



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Patrones de calcificación de *Porites astreoides* (Scleractinia: Poritidae) Lamarck, 1816 en el Sistema Arrecifal Veracruzano

TESIS

Que para obtener el Título Profesional de
Licenciada en Biología

PRESENTA

Isabel Alejandra Flores Leyva

Director

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2017.





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dedicatoria

Con todo mi cariño para los cuatro pilares que me mantuvieron de pie durante mi formación como bióloga: Fish, mi mamá, Jazz y la señora Gaby.

Ustedes han sido el impulso para perseguir mis metas y nunca darme por vencida, sin su apoyo y amor incondicional, este escrito no sería posible.

Los amo con todo el corazón.

*“Es necesario llevar en sí mismo un caos para poner en el mundo una estrella danzante.”
Friedrich Nietzsche*

Agradecimientos

Al Fondo de Investigación Científica Básica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que financió el proyecto 236654 “Estudio de la acidificación del océano y su efecto en las comunidades arrecifales del Pacífico Sur Mexicano”, a cargo del Dr. Andrés López Pérez.

A mi director, Andrés, por haberme dado la oportunidad de desarrollar este proyecto sin siquiera conocerme. Aprendí mucho de ti, tanto en el ámbito académico como en el personal. Es alentador darse cuenta de que existen investigadores con ganas de pasar su conocimiento a nuevas generaciones, brindar su apoyo y aún más admirable, a ser un ser humano como cualquier otro, sin ego y envidia de por medio. ¡Y vamos por más!

Al profe Rafa, alias “El Rorro”, por fungir como otro tutor y estar siempre al pie del cañón ante cualquier cosa que necesitara. Gracias también por animarme en tiempos de crisis y alentarme a seguir adelante. Gracias porque más que un profesor, te convertiste en un amigo.

A mis asesores: Guillermo Horta Puga, José Luis Tello Musi, y Felipe de Jesús Cruz López. Gracias por aportar su conocimiento y experiencia para que este trabajo fuera mejor.

Al Dr. Abel Santiés y su equipo, por su acogedor laboratorio y por hacerme sentir parte de ustedes. Gracias al Dr. Francisco Benítez Villalobos, a Lau y al equipo del Laboratorio de Histología de la UMAR, por ayudarme en la determinación sexual de mis bebés. Gracias a la Clínica Universitaria de Salud Integral de la FES Iztacala por las radiografías de los esqueletos coralinos.

Gracias a Fish, por ser mi eterno compañero de sueños... Sin tu motivación, tu apoyo, tu empatía, tu amor y tu amistad, yo no estaría aquí. Gracias por todos estos años, por crecer juntos. Gracias por siempre creer en mí, incluso cuando yo misma no lo hice. *“We got each other”*.

Gracias a los naquitos, por acompañarme en esta aventura: Fer, Diana, Samy, China, Oscarín, Guigo, Lalín, Metal, Naquito y Brayan. Los quiero por siempre.

A mis amigos y seres queridos: mi mamá, Jazz, la señora Gaby, Pablo, Lina, Eric, Magda, Dany, Jackie, Bere, Mikey, Quiquetl, mis abues (Lola la Grande y Don Leyva), Lili, tío Neto, Mayris, tío Hugo, Talia, Luis, Jassaí, Fil, Rejani, Omar Hammed, Lau, Susie, Jessy, Rul, Marino, Topo, Hamid, Alessandro, Fedja. Gracias por estar de una u otra forma durante el proceso.

Por último y no menos importante, gracias a mi viejito, Amair. Gracias por todas esas arepas y comidas, por tus cariñitos ante crisis, por hacer de tu depa mi refugio de estudio, por tu apoyo, por tu comprensión, por impulsarme, y sobretodo, por tu amor libre. Gracias a Venezuela por ti.

“I prefer a feast of friends to the giant family.”
Jim Morrison

Resumen

La calcificación de los corales es un proceso energéticamente costoso en el cual el coral invierte entre el 13 y el 30% de su energía. En *Porites* se ha hecho referencia a que existen diferencias en las tasas de calcificación y morfología del esqueleto, entre hembras y machos, debido a la demanda diferencial de energía involucrada en procesos tales como la reproducción. El objetivo de este trabajo fue determinar si existen diferencias en los parámetros de crecimiento, y en la dimensión de estructuras del coralito de colonias de distinto sexo (macho, hembra, hermafrodita) de *Porites astreoides* del Sistema Arrecifal Veracruzano. Se recolectaron 23 colonias de *P. astreoides* y se determinó el sexo mediante técnicas histológicas. Se realizaron cuatro mediciones (diámetro del coralito, distancia entre coralitos adyacentes, longitud del septo lateral, espesor de la pared) en ocho coralitos de cada colonia. Los parámetros de crecimiento (extensión, densidad y calcificación) del esqueleto se determinaron utilizando densitometría óptica. El análisis discriminante indicó que no existen diferencias morfológicas entre sexos ($F=8.354$, $p=0.278$) por lo que no existen elementos para sugerir que la morfología del coralito de *P. astreoides* cambie en función del sexo de la colonia. Por su parte, los parámetros de crecimiento tales como densidad del esqueleto ($H=10.25$, $p=0.0059$) y la relación calcificación vs. extensión mostraron diferencias entre sexos ($p=0.001$); en particular en colonias macho se observó una correlación positiva entre la densidad y extensión ($R=0.74$, $p=0.0442$), así como una dependencia de la calcificación con la densidad ($R^2=0.15$, $p=0.0024$). Lo anterior pone en evidencia la relación del gasto energético asociado a la reproducción con los parámetros de crecimiento esquelético.

Palabras clave: dimorfismo sexual, calcificación, *Porites*, Golfo de México

Índice	Página
Índice	5
Índice de figuras y tablas	6
1. Introducción	8
2. Objetivos	14
2.1. Objetivo general	14
2.2. Objetivos particulares	14
3. Área de estudio	14
4. Material y método	15
4.1. Trabajo de campo	15
4.2. Determinación de sexo	16
4.3. Análisis morfológico	18
4.4. Parámetros de crecimiento coralino	20
5. Resultados y análisis	22
5.1. Determinación de sexo	22
5.2. Análisis morfológico	23
5.3. Parámetros de crecimiento	26
5.3.1. Extensión	26
5.3.2. Densidad	27
5.3.3. Calcificación	28
5.3.4. Densidad-extensión	29
5.3.5. Calcificación vs. densidad	29
5.3.6. Calcificación vs. extensión	31
5.3.7. Covarianza de tasas de calcificación vs. tasas de extensión	33
6. Discusión	34
7. Referencias	40

Índice de figuras y tablas

Página

- Fig. 1.** Localización de sitios de estudio. Arrecife El Rizo (19°03'50" N y 95°55'40" O) y Arrecife Polo (19°06'30" N y 95°58'38" O), pertenecientes al Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz. Imagen tomada con Google Earth el 22.10.16 (<http://earth.google.com/>) 16
- Fig. 2.** Proceso histológico: **A)** Procesador automático de tejidos Leica® TP102, **B)** Incluidor de tejidos Leica® EG1160, **C)** Microtomo semiautomático Leica® RM2145, **D)** Tren de Hematoxilina-Eosina 17
- Fig. 3.** Corte histológico (10x) de *Porites panamensis* en donde se observan espermatarios (ES) de una colonia macho y ovocitos (OV) de una colonia hembra. Las imágenes mostradas se tomaron del trabajo de Glynn *et al.* (1996) y Rodríguez-Troncoso (2011) 18
- Fig. 4.** Caracteres morfológicos medidos en *Porites asterooides*. Diámetro del coralito (**D**), distancia entre coralitos adyacentes (**DCA**), longitud del septo lateral (**LSL**) y, espesor de la pared del coralite (**EP**) 19
- Fig. 5.** Diagramas de barras para cuatro caracteres de *Porites astreoides* (n=184). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF). **a)** Diámetro del coralito, **b)** Distancia entre coralitos adyacentes, **c)** Longitud del septo dorsal, **d)** Espesor de la pared 24 y 25
- Fig. 6.** Extensión anual ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$) de *Porites astreoides* (n=23). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF) 26
- Fig. 7.** Densidad esquelética anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) de *Porites astreoides* (n=23). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF). Las diferencias entre los grupos se representan con **A** y **B** 27

Fig. 8. Tasa de calcificación anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) de <i>Porites astreoides</i> (n=23). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF).	28
Fig. 9. Tasa de calcificación anual vs. densidad esquelética anual de los machos (a), hembras (b) y hermafroditas (c) de <i>Porites astreoides</i> . Las regresiones lineales en color rojo muestran las variables que son estadísticamente significativas	29 y 30
Fig. 10. Tasa de calcificación anual vs. extensión anual de los machos (a), hembras (b) y hermafroditas (c) de <i>Porites astreoides</i> . Las regresiones lineales en color rojo muestran las variables que son estadísticamente significativas	31 y 32
Fig. 11. Calcificación anual vs. tasa de extensión anual del esqueleto de hembras (pendiente roja), hermafroditas (pendiente azul) y machos (pendiente roja) de <i>Porites astreoides</i>	33
Tabla 1. Caracteres morfológicos considerados en <i>Porites astreoides</i>	20
Tabla 2. Determinación sexual de las colonias de <i>Porites astreoides</i> obtenidas del Arrecife Rizo y Arrecife Polo, pertenecientes al SAV	23
Tabla 3. Análisis discriminante de los caracteres morfológicos medidos en coralites de colonias de distinto sexo del coral <i>Porites astreoides</i> (Figura 3), n= número de caracteres medidos, p= probabilidad asociada al estadístico de prueba	23
Tabla 4. Resultados del análisis de correlación de Pearson de los promedios de tasa de densidad anual vs. la tasa de calcificación anual de <i>Porites astreoides</i> . Las anotaciones con asterisco (*) muestran los valores estadísticamente significativos	29

1. Introducción

Se conoce como dimorfismo sexual al conjunto de variaciones morfológicas y fisiológicas que se da entre los machos y hembras de una misma especie. Prácticamente todas las especies animales que incluyen formas dioicas, son sexualmente dimórficas (Darwin, 1871; Fairbairn, 2013), y este dimorfismo sexual se manifiesta de muchas maneras (Fairbairn, 2013; Martínez *et al.*, 2014), siendo el tamaño corporal entre machos y hembras adultos una de las más evidentes. Esta relación de tamaño vinculado al sexo se ve reflejado en la mayoría de las especies, pero la dirección y el alcance de estas diferencias varían ampliamente entre los taxones (Arak, 1988). El dimorfismo sexual relacionado al tamaño no siempre se presenta de la misma manera en las especies; en algunas, los machos pueden ser más grandes que las hembras, mientras que en otras, las hembras son más grandes que los machos. Esta variación en el patrón de tamaño entre especies ha inspirado varias hipótesis funcionales para explicar la evolución y el mantenimiento del dimorfismo sexual, todas dentro de los campos de selección natural y selección sexual (Serrano-Meneses *et al.*, 2014). Sin embargo, algunas han recibido mayor atención, por ejemplo, la hipótesis de selección por fecundidad, que establece que los roles sexuales de machos y hembras pueden situar a cada uno en una relación diferente con respecto al entorno, causando una selección y una respuesta distinta (Fairbairn *et al.*, 2007; Serrano-Meneses *et al.*, 2014).

Darwin (1871) postuló que en el reino animal, las hembras tienden a tener un mayor tamaño con respecto a los machos, debido a que así tienen la posibilidad de desarrollar un número mayor de óvulos, mediante una relación positiva entre el tamaño y la fecundidad. Arak (1988) reafirmó esta idea para la mayoría de los invertebrados y algunos vertebrados, donde el tamaño grande es favorecido en las hembras, probablemente debido a las ventajas de la fecundidad creciente. Se ha propuesto que el dimorfismo sexual más temprano en los animales aparece en el tamaño de los espermatozoides y los óvulos (Priya-Lakshmi, 2009), siendo así, que el aumento en el tamaño de las hembras resulta en un espacio interno mayor para la producción de óvulos o huevos, e implica el éxito reproductivo de la especie. Además, las especiales exigencias nutricionales demandadas por la producción de óvulos, la protección de huevos y crías, pueden conducir a un uso diferenciado de los recursos, recayendo en las hembras diferentes factores selectivos,

como lo son diferencias en su morfología en contraste con los machos (Fairbairn, 2013; Serrano-Meneses *et al.*, 2014; Blanckenhorn, 2005).

Los corales escleractinios no son la excepción a este patrón de dimorfismo, ya que han evolucionado en una gran diversidad de modos de reproducción sexual y asexual (Fadlallah, 1983). Los corales son organismos modulares con una unidad fundamental denominada “pólipo”, la cual está contenido en una especie de copa llamada coralito, pudiendo contener cientos o miles de pólipos en el caso de los organismos coloniales y cada uno de ellos es una copia genéticamente idéntica de otro (López-Pérez, 2003; González-Espinosa, 2015), producto de la reproducción asexual. En este tipo de reproducción, la “simplicidad” es una ventaja biológica que conlleva, pues los organismos no tienen que producir células sexuales, ni tienen que gastar energía en las operaciones previas a la fecundación, además de aumentar el número de individuos dentro de la colonia rápidamente, y por tanto, hay un crecimiento de la colonia. Por el contrario, presenta la gran desventaja de producir una descendencia sin variabilidad genética, y a largo plazo, la falta de reproducción sexual limita la capacidad de adaptación a cambios del ambiente o a condiciones hostiles (Crow & Kimura, 1965; Bengtsson, 2003).

Los patrones reproductivos sexuales de los corales muestran dos aspectos: pueden ser organismos hermafroditas o ser organismos gonocóricos (sin dimorfismo sexual aparente), en donde los corales hermafroditas tienen tanto gónadas masculinas como femeninas desarrolladas dentro de cada pólipo o en diferentes pólipos de la misma colonia, mientras que los corales gonocóricos tienen sexos separados a nivel colonia (Kojis & Quinn, 1982; Harrison & Wallace, 1990; Harrison, 2011).

Así mismo, existen dos formas de reproducción: los corales desovadores, que expulsan a sus gametos en masa, en donde la fertilización se da en la columna de agua; y los corales incubadores, que llevan a cabo la fertilización interna dentro del pólipo materno y el desarrollo de sus larvas hasta su expulsión como plánulas (Kojis & Quinn, 1982; Harrison & Wallace, 1990; Harrison; 2011). Ambas formas de reproducción cuentan con ventajas y desventajas. En los corales desovadores, la liberación sincrónica masiva de gametos masculinos y femeninos es crucial para que ocurra la fertilización y el éxito reproductivo,

siendo más vulnerables a ser depredados desde el momento del desove en contraste con los gametos de los corales incubadores en donde sólo los gametos masculinos son expulsados; en el caso de los corales desovadores, producen plánulas con mayor cantidad de vitelo en comparación con las plánulas de corales incubadores, lo cual les da oportunidad de tener un mayor dispersión al ser viables durante un periodo mayor de tiempo. Por su parte, los corales incubadores previenen que los gametos del macho puedan ser dispersados por la corriente antes de que encuentren una hembra y ocurra la fertilización, lo que reduce el efecto de dilución de esperma, evita la depredación y tiene la gran ventaja de resguardar al embrión en la cavidad interna de la hembra hasta convertirse en plánula (Oliver & Babcock, 1992).

Dentro del género *Porites*, existe un gran número de especies dioicas y con diferentes modos de reproducción, sin una tendencia clara hacia ser desovadores o incubadores; sin embargo, al comparar el tamaño de las larvas que se forman mediante fecundación externa con las larvas de fecundación interna, se aprecian evidentes diferencias de tamaño: las especies incubadoras pueden desarrollar larvas de hasta 2mm, en contraste con las larvas de los corales desovadores que desarrollan larvas más pequeñas, incluso de 0.2mm (Fadlallah, 1983; Loya *et al.*, 2009; González-Espinosa, 2015). Mora-Pérez (2015) observó que los espermatozoides y los óvulos de *Porites panamensis* difieren hasta por tres veces su tamaño, hecho que pudiera estar ampliamente asociado a diferencias morfológicas en los pólipos del esqueleto de corales gonocóricos dependiendo su sexo, ya que los pólipos hembras necesitarían un mayor espacio para alojar a los ovocitos a diferencia de los machos que alojan gametos de menor tamaño. Es así, que las implicaciones asociadas a la reproducción podrían reflejar la capacidad por parte de las hembras para alojar a un mayor número de gametos y plánulas, que se expresa en el esfuerzo reproductivo de *Porites*, siendo uno de los géneros coralinos dominantes y considerado uno de los principales constructores de arrecifes de coral en el mundo (Weil, 1992).

Energéticamente hablando, un factor importante a considerar al hablar de dimorfismo sexual en corales escleractinios es la diferencia de gasto energético por parte de los corales dependiendo del sexo. Tomando en cuenta que los corales canalizan una buena parte de la energía obtenida (entre el 13 y 30%, dependiendo de la especie) en la formación

de su esqueleto (Allemand *et al.*, 2011), este proceso se puede ver afectado por otros eventos que agotan la energía disponible del coral, por ejemplo, la reproducción (Leuzinger *et al.*, 2003; Cabral-Tena *et al.*, 2013; Carricart-Ganivet *et al.*, 2013). Se sabe que la producción de gametos en los corales es un proceso diferente para machos y hembras, dado que el ciclo ovogénico es más largo que la producción de esperma y los huevos de las hembras son energéticamente más costosos que los espermias debido al contenido lipídico de los gametos femeninos (Szmant, 1986). Además, los costos energéticos de reproducción en corales son más bajos en especies desovadoras que en especies incubadoras, donde la energía no solamente es utilizada para la producción de gametos, sino también para el desarrollo larval (Szmant, 1986).

El estudio del dimorfismo sexual asociado a parámetros de crecimiento en esqueleto se ha podido observar en la formación de las bandas de crecimiento de algunas especies de corales escleractinios (Cabral-Tena *et al.*, 2013; Carricart-Ganivet *et al.*, 2013; Mozqueda-Torres, 2014). Estos parámetros de crecimiento fueron estudiados por primera vez por Knutson *et al.* (1972) con el descubrimiento de la formación de las bandas estacionales, las cuales se manifiestan con la presencia de dos bandas alternas, una de alta (banda oscura) y otra de baja densidad (banda clara), que representan un año de crecimiento coralino. Las diferencias entre la banda de alta densidad y la banda de baja densidad se debe a una variación cíclica en la cantidad de material depositado (tasa de calcificación) como un resultado de los cambios ambientales estacionales (Lough & Barnes 1992; Cruz-Piñón *et al.* 2003), lo cual influye en la manera en que los esqueletos crecen y registran información de su entorno durante su crecimiento (Barnes & Lough 1993; Taylor *et al.*, 1993; Taylor *et al.*, 1995; Barnes & Lough, 1996). Hasta el momento, estas bandas son la fuente de información más confiable para conocer el crecimiento de los corales (Highsmith *et al.*, 1983; Barnes & Devereux, 1988).

Las variables de crecimiento coralino que pueden ser recuperados del bandeo esquelético anual son la tasa de extensión anual ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), es decir, su crecimiento lineal a través del tiempo; la densidad del esqueleto ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), que es la distribución del carbonato de calcio dentro del esqueleto, y la tasa de calcificación anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$), que es la cantidad de carbonato de calcio depositado en un determinado tiempo, producto de la tasa de

extensión anual y la densidad esquelética del año correspondiente (Dodge & Brass, 1984; Carricart-Ganivet & Barnes, 2007).

Existen varios trabajos que se han basado en el estudio de las bandas de crecimiento coralinas para discernir entre el dimorfismo sexual de corales. En primer lugar, Cabral-Tena *et al.* (2013) compararon la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación entre sexos de *Porites panamensis* en tres sitios del Golfo de California (Bahía de La Paz, Bahía Concepción y Bahía de los Ángeles); los resultados más relevantes mostraron una mayor tasa de extensión y calcificación de los machos, entre 18 y 23% con respecto a las hembras, ya que la producción de gametos masculinos no requiere la misma cantidad de energía en comparación con la invertida por las hembras para la producción de sus gametos y del resguardo del embrión hasta su desarrollo como plánula dentro del pólipos hembra. Es así, que los machos tienen más recursos energéticos que destinan a su crecimiento y al aprovechamiento de la aragonita para la formación de su esqueleto. Por su parte, Carricart-Ganivet *et al.* (2013) realizaron un estudio similar con *Siderastrea siderea*, en el que encontraron diferencias significativas en las tasas de extensión y densidad, siendo la hembra la que presenta una menor tasa de extensión y mayor densidad; sin embargo, ambos sexos calcifican por igual, debido probablemente a las diferencias encontradas en el tiempo aparente de formación de las bandas de alta densidad entre machos y hembras. Por otro lado, Mozqueda-Torres (2014) comparó los parámetros de crecimiento coralino de *Montastraea cavernosa*. Las hembras presentaron 22% menor densidad y calcificación que los machos, concluyendo que esas diferencias (aunadas a la diagénesis del esqueleto) son el reflejo del requerimiento energético para la formación de gametos, el cual es mayor para las hembras.

El dimorfismo sexual de los corales también se ha observado en la morfología del esqueleto coralino. González-Espinosa (2015) mostró diferencias morfológicas entre machos y hembras de *Porites panamensis* (diámetro del coralito, número de coralitos adyacentes y densidad de coralitos), así como diferencias morfológicas entre hembras de distintas latitudes. Esto sugiere que las demandas energéticas asociadas al alojamiento de la plánula en los corales incubadores, así como el sitio en el cual se desarrollan también podrían reflejar diferencias morfológicas entre hembras y machos.

Por tanto, el reciente descubrimiento de que la calcificación y la morfología de algunas especies de coral pudieran relacionarse con el sexo de las colonias en especies gonocóricas, motiva que se evalúe a *Porites astreoides*, considerando que es una especie de coral con reproducción gonocórica incubadora simultánea (Richmond, 1997). Se espera que existan diferencias morfológicas y de calcificación entre colonias de distinto sexo debido a las diferencias existentes en la demanda energética asociadas al sexo de las colonias de dicha especie.

P. astreoides es un modelo que podría aportar información valiosa en estudios de dimorfismo sexual, al distinguirse por ciertas peculiaridades de los individuos dentro de su población, los cuales difieren enormemente en la condición reproductiva, la frecuencia y la tasa de crecimiento. Esta especie coralina tiene un inusual sistema de cría mixta: aproximadamente la mitad de las colonias son hermafroditas y la otra son hembras, diferenciándose en tamaño conforme son reproductivas. Las gónadas son productivas durante todo el año en algunas colonias, sin embargo, hay claras diferencias estacionales en el número de colonias reproductivas dentro de la población y en la fecundidad de las mismas. Dentro de las colonias reproductivas, las gónadas y las larvas incubadas son más abundantes en los pólipos centrales que en los bordes de las colonias. Entre las colonias femeninas, el inicio de la reproducción está aparentemente relacionado con el tamaño de las colonias, mientras que la fecundidad de los pólipos individuales está relacionada con la edad de la colonia. Por su parte, los gametos masculinos se reproducen mensualmente alrededor del tiempo de la luna llena, mientras que la abundancia y madurez de las larvas sucede antes de la luna nueva (Chornesky & Peters, 1987).

Información respecto al dimorfismo sexual de corales no sólo aumenta el conocimiento respecto a la biología de la especie en cuestión, sino también nuestra comprensión de los ecosistemas de arrecifes de coral, y tiene repercusiones en todos aquellos procesos recurrentemente vinculados con la calcificación. Asimismo, si las diferencias de sexo en las características de crecimiento y morfología en otras especies de corales coinciden, esta información también sería útil en estudios de corales basados en paleo-reconstrucciones.

2. Objetivos

2.1. Objetivo General

- Determinar si existe dimorfismo sexual en la calcificación y la morfología del coralito de *Porites astreoides* recolectado en el SAV

2.2. Objetivos Particulares

- Identificar si existen diferencias en la tasa de calcificación, tasa de extensión y densidad esqueletal del coral hermatípico *Porites astreoides* en función del sexo de la colonia
- Identificar si existe dimorfismo sexual morfológico a nivel coralito entre los sexos del coral hermatípico *Porites astreoides*
- Establecer si existe relación entre los parámetros de crecimiento esqueletal del coral hermatípico *Porites astreoides* conforme al sexo de las colonias

3. Área de estudio

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) se ubica en la plataforma occidental al sur del Golfo de México, en la porción central del litoral veracruzano, y frente Puerto de Veracruz y al poblado de Antón Lizardo (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007; Horta-Puga & Tello-Musi, 2009). Geográficamente, está localizado entre los 19°00'00" y 19°16'00" N, y los 95°45'00" y 96°12'00" O (Juárez-Sarvide *et al.*, 1991), con una extensión de 52,238 Ha (DOF, 2012). Desde un punto de vista ecológico y genético, y por su posición geográfica en el Golfo de México, el SAV es un punto estratégico importante en las rutas de dispersión de las especies bénticas arrecifales (como son los corales escleractinios), lo que favorece la conectividad entre las poblaciones arrecifales en el Golfo de México, desde el Banco de Campeche hasta los Flower Garden Banks en Texas (Horta-Puga & Tello-Musi, 2009). El SAV representa el sistema arrecifal de mayor tamaño de la región Centro del Golfo de México, declarada Área Natural Protegida y denominada Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), según el DOF (2012).

El SAV está constituido por más de 20 arrecifes de plataforma y costeros, formado por un banco de restos bioclásticos calcáreos de materiales que se han desarrollado en los últimos

9,000-10,000 años, por lo cual su formación corresponde exclusivamente al Holoceno (Horta-Puga & Tello-Musi, 2009). Este sistema arrecifal es el más extenso del Golfo de México y representa el límite occidental de distribución de los arrecifes coralinos en el Atlántico Tropical (Horta-Puga & Tello-Musi, 2009). Según Jiménez-Hernández *et al.* (2007), el SAV parece seguir la línea de costa hasta los 20km, y cuenta con dos áreas o complejos arrecifales bien definidos. El complejo Norte, con un grupo de arrecifes pequeños (13 arrecifes) ubicados frente a la costa Veracruz-Boca del Río y compuesto por ocho arrecifes de plataforma emergentes (Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, La Gallega, Pájaros, Isla Verde, Tierra Nueva e Isla Sacrificios), dos bancos de coral subemergentes (Bajo Paducah y Lavandera), y tres arrecifes de franja (Punta Gorda-Punta Majahua y Punta Mocambo). El segundo complejo, el complejo Sur, está compuesto por 12 arrecifes emergentes de tipo plataforma, ubicados frente a la población de Antón Lizardo: Giote, Polo, Blanca, Punta Coyol, Chopas, Enmedio, Cabezo, Rizo, Santiaguillo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Topatillo). Ambos complejos están divididos por el río Jamapa (Tunnell, 1988).

El arrecife Rizo (19°03'50" N y 95°55'40" O) y el el arrecife Polo (19°06'30" N y 95°58'38" O) se ubican a 5km de la costa de Antón Lizardo. Arrecife Rizo tiene un tamaño de 2,8670m de largo, 875m de ancho y una profundidad de 18m. Por su parte, el arrecife Polo, tiene una extensión de 500m de largo y ancho, y una profundidad de 24m (Tunnell, 1988).

4. Material y método

4.1. Trabajo de campo

Se colectaron 31 colonias de *Porites astreoides* el 22 de junio de 2015 y el 11 de febrero de 2016 en las localidades El Rizo (20 colonias) y Arrecife Polo (11 colonias), respectivamente (Figura 1). La determinación de la especie se hizo en campo por el experto Horacio Pérez-España de la Universidad Veracruzana, basada en caracteres morfológicos a nivel colonia (coral masivo, semiesférico, con superficie suave y con color amarillo brillante). Las colonias se extrajeron al azar del *pool* local con ayuda de un cincel y martillo a una profundidad de entre 3 y 6m. Los criterios para la elección de las muestras fueron que las colonias tuvieran

un diámetro superior a 5cm y que no estuvieran a menos de 5m una de otra (para evitar clonalidad). Cada muestra fue colocada en una bolsa tipo ziploc debidamente etiquetada y se conservó en formaldehído al 10% a temperatura ambiente hasta su procesamiento en laboratorio.



Figura 1. Localización de sitios de estudio. Arrecife El Rizo (19°03'50" N y 95°55'40" O) y Arrecife Polo (19°06'30" N y 95°58'38" O), pertenecientes al Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz. Imagen tomada con Google Earth el 22.10.16 (<http://earth.google.com/>)

4.2. Determinación de sexo

De cada colonia de coral, se tomó un fragmento (~2x2cm) para su procesamiento histológico, el cual fue realizado en la Universidad del Mar, campus Puerto Ángel. Los fragmentos fueron descalcificados con ácido acético ($C_2H_4O_2$) al 10% durante 18 horas (Sakai, 1998). Los tejidos se colocaron en casetes y se enjuagaron con agua corriente para después someterlos a un tren de deshidratación con diferentes concentraciones (70, 80, 90, 96 y 100%) de alcohol etílico (C_2H_6O) y sometidos a un proceso de aclarado con Citri-solv® (Drury & Wallington, 1967 modificado por Benítez-Villalobos *et al.*, 2012), para lo cual se empleó un procesador automático de tejidos Leica® TP102. Posteriormente se hizo la

inclusión de los tejidos con Paraplast® en un incluidor de tejidos Leica® EG1160, con la finalidad de dar rigidez a los mismos. Con un microtomo semiautomático (Leica® RM2145) se realizaron de 3 a 5 cortes transversales de cada una de la muestras (con espesor de 5µm cada uno), se colocaron en un baño de flotación Riossa® BF a una temperatura de 35°C para extender el tejido y se recogieron con un portaobjetos (previamente rotulado para su identificación y cubierto de álbumina, para su adhesión al vidrio). Las laminillas fueron colocadas en un horno de secado Felisa® durante 24 horas a 58°C para remover el exceso de parafina de los tejidos (Drury & Wallington, 1967 modificado por Benítez-Villalobos *et al.*, 2012). Los cortes fueron teñidos en un tren de Hematoxilina-Eosina (Drury & Wallington, 1967 modificado por Benítez-Villalobos *et al.*, 2012) que incluyó carbonato de litio (Li₂CO₃) al 1% para neutralizar la coloración de los tejidos. Finalmente, las laminillas se montaron con resina sintética marca Cytoseal 280® y se dejaron secar durante 24 horas a temperatura ambiente (Figura 2).

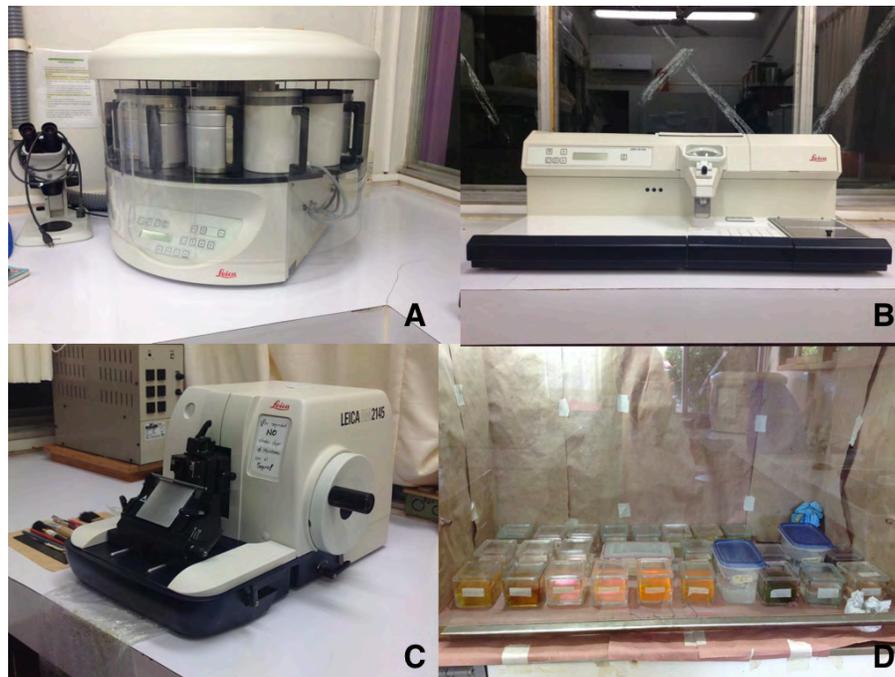


Figura 2. Proceso histológico: **A)** Procesador automático de tejidos Leica® TP102, **B)** Incluidor de tejidos Leica® EG1160, **C)** Microtomo semiautomático Leica® RM2145, **D)** Tren de Hematoxilina-Eosina

Considerando las descripciones de Glynn *et al.* (1996), Rodríguez-Troncoso (2011) y Hernández-Penagos (2016), se determinó el sexo de cada colonia a partir de la observación

de las laminillas en microscopios ópticos (MicroPrimoStar® 176045 y Olympus® modelo CX21FS1). Se determinaron como machos a las colonias que presentaron espermarios al momento de realizar los barridos microscópicos, como hembras a aquellas colonias que únicamente presentaron ovocitos, como hermafroditas a las colonias que presentaron tanto espermarios como ovocitos, y se consideraron colonias indeterminadas a aquellas que no presentaron ningún tipo de gameto (Figura 3).

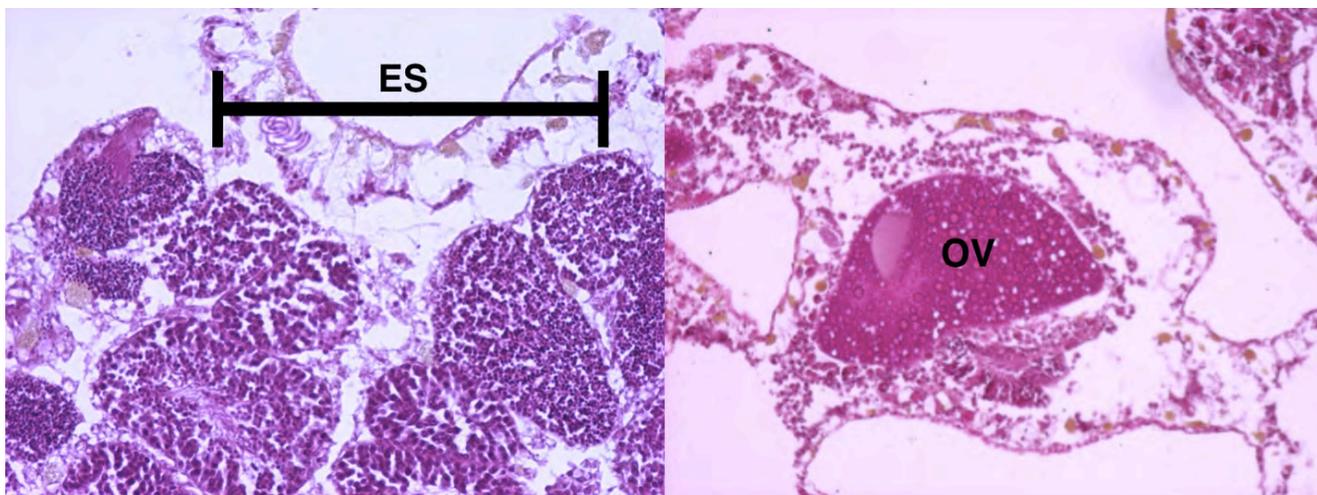


Figura 3. Corte histológico (10x) de *Porites panamensis* en donde se observan espermarios (ES) de una colonia macho y ovocitos (OV) de una colonia hembra. Las imágenes mostradas se tomaron del trabajo de Glynn *et al.* (1996) y Rodríguez-Troncoso (2011)

4.3. Análisis morfológico

Luego de extraer un fragmento del esqueleto para determinar el sexo de la colonia (ver sección anterior), los corales de *P. astreoides* se colocaron en una solución de hipoclorito de sodio (NaClO) al 10% durante dos semanas para retirar la materia orgánica. Transcurrido ese tiempo, las colonias se enjuagaron con agua corriente y se colocaron a la intemperie durante dos días para su secado.

Con el fin de determinar si existen diferencias morfológicas a nivel coralite entre colonias de corales machos, hembras y hermafroditas, y con base en los trabajos de López-Pérez (2013) y González-Espinosa (2015), se midió el diámetro del coralito (D), la distancia entre coralitos adyacentes (DCA), la longitud del septo lateral (LSL) y el espesor de la pared (EP),

como se describe en la Tabla 1. Los esqueletos coralinos se examinaron en el laboratorio de Ficología de la Universidad Autónoma Metropolitana, campus Iztapalapa, con ayuda de un microscopio estereoscópico (Leica® 10447151-MZ12₅) y con un ocular graduado (Carl Zeiss® PI 10x/18). Se realizaron mediciones de los caracteres indicados (Figura 4) en ocho coralitos seleccionados al azar en cada colonia. Así, se obtuvieron 32 mediciones por colonia.

Para evaluar la existencia de diferencias morfológicas a nivel de coralito entre sexos (machos, hembras, hermafroditas), los datos se evaluaron mediante Análisis Discriminante (Hair *et al.*, 2010) utilizando el programa Statistica (versión 10). Esta prueba estadística se utilizó debido a que a partir de una variable cualitativa (sexo, en este caso) y un conjunto de variables independientes cuantitativas (los caracteres morfológicos) permite clasificar a los casos en algunos de los grupos establecidos por la variable dependiente, conociendo *a priori* el grupo de pertenencia. Es decir, en este análisis los grupos (sexos) ya están constituidos y se pretende identificar su particularidad. Así, es un análisis que pretende identificar las variables que mejor discriminan y caracterizan a los grupos, y en consecuencia los diferencian (Rodríguez-Jaume, 2001).

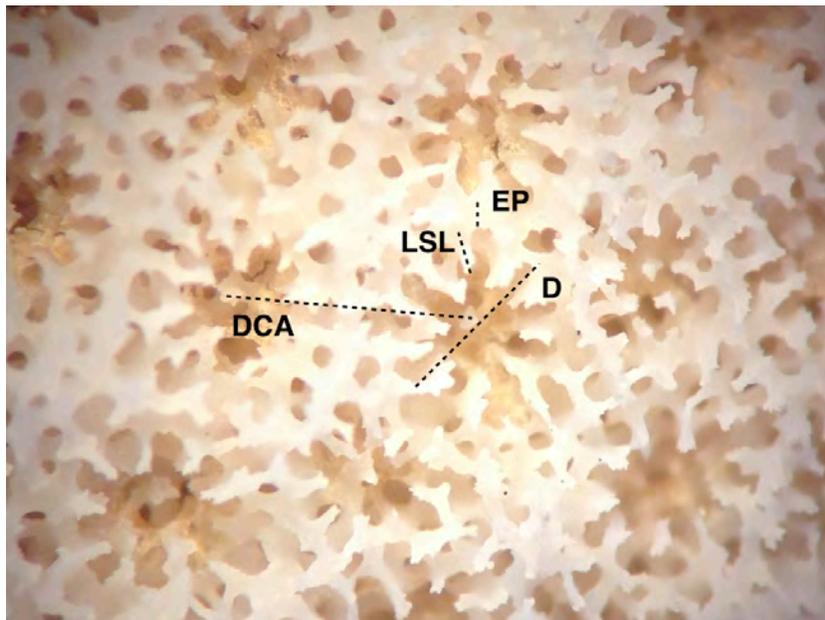


Figura 4. Caracteres morfológicos medidos en *Porites asteroides*. Diámetro del coralito (**D**), distancia entre coralitos adyacentes (**DCA**), longitud del septo lateral (**LSL**) y, espesor de la pared del coralite (**EP**)

Tabla 1. Caracteres morfológicos considerados en *Porites astreoides* y su descripción

-
1. Diámetro del coralito (**D**). Corresponde a la distancia lineal desde inicio de la pared del septo dorsal hasta el inicio de la pared del septo ventral
 2. Distancia entre coralitos adyacentes (**DCA**). Es la distancia lineal entre el centro del coralito y las columnelas de los coralitos adyacentes más cercano y más lejano
 3. Longitud del septo lateral (**LSL**). Corresponde a la distancia lineal entre el inicio del septo lateral y el margen interno de la pared
 4. Espesor de la pared (**EP**). Distancia lineal entre los márgenes de la pared
-

4.4. Parámetros de crecimiento coralino

Se obtuvieron de dos a cuatro lajas (7-8mm de espesor) de las 31 colonias (63 en total) de *P. astreoides*. Las colonias se cortaron a lo largo del eje de crecimiento con una sierra de alta velocidad lubricada con agua, fueron enjuagadas con agua corriente y se dejaron secar a la intemperie por 48 horas.

Las lajas de coral fueron radiografiadas en la Admisión de Rayos-X de la Clínica Universitaria de Salud Integral ubicada en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM). Se utilizó un equipo de Rayos-X digital Siemens® EvaHF525 (con capacidad de 120mA/s y 200kV) con un tiempo de exposición de 30s a una distancia de la fuente de 30cm. Se formaron 8 grupos de lajas de coral y cada uno de ellos fue radiografiado con dos barras de plomo a lo largo del cátodo y ánodo para corregir el “efecto anódico” o “efecto talón”, el cual consiste en una reducción de la intensidad de los rayos X hacia el lado del ánodo debido a la mayor absorción de los rayos X que pasan a través de un mayor espesor de materia (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007). La barra de plomo tuvo una dimensión de 27.15cm de largo y 2.83cm de ancho. Adicionalmente, se colocó un patrón de aragonita con densidad conocida ($2.83 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$), que se utilizó como referencia para el cálculo de densidad ósea. Este patrón de aragonita consiste en una rampa con una longitud de 14.15cm, y un espesor de entre 0.11 a 2.16cm obtenidos de la concha de la almeja gigante *Tridacna maxima*.

Se obtuvo un total de 8 placas de rayos-X, resultado de los grupos de lajas antes comentado. Las radiografías fueron fotografiadas en formato RAW (Canon® T3i y Lente Sigma® 30mm f/1.4), digitalizadas (EPSON® Perfection 3170) y se les realizó una corrección de contraste y brillo con el programa Photoshop CS6. Las imágenes se utilizaron para calcular la tasa extensión anual ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), el promedio de densidad anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) y la tasa de calcificación anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) de los esqueletos de coral con base en la técnica de densitometría óptica propuesta por Carricart-Ganivet & Barnes (2007). La extensión anual ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), medida en perfiles de imágenes obtenidas de radiografías, representa la distancia lineal entre dos máximos (ó mínimos según el género de coral estudiado) de densidad sucesivos (Barnes & Lough, 1999); el promedio de densidad anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) es la media aritmética entre la máxima alta densidad y la mínima baja densidad observadas en cada par de bandas (hialina y oscura), que representa un año de crecimiento del coral; y la tasa de calcificación anual ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) es el producto de la densidad promedio de cada año y la extensión del esqueleto por cada par de bandas de crecimiento (hialina y oscura, de igual manera, representando un año de crecimiento del coral), según Carricart-Ganivet & Barnes (2007). La densidad óptica se determinó a lo largo del eje de crecimiento de cada laja utilizando el programa ImageJ 1.47 (<http://imagej.softonic.com/mac>). Para obtener un perfil de densidad óptica de cada imagen de coral, se trazó un área de aproximadamente 4mm de ancho y de longitud variable sobre el eje de crecimiento principal. La selección del área para la medición de densidad (*track* o perfil de densidad) en cada laja se basó en las siguientes características (Barnes & Lough, 1993; Lough & Barnes, 2000): 1) el área debe presentar bandeo de densidad, 2) estar ubicada dentro de la región del eje de crecimiento principal, identificable como zona donde el bandeo presenta una mínima curvatura, 3) estar perpendicular al bandeo de densidad, 4) presentar la menor erosión posible, y 5) no presentar sobre-crecimiento de coral u otras imperfecciones en la macroarquitectura del bandeo.

La variación de la densidad, extensión y calcificación entre grupos (machos, hembras, hermafroditas) se evaluaron mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis, dado que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad

de varianzas. En caso de rechazo de la hipótesis nula, se realizó una prueba a posteriori de Dunn para muestras desiguales (Zar, 2010).

Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre densidad y tasa de extensión de los sexos. Así mismo, se realizaron una serie de regresiones lineales con el fin de estimar directamente el valor de la variable dependiente (tasa de calcificación) en los parámetros de crecimiento (tasa de calcificación vs. promedio de densidad, tasa de calcificación vs. tasa de extensión). Además, se realizó una transformación de Fisher de R a Z para comparar los índices de correlación de los parámetros de crecimiento (<http://vassarstats.net/rdiff.html>) entre los sexos (machos, hembras, hermafroditas); de los parámetros que resultaron significativos, se hizo un análisis de covarianza para comparar entre sexos y al mismo tiempo corregir las posibles diferencias entre ellos respecto a otras variables que pudieran afectar los resultados (covariantes). Para todos los análisis, excepto la transformación de Fisher, se utilizó el programa Past 3.14 (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>).

5. Resultados y análisis

5.1. Determinación de sexo

El proceso histológico de las muestras de colonias de *P. astreoides* resultó en la determinación sexual de 23 colonias. Como se muestra en la Tabla 2, 10 colonias resultaron hermafroditas, 9 fueron machos, 4 hembras y 8 fueron indeterminadas. La proporción sexual fue de 2:1.5:1 (hermafroditas, machos y hembras, respectivamente).

Considerando que se desea determinar si existen diferencias en la morfología del coralito y en los parámetros de calcificación ligadas al sexo de las colonias, en posteriores análisis sólo se consideraron las colonias sexualmente determinadas.

Tabla 2. Determinación sexual de las colonias de *Porites astreoides* obtenidas del Arrecife Rizo y Arrecife Polo, pertenecientes al SAV

Sexo	Número de colonias
Hermafroditas	10
Machos	9
Hembras	4
Indeterminadas	8

5.2. Análisis morfológico

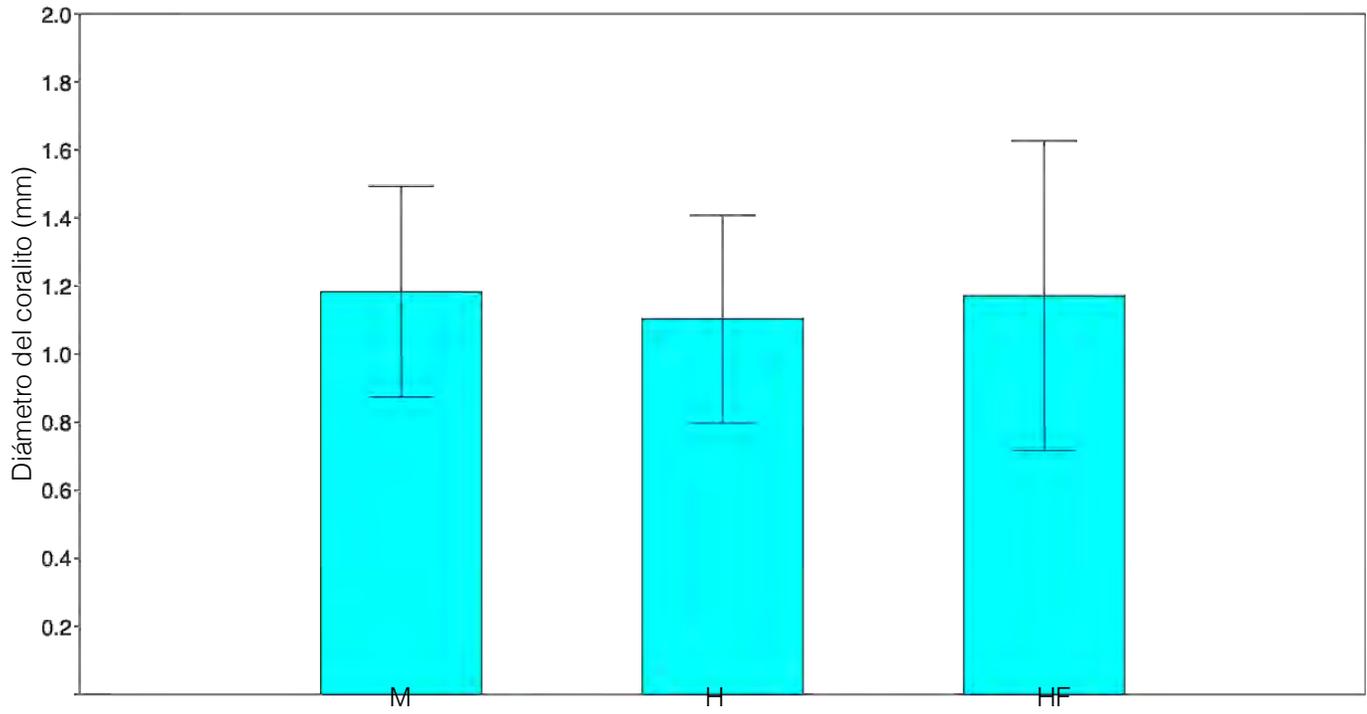
El análisis de la morfología de los coralites de las colonias machos, hembras y hermafroditas de *P. astreoides* reveló que no existen diferencias morfológicas ligadas al sexo ($F=8.354$, $p=0.278$), como se muestra en resumen en la Tabla 3. Lo anterior propone que no hay elementos para sugerir que la morfología del coralite de *P. astreoides* cambie en función del sexo de la colonia.

Tabla 3. Análisis discriminante de los caracteres morfológicos medidos en coralitos de colonias de distinto sexo del coral *Porites astreoides* (Figura 4), n= número de caracteres medidos, p= probabilidad asociada al estadístico de prueba

Carácter	Lamba de Wilks (n=184)	p<0.005 (n=184)
Diámetro del coralito (D)	0.949	0.741
Distancia entre coralitos adyacentes (DCA)	0.950	0.686
Longitud del septo lateral (LSL)	0.953	0.523
Espesor de la pared (EP)	0.966	0.153

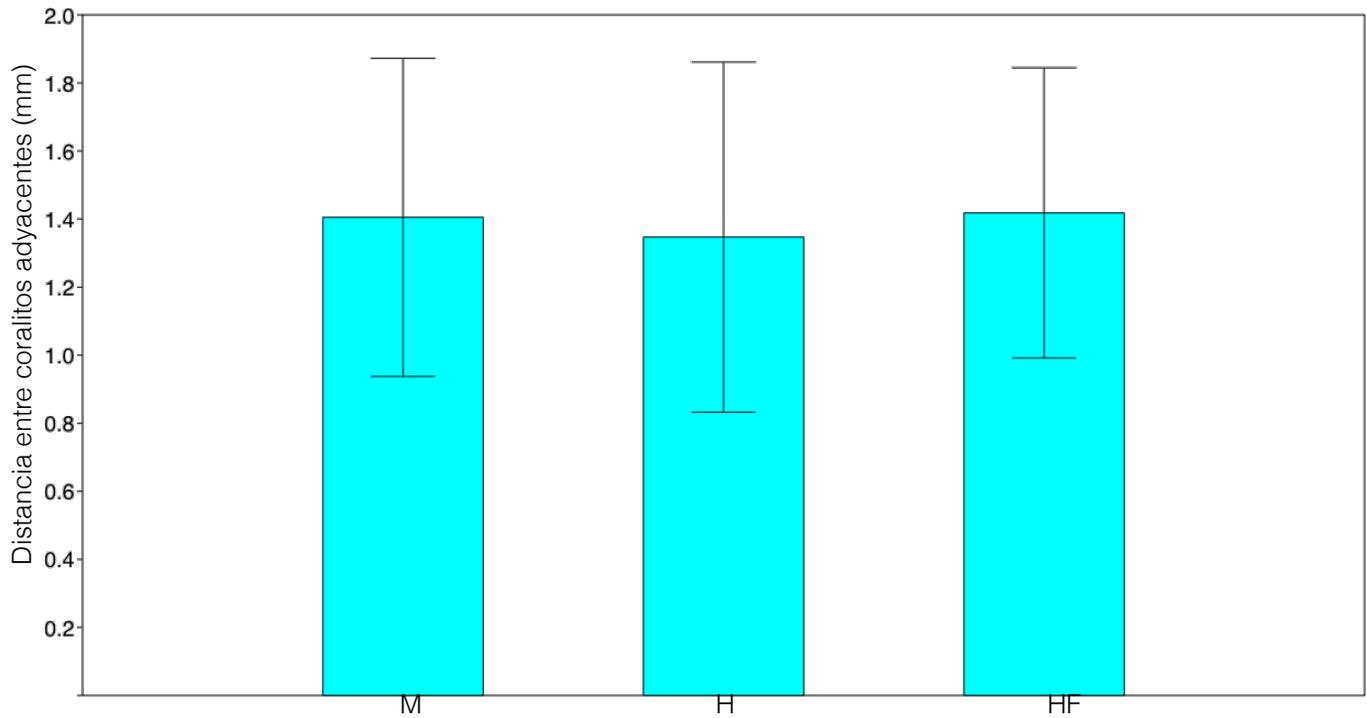
a)

□ Media ± IC 95%.



b)

□ Media ± IC 95%.



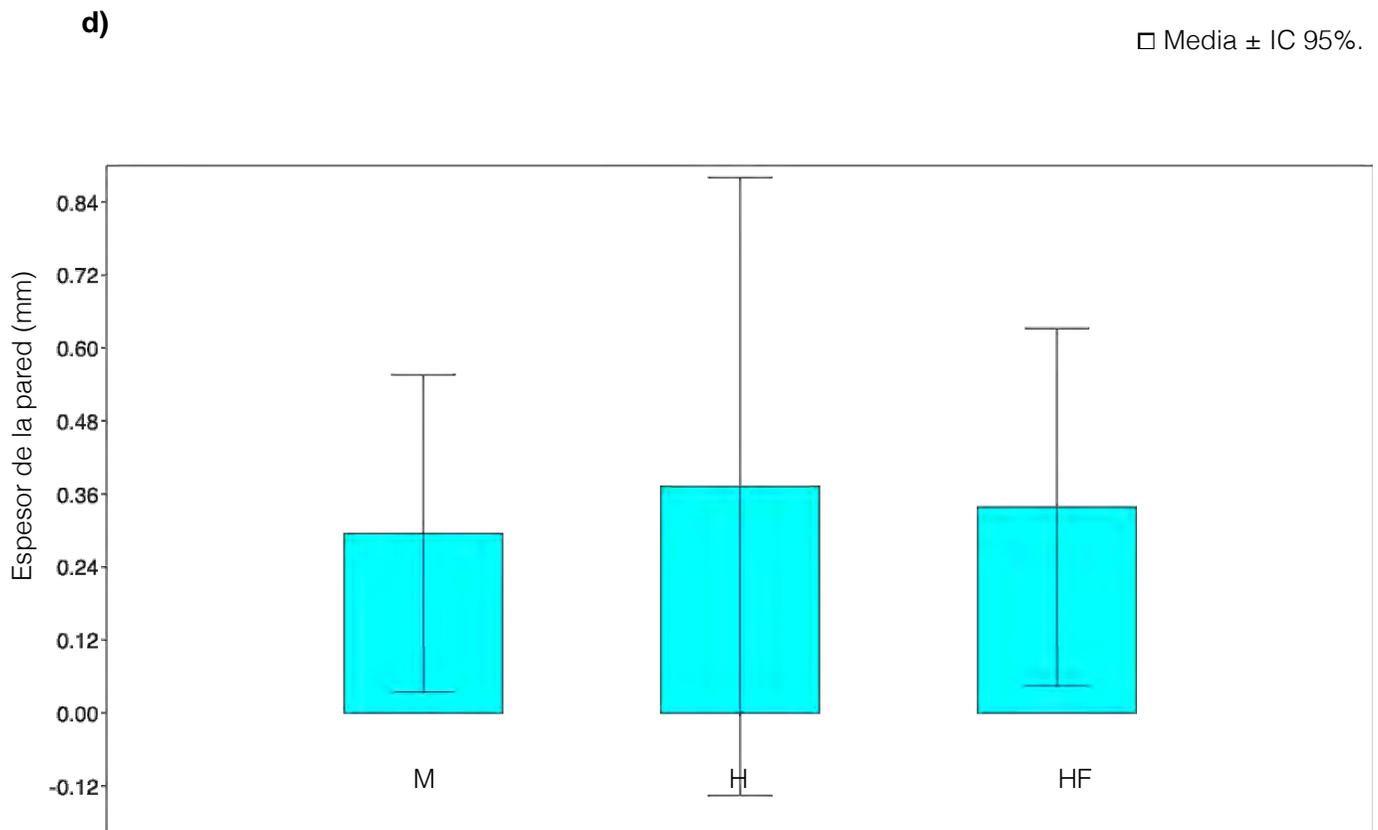
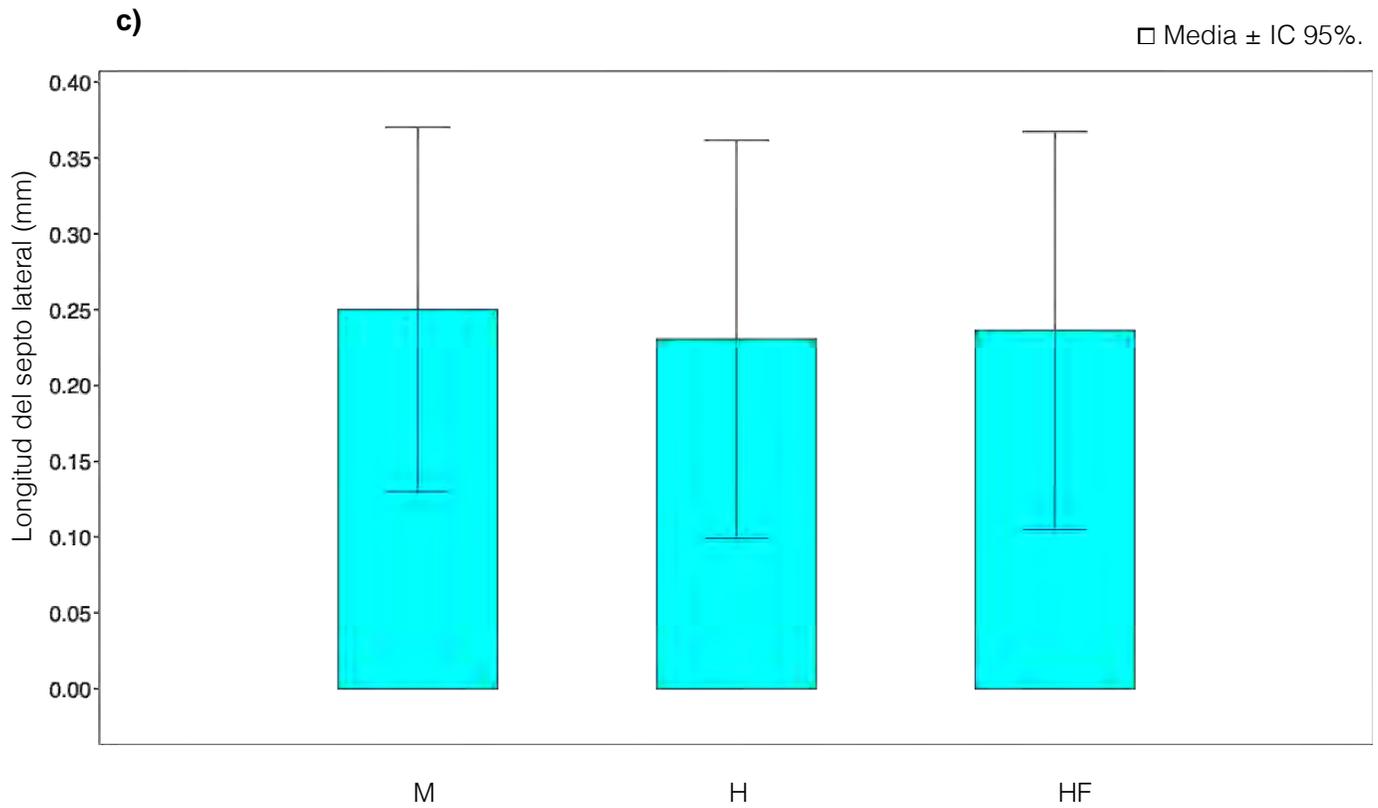


Figura 5. Diagramas de barras para cuatro caracteres de *Porites astreoides* (n=184). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF). **a)** Diámetro del coralito, **b)** Distancia entre coralitos adyacentes, **c)** Longitud del septo lateral, **d)** Espesor de la pared

5.3. Parámetros de crecimiento

5.3.1. Extensión

La tasa de extensión de colonias macho de *P. astreoides* fue de 0.304 ± 0.096 cm·año⁻¹, las hembras tuvieron una extensión de 0.301 ± 0.139 cm·año⁻¹, mientras que las colonias hermafroditas crecieron a una tasa de 0.319 ± 0.128 cm·año⁻¹. No obstante, de acuerdo a la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, la extensión anual del esqueleto no varió significativamente entre sexos ($H=1.204$, $p=0.547$; Figura 6).

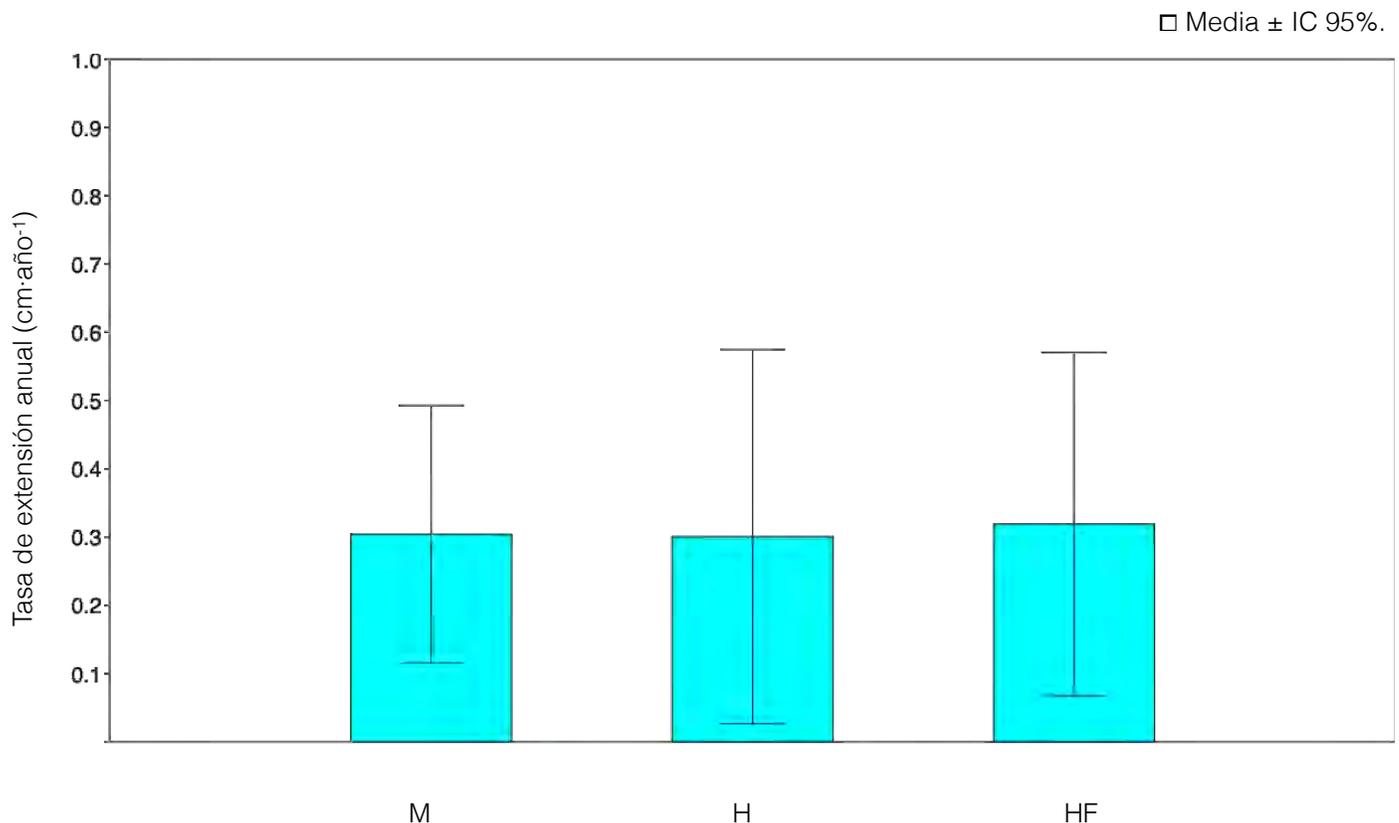


Figura 6. Extensión anual (cm·año⁻¹) de *Porites astreoides* (n=23). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF). En ninguno de los casos se presentaron diferencias significativas

5.3.2. Densidad

De acuerdo con el prueba de Kruskal-Wallis, existieron diferencias en la densidad de esqueletos de *P. astreoides* de acuerdo al sexo ($H=10.25$, $p=0.005$; Figura 7). Las diferencias se presentaron entre las colonias de machos y hembras ($p=0.001$), y las colonias hembras y hermafroditas ($p=0.017$), conforme la prueba de Tukey. Los valores promedio fueron de 1.647 ± 0.090 para hembras, 1.549 ± 0.157 para machos y de 1.572 ± 0.128 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ para hermafroditas.

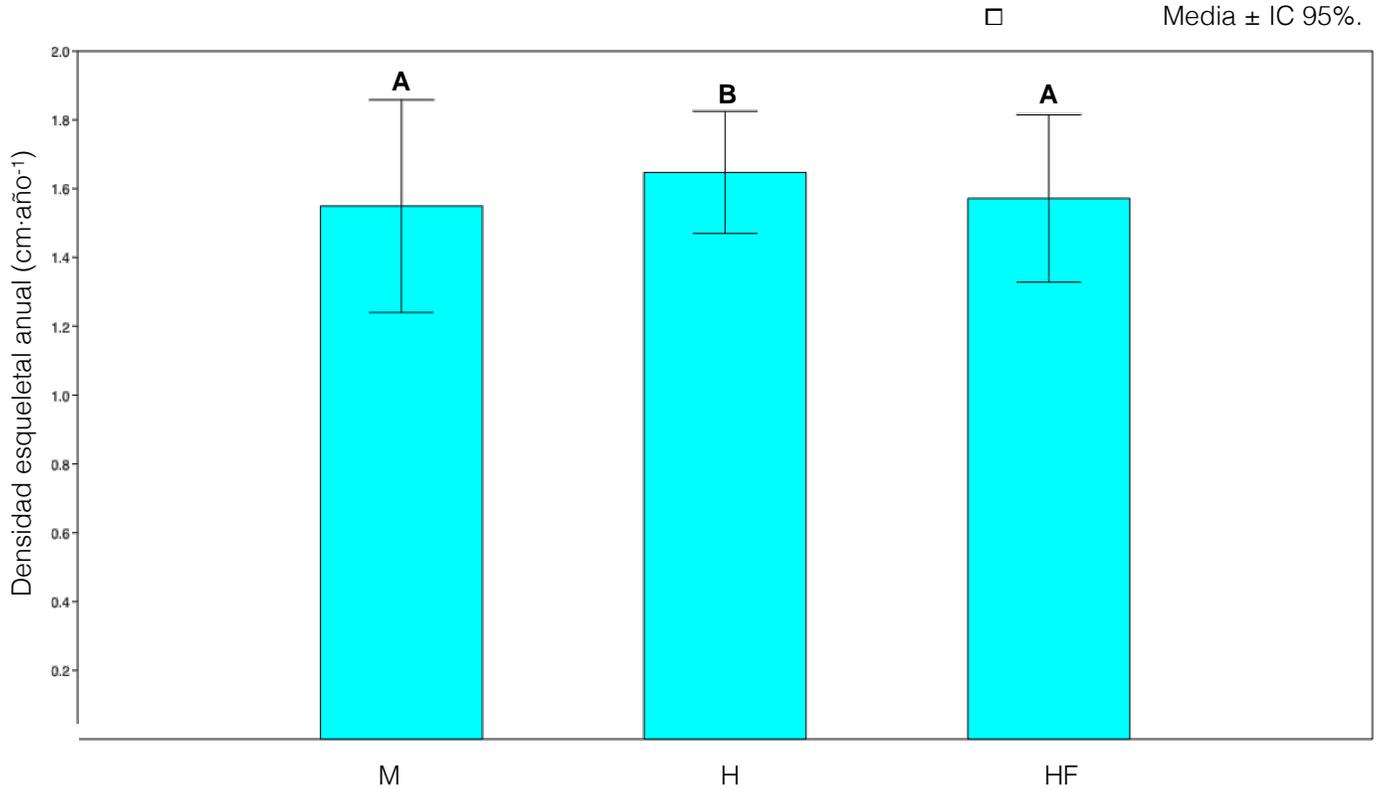


Figura 7. Densidad esquelética anual ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) de *Porites astreoides* ($n=23$). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF). Las diferencias entre los grupos se representan con **A** y **B**

5.3.3. Calcificación

La tasa de calcificación anual no presentó diferencias significativas entre machos, hembras, y hermafroditas ($H=3.52$, $p=0.171$; Figura 8), con valores promedio de 0.551 ± 0.170 para machos, 0.627 ± 0.319 para hembras, y 0.670 ± 0.277 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ para hermafroditas.

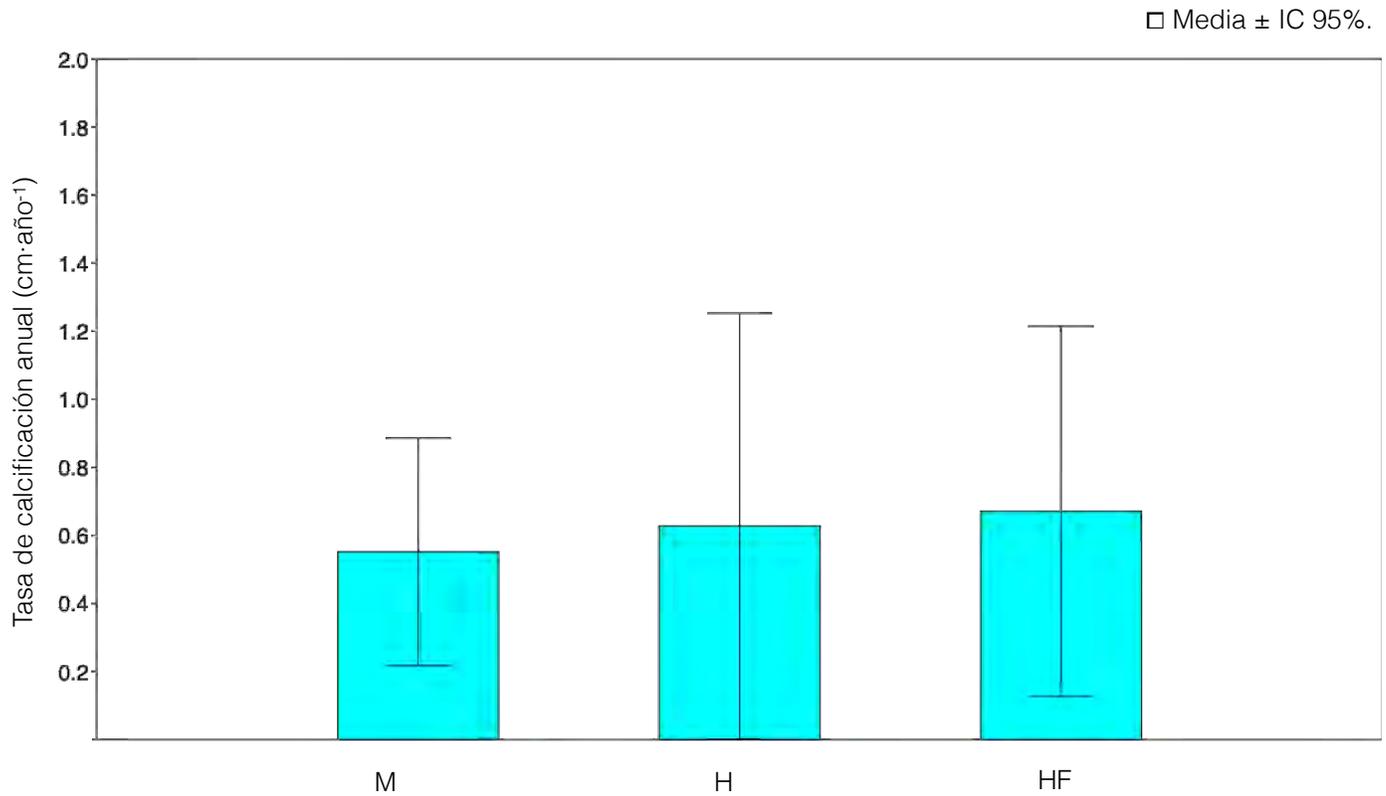


Figura 8. Tasa de calcificación anual ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) de *Porites astreoides* ($n=23$). Machos (M), hembras (H) y hermafroditas (HF)

5.3.4. Densidad-extensión

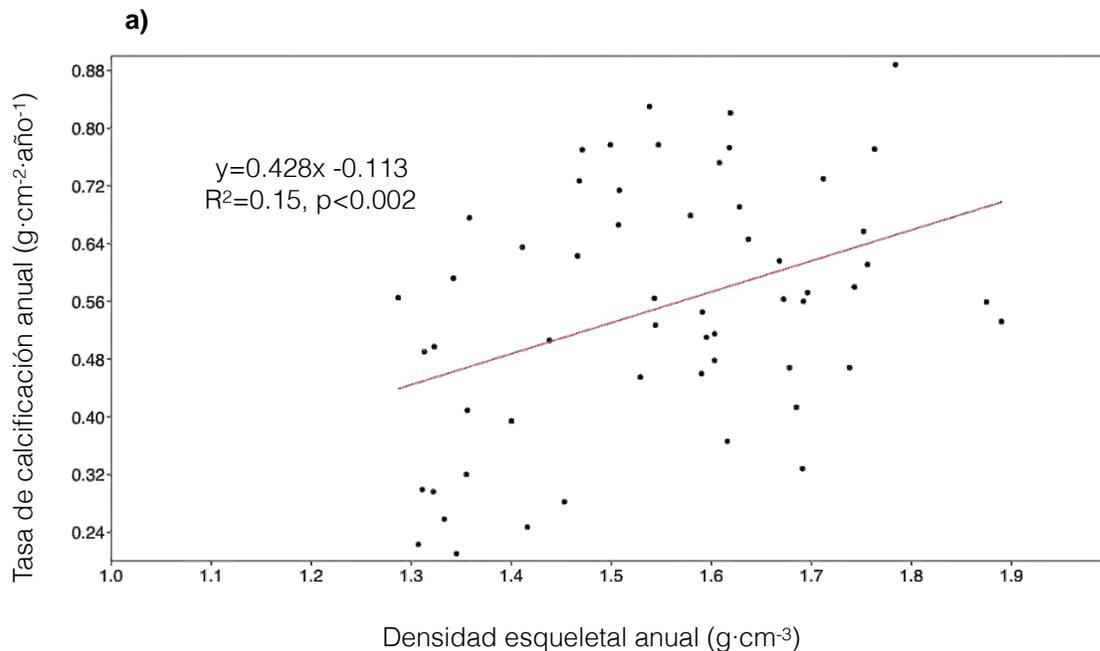
El análisis de correlación de Pearson mostró una relación significativa (positiva) entre las colonias machos de *P. astreoides* ($R=0.746$, $p=0.044$), no así para hembras y hermafroditas.

Tabla 4. Resultados del análisis de correlación de Pearson de los promedios de tasa de densidad anual vs. la tasa de calcificación anual de *Porites astreoides*. Las anotaciones con asterisco (*) muestran los valores estadísticamente significativos

Sexo	n	R	p<0.005
Machos	9	0.7463*	0.0442*
Hembras	4	0.6942	-0.0699
Hermafroditas	10	0.5584	0.0822

5.3.5. Calcificación vs. densidad

La tasa de calcificación anual presentó una relación significativa con el promedio de densidad anual en el caso de las colonias machos (Figura 9-a), lo que indica una dependencia de las tasas de calcificación anual con las tasas promedio de densidad anual en los machos de *P. astreoides*, es decir, valores altos de calcificación están proporcionalmente relacionados con valores de tasas de densidad altas para este grupo a diferencia de hembras y hermafroditas, en donde no hay una relación clara de ello.



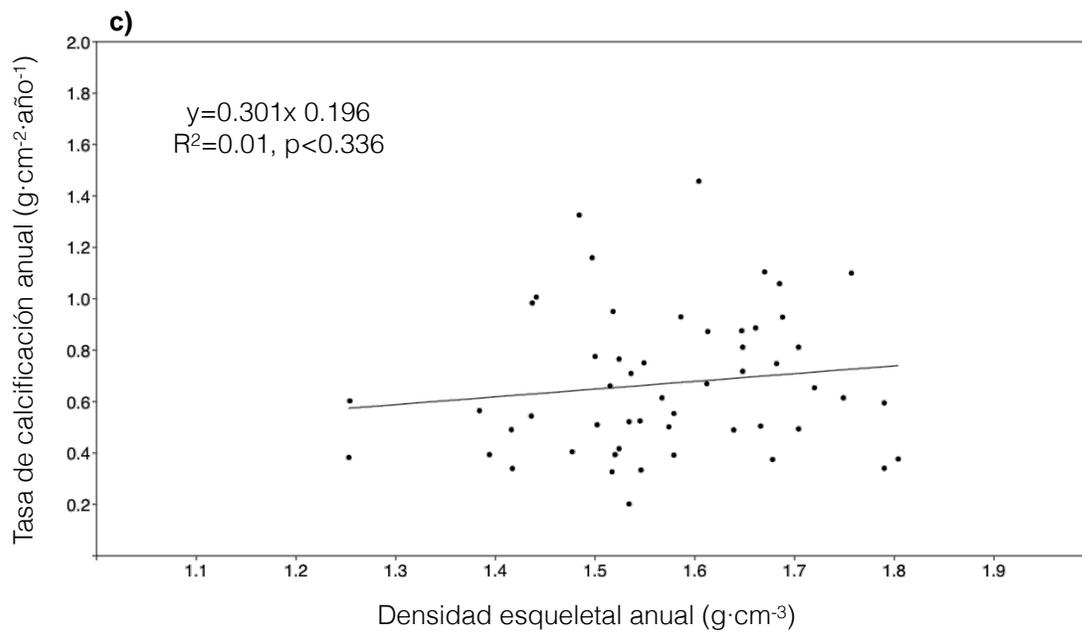
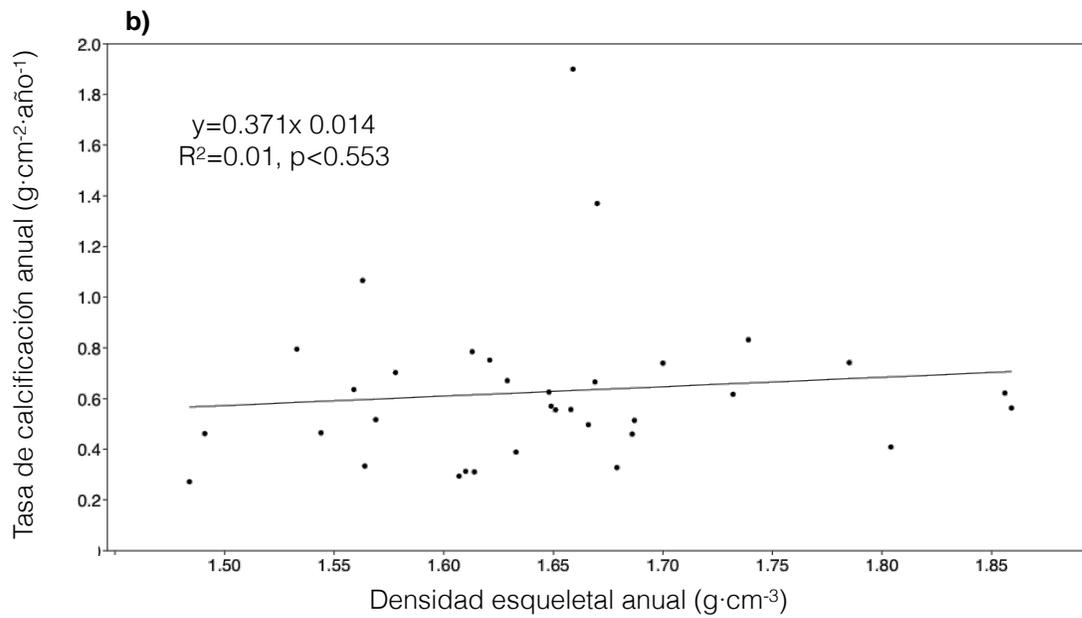
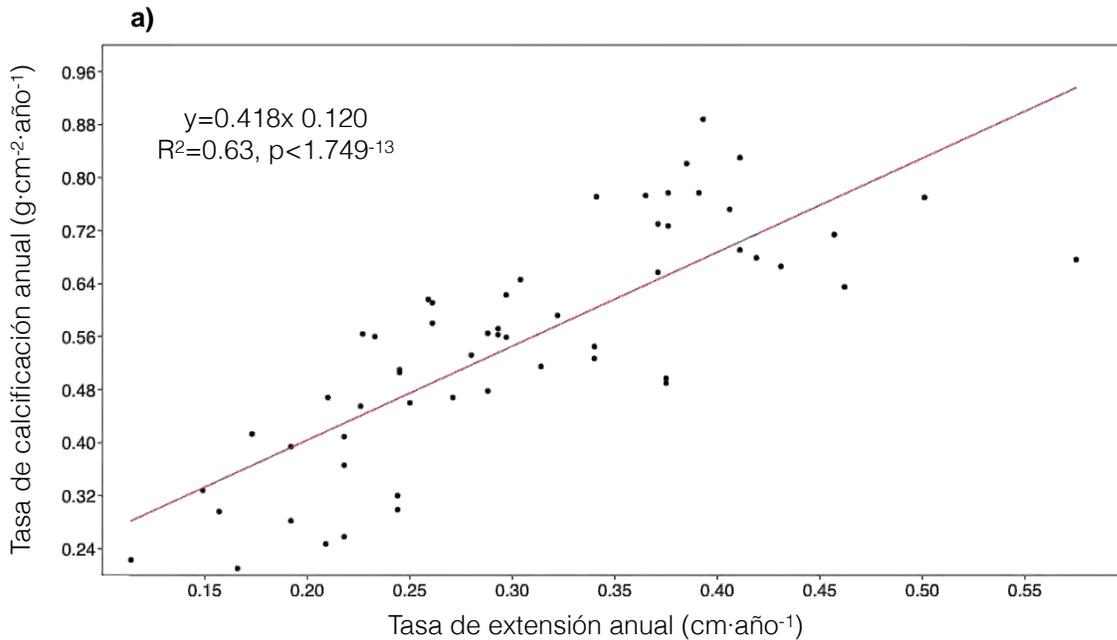


Figura 9. Tasa de calcificación anual vs. densidad esquelética anual de los machos **(a)**, hembras **(b)** y hermafroditas **(c)** de *Porites astreoides*. Las regresiones lineales en color rojo muestran las variables que son estadísticamente significativas

5.3.6. Calcificación vs. extensión

La tasa de calcificación anual mostró una alta relación con la tasa de extensión anual del esqueleto en todos los sexos analizados (Figura 10), con valores de $R^2=0.63$ y $p=1.149 \cdot 10^{-13}$ para los machos (a), $R^2=0.87$ y $p=7.150 \cdot 10^{-16}$ para las hembras (b) y $R^2=0.93$ y $p=1.895 \cdot 10^{-32}$ para las colonias hermafroditas (c). Los resultados indican una clara dependencia de las tasas de calcificación en función de las de extensión, y conforme aumentan o disminuyen los valores de las tasas de extensión esquelética anual se ven influidas las tasas de calcificación anual del mismo modo en las colonias de *P. astreoides* en los tres tipos de sexo.



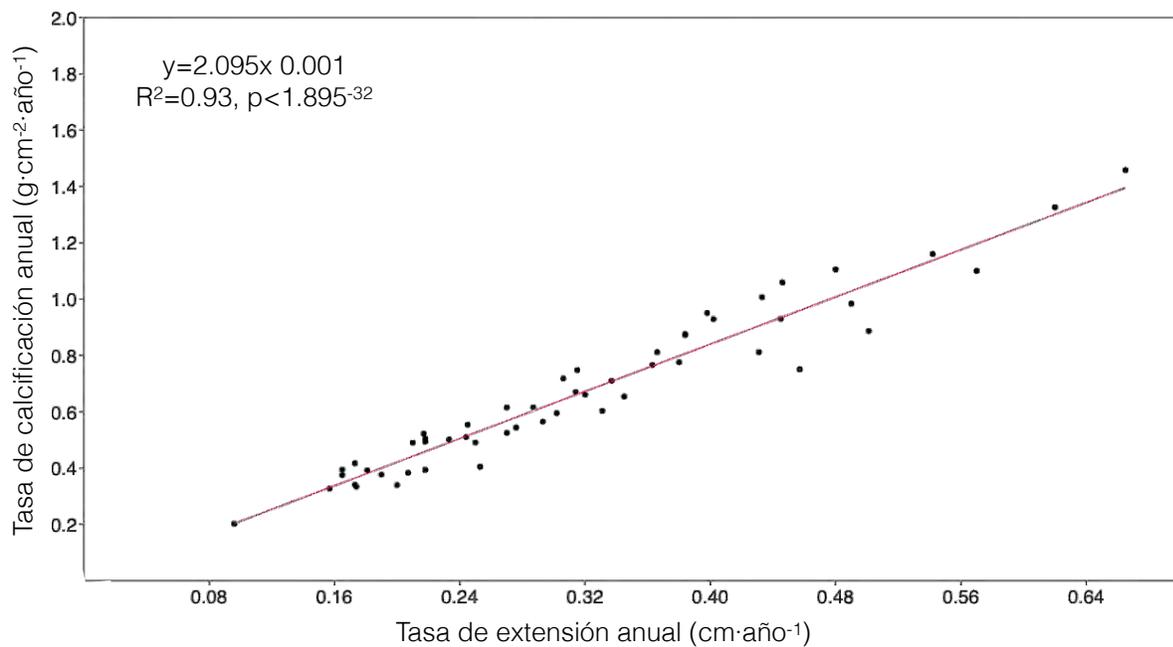
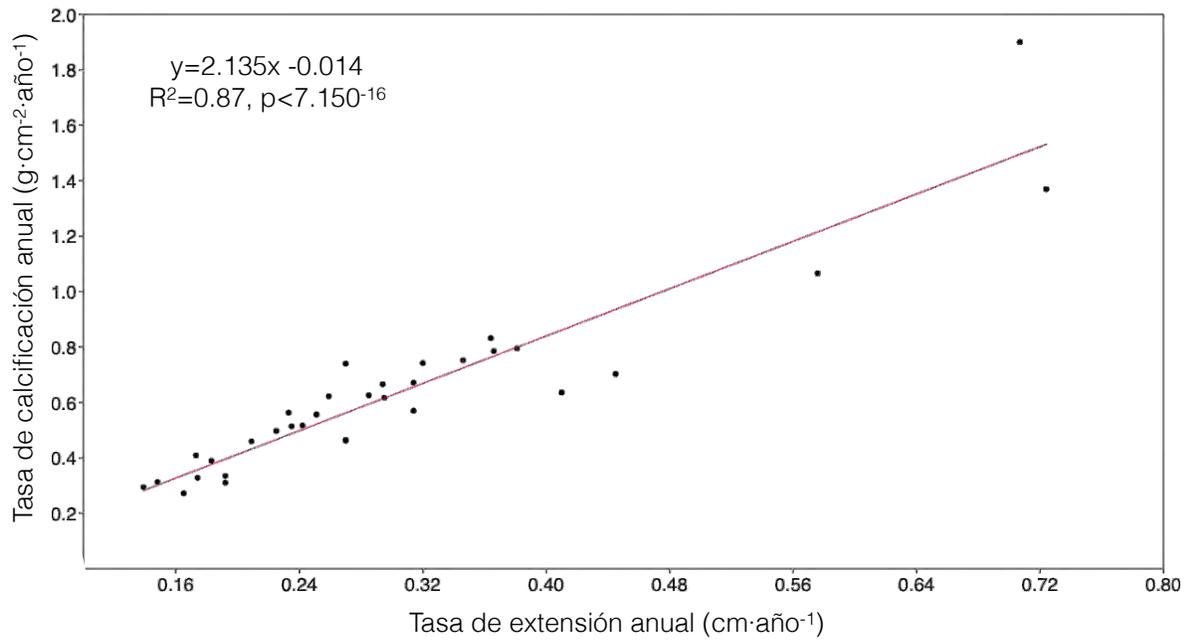


Figura 10. Tasa de calcificación anual vs. extensión anual de los machos **(a)**, hembras **(b)** y hermafroditas **(c)** de *Porites astreoides*. Las regresiones lineales en color rojo muestran las variables que son estadísticamente significativas

5.3.7. Covarianza de tasas de calcificación vs. tasas de extensión

El ANCOVA mostró diferencias significativas entre los sexos de *P. astreoides* ($F=9.94$, $p=8.879 \cdot 10^{-5}$; Figura 11). Las diferencias se presentaron entre las colonias de machos y hembras ($p=2.034 \cdot 10^{-5}$), y las colonias hembras y hermafroditas ($p=2.059 \cdot 10^{-5}$), conforme la prueba de Tukey. Estos resultados indican que la relación extensión-calcificación son diferentes para todos los sexos, y las colonias macho, poseen una tasa de calcificación mas baja respecto a la extensión esquelética en comparación con las hembras y hermafroditas.

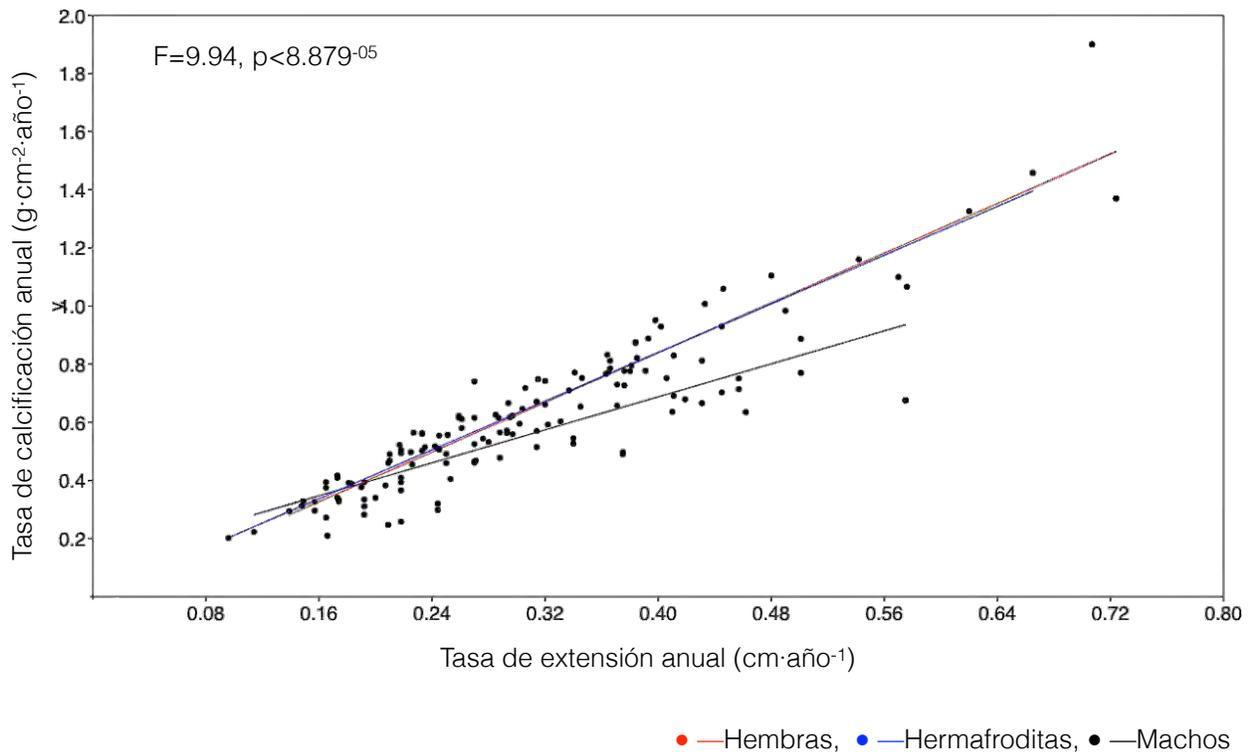


Figura 11. Calcificación anual vs. tasa de extensión anual del esqueleto de hembras (pendiente roja), hermafroditas (pendiente azul) y machos (pendiente roja) de *Porites astreoides*

6. Discusión

El dimorfismo sexual, es referido a las diferencias que se presentan entre organismos de distinto sexo de una misma especie. Según Darwin (1871), el dimorfismo sexual se considera producto de la acción de la selección sexual, ante la competencia por el acceso a la pareja y la elección o preferencia por parte de los organismos, siendo así un factor de regulación y de presión selectiva en poblaciones que se reproducen sexualmente. Asimismo, existe evidencia que sugiere que el dimorfismo sexual es un reflejo de la adaptación de machos y hembras ante sus diferentes roles reproductivos (Fairbairn, 1997). El dimorfismo sexual se manifiesta de muchas maneras que han sido incluidas de manera general en cinco categorías principales: dimorfismo de tamaño corporal, de forma corporal, de forma y tamaño de los apéndices, de características tegumentarias, y de coloración, a las que deberían agregarse las diferencias sexuales de comportamiento, dependiendo de los organismos a tratar (Fairbairn *et al.*, 2007; Fairbairn, 2013; Martínez *et al.*, 2014).

En corales pétreos no existe un aparente dimorfismo sexual entre los individuos con reproducción gonocórica, pero investigaciones recientes han demostrado una posible diferenciación entre corales hembras y machos respecto a su arquitectura y distribución de los coralitos (González-Espinosa, 2015), así como en el aprovechamiento de los recursos al momento de calcificar (Cabral-Tena *et al.*, 2013; Carricart-Ganivet *et al.*, 2013; Mozqueda-Torres, 2014). Es así que corales escleractinios con un tipo de reproducción gonocórica incubadora, como lo es *Porites astreoides*, en donde las hembras y hermafroditas albergan a las larvas durante todo el desarrollo embrionario, podría observarse dicho patrón de dimorfismo sexual.

En el presente estudio, el análisis morfológico del esqueleto de *P. astreoides* no presentó diferencias significativas entre sexos (Tabla 3, Figura 5). En primer lugar, es importante mencionar la dificultad que implica detectar las ligeras diferencias que existen entre dos especies congénitas mediante la comparación cualitativa de la arquitectura del coralito, y probablemente esta situación sea la responsable, al menos parcialmente, de la sinonimia entre especies de *Porites* (Squires, 1959; Wells, 1983; López-Pérez *et al.*, 2003); es así, que parece aún más complicado encontrar diferencias morfológicas asociadas al coralito. Por

otro lado, cabe resaltar que aunque los caracteres morfológicos evaluados aquí (D, DCA, LSL y EP) no revelaron diferencias significativas, el espesor de la pared de los coralitos fue la característica que denotó valores diferentes entre sexos de *P. astreoides* (Tabla 3) con valores menores en hembras y hermafroditas en comparación con los machos (Figura 5). Además, la evaluación del diámetro del coralito (Figura 5-a) expresó valores altos para hermafroditas (aún sin haber sido significativo). Indirectamente, esto coincide con los resultados obtenidos por González-Espinosa (2015), en donde de doce caracteres evaluados, se encontraron diferencias en el número de coralitos adyacentes, diámetro del coralito y densidad coralitos del esqueleto de los corales. Los datos reportados por González-Espinosa (2015) están relacionados con los obtenidos aquí, ya que si los valores del espesor de la pared son más pequeños, por consecuencia los coralitos están más próximos unos de otros, y tanto el número de coralites adyacentes como la densidad de los mismos (discriminantes significativas obtenidas en el esqueleto de *P. panamensis*), son más dentro de la colonia.

Las similitudes de la arquitectura del coralite de *P. astreoides* de este trabajo y los resultados obtenidos por González-Espinosa (2015), podrían reflejar una estrategia evolutiva en relación a la fecundidad por parte de los corales escleractinios. Ha sido documentado que el tamaño de los gametos femeninos y masculinos disciernen hasta por tres veces su tamaño (Mora-Pérez, 2005), lo que podría conllevar a diferencias en el arreglo de los coralitos respecto a las demandas requeridas por machos, hembras y hermafroditas: gametos más pequeños pueden ser resguardados en espacios más pequeños, y viceversa. Es así, que se presume que las colonias hermafroditas presentaron un patrón de medidas morfológicas del esqueleto similar al de las hembras, debido probablemente a la igualdad de condiciones en cuanto al alojamiento de ovocitos, así como al resguardo y el desarrollo de los embriones dentro de la cavidad gastrovascular hasta su expulsión como plánulas.

Un factor importante a considerar al hablar de dimorfismo sexual en corales escleractinios es la diferencia de gasto energético por parte de los corales dependiendo su sexo, siendo más bajos los costos energéticos de reproducción en especies de corales desovadoras que en especies incubadoras, donde la energía es requerida no solamente para la producción de gametos, sino también para el desarrollo larval del embrión (Szmant, 1986).

De los tres parámetros de crecimiento, los resultados generales de este trabajo mostraron diferencias en la densidad del esqueleto, específicamente, el esqueleto de colonias hembras resultó más denso en comparación con las colonias machos y las hermafroditas (Figura 7); estos valores bajos de densidad para machos coinciden con los reportados por Cabral-Tena *et al.* (2013) y Carricart-Ganivet *et al.* (2013), debido a diferencias de sincronización en la formación de la banda de alta densidad. En *Porites* masivos, Barnes & Lough (1993) y Taylor *et al.* (1993), concluyeron que existe una diferencia entre la sincronización real y aparente de la formación de la banda de alta densidad, resultado de la profundidad alcanzada por la capa de tejido vivo en el esqueleto y de la velocidad de extensión, debido a su arreglo arquitectónico tipo cerioide. Esto provoca informes contradictorios en la datación de banda estacional (Barnes & Lough, 1996; Taylor *et al.*, 1993), resultando en un desfase en la formación de dicha banda que puede llegar a ser de hasta 8 meses (Barnes & Lough 1993; Carricart-Ganivet 2007). Aunado a ello, en corales con esqueletos de estructura fenestrada, como es *Porites*, la capa de tejido coralino penetra en el esqueleto previamente formado, y la densidad de bandas surge del engrosamiento del esqueleto a lo largo de esta capa (Barnes & Lough, 1996; Taylor *et al.*, 1993); es decir, durante el verano la tasa de calcificación es mayor y la banda de alta densidad se forma por engrosamiento secundario del esqueleto depositado durante el invierno anterior (Cabral-Tena, *com pers.*, 22 de febrero de 2017). Se ha referido que el grosor de esta capa de tejido probablemente es formada como reserva energética (Carricart-Ganivet *et al.*, 2013), y dado que los machos y hembras tienen diferentes demandas energéticas respecto a la reproducción, tales diferencias también podrían verse reflejadas en dicha capa de tejido. Esto podría estar asociado a los valores de densidad registrados para los machos de *P. astreoides*, sin embargo, valdría la pena hacer análisis pertinentes en todos los sexos para probar o refutar la hipótesis propuesta. Se precisaría conocer el tiempo de formación de las bandas de alta densidad, también habría que discernir la profundidad alcanzada por el tejido vivo y por último, verificar si las diferencias de densidad encontradas corresponden a la banda de baja densidad, alta densidad o incluso a ambas. También valdría la pena considerar e investigar si para corales escleractinios machos los valores de densidad bajos son habituales, tomando en cuenta lo registrado por Cabral-Tena *et al.* (2013), Carricart-Ganivet *et al.* (2013) y este trabajo.

Carricart-Ganivet (2004 y 2007) y Horta-Puga *et al.* (2015) exponen que las colonias de *Porites* que tienen esqueletos más densos tienden a tener tasas de calcificación más bajas, según su estrategia de crecimiento. Los valores obtenidos de *P. astreoides* en este trabajo y los de *P. panamensis* obtenidos por Cabral-Tena, *et al.* (2013) mostraron valores más bajos de densidad esquelética para las colonias macho respecto a las hembras (y hermafroditas, en el caso de *P. astreoides*), lo que se traduce en un mejor aprovechamiento de CaCO_3 por parte de los machos al no agotar energía para la reproducción en la misma magnitud que las hembras y hermafroditas.

Si bien no existieron diferencias en la extensión entre los sexos de *P. astreoides*, la tasa de calcificación anual mostró una relación con la extensión anual del esqueleto en todos los casos (Figura 10). Adicional a esto, en las colonias macho se observó una correlación positiva entre la densidad y extensión (Tabla 4), así como una dependencia de la calcificación con la densidad (Figura 9-a). Estos resultados se ajustan a la estrategia de crecimiento de *Porites* masivos, en donde invierten sus recursos de calcificación en incrementar su extensión lineal (Carricart-Ganivet *et al.*, 2013), independientemente de su sexo. Por otro lado, las colonias macho de *P. astreoides* mostraron los valores más bajos en la tasa de calcificación comparada con la extensión (Figura 11), y los valores para hembras y hermafroditas fueron semejantes, posible consecuencia de la cercanía de sus condiciones reproductivas respecto a la producción de gametos femeninos y el resguardo de los embriones.

Además de lo referido, se ha sugerido que las condiciones ambientales probablemente ejerzan una influencia selectiva sobre las estrategias de crecimiento de *Porites*, que pueden estar influenciadas por una variedad de características de la calidad del agua, como la temperatura, la penetración de la luz, la tasa de sedimentación y las concentraciones de nutrientes (Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet 2007). El estudio de las condiciones ambientales respecto a los parámetros de crecimiento de corales es un indicador de la salud de los mismos, por ejemplo, la tasa de calcificación refleja los recursos disponibles para la deposición activa del material calcáreo, es decir, cómo el coral percibe el ambiente (Fang *et al.*, 1989), mientras que la tasa de extensión y densidad reflejan la forma en que se

utiliza este material para construir el esqueleto (Carricart-Ganivet & Merino 2001). Partiendo del hecho de que tanto un coral hembra como un hermafrodita, en teoría, necesitan una preparación fisiológica diferente a la de los machos, lo ideal sería que dispusieran de más elementos para todo su proceso reproductivo. No obstante, los corales al ser organismos sésiles se ven sometidos a las mismas condiciones ambientales, y por tanto nutricionales, independiente del sexo; las hembras y hermafroditas al “desatender” los procesos de crecimiento y desviar una mayor cantidad de recursos a la reproducción, podrían reflejar valores de crecimiento más bajos en comparación con la de los machos, así como también diferencias en su morfología.

Los datos resultantes de *P. astreoides* aportan información valiosa acerca del dimorfismo sexual en corales escleractinios, y por primera vez, información de dicha condición en corales del Golfo de México. Aún sin contar con diferencias en la morfología de los coralitos del esqueleto para *P. astreoides*, la hipótesis de dimorfismo sexual en el esqueleto de corales no puede ser rechazada completamente, ya que se cuenta sólo con dos trabajos al respecto (incluido este). Los resultados obtenidos de *P. astreoides* muestran cierta relación con el trabajo de González-Espinosa (2015), vínculo que sugiere un patrón en la estructura del esqueleto de los corales dependiente de su sexo y las necesidades reproductivas que esto conlleva. Asimismo, los datos de los patrones de crecimiento proveen evidencia que reafirma la hipótesis planteada por otros autores (Cabral-Tena *et al.*, 2013; Carricart-Ganivet *et al.*, 2013; Mozqueda-Torres, 2014), en donde refieren que hay un uso diferenciado de los recursos que obedece las exigencias del sexo de los corales, y este aprovechamiento diferencial por parte de los organismos se refleja en la densidad, calcificación y extensión de su esqueleto. El fenómeno de dimorfismo sexual en los corales es un campo de investigación reciente y necesita ser comprendido, con la finalidad de incrementar el conocimiento acerca de la biología de estos organismos y también de nuestro entendimiento de los arrecifes coralinos. Se deben realizar más investigaciones al respecto para determinar si este sesgo de género en morfología del esqueleto y parámetros de crecimiento de los corales ocurre en otras especies de corales, y abre una pauta para preguntarse si este fenómeno ocurre también en otros grupos de invertebrados. Adicional a ello, si estas diferencias de género están extendidas en un importante número de especies coralinas, dicha información puede ser útil en estudios de paleo-reconstrucción.

7. Referencias

- Allemand D, Tambutté E, Zoccola D, Tambutté S (2011). Coral calcification, cells to reefs. Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. En: Dubinsky Z., Stambler N. (eds.). pp 136
- Arak A (1988). Sexual dimorphism in body size: a model and test. *Evolution*. 42(4): 820-825
- Barnes DJ & Devereux MJ (1988). Variations in skeletal architecture associated with density banding in the hard coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 121: 37-54
- Barnes DJ & Lough JM (1992). Systematic variations in the depth of skeleton occupied by coral tissue in massive colonies of *Porites* from the Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 159: 113-128
- Barnes DJ & Lough JM (1993). On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 167: 91-108
- Barnes DJ & Lough JM (1999). *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. *Coral Reefs*. 18: 213-218
- Barnes DJ & Lough JM (1996). Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biol*. 2: 569-582
- Blanckenhorn WU (2005). Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology*. 111: 977-1016
- Bengtsson BO (2003). Genetic variation in in organisms with sexual and asexual reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 16: 189-199
- Benítez-Villalobos F, Aguilar-Duarte C, Avila-Poveda OH (2012). Reproductive biology of *Ophiocoma aethiops* and *O. alexandri* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Estacahuite Bay, Oaxaca, Mexico. 17: 119–128
- Cabral-Tena RA, Reyes-Bonilla H, Lluch-Cota S, Paz-García DA, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López O y Balart EF (2013). Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*. 476: 1-8
- Carricart-Ganivet JP (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 302: 249-260

- Carricart-Ganivet JP (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity?. *Marine Biology*. 153: 1-5
- Carricart-Ganivet JP & Barnes DJ (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 344: 67-72
- Carricart-Ganivet JP & Merino M (2001) Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *The Bulletin of Marine Science*. 68(1): 133-146
- Carricart-Ganivet JP, Vásquez-Beyoda LF, Blanchon P, Cabanillas-Terán N (2013). Gender-related differences in the apparent timing of skeletal density bands in the reef-building coral *Siderastrea siderea*. *Coral Reefs*. 32: 769-777
- Chornesky EA & Peters EC (1987). Sexual reproduction and colony growth in the scleritian coral *Porites astreoides*. *The Biological Bulletin*. 172 (2): 161-177
- Crow JF & Kimura M (1965). Evolution in sexual and asexual populations. *The American Naturalist*. 99 (99): 439-450
- Cruz-Pinon G, Carricart-Ganivet JP, Espinoza-Avalos J (2003). Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology*. 143: 491-500
- Darwin C (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray. London, United Kingdom. Primera edición, Volumen 1. pp 424
- Diario Oficial de la Federación (2012). Decreto Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Ciudad de México, México. Recuperado de: http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5280548&fecha=29/11/2012
- Dodge RE & Brass GW (1984). Skeletal extension, density and calcification of the reef coral *Montastrea annularis*: St. Croix US Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science*. 34: 288-307
- Drury RA & Wallington EA (1967). *Carleton's histological techniques*, 4a ed., Oxford University Press, Londres. pp 432
- Fadlallah YH (1983). Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. *Coral Reefs*. 2: 129-150

- Fang LS, Chen YWJ, Chen CS (1989). Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae?. *Marine Biology*. 103: 359-363
- Fairbairn DJ (2013). *Odd Couples. Extraordinary Differences between the Sexes in the Animal Kingdom*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, United States and United Kingdom.
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn W, Székely T (2007). *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.
- González-Espinosa PC (2015). Dismorfismo sexual de los caracteres morfológicos del coral *Porites panamensis* Verril, 1866 en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz.
- Glynn PW, Colley SB, Gassman NJ, Black K, Cortes J, Mate JL (1996). Reef coral reproduction in the Easter Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). *Marine Biology*. 125: 579-601
- Hair JFJ, Black WC, Babin BJ, Anderson RE (2010). *Multivariate Data Analysis, Seventh Edition*. Pearson Prentice Hall, New York.
- Harrison PL (2011). Sexual reproduction of scleractinian corals. In: Dubinsky Z. & Stambler N. (eds.). *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, New York. 59-85
- Harrison PL & Wallace CC (1990). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z. & Stambler N. (eds.). *Ecosystems of the world: Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam. 133-207
- Hernández-Penagos LE (2016). Ciclo reproductivo del coral *Porites Panamensis* Verril, 1866 (Anthozoa: Scleractinia) en la costa de Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Oaxaca.
- Highsmith RC, Lueptow RL, Schönberg C (1983). Growth and bioerosion on three massive coral on the Belize Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*. 13: 261-271
- Horta-Puga G & Tello-Musi JL (2009). Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005. México D. F.
- Horta-Puga G, Carricart-Ganivet JP, González-Díaz P (2015). Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic. *Coral Reefs*. 29(3): 607-614

- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Beltrán-Torres A, Carricart-Ganivet JP, Carriquiry JD, Villaescusa-Celaya J (2015). Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. 181-208 en Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.). Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. pp 366
- Jiménez-Hernández MA, Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L (2007). Análisis de la información científica en el sistema arrecifal veracruzano, 1-16 en Granados Barba A, Abarca Arenas LG, Vargas Hernández JM (eds.) Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche. ISBN 968-5722-53-6. 304 p
- Juárez-Sarvide J, Goeritz-Rodríguez D, Murrieta-Martínez VD, Sánchez-Juárez JM, González-Rivera MC, Álvarez-Ríos AM, Osorio-Rivas M, Barrientos-Escamilla HA, Kamio H (1991). Propuesta Parque Marino Nacional "Chalchicueye". Estación de Investigación Oceanográfica Veracruz. Secretaría de Marina. México. pp 129
- Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV (1972). Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*. 177: 270-272
- Kojis B & Quinn L (1982). Reproductive strategies in four species of *Porites* (Scleractinia). Proceedings of 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Phiplippines
- Leuzinger S, Anthony KRN Willis BL (2003) Reproductive energy investment in corals: scaling with module size. *Oecologia*. 136: 524–531
- López-Pérez RA, Reyes-Bonilla H, Budd AF, Correa-Sandoval F (2003). Posición taxonómica de *Porites sverdrupi*, coral endémico del Golfo de California. *Ciencia y Mar*. 29 (4B): 677-691
- López-Pérez RA (2003). Los corales ¿Piedras, plantas o animales?. *Ciencia Ergo-Sum*. 10:1
- López-Pérez RA (2013). Species composition and morphologic variation of *Porites* in the Gulf of California. *Coral Reefs*. 32: 867
- Lough JM & Barnes DJ (1992). Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the Central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 155: 1-25
- Lough JM & Barnes DJ (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 245: 225-243

- Loya Y, Sakai K, Heyward A (2009). Reproductive patterns of fungi corals Okinawa, Japan. *Galaxea Journal of Coral Reef Studies*. 11:119-129
- Martínez PA, Ferreira-Amado T, Bidau CJ (2014). Una aproximación filogenética al estudio de dimorfismo sexual de tamaño en Felidae y la evaluación de la regla de Rensch. *Ecosistemas*. 23(1): 27-36
- Mora-Pérez MG (2015). Biología reproductiva del coral porites panamensis Verrill 1866 (Anthozoa: Scleractinia), en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz.
- Mozqueda-Torres MC (2014). Tasa de calcificación y densidad esquelética entre sexos de *Montastraea cavernosa*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California.
- Oliver J & Babcock R (1992). Aspects of the fertilization ecology broadcast spawning corals: sperm dilution effects and in situ measurements of fertilization. *The Biological Bulletin*. 183: 409-417
- Priya-Lakshmi I (2009). Evolution of sexual dimorphism from gametes to ornaments. Ph.D. Thesis. Stanford University, California
- Richmond RH (1997). Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York. 175-197
- Rodríguez-Jaume MJ (2001). Capítulo 10: Análisis Discriminante. Universidad de Alicante, España. Recuperado de: <https://rua.ua.es/dspace/bitstream/10045/12080/1/Capitulo10.pdf>
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Leyte-Morales GE, Chi-Barragán G, Tapia-Vázquez O (2011). Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Marine Biology*. 158: 2673-2683
- Sakai K (1998). Effect of colony size, polyp size, and budding mode on egg production in a colonial coral. *The Biological Bulletin*. 195 (3): 319-325
- Serrano-Meneses MA, Reyes-Hernández M, Carrillo-Muñoz AI, Rivas-Soto MA (2014). La conducta reproductiva y la evolución del dimorfismo sexual en tamaño. ResearchGates. Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la fisiología, Capítulo 24. 285-298

- Squires DR (1959). Results of the Puritan-American Museum of Natural History expedition to western México. 7. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 118: 370-431
- Szmant AM (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*. 5: 43-54
- Taylor RB, Barnes DJ, Lough JM (1993). Simple models of density band formation in massive corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 167: 109–125
- Taylor RB, Barnes DJ, Lough JM (1995). On the inclusion of trace materials into coral skeletons. Part 1. Materials occurring in the environment in short pulses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 185: 255-278
- Weil E (1992). Genetical and morphological variation in Caribbean and eastern Pacific *Porites* (Anthozoa: Scleractinia. Preliminary Results. Proc. 7th Inter. Coral Reef Symposium. 2: 643-656
- Wells JW (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos Islands. pp 212-295 en Glynn P. W. & Wellington G. M. (eds.), *Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands*, University of California Press, Berkeley
- Zar JH (2010). *Biostatistical analysis*, 5th ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.