ovocitos en estadios III y IV. Los ovocitos clasificados en estadio II midieron hasta $40\ \mu\text{m}$ de diámetro, presentaron núcleo y nucleólo, y varios se encontraron agrupados, pero no formando ovarios (fig. 4a, b). Los ovocitos en estadio III se caracterizaron por un aumento en la vitelogénesis y un aumento de tamaño en relación con el estadio II (fig. 4c, d). Los ovocitos en estadio IV se distinguieron por presentarse como células individuales de $142.8\ \mu\text{m}$ de diámetro en promedio; las zooxantelas se apreciaron claramente en el interior de la célula (fig. 4e, f). En todos los estadios de desarrollo los ovocitos se localizaron en la región aboral del pólip.

La primera evidencia de espermatogénesis se presentó en las muestras de mayo. Las espermatogonias se caracterizaron por ser células de núcleo grande, agrupadas en espermarios a lo largo del eje oral-aboral en los mesenterios del pólipo. Éstas se clasificaron en estadios I y II cuando se observaron de tamaño pequeño y presentaron migración hacia la periferia del espermario (fig. 5a, b). Las espermatogonias en estadio III se caracterizaron por la presencia de algunos flagelos, mientras que los espermatozoides maduros (estadio IV) se caracterizaron por el acomodo en ramillete con flágelos claramente evidentes (fig. 5c, d). En esta especie también se observaron embriones y plánulas que se caracterizaron por la diferenciación clara de un endodermo, ectodermo y mesoglea, y la presencia de zooxantelas en su interior. Estos

The first evidence of oogenesis was found in the July samples. Only four small (<20 μm in diameter) stage I oocytes were observed and they were found in colonies that also exhibited stage III and IV oocytes. Stage II oocytes were up to 40 μm in diameter and presented a nucleus and nucleolus; several cells were grouped together but did not form ovaries (fig. 4a, b). Stage III oocytes were characterized by an increase in vitellogenesis and an increase in size relative to the previous stage (fig. 4c, d). Stage IV oocytes appeared as individual cells of approximately 142.8 μm in diameter; zooxanthellae were clearly visible within the cells (fig. 4e, f). The oocytes, at all stages of development, were located in the aboral region of the polyp.

The first evidence of spermatogenesis was found in the May samples. The spermatogonial cells were characterized by a large nucleus and were grouped in spermaria along the oral-aboral axis in the polyp's mesenteries. Stage I and II spermatogonia were small-sized and showed migration to the periphery of the spermary (fig. 5a, b). Stage III spermatogonia were characterized by the presence of some flagella, while mature (stage IV) spermatozooids were characterized by the formation of bouquets with flagella clearly visible (fig. 5c, d). Embryos and planulae were also observed in this species, characterized by a clear differentiation of an endoderm, an ectoderm, and a mesoglea, and the presence of zooxanthellae. The embryos measured up to 800 μm and were observed only in female colonies (fig. 5e, f).

In *P. panamensis* oocytes reached their largest diameter in July. Mean oocyte diameter was 142.8 μm , with a maximum of 357 μm . The largest spermary diameters were recorded in May. Mean spermary diameter was 114 μm , with a maximum of 375 μm .

Pavona gigantea

This species was classified as gonochoric in Banderas Bay. Reproductive activity was detected from May to August, the colonies returning to their resting stage (reproductive stage 0) during the rest of the year. This latter stage was characterized by an oral epithelium showing nematocysts and zooxanthellae, as well as mesenteric filaments along the oral-aboral axis. Gametes in early or advanced stages of development were not observed in either sex. The gametes observed were in an intermediate stage of development (i.e., between stages II and III). Stage II oocytes (<40 μm in diameter) were observed in July and August and presented a well-defined nucleus and nucleolus, forming cords of cells along the oral-aboral axis; all cells were in the same stage of development (fig. 6a, b). Stage III oocytes (approximately 100 μm in diameter) were observed in August and presented a well-defined nucleus and nucleolus and vitellum, as well as zooxanthellae around the ovaries (fig. 6c, d).

In *P. gigantea* oocytes reached their largest diameter in July. Mean oocyte diameter was 71 μm , with a maximum of

embriones llegaron a medir hasta 800 μm y se observaron únicamente en colonias hembras (fig. 5e, f).

Los ovocitos de *P. panamensis* alcanzaron su mayor diámetro durante el mes de julio. En promedio el diámetro fue de 142.8 μm , con un máximo de 357 μm . Los espermaris alcanzaron su mayor diámetro durante el mes de mayo. El diámetro promedio para éstos fue de 114 μm , con un máximo de 375 μm .

Pavona gigantea

Esta especie se clasificó como gonocórica en Bahía de Banderas. La actividad reproductiva se detectó entre mayo y agosto, y durante el resto del año las colonias retornaron a su estado de reposo (estadio 0 en la escala reproductiva). El estadio 0 se caracterizó por un epitelio oral en el cual se apreciaron nematocistos y zooxantelas, además de filamentos mesenteriales a lo largo del eje oral-aboral. En ninguno de los sexos fue posible observar gametos en estadios tempranos de desarrollo, ni completamente desarrollados. Los gametos observados se encontraron en estadios intermedios de desarrollo (i.e. entre estadios II y III). Los ovocitos en estadio II (<40 μm de diámetro) se observaron en julio y agosto, y se caracterizaron por presentar núcleos y nucléolos bien definidos y por formar cordones a lo largo del eje oral-aboral, además de que todas las células se encontraban en el mismo estadio de desarrollo (fig. 6a, b). Los ovocitos en estadio III se observaron durante el mes de agosto y se caracterizaron por células de aproximadamente 100 μm , con núcleo, nucleólo y vitelo definidos, además de zooxantelas alrededor de los ovarios (fig. 6c, d).

Los ovocitos de *P. gigantea* alcanzaron su mayor diámetro durante el mes de julio. En promedio el diámetro fue de 71 μm , con un máximo de 107 μm . Al igual que los ovocitos, los espermaris alcanzaron su mayor diámetro durante julio. El diámetro promedio para éstos fue de 114 μm , con un máximo de 153 μm . La figura 6(e, f) muestra en detalle las características de estos espermaris.

DISCUSIÓN

Las especies analizadas en el presente trabajo presentaron actividad reproductiva estacional durante la primavera y el verano. El inicio de la gametogénesis en las tres especies estuvo claramente asociado al incremento de la temperatura, aunque existió un desfase en la aparición de los gametos para cada una de ellas. Como se ha reportado para diversos invertebrados marinos, la temperatura del agua es un factor determinante en la gametogénesis, así como en otros aspectos reproductivos incluyendo el desove y la liberación de larvas (Young 1999).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, se puede considerar que la reproducción sexual exitosa sólo se presentó en *P. panamensis*. Lo anterior se sustentó con la presencia de embriones y plánulas detectadas en

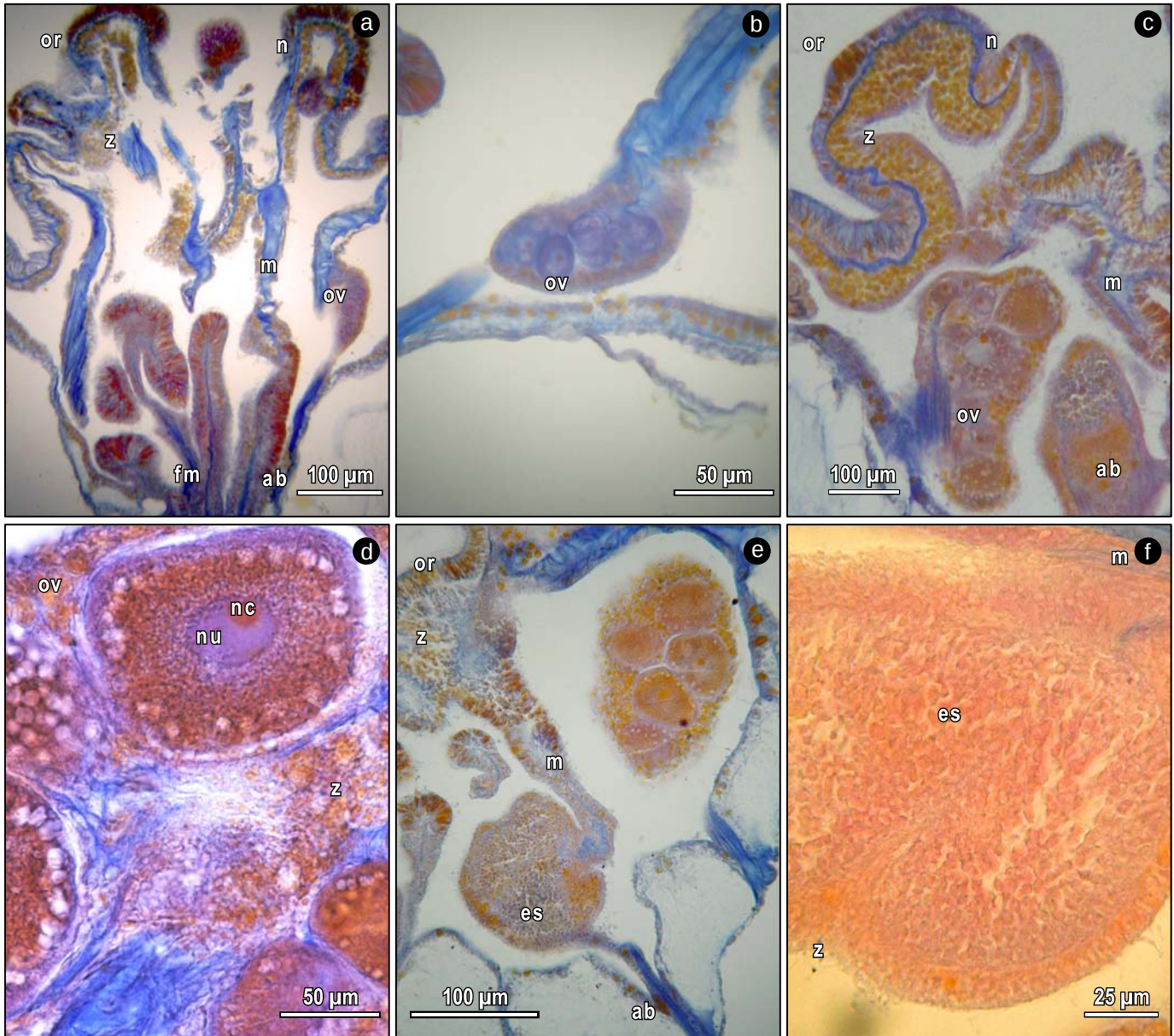


Figure 3. Longitudinal histological section of *Pocillopora damircornis* showing stage I oocytes (**a**, 20×; **b**, 40×), stage III oocytes (**c**, 20×; **d**, 63×), and stage II spermaries (**e**, 20×; **f**, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxanthellae, fm = mesenteric filament, m = mesentery, n = nematocysts, ov = oocytes, nu = nucleus, nc = nucleolus, and es = spermary.

Figura 3. Corte histológico longitudinal de *Pocillopora damircornis*. Se muestran ovocitos en estadios I (**a**, 20×; **b**, 40×) y III (**c**, 20×; **d**, 63×), y espermarios en estadio II (**e**, 20×; **f**, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxantelas, fm = filamento mesenterial, m = mesenterio, n = nematocistos, ov = ovocitos, nu = núcleo, nc = nucleólo y es = espermario.

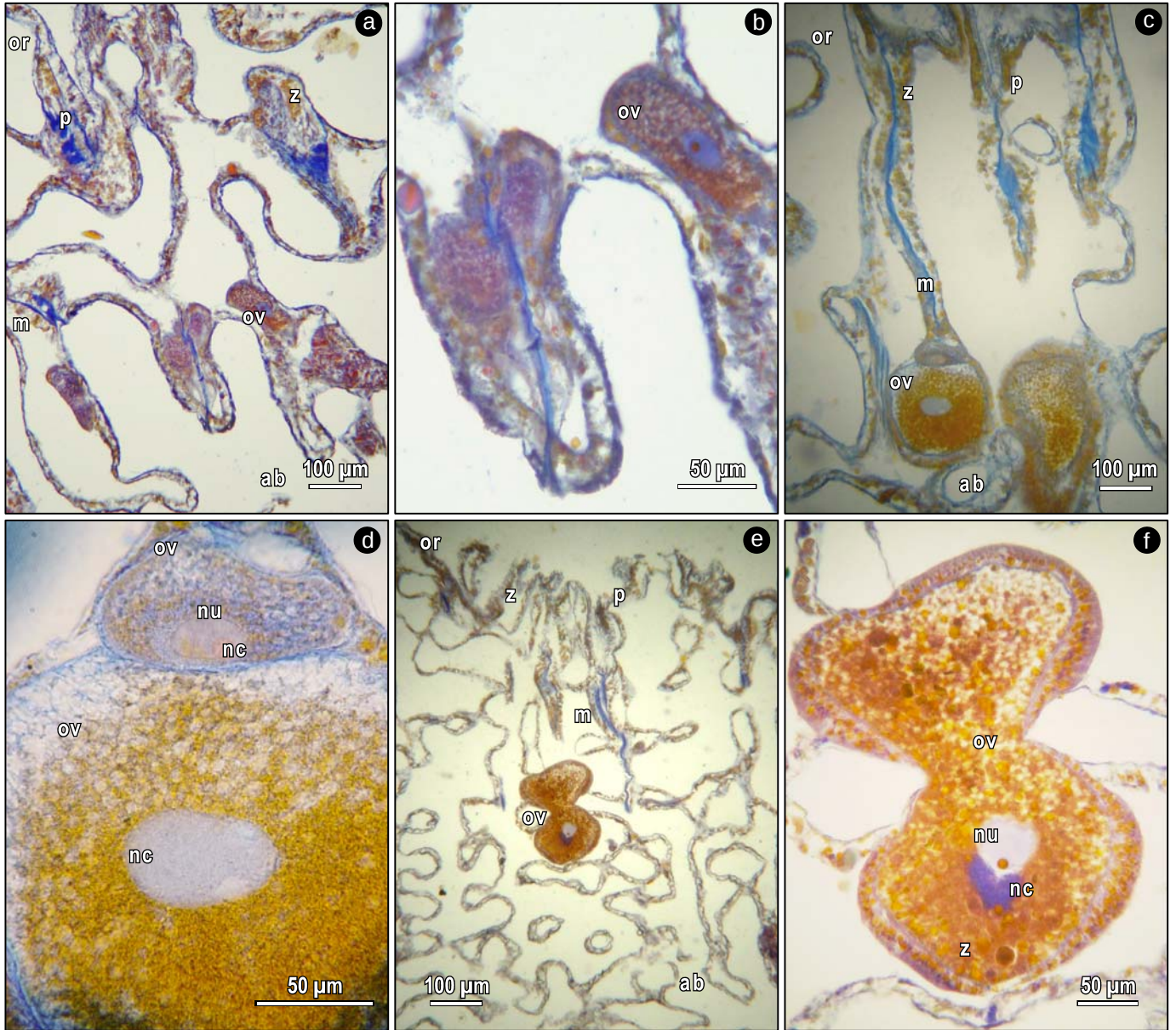


Figure 4. Longitudinal histological section of *Porites panamensis* showing stage II oocytes (**a**, 20×; **b**, 40×), stage III oocytes (**c**, 20×; **d**, 63×), and stage IV oocytes (**e**, 20×; **f**, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxanthellae, m = mesentery, ov = oocytes, nu = nucleus, nc = nucleolus, and p = pigment.

Figura 4. Corte histológico longitudinal de *Porites panamensis*. Se muestran ovocitos en estadios II (**a**, 20×; **b**, 40×), III (**c**, 20×; **d**, 63×) y IV (**e**, 20×; **f**, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxantelas, m = mesenterio, ov = ovocitos, nu = núcleo, nc = nucleólo y p = pigmento.

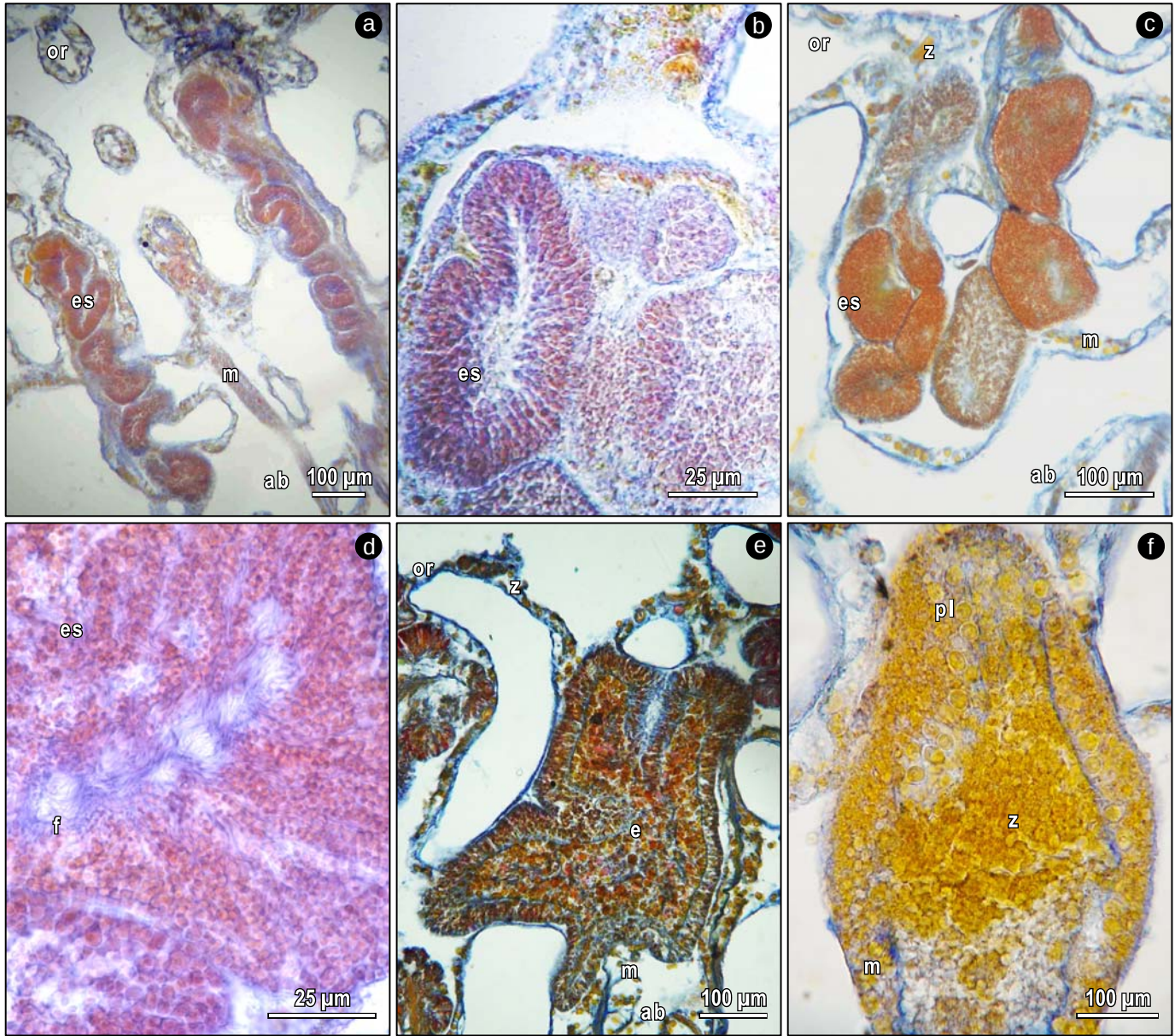


Figure 5. Longitudinal histological section of *Porites panamensis* showing stages I (a, 20×), II (b, 40×), III (c, 20×), and IV (d, 63×) spermarys, as well as embryo (e, 20×) and planula (f, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxanthellae, m = mesentery, es = spermary, f = flagellum, e = embryo, pl = planula.

Figura 5. Corte histológico longitudinal de *Porites panamensis*. Se muestran espermarios en estadios I (a, 20×), II (b, 40×), III (c, 20×) y IV (d, 63×), así como embrión (e, 20×) y plánula (f, 40×): or = oral, ab = aboral, z = zooxantelas, m = mesenterio, es = espermario, f = flagelo, e = embrión, pl = plánula.

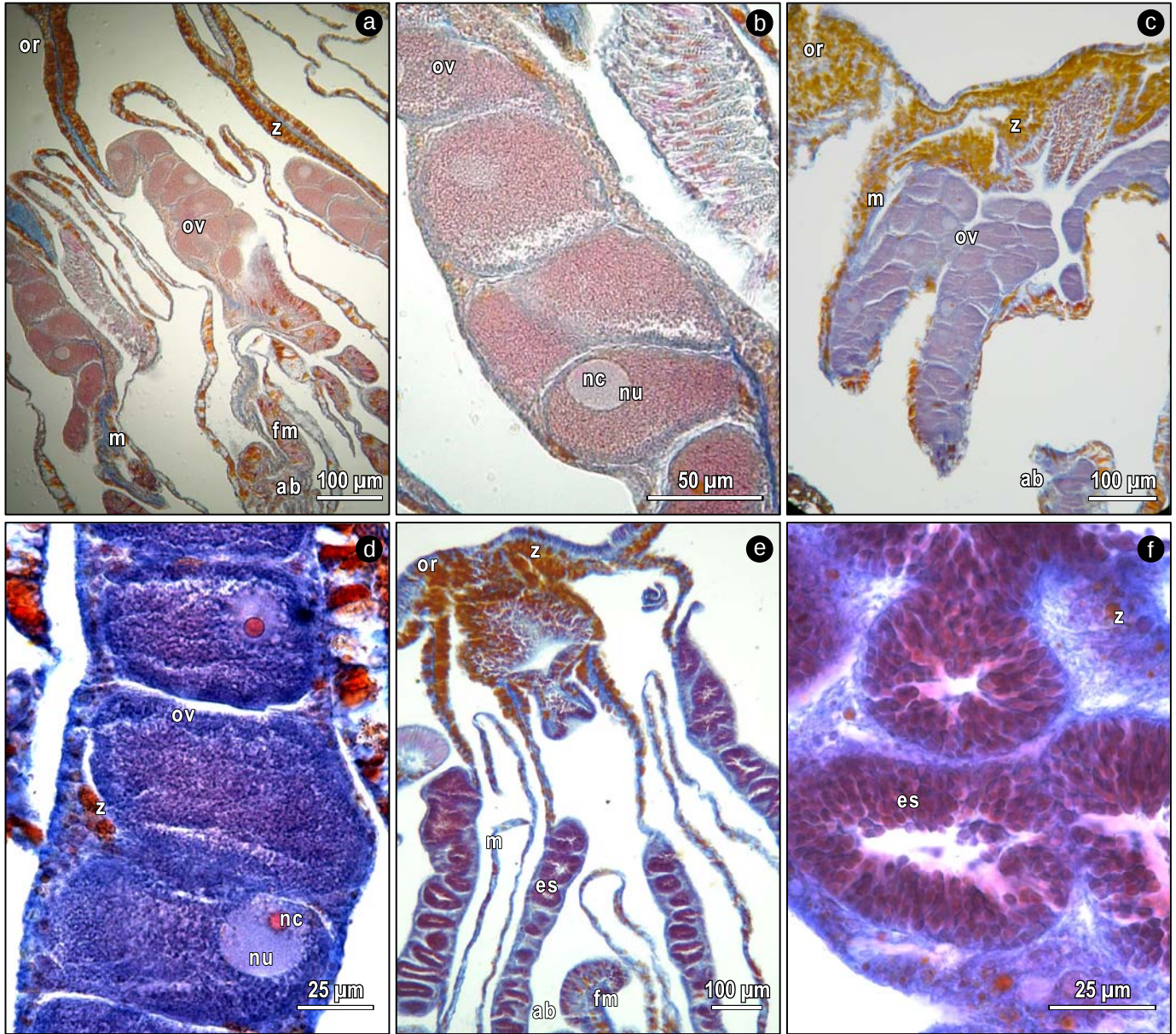


Figure 6. Longitudinal histological section of *Pavona gigantea* showing stage II oocytes (**a**, 20 $\times$; **b**, 63 $\times$), stage III oocytes (**c**, 20 $\times$; **d**, 40 $\times$), and stage III spermaries (**e**, 20 $\times$; **f**, 63 $\times$): or = oral, ab = aboral, z = zooxanthellae, fm = mesenteric filament, m = mesentery, ov = oocytes, nu = nucleus, nc = nucleolus, and es = spermary.

Figura 6. Corte histológico longitudinal de *Pavona gigantea*. Se muestran ovocitos en estadios II (**a**, 20 $\times$; **b**, 63 $\times$) y III (**c**, 20 $\times$; **d**, 40 $\times$), y espermeros en estadio III (**e**, 20 $\times$; **f**, 63 $\times$): or = oral, ab = aboral, z = zooxantelas, fm = filamento mesenterial, m = mesenterio, ov = ovocitos, nu = núcleo, nc = nucleólo y es = espermario.

107 μm . The largest spermary diameters were also recorded in July. Mean spermary diameter was 114 μm , with a maximum of 153 μm . The characteristics of the spermaries are shown in detail in figure 6(e, f)

DISCUSSION

The coral species analyzed herein presented reproductive activity in spring and summer. The onset of gametogenesis in all three species was clearly associated with an increase in temperature, though the appearance of gametes was not synchronous. As has been reported for several marine invertebrates, water temperature plays a determining role in gametogenesis, as well as in other reproductive aspects including spawning and larval release (Young 1999).

From our findings we can infer that sexual reproduction was only successful in *P. panamensis*, based on the presence of embryos and planulae in the female colonies in September. Mature gametes were not observed in *P. damicornis* and *P. gigantea*, indicating that the gametogenic cycle was not completed in these two species during the study period. An alternative explanation would be that due to the sampling intensity (only three colonies per species), the rapidity of the coral reproductive cycle, and the asynchrony among colonies, the presence of gametes in these species went undetected. Nevertheless, the results show that reproductive activity in this area is more active than previously assumed (Richmond 1985, 1987).

In Banderas Bay, *P. damicornis* is a hermaphroditic organism; this concurs with that reported for this species from other Pacific reefs (see Glynn *et al.* 1991, Chávez-Romo and Reyes-Bonilla 2007). The gametogenic pattern was similar to that observed for this species in Hawaii (Richmond and Jokiel 1984, Richmond 1987, Richmond and Hunter 1990), with the difference that neither mature gametes nor embryos or planulae were observed in Banderas Bay. One explanation for this could be that the final phase of gametogenesis occurs rapidly, possibly in a few hours, as has been reported for *P. damicornis* in Australia (Stoddart and Black 1985). Alternatively, as already mentioned, the sampling intensity (only three colonies per species per month) may have limited the possibility of detecting more advanced stages of development. Another possibility could be that during the study period, the reproductive cycle of this species in Banderas Bay was not completed due to unfavourable oceanographic conditions causing thermal stress and a scarcity of nutrients. These conditions could be associated with the periodicity and intensity of the El Niño phenomenon and its effect on the intensity of upwelling and the pattern of internal waves in the area. Recent studies on *P. damicornis* along the coast of Oaxaca have shown that this species can present years of complete reproductive inactivity followed by reproductive periods in subsequent years, though the causes responsible for this behavior have yet to be determined (Rodríguez-Troncoso 2004, 2006).

las colonias hembras durante septiembre. En *P. damicornis* y *P. gigantea* no se encontraron gametos maduros, lo cual abre la posibilidad de que en estas dos especies el ciclo gametogénico no llegó a completarse durante el año de muestreo. Una explicación alternativa sería que debido a la intensidad del muestreo (sólo tres colonias por especie), la rapidez con que puede completarse el ciclo reproductivo en corales y la asincronía entre colonias, la presencia de gametos maduros en estas especies pudo haber pasado desapercibida. Sin embargo, los resultados muestran que la actividad reproductiva en la zona es más activa de lo que se había supuesto en el pasado (Richmond 1985, 1987).

En Bahía de Banderas, *P. damicornis* es un organismo hermafrodita, lo cual concuerda con lo reportado para esta especie en otros arrecifes del Pacífico (ver Glynn *et al.* 1991, Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007). El patrón de gametogénesis en esta especie fue similar al que se ha reportado en Hawaii (Richmond y Jokiel 1984, Richmond 1987 y Richmond y Hunter 1990); sin embargo, en el caso de Bahía de Banderas no fue posible observar gametos maduros, ni se detectó la presencia de embriones ni de plánulas. Una explicación podría ser que la fase final de la gametogénesis es muy rápida, posiblemente de algunas horas como se ha reportado para *P. damicornis* en Australia (Stoddart y Black 1985). Alternativamente, como ya se mencionó, la intensidad de muestreo (sólo tres colonias por especie por mes) limitó la posibilidad de detectar los estadios más avanzados. Una última posibilidad es que durante el año de muestreo en Bahía de Banderas, el ciclo reproductivo en esta especie no llegó a completarse debido a condiciones oceanográficas desfavorables, asociadas con estrés térmico y escasos nutrientes. Estas condiciones pueden estar asociadas con la periodicidad e intensidad del fenómeno de El Niño y su efecto en la intensidad de las surgencias y el patrón de ondas internas en la zona. Estudios recientes sobre *P. damicornis* de las costas de Oaxaca han mostrado que esta especie puede presentar años de completa inactividad reproductiva seguida de periodos reproductivos en años posteriores, aunque, hasta el momento no se han establecido con claridad las causas que determinan este comportamiento (Rodríguez-Troncoso 2004, 2006).

Se ha documentado que *P. damicornis* puede llegar a abortar gametos y plánulas inmaduros o reabsorberlos para el mantenimiento de los tejidos durante eventos en los que las temperaturas del agua se mantienen por encima de 30 °C por periodos prolongados (Jokiel 1985). En Bahía de Banderas, se registraron temperaturas superiores a 30 °C a partir de agosto, lo cual coincide con el periodo en que *P. damicornis* dejó de presentar gametos en las muestras analizadas en el presente estudio.

En Bahía de Banderas, *P. panamensis* se comportó como un organismo gonocórico, con reproducción sexual presumiblemente exitosa y con características reproductivas similares a las que reportaron Glynn *et al.* (1994) para otras zonas del Pacífico oriental tropical. Aparentemente, esta especie inició la formación de células germinales en la mesoglea. Lo

It has been documented that *P. damicornis* can abort gametes and immature planulae or reabsorb them for tissue maintenance when water temperatures remain above 30 °C for prolonged periods of time (Jockiel 1985). In Banderas Bay, temperatures exceeding 30 °C were recorded in August, coinciding with the period when gametes were no longer detected in the samples of *P. damicornis*.

In Banderas Bay, *P. panamensis* behaved as a gonochoric organism, with presumably successful sexual reproduction and similar characteristics to those reported by Glynn *et al.* (1994) for other areas in the eastern tropical Pacific. The observation of cells very similar to oocytes, but smaller, in the region of the mesoglea in sections taken months prior to the appearance of clearly defined oocytes, indicates that this species apparently initiated the formation of germ cells in the mesoglea. This characteristic coincides with the detailed description of the migration of stage I oocytes from the mesoglea to the mesenteries for their subsequent development (Tomascik and Sander 1987).

An important finding was the detection of female colonies with only one oocyte per polyp. This differs to that reported by other authors for *P. panamensis* in Costa Rica and Panama, who mention that the ovaries were formed by groups of more than five oocytes, all apparently in the same stage of development (Glynn *et al.* 1994).

Moreover, in the present study we observed associations between stage IV and stage I oocytes. Chornesky and Peters (1987) reported that during the reproductive season of a species of the same genus, *Porites asteroides*, in Jamaica, oocytes in the more advanced stages of development incorporate the nutrients of the smaller oocytes that will not complete maturation, and suggested that this is a nutrient management strategy. Neves (2000), however, indicated that even though reabsorption of stage III and IV gametes was observed in three *Porites* species from Hawaii, the mechanisms through which this reabsorption could become a source of nutrients for oocytes that attain reproductive success need to be documented.

The male colonies presented similar characteristics to those reported for *P. panamensis* in Panama and Costa Rica (Glynn *et al.* 1994), though the asynchrony of the gametes within the same colony was evident. Residual spermaries were observed in August and September, possibly indicating the release of spermatozooids.

The presence of embryos and planulae during the study period indicated that *P. panamensis* is a gonochoric species in Banderas Bay and that fertilization occurs in female colonies, which incubate the larvae (brooders). In contrast to Harrison (1985), who mentions that all organisms of the genus *Porites* in both the Atlantic and Pacific are hermaphrodites, our results confirm the variability of the behavior of *Porites* species reported by Neves (2000) for the Hawaiian islands. On the other hand, the reduced period of the presence of mature gametes and embryos in Banderas Bay (August to September) differs from that reported by Glynn *et al.* (1996)

anterior se deduce de la observación de células muy similares a los ovocitos, pero de menor tamaño, en la región de la mesoglea en cortes de muestras obtenidas meses anteriores a la aparición de ovocitos claramente definidos. Esta característica coincide con la descripción detallada de la migración de los ovocitos en estadio I de la mesoglea hacia los mesenterios para su posterior desarrollo (Tomascik y Sander 1987).

Un hallazgo importante fue el haber encontrado colonias hembras con un ovocito por pólip. Lo anterior contrasta con lo reportado por otros autores para *P. panamensis* en Costa Rica y Panamá, quienes mencionan que los ovarios estuvieron formados por grupos de más de cinco ovocitos, todos aparentemente en el mismo estadio de desarrollo (Glynn *et al.* 1994).

En este estudio se observaron, además, asociaciones de ovocitos en estadio IV con ovocitos en estadio I. Chornesky y Peters (1987) encontraron que en la época reproductiva de una especie del mismo género, *Porites asteroides*, en Jamaica, los ovocitos en un estadio de desarrollo más avanzado incorporan los nutrientes de los ovocitos más pequeños que no van a concluir su maduración, y sugirieron que ésta es una estrategia de aprovechamiento de nutrientes. Sin embargo, Neves (2000) indica que, a pesar de que se observó reabsorción de gametos en estadios III y IV en tres especies de *Porites* en Hawaii, aún se requieren documentar los mecanismos mediante los cuales esta reabsorción pudiera ser fuente de nutrientes para ovocitos que resulten exitosos reproductivamente.

Las colonias masculinas presentaron características similares a las reportadas para *P. panamensis* en Panamá y Costa Rica (Glynn *et al.* 1994), aunque fue evidente la asincronía de los gametos dentro de la misma colonia. En agosto y septiembre fue posible observar residuos de espermarios, posiblemente indicadores de liberación de espermatozoides.

La presencia de embriones y plánulas durante el periodo de estudio indica que en Bahía de Banderas *P. panamensis* se comporta como gonocórica y la fertilización se lleva a cabo en las colonias hembras, las cuales incuban las larvas (brooders). Lo anterior contrasta con lo reportado por Harrison (1985), quien menciona que todos los organismos del género *Porites*, tanto del Atlántico como del Pacífico, son hermafroditas, y confirma lo reportado por Neves (2000) sobre la variabilidad del comportamiento de las especies de este género en el archipiélago hawaiano. Por otra parte, el reducido periodo de presencia de gametos maduros y embriones en Bahía de Banderas (agosto y septiembre) contrasta con lo reportado por Glynn *et al.* (1996) para la misma especie en Panamá, en donde se observó la capacidad de liberar gametos maduros y plánulas durante 11 meses del año. Este comportamiento pudiera estar asociado con el patrón de surgencias en cada sitio. En la Isla Topaga (Panamá), la actividad reproductiva se reduce en abril, cuando las surgencias son intensas (Glynn *et al.* 1996). En Bahía de Banderas se han reportado surgencias en la parte sur (Álvarez-Borrego 1993), las

for the same species in Panama, where the release of mature gametes and planulae was observed during 11 months of the year. This behavior could be related to the upwelling patterns at each site. Off Topaga Island (Panama), reproductive activity decreases in April, when upwelling is intense (Glynn *et al.* 1996). Upwelling occurs in the southern part of Banderas Bay (Álvarez-Borrego 1993) and could influence the reproductive behavior of the colonies.

The reproductive success of *P. panamensis* in Banderas Bay may indicate a better adaptation of this species to local conditions, compared with the other two species analyzed in the present study.

The presence of gametes in *P. gigantea* in July and August indicates that sexual reproduction occurs seasonally, in spring and summer; this concurs with previous reports for the eastern tropical Pacific (Glynn and Ault 2000). The reproductive period was characterized by synchrony in the development of gametes, which contrasts with that reported for the same species in tropical areas (Glynn *et al.* 1996).

The presence of gonochoric colonies of *P. gigantea* in Banderas Bay contrasts with that observed by Glynn *et al.* (1996) and Glynn and Ault (2000), who reported a 5:1 (gonochoric:hermaphroditic) ratio. As a result of the reduced sample size used in the present study, it is possible that only gonochoric colonies were sampled. The fact that the *P. gigantea* reference colony was female during the first survey in August and male during the second raises the possibility that the colony is hermaphroditic.

Our results show that *P. damicornis* and *P. panamensis* responded to similar critical temperatures to initiate gametogenesis. The delay observed in *P. gigantea* may be due to particular adaptations of this species or to the fact that environmental (particularly temperature) changes occur more slowly in the microhabitat used by *P. gigantea*. A recent study on *Pocillopora verrucosa* in the same area showed variability in stress response in colonies separated by a distance of 50 m (Rodríguez-Troncoso *et al.* 2010).

From February to April, the Costa Rica Coastal Current (CRCC) is weak and flows as an extension of the California Current (CC), which joins the North Equatorial Current (NEC) (Wyrtki 1965, Glynn and Ault 2000). During this period, circulation is southwards off Jalisco and Nayarit, and no reproductive activity was observed in any of the three species studied. During a second period, usually between May and July, NEC feeds CRCC up to the southern point of Banderas Bay, transporting warm waters to the region. Sea surface temperatures of 28.5 to 30 °C were recorded in Banderas Bay during this period and likely triggered the onset of the reproductive cycle, at least in *P. damicornis* and *P. panamensis*. This concurs with that reported for these species from Panama and Costa Rica, where gametogenesis initiated when temperatures ranged from 27 to 29 °C (Glynn and Ault 2000).

The reproductive patterns of the main reef-forming species in Banderas Bay respond to a combination of factors,

cuales pudieran tener una influencia en el comportamiento reproductivo de las colonias.

El éxito reproductivo de *P. panamensis* en Bahía de Banderas podría considerarse como una mejor adaptación de esta especie a las condiciones locales, en comparación con las otras dos especies analizadas en el presente trabajo.

En *P. gigantea*, la presencia de gametos durante julio y agosto indica una reproducción sexual estacional ubicada en el periodo de primavera-verano. Lo anterior coincide con lo reportado por otros autores para esta especie en el Pacífico oriental tropical (Glynn y Ault 2000). El periodo reproductivo se caracterizó por la sincronía en el desarrollo de los gametos, lo cual contrasta con lo reportado para la misma especie en zonas tropicales (Glynn *et al.* 1996).

La presencia de colonias gonocóricas de *P. gigantea* en Bahía de Banderas contrasta con lo observado por Glynn *et al.* (1996) y Glynn y Ault (2000), quienes reportan una razón de 5:1 (gonocórica:hermafrodita). Es posible que solamente se hayan muestreado colonias gonocóricas debido al tamaño reducido de muestra utilizado en el presente estudio. El hecho de que la colonia de referencia para *P. gigantea* se comportara como hembra durante el primer muestreo de agosto y como macho durante el segundo abre la posibilidad de que se tratara de una colonia hermafrodita.

De acuerdo con los resultados obtenidos, *P. damicornis* y *P. panamensis* respondieron a temperaturas críticas similares para iniciar la gametogénesis. El retraso observado en *P. gigantea* posiblemente esté relacionado con adaptaciones particulares de esta especie, o bien, con el hecho de que los cambios ambientales (particularmente temperatura) lleguen en forma más lenta al microhábitat que utiliza *P. gigantea*. Un estudio reciente de *P. verrucosa* en la misma zona mostró variabilidad en la respuesta al estrés en colonias separadas por una distancia de 50 m (Rodríguez-Troncoso *et al.* 2010).

De febrero a abril, la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) es débil y fluye como una extensión de la Corriente de California (CC), que se une a la Corriente Norecuatorial (CN) (Wyrtki 1965, Glynn y Ault 2000). En este periodo, la circulación frente a Jalisco y Nayarit es hacia el sur y no se encontró actividad reproductiva en ninguna de las tres especies estudiadas. En un segundo periodo, usualmente de mayo a julio, la CN alimenta a la CCCR hasta la punta sur de Bahía de Banderas y transporta aguas cálidas a la región. Durante este periodo se registraron temperaturas superficiales del mar de 28.5 a 30 °C en Bahía de Banderas, lo cual probablemente disparó el ciclo reproductivo al menos en *P. damicornis* y *P. panamensis*. Lo anterior coincide con lo reportado para estas especies en Panamá y Costa Rica, en donde se encontró que la gametogénesis inicia con temperaturas entre 27 y 29 °C (Glynn y Ault 2000).

Los patrones reproductivos de las principales especies formadoras de arrecife en Bahía de Banderas responden a una combinación de factores, incluyendo los patrones de corrientes y sus temperaturas asociadas, las surgencias en la zona y la turbidez y el aporte de nutrientes por las descargas de

including current and associated temperature patterns, local upwelling, and turbidity and nutrient input caused by the inflow of continental waters. The interaction of these factors in an annual cycle and possible variations at longer time scales will determine the reproductive pattern and possible role of sexual reproduction in the continuity of the coral populations in the bay.

In view of the increasing impact of global climate change and connectivity among oceanic systems through larval exchange, long-term surveys are indispensable to better understand the reproductive response of coral communities in the Mexican Pacific. More detailed information of the reproductive cycles of these reef-forming coral species will expand our knowledge of their population dynamics and their resilience to natural and anthropogenic disturbances and, thus, allow us to continue developing ecosystem management plans to protect the coral resources of the Mexican Pacific.

ACKNOWLEDGEMENTS

The second author acknowledges receipt of a scholarship from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT No. 162288). This study was partially supported by the Autonomous University of Baja California (IIO-UABC internal project No. 533 to ECI) and by the University of Guadalajara (CUC-UG project to ALCM). The authors thank the assistance received through CONACYT project No. 35528-B (headed by LE Calderón-Aguilera) for the collection and analysis of the coral samples, and the Marietas Park authorities for the facilities provided to conduct this study.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Álvarez-Borrego S. 1993. Gulf of California. In: Ketchum BH (ed.), *Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier Press, Amsterdam, pp. 427-499.
- Carriquiry JD, Reyes-Bonilla H. 1997. Community structure and geographic distribution of the coral reefs of Nayarit, Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 23: 227-248.
- Carriquiry JD, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza FA, Medina-Rosas P. 2001. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bull. Mar. Sci.* 69: 237-249.
- Chávez-Romo HE, Reyes-Bonilla H. 2007. Sexual reproduction of the coral *Pocillopora damicornis* in the southern Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 33: 495-501.
- Chornesky EA, Peters E. 1987. Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites asteroides*. *Biol. Bull.* 172: 161-177.
- Cupul-Magaña AL, Aranda-Mena OS, Medina-Rosas P, Vizcaino-Ochoa V. 2000. Comunidades coralinas de las islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Mexicoa* 1: 15-22.
- Glynn PW. 2001. Eastern Pacific coral reef ecosystems. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds.), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. Springer-Verlag, Berlin, Ecological Studies Vol. 144, pp. 281-305.
- aguas continentales. La interacción de estos factores en un ciclo anual y las posibles variaciones en escalas temporales mayores determinarán el patrón reproductivo y el posible papel de la reproducción sexual en el mantenimiento de las poblaciones de corales en la bahía.
- Con el creciente impacto del cambio climático global y la conectividad existente en los sistemas oceánicos a través del intercambio de larvas, estudios de largo plazo resultan imprescindibles para entender con mayor detalle a qué responden, reproductivamente, las comunidades coralinas del Pacífico mexicano. El entender cómo funcionan los ciclos reproductivos de especies estructuradoras, como lo son estas especies de corales, nos permitirá conocer mejor la dinámica de sus poblaciones y su resiliencia a perturbaciones naturales y antropogénicas, y con esto, poder continuar desarrollando esfuerzos a nivel de manejo ecosistémico para una mejor conservación de los recursos coralinos del Pacífico mexicano.
- AGRADECIMIENTOS**
- El segundo autor recibió una beca de maestría por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 162288). Para la presente investigación se contó con apoyo parcial de la Universidad Autónoma de Baja California (proyecto interno IIO-UABC No. 533, a cargo de ECI) y la Universidad de Guadalajara (CUC-UG, proyecto "Implementación del programa de monitoreo ambiental marino de los parques nacionales Isla Isabel e Islas Marietas, Nayarit, México" a cargo de ALCM). Los autores agradecen el apoyo a CONACYT a través del proyecto No. 35528-B (a cargo de LE Calderón-Aguilera) para la recolección y análisis de las muestras de coral y a las autoridades del Parque Nacional Islas Marietas por las facilidades otorgadas para la realización del presente trabajo.
- Glynn PW, Ault JS. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19: 1-23.
- Glynn PW, Gassman NJ, Eakin CM, Cortés J, Smith DB, Guzmán HM. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.* 109: 355-368.
- Glynn PW, Colley SB, Eakin CM, Smith DB, Cortés J, Gassman NJ, Guzmán HM, del Rosario JB, Feingold JS. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar. Biol.* 118: 191-208.
- Glynn PW, Colley SB, Gassman NJ, Black K, Cortés J, Mate JL. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae. *Mar. Biol.* 125: 579-601.
- Harrison PL. 1985. Sexual characteristics of scleractinian corals: Systematic and evolutionary implications. *Proc. Fifth Int. Coral Reef Symp.* 4: 337-342.
- Jockiel PL. 1985. Lunar periodicity of planulae release in the reef coral *Pocillopora damicornis* in relation to various environmental causes. In: Gabrie C, Harmelin VM (eds.), *Proc.*

- 5th International Coral Reef Congress, Tahiti, Antenne Museum-EPHE, Mourea, French Polynesia, pp. 307–312.
- Medina-Rosas P, Carriquiry J, Cupul-Magaña A. 2005. Recruitment of *Porites* (Scleractinia) on artificial substrata in reefs affected by the 1997–98 El Niño in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 31: 103–109.
- Mora-Pérez MG. 2005. Biología reproductiva del coral *Porites panamensis* Verrill 1866 (Anthozoa: Scleractinia) en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. M.Sc. thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, México, 81 pp.
- Neves EG. 2000. Histological analysis of reproductive trends of three *Porites* species from Kāne'ohe Bay, Hawaii. *Pac. Sci.* 2: 195–200.
- Reyes-Bonilla H, López-Pérez A. 1998. Biogeography of the stony corals (Scleractinia) of the Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 24: 211–224.
- Richmond RH. 1985. Variations in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific. *Proc. 5th International Coral Reef Symposium, Tahiti* 6: 101–106.
- Richmond RH. 1987. Energetics, competency and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 93: 527–533.
- Richmond RH, Jokiel PJ. 1984. Lunar periodicity in larval release in the reef coral *Pocillopora damicornis* at Enewetak and Hawaii. *Bull. Mar. Sci.* 34: 280–287.
- Richmond RH, Hunter CL. 1990. Reproduction and recruitment of corals: Comparison among the Caribbean, the tropical Pacific and the Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 185–203.
- Rodríguez-Troncoso AP. 2004. Caracterización del ciclo reproductivo de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus 1758) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca, México. B.Sc. dissertation, Universidad del Mar, Mexico, 69 pp.
- Rodríguez-Troncoso AP. 2006. Ciclo reproductivo de tres especies formadoras del arrecife La Entrega, Oaxaca, México. M.Sc. thesis, Universidad Autónoma de Baja California, Mexico, 118 pp.
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo Ituarte E, Cupul-Magaña A. 2010. Differential response to cold and warm water conditions in *Pocillopora* colonies from the central Mexican Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 391: 57–64.
- Stoddart JA, Black R. 1985. Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 153–164.
- Szmant-Froelich A, Reutter M, Riggs L. 1985. Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): lunar patterns of gametogenesis, embryogenesis and planulation in Puerto Rico. *Bull Mar Sci* 37: 880–892.
- Tomascik T, Sander F. 1987. Effects of eutrophication on reef-building corals. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites*. *Mar. Biol.* 94: 77–94.
- Young CM. 1999. Synchrony and sociality: Breeding strategies in constant and variable benthic environments. In: Whitfield M, Matthews J, Reynolds C (eds.), *Aquatic Life Cycle Strategies*. Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth, pp. 1–14.
- Wyrski K. 1965. Surface Currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Inter. Amer. Trop. Counn. Bull.* 9: 271–303.

Received May 2010;
accepted December 2010.