

Universidad Nacional de Costa Rica
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Escuela de Ciencias Biológicas

Informe escrito final

**Biología reproductiva del coral *Pocillopora* spp. en el sitio de restauración
coralina Playa Blanca y Güiri Güiri, Bahía Culebra, Costa Rica**

**Tesis de grado presentado como requisito parcial para optar al grado de
Licenciatura en Biología Marina**

Addy Echevarría Figueroa

117450222

Campus Omar Dengo

Heredia, 2025

Este trabajo de graduación fue Aprobado por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Biología Marina.



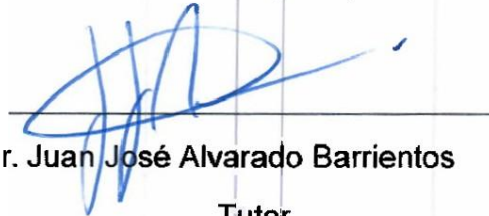
M.Sc. Rosa Soto Rojas

Representante, Decano, quién preside



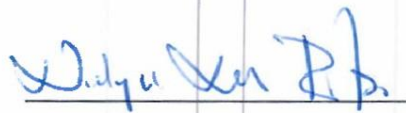
Dr. José Miguel Pereira Chaves

Director (ECB)



Dr. Juan José Alvarado Barrientos

Tutor



M.Sc. Nidya Nova Bustos

Asesora



M.Sc. Silvia Valverde Chavarría

Asesora



M.Sc. José Andrés Marín Moraga

Invitado especial

Agradecimiento

Agradecerle a la Universidad Nacional por todos los conocimientos sumamente valiosos brindados durante todos estos años de carrera y por haberme sembrado la semilla de la biología marina la cual ha crecido con una inmensa pasión.

Acto seguido es de vital importancia mencionar que esta investigación fue realizada gracias al financiamiento del Centro de Investigaciones del Mar y Limnología (CIMAR) asociado a los proyectos B9089 (Cultivo de corales para la restauración de arrecifes y comunidades coralinas del Pacífico de Costa Rica) y 98527 (Conservación de los ambientes arrecifales de Bahía Culebra y alrededores), así como a la otorgación del Fondo para el Fortalecimiento de Capacidades Estudiantes en la Extensión Universitaria (FOCAES) de la Universidad Nacional durante un período de 6 meses en el año 2023, y al convenio con Península Papagayo, quienes también aportaron gran parte del financiamiento para las giras realizadas en este proyecto, por lo que expresó gran agradecimiento.

Mención especial a mi tutor Chepe, quien ha sido una pieza invaluable dentro de este gran rompecabezas y me permitió formar parte de su maravilloso proyecto y equipo de laboratorio desde el día 1. El trabajar con él ha significado un crecimiento profesional y personal enorme por el cual siempre estaré profundamente agradecida. Desde el inmenso apoyo y paciencia en el trabajo de campo hasta sus valiosos consejos tanto dentro como fuera del agua, debo decir que han forjado en gran parte la pasión y el amor por lo que hago actualmente. Con su ejemplo, me ha impulsado a no dejarme guiar por la primera idea sino siempre pensar más allá y sobre todo preguntarme el porqué. Su apoyo y acompañamiento incondicional durante todo este proceso de aprendizaje incluyendo giras, largas reuniones, dudas y cuestionamientos se han significado mucho para mí, ¡así que mil gracias!

También quiero agradecer profundamente a Pao, quien ha sido un pilar fundamental en la elaboración de esta tesis. Su apoyo y dedicación para revisar los borradores de este manuscrito y aclararme un sinfín de dudas siempre lo llevaré en el corazón. Debo decir que sin el conocimiento y aprendizaje transmitido por ella esta investigación no hubiera sido posible. También agradecerle por todos los mensajes alentándome a seguir adelante y no darme por vencida.

A mis asesoras de tesis, Nidya y Silvia por todo el tiempo y la dedicación que invirtieron en la revisión y corrección de esta investigación, así como el acompañamiento durante todo el proceso. A Silvia dedicarle una enorme gratitud por haberme instruido en el mundo de la histología y otorgado la confianza para manejar los laboratorios y equipos con total libertad durante estos dos años.

Finalmente, un inmenso reconocimiento a mis compañeros de gira especialmente Majo y Sebas, quienes hicieron especiales todas y cada una de ellas aún en períodos de afloramiento y agua muy fría y quienes también me ayudaron en la fijación de muestras a pesar del fuerte olor a formalina. Asimismo, a todos los capitanes de BA Divers cuyo apoyo y dedicación fue vital en todas las giras ¡Muchas gracias!

Dedicatoria

A mis padres, quienes sin lugar a duda siempre han representado mi lugar seguro y apoyo incondicional en todas las etapas de mi vida y quienes han visto, soportado y animado a una Addy distinta durante cada fase de esta tesis. Esta investigación representa un logro tanto de ellos como mío y no tengo palabras para expresar lo agradecida que estoy con ambos.

A mi tía, mis primos y mi abuela, quienes siempre me han dado aliento y estimulado a seguir adelante durante todo este proceso.

A toda mi familia en Cuba, especialmente a mi abuela y mi tío Frank, quienes a pesar de la distancia me han colmado de su cariño, amor y energía la cual me ha motivado en gran parte a cumplir esta meta, así que esta tesis también va por ellos.

Índice

| | |
|---|------|
| Miembros del comité..... | II |
| Agradecimiento..... | III |
| Dedicatoria..... | IV |
| Índice..... | V |
| Índice de cuadros | VII |
| Índice de figuras..... | VIII |
| Índice de anexos..... | X |
| Abreviaturas o acrónimos..... | XI |
| Resumen | XII |
| | |
| 1. Introducción..... | 1 |
| 1.1 Antecedentes | 3 |
| 1.2 Justificación..... | 5 |
| 1.3 Planteamiento del problema..... | 6 |
| 1.4 Objetivos | 7 |
| 1.4.1 Objetivo general..... | 7 |
| 1.4.2 Objetivos específicos | 7 |
| | |
| 2. Marco metodológico | 8 |
| 2.1 Sitio de estudio | 8 |
| 2.2 Descripción de <i>Pocillopora</i> spp. | 9 |
| 2.3 Colecta de muestras | 11 |
| 2.4 Proceso histológico | 12 |
| 2.5 Análisis de las muestras histológicas | 12 |
| 2.5.1 Determinación de la estrategia reproductiva de <i>Pocillopora</i> spp. | 12 |
| 2.5.2 Determinación de la sincronía/asincronía en la gametogénesis..... | 13 |
| 2.5.3 Desarrollo y maduración de los gametos..... | 13 |
| 2.5.4 Influencia de la temperatura sobre la fecundidad y talla de los oocitos | 13 |
| 2.6 Análisis estadísticos | 14 |
| | |
| 3. Resultados..... | 15 |
| 3.1 Estrategia reproductiva | 15 |
| 3.2 Tipo de maduración | 15 |
| 3.3 Desarrollo y maduración de los gametos | 15 |
| 3.3.1 Oogénesis y diámetros de los oocitos..... | 16 |
| 3.3.2 Espermatogénesis | 18 |
| 3.3.3 Fecundación | 2 |
| | 0 |
| 3.3.4 Fecundidad por colonia | 21 |
| 3.4 Influencia de la temperatura sobre el diámetro de los oocitos y la fecundidad colonia | 22 |

| | |
|---|----|
| 4. Discusión | 25 |
| 4.1 Estrategia reproductiva y tipo de maduración..... | 25 |
| 4.2 Desarrollo y maduración gonadal..... | 26 |
| 4.2.1 Oogenesis..... | 26 |
| 4.2.2 Diámetro de los oocitos | 31 |
| 4.2.3 Espermatogénesis | 32 |
| 4.2.4 Fecundación | 32 |
| 4.2.5 Fecundidad de las colonias | 34 |
| 5. Conclusiones..... | 39 |
| 6. Recomendaciones..... | 40 |
| 7. Referencias | 42 |
| 8. Anexos..... | 56 |
| 8.1 Anexo. Caracterización de los estadios gonádicos de <i>Pocillopora</i> spp..... | 56 |
| 9. Fuentes de financiamiento | 57 |
| 10. Conflictos de interés..... | 58 |

Índice de cuadros

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Diámetros promedios, máximos y mínimos (μm) de los oocitos pertenecientes a <i>Pocillopora</i> spp. desde agosto 2022 a julio 2023 en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. n: número de observaciones; DE: Desviación Estándar..... | 17 |
| Cuadro 2. Valores de fecundidad de las colonias (número de oocitos por pólipo) reportados para diversas especies pertenecientes a la familia Pocilloporidae para distintas regiones..... | 36 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Sitio de estudio localizado en Bahía Culebra, Playa Blanca (círculo verde) y Güiri-Güiri (círculo púrpura), en el Pacífico Norte de Costa Rica. Datum: CR05, Proyección: Crtm05, Fuente: QGIS versión 3.38.1..... | 9 |
| Figura 2. Colonia (A) y pólipos (B) de <i>Pocillopora</i> spp. en el sitio de restauración Playa Blanca, Bahía Culebra..... | 11 |
| Figura 3. Arañas de coral localizadas en el sitio de restauración Playa Blanca, Bahía Culebra (A) y colecta de fragmentos (B)..... | 11 |
| Figura 4. Micrografías de A) un saco con oocitos estadio II y III y B) Espermatogonias estadio II y espermatídas estadio III. Flechas señalan los distintos estadios de maduración O1: oocito estadio I; O2: oocito estadio II; EII: espermatogonia estadio II; EIII: espermatídas estadio III; FM: filamentos mesentéricos; CG: cavidad gástrica..... | 15 |
| Figura 5. Micrografías de A) oocitos estadio I; B) oocitos estadio II; C) oocitos estadio III y D) oocitos estadio IV de <i>Pocillopora</i> spp. Flechas señalan el estadio correspondiente, N: núcleo del oocito, Nu: nucleólo del oocito, la presencia de endosimbiontes dentro del ooplasma y VL: vacuolas lipídicas..... | 17 |
| Figura 6. Diámetro de los oocitos (μm) según estadio de maduración (O1: oocitos en estadio I, OII: oocitos en estadio II, O3: oocitos en estadio III, OIV: oocito en estadio IV) por sitios de muestreo (Güiri-Güiri y Playa Blanca) de agosto 2022 a julio 2023. Líneas horizontales representan la mediana, la línea superior el máximo, línea inferior el mínimo y los círculos indican valores extremos..... | 18 |
| Figura 7. Micrografías de A) espermatogonias estadio I; B) espermatogonias estadio II; C) espermatídas estadio III y D) espermatídas estadio IV de <i>Pocillopora</i> spp. Flecha señala el lumen..... | 19 |

| | |
|--|----|
| Figura 8. Porcentaje de estadios de maduración mensual en las colonias de <i>Pocillopora</i> spp. en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica, de agosto 2022 a julio 2023. A. Proporción mensual de estadios de la oogenésis (O1: oocitos en estadio I, OII: oocitos en estadio II, O3: oocitos en estadio III, OIV: oocito en estadio IV). B. Proporción mensual de estadios de la espermatogénesis (E1: espermátidas en estadio I, EII: espermátidas en estadio II, EIII: espermátidas en estadio III, EIV: espermátidas en estadio IV)..... | 20 |
| Figura 9. Micrografías de A) pólipo infértil (sin presencia de gónadas); B) pólipo fértil (con presencia de gónadas) de <i>Pocillopora</i> spp. Flechas señalan CG: Cavidad gástrica; M: Mesenterio; OIII: Oocito estadio III; EIII: Espermátida estadio III..... | 21 |
| Figura 10. Comparación del porcentaje de pólipos fértiles e infértiles y la fecundidad promedio de las colonias (línea punteada) de <i>Pocillopora</i> spp. en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica, de agosto 2022 a julio 2023..... | 22 |
| Figura 11. Comparación de la fecundidad promedio de las colonias (A) y el diámetro promedio de los oocitos (B) de <i>Pocillopora</i> spp. con la temperatura (°C) promedio, mínima y máxima de agosto 2022 a julio 2023 en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. Área sombreada azul representa el período de afloramiento costero en Bahía Culebra; Área sombreada roja representa el comienzo del Blanqueamiento..... | 23 |
| Figura 12. Comparación de la temperatura promedio (°C) por hora presente en febrero 2023 en los sitios de restauración Güiri Güiri (A) y Playa Blanca (B) en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. Línea punteada representa el límite mínimo del umbral óptimo de temperatura para los corales (26-28°C). | 24 |
| Figura 13. Palidez en las colonias de <i>Pocillopora</i> spp. en el sitio de restauración Güiri Güiri Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica en febrero 2023..... | 28 |

Índice de anexos

| | |
|---|----|
| Anexo 1. Caracterización de los estadios gonádicos de <i>Pocillopora</i> spp..... | 56 |
|---|----|

Abreviaturas o acrónimos

| | |
|------|-----------------------------------|
| ADCP | Acoustic Doppler Current Profiler |
| CG | Cavidad gástrica |
| EI | Espermátida estadio I |
| EII | Espermátida estadio II |
| EIII | Espermátida estadio III |
| EIV | Espermátida estadio IV |
| FM | Filamento mesentérico |
| Nu | Nucleolo |
| N | Núcleo |
| OI | Oocito estadio I |
| OII | Oocito estadio II |
| OIII | Oocito estadio III |
| OIV | Oocito estadio IV |
| PTO | Pacífico Tropical Oriental |
| VL | Vacuola lipídica |

Resumen

Los arrecifes coralinos constituyen uno de los ecosistemas más diversos del planeta, albergando cerca del 30 % de toda la biodiversidad marina. Sin embargo, en la época de los 90's Bahía Culebra en el Pacífico Norte de Costa Rica, experimentó una pérdida en la cobertura de coral vivo hasta de un 90 %. Razón por la cual se han implementado diversas técnicas de restauración como las de tipo "araña". La determinación de los ciclos reproductivos de colonias trasplantadas es fundamental pues se considera que uno de los principales indicadores de éxito es la maduración de gametos, lo cual promoverá el asentamiento y reclutamiento de nuevas larvas. El conocimiento de la biología reproductiva del coral *Pocillopora* spp. en el Pacífico de Costa Rica aún es escaso. Por lo que, en el presente estudio mediante la recolecta de fragmentos en viveros de coral y la implementación de procesos histológicos, se determinó el desarrollo gonádico, la estrategia y patrón reproductivo, la maduración de los gametos y la influencia de la temperatura sobre la fecundidad colonial y el tamaño de los oocitos. *Pocillopora* spp. se caracterizó como hermafrodita simultáneo, con una maduración asincrónica de los gametos. Se hipotetizó que la fecundación es externa, ya que no se observaron larvas plánulas dentro de los pólipos. Se registró una alta actividad reproductiva durante casi todo el año, excepto en febrero 2023, cuando se observó una disminución de los oocitos sugiriendo el inicio de un nuevo ciclo gametogénico. Se proponen dos fenómenos recurrentes: la reabsorción periódica de oocitos inmaduros como material de reserva energética y los "split spawnings", como estrategia para distribuir la energía en varios desoves. Asimismo, se sugiere que una temperatura de aproximadamente 28°C puede resultar óptima para la reproducción, aunque la fecundidad colonial fue baja, con menos del 30 % de las colonias fértiles.

1. Introducción

Los arrecifes coralinos son considerados ecosistemas muy diversos compuestos por una gran cantidad de organismos que dependen de estas bases estructurales, biogénicas y bentónicas, tanto para alimentación, reproducción como refugio (Knowlton et al., 2010). Albergan cerca del 30 % de toda la biodiversidad marina, en tan solo un 0,1 % de la superficie de los océanos (Omori, 2019). La formación de las extensiones arrecifales se debe en gran parte a la función de los corales hermatípicos, los cuales, por su capacidad de depositar carbonato de calcio, promueven la construcción y crecimiento del arrecife (Harrison, 2011).

Uno de los procesos fisiológicos fundamentales en los corales es la reproducción sexual, asentamiento y reclutamiento siendo estos tres, procesos esenciales para la persistencia y recuperación de las comunidades coralinas (Fox, 2004). La reproducción de los corales escleractinios cuenta con dos fases: una sésil y otra móvil. La primera es representada por una colonia, la cual una vez que alcanza la madurez sexual, esta desarrolla y madura las gónadas dentro de su cavidad gástrica. Cuando la formación y maduración de los gametos de ambos sexos se desarrolla dentro de un mismo pólipo la colonia o especie es denominada hermafrodita o bien, cuando cada colonia desarrolla sexos separados se conoce como gonocórica (Harrison, 2011). Una vez maduros, los gametos se pueden liberar a la columna de agua, es decir son desovadores llevando a cabo la fertilización en la columna de agua, originando una larva plánula (fase móvil); o pueden ser incubadores, en donde la fertilización ocurre dentro del individuo y la larva lecitotrófica se libera y se recluta en sitios cercanos (Sheppard, 2021). La larva también se puede desarrollar de manera asexual producto de la partenogénesis (Randall et al., 2020), lo cual aunque es raro, se ha documentado en condiciones *ex situ* para *Porites astreoides* y *Pocillopora damicornis* (Stoddart, 1983; Combosch & Vollmer, 2013; Vollmer, 2018).

Alrededor del 69 % de las especies de corales hermatípicos son consideradas hermafroditas desovadoras, un 21 % gonocóricas desovadoras y el porcentaje más bajo (3 %) corresponde a aquellas especies incubadoras gonocóricas (Chen et al., 2020; Harrison, 2011). El desarrollo gametogénico, especialmente de aquellas especies caracterizadas como desovadoras, se encuentra influenciado por las condiciones oceanográficas estacionales y particulares de cada sitio (Glynn & Colley, 2008). La temperatura del mar, por ejemplo, se ha comprobado puede influenciar la

periodicidad y sincronía de los desoves, así como acelerar la maduración de los gametos (Castrillón et al., 2015; Lin & Nozawa, 2023).

1.1. Antecedentes

La reproducción sexual en corales ha sido uno de los principales temas de interés en los últimos años debido a su función crucial en procesos de recuperación, crecimiento y mantenimiento poblacional tras disturbios ambientales (Glynn et al., 2017). Uno de los principales beneficios de la reproducción sexual es que se incrementa las probabilidades de diversidad genética, lo que podría favorecer la sobrevivencia de aquellos haplotipos aclimatados a condiciones ambientales cambiantes, e incrementar la resiliencia ante un futuro estrés ambiental en las generaciones subsecuentes (Castrillón et al., 2015). El entendimiento acerca de cómo y bajo cuales condiciones se reproducen estos organismos, provee de herramientas que contribuyen a las estrategias de conservación y restauración, dando la oportunidad de incrementar el reclutamiento, o inclusive, aplicar la reproducción y evolución asistida (Comizzoli et al., 2019).

Hasta el momento, se conocen las estrategias reproductivas de aproximadamente 400 especies de corales hermatípicos (Guest et al., 2012) y de al menos 40% de las todas especies coralinas del Pacífico tropical, las cuales difieren en sus modos y períodos reproductivos (Richmond & Hunter, 1990). Estudios acerca de la reproducción sexual de los arrecifes localizados en el Pacífico Tropical Oriental (PTO) fueron sentados aproximadamente a partir de los años 90's por Glynn et al. (1991). Estos arrecifes coralinos se encuentran dominados en su mayoría por las familias Pocilloporidae, Agaricidae y Poritidae (Glynn & Colley, 2008). Particularmente, *Porites lobata* en Costa Rica, así como ciertas especies pertenecientes a los géneros *Pavona* y *Gardineroseris*, se han caracterizado como gonocóricas y hermafroditas, estrategia reproductiva mixta o dual conocida como cosexualidad secuencial, la cual podría representar una adaptación fijada a través de la historia de vida y dada según las condiciones ambientales propias de esta zona (Glynn et al., 2017).

Se ha determinado para el Pacífico mexicano y colombiano, así como para Panamá e Islas Galápagos que *Pocillopora damicornis* y *Pocillopora elegans* corresponden a especies hermafroditas simultáneas desovadoras con maduración asincrónica de gametos (Glynn et al., 1991; Castrillón et al., 2015; Santiago et al., 2018). *P. damicornis* también ha presentado uno de los patrones reproductivos menos comunes denominado poligamonoecia, en donde una misma colonia puede presentar pólipos masculinos, femeninos y hermafroditas (Castrillón et al., 2015). De igual forma, *Pocillopora verrucosa*, *Pocillopora meandrina* (Norte del Pacífico Mexicano) y

P. damicornis (Pacífico Central Mexicano) también han sido consideradas especies hermafroditas desovadoras (Carpizo et al., 2011; Glynn et al., 2017).

Otras especies como *Pavona gigantea* se comporta tanto como hermafrodita secuencial como gonocórica y *Porites panamensis* como incubadora gonocórica con maduración gonádica asincrónica (Glynn et al., 2017; Santiago et al., 2018). Este tipo de estrategia le confiere a los incubadores una mayor tasa de reclutamiento local y asentamiento larval, puesto que la plánula se encuentra más desarrollada y, por lo tanto, puede asentarse más rápidamente (Santiago et al., 2020). Por otro lado, *Pavona clavus* se ha reportado como una especie gonocórica con alternancia de sexos en el Pacífico Norte de Costa Rica (Bezy, 2009).

Particularmente para el Pacífico Norte de Costa Rica en Bahía Culebra, se ha registrado una pérdida de hasta un 90 % de la cobertura de coral vivo (Alvarado et al., 2018). Esta situación provocó fuertes alteraciones y pérdidas de biodiversidad en el ecosistema; debido a que gran parte de la cobertura coralina fue sustituida por macroalgas (*Caulerpa sertularioides*) y tapetes algales (“turf”), lo cual ha impedido la recuperación de las colonias de coral (Alvarado, Cortés & Reyes, 2012). De igual forma, la presencia continua de floraciones algales nocivas entre 2003 y 2007 constituyó una de las principales causantes de esta degradación coralina (Jiménez, 2007; Sánchez et al., 2018).

En base a este deterioro, y la importancia ecológica y económica de los arrecifes de la zona, surge en Bahía Culebra un proyecto de restauración coralina por medio de la reproducción asexual como alternativa para afrontar estos declives de cobertura y recuperar sus servicios ecosistémicos (Combillet et al., 2022; Fabregat et al., 2023; Fabregat et al., 2024). Este método de restauración se da mediante la fragmentación, la cual da lugar a clones o ramets con el mismo genoma de los progenitores (Baums et al., 2019). Estos fragmentos son colocados en estructuras *in situ* tipo “arañas de coral”, las cuales actúan tanto de vivero como de sustrato permanente (Combillet et al., 2022). Estas colonias después de determinado período de tiempo (dependiente de la especie) alcanzarán la edad reproductiva (Okubo et al., 2007).

1.2. Justificación

El acelerado deterioro en las poblaciones de corales hermatípicos a nivel mundial, ha promovido la implementación de diversas técnicas de restauración como las de tipo “araña” mencionada anteriormente (Boström et al., 2020). La determinación de los ciclos reproductivos en colonias trasplantadas es fundamental pues se considera que uno de los principales indicadores de éxito es la maduración de gametos, lo cual promoverá el asentamiento y reclutamiento de nuevas larvas. De esta forma y bajo mayores posibilidades de variabilidad genética y no solamente clones como los que se generan con la fragmentación (Omori, 2019), se puede favorecer una mayor sobrevivencia de determinados haplotipos y, por tanto, el mantenimiento de las poblaciones (Castrillón et al., 2015).

El conocimiento de la biología reproductiva de los corales del PTO y más específicamente de aquellas colonias trasplantadas con influencia del afloramiento costero presente en el Pacífico de Costa Rica aún es escaso (Glynn & Colley, 2008; Alfaro et al., 2015). Al tomar como punto de partida las conclusiones generadas en el presente estudio, será posible sentar las primeras bases en cuanto a la reproducción sexual de *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra y ampliar las estrategias de conservación ya establecidas en este sitio desde el 2019 (Combillet et al., 2022; Fabregat et al., 2023; Fabregat et al., 2024) con el fin de establecer una restauración basada en conocimientos reproductivos, así como la futura implementación de técnicas asociadas a reproducción asistida, propagación sexual o criopreservación.

1.3. Planteamiento del problema

Las bases de la biología reproductiva de *Pocillopora* spp. en el Pacífico de Costa Rica fueron sentadas aproximadamente a partir de los años 90's por Glynn et al. (1991). Sin embargo, aún existen vacíos de conocimiento y no ha habido una actualización en las últimas décadas, menos aún en colonias trasplantadas y en un sitio de afloramiento costero como lo es Bahía Culebra. Por lo tanto, el estudio sobre cómo puede influir el que sean trasplantes y los efectos del afloramiento sobre la maduración de los gametos resulta crucial para determinar las estrategias y patrones reproductivos de este género clave dentro del sistema arrecifal (Jiménez, 2001).

Por lo que, a partir de este escenario surge la siguiente pregunta de investigación: ¿Cuál es el ciclo reproductivo y procesos de gametogénesis en las colonias del coral hermatípico *Pocillopora* spp. durante un ciclo anual en el sitio de restauración coralina Playa Blanca y Güiri Güiri, Bahía Culebra?

1.4. Objetivos

Objetivo general

- Caracterizar la biología reproductiva de las colonias del coral *Pocillopora* spp., en los sitios de restauración coralina de Playa Blanca y Güiri-Güiri, en Bahía Culebra para la determinación de los picos reproductivos.

Objetivos específicos

- Determinar la estrategia y patrón reproductivo, del coral *Pocillopora* spp. en los sitios de restauración coralina de Playa Blanca y Güiri-Güiri, en Bahía Culebra para la evaluación de sus patrones reproductivos.
- Categorizar el tipo de maduración gonadal del coral *Pocillopora* spp. en los sitios de restauración coralina de Playa Blanca y Güiri-Güiri, en Bahía Culebra empleando como indicador los estadios de gametogénesis.
- Describir el desarrollo gonádico y la fecundidad colonial del coral *Pocillopora* spp. en los sitios de restauración coralina de Playa Blanca y Güiri-Güiri, en Bahía Culebra observando los distintos estadios y proceso de gametogénesis.
- Evaluar la influencia de la temperatura superficial del mar sobre la fecundidad y los tamaños de los oocitos de las colonias del coral *Pocillopora* spp., en los sitios de restauración coralina de Playa Blanca y Güiri-Güiri, en Bahía Culebra.

2. Marco metodológico

2.1. Sitio de estudio

Bahía Culebra, localizada en el Pacífico Norte de Costa Rica dentro del Golfo de Papagayo (Figura 1), consta de múltiples islotes, playas y estuarios, los cuales son considerados una fuente importante de ingresos económicos para la zona (Jiménez, 2001). Además, esta bahía se encuentra influenciada por procesos oceanográficos a gran escala, más específicamente, los denominados jets o chorros de viento, los cuales son impulsados por los vientos alisios. Este fenómeno produce el afloramiento de aguas profundas frías ricas en nutrientes a partir de noviembre hasta abril (Alfaro et al., 2015; Fiedler, 2002).

Playa Blanca ($10^{\circ}36'37,93''\text{N}-85^{\circ}41'10,96''\text{O}$) y Güiri-Güiri ($10^{\circ}36'44,87''\text{N}-85^{\circ}41'21,48''\text{O}$), forman parte del conjunto de arrecifes dentro de Bahía Culebra. Estos arrecifes poseen características muy particulares pues cuentan con una plataforma basáltica sobre las cuales se desarrollan distintas comunidades y arrecifes coralinos. Se ha determinado que el género *Pocillopora* es uno de los más abundantes en esta Bahía, principalmente las especies *P. damicornis* y *P. elegans* (Jiménez & Cortés, 2003). Güiri-Güiri es un arrecife dominado principalmente por la especie masiva *Pavona clavus* (Bezy, 2009).

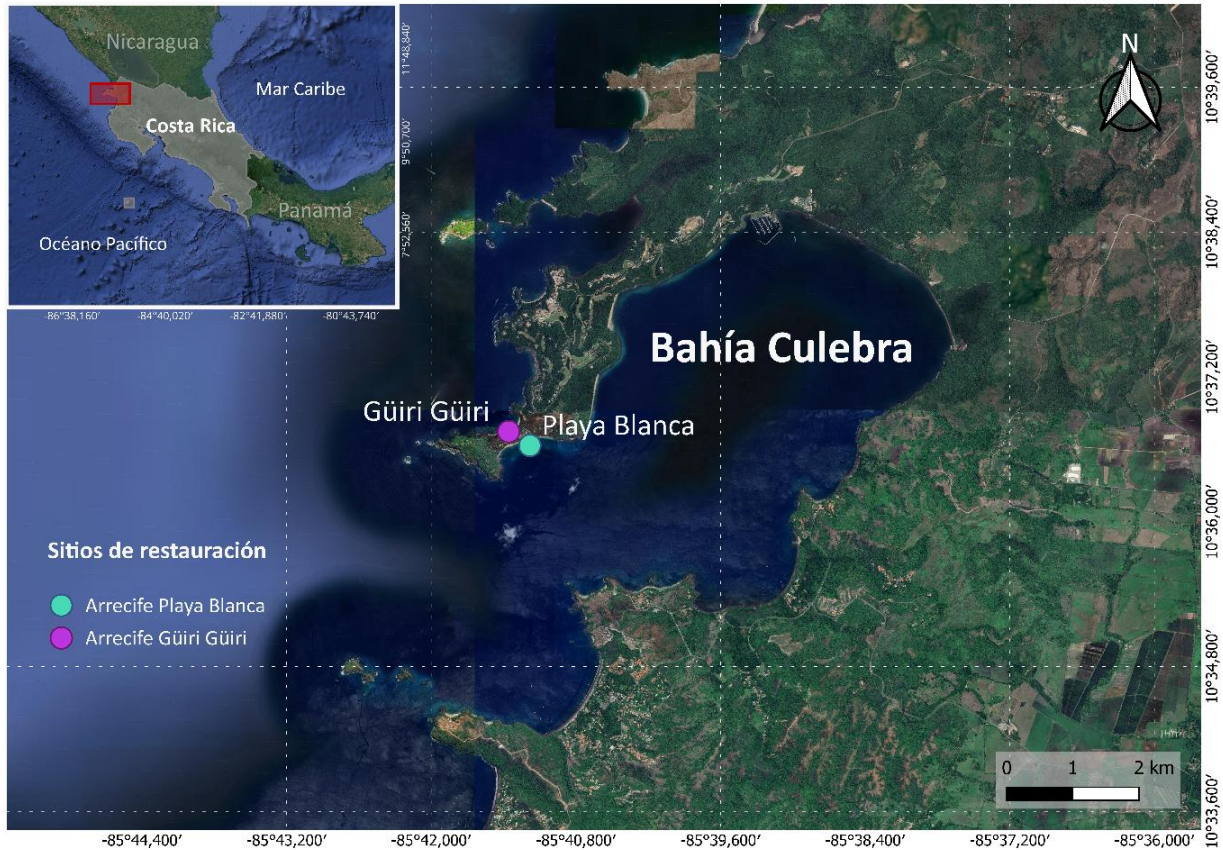


Figura 1. Sitio de estudio localizado en Bahía Culebra, Playa Blanca (círculo verde) and Güiri-Güiri (círculo púrpura), en el Pacífico Norte de Costa Rica. Datum: CR05, Proyección: Crtm05, Fuente: QGIS versión 3.38.1

2.2. Descripción de *Pocillopora* spp.

La cobertura coralina promedio de *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra en la década de 1990 era de aproximadamente 40 % (Jiménez, 2001; Sánchez et al., 2018). Sin embargo, esta ha ido disminuyendo a lo largo de los años a causa de distintos factores, como la sobrepesca y el aumento excesivo de las actividades turísticas, las cuales han generado desequilibrios y perturbaciones en el ecosistema. Asimismo, la ocurrencia del fenómeno de El Niño y floraciones algales nocivas (FAN), han sido eventos responsables en gran medida de los blanqueamientos masivos que han sucedido en este sitio durante las últimas décadas (Arias et al., 2019).

De igual forma, el crecimiento desmedido del alga verde *Caulerpa sertularioides* sobre los sistemas coralinos ha provocado grandes alteraciones sobre los mismos (Fernández et al. 2012), sustituyendo el sustrato por una predominancia de algas. Esto a su vez ha provocado un aumento

de las densidades poblacionales del erizo de mar *Diadema mexicanum* (Alvarado et al. 2012), y una pérdida en la diversidad de fauna asociada a las colonias de *Pocillopora* spp. (Salas et al., 2021). Esta suma de factores ha promovido una pérdida de diversidad y de la biomasa en las poblaciones de peces arrecifales (Arias et al., 2019).

Pocillopora spp. (Figura 2A y 2B) se caracteriza por su amplia distribución geográfica, abarcando el Indo-Pacífico, el Mar Rojo y toda la región del PTO (Veron, 2002). Hasta el momento, posee 17 morfoespecies, las cuales se identifican taxonómicamente mediante la observación de la morfología presente en la columela y los coralites, así como la estructura de las ramas y presencia/ausencia de verrugas (Gélin et al., 2017). Este género se compone por colonias ramificadas con ramificaciones que pueden ser aplanadas o irregulares y sus coralitos se encuentran inmersos y pueden o no, contar con una columela la cual, sí está presente, posee una forma estiliforme o irregular y cuenta con dos ciclos de septos y un coenosteum con granos (Marti et al., 2014). Su importancia recae principalmente en la función que cumple dentro del ecosistema, debido a que establece importantes relaciones ecológicas, albergando gran cantidad de simbiosis, como crustáceos y otros invertebrados (Stranges et al., 2019).

Debido a la gran plasticidad fenotípica y variedad morfológica con la que cuenta *Pocillopora* spp. (Pinzón et al., 2013), así como la complejidad para discriminar en campo entre *P. damicornis* y *P. elegans*, las colonias examinadas en este estudio fueron agrupadas a nivel de género. *P. damicornis*, por ejemplo, se diferencia de otras morfoespecies debido a la ausencia de verrugas y en su lugar, la presencia de subramas (Torres & Ravago, 2018). No presenta septos ni columela al igual que muchas otras especies pertenecientes a este género (Cortés & Guzmán, 1998; Torres et al., 2020). Por otro lado, *P. elegans*, difiere morfológicamente de *P. damicornis* en cuanto a la presencia de verrugas en las ramificaciones y en las puntas de las ramas, las cuales son aplanadas y pueden alcanzar los 20 cm de largo, cuenta con pequeños septos y la columela puede estar ausente. Su coloración es variable desde un crema o café verdoso, hasta un amarillo, sin embargo, esto no es un carácter taxonómico ya que depende de la especie de endosimbionte asociado (Cortés & Guzmán, 1998).

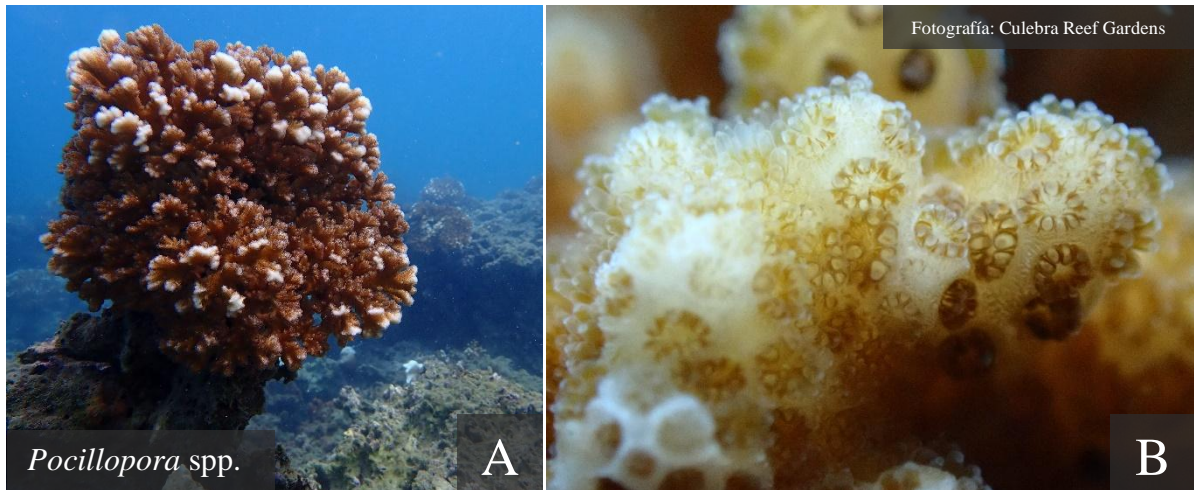


Figura 2. Colonia (A) y pólipos (B) de *Pocillopora* spp. en el sitio de restauración Playa Blanca, Bahía Culebra.

2.3. Colecta de muestras

Mensualmente, de agosto 2022 a julio 2023, se recolectaron 30 fragmentos de 5 cm pertenecientes a 30 colonias (20 localizadas en Playa Blanca y 10 en Güiri Güiri) marcadas respectivamente, a una profundidad de 4 a 7 m mediante inmersiones con buceo autónomo SCUBA. Estas colonias fueron las mismas durante todo período de muestreo y se encontraban adheridas a estructuras empleadas como viveros de coral de tipo “araña” (Figura 3A). El corte de los fragmentos se llevó a cabo con una pinza tipo “corta hueso” (DR Instruments-MSB70 7) (Figura 3B) y fueron colocados en pequeños envases debajo del agua.

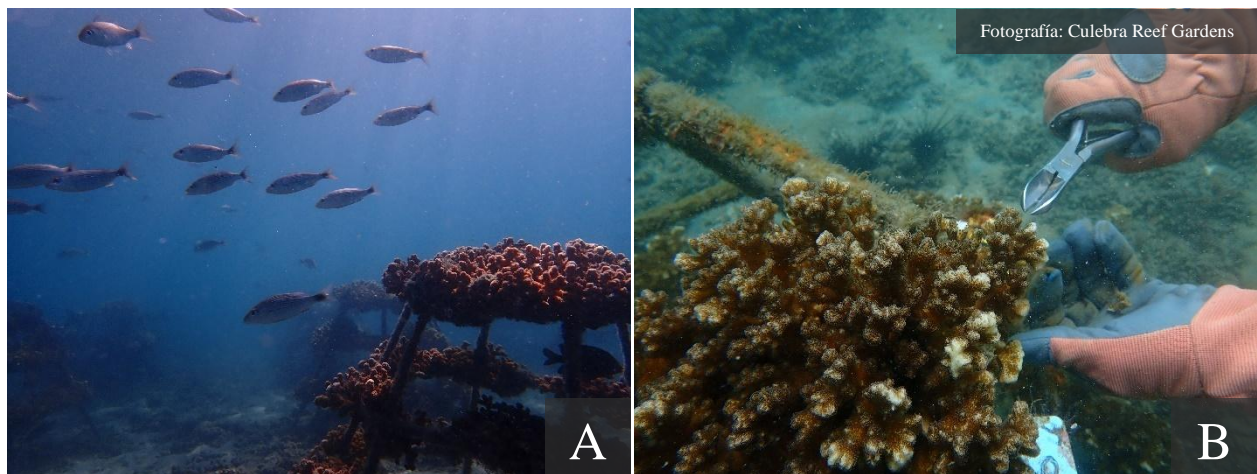


Figura 3. Arañas de coral localizadas en el sitio de restauración Playa Blanca, Bahía Culebra (A) y colecta de fragmentos (B)

2.4. Proceso histológico

Inmediatamente después de la colecta, los fragmentos fueron fijados en 50ml de formalina al 10 % mezclada con agua de mar, y almacenados a temperatura ambiente por al menos 24 horas. Posteriormente, fueron lavados con agua dulce y descalcificadas en una solución de ácido acético glacial al 10 % por 24 hrs. Una vez disuelta una parte del esqueleto, se procedió a separar el tejido el cual fue colocado dentro de los casetes de histología y almacenado en etanol al 70 %. Los tejidos se procesaron siguiendo el protocolo de Santiago et al. (2015) con algunas modificaciones. Se procedió a la deshidratación siguiendo el protocolo de diez pasos con un tren de alcoholes del 70-100 %, dos pasos de xileno y un baño inicial y final de parafina en el Histoquinet marca Myr. El tejido de cada colonia fue incluido utilizando el centro de inclusión HistoCore Arcadia Leica. Posteriormente, se generaron cortes de 3 μ m utilizando el micrótopo semi-automático Leica modelo RM2125 RTS. De cada bloque, se obtuvieron tres réplicas, que consistieron en tres cortes histológicos por laminilla tanto longitudinales como transversales distanciados 100 μ m uno del otro. De manera que, en total se analizaron 90 láminas histológicas por mes para un total de 1080 laminillas analizadas en 12 meses de muestreo. Finalmente se procedió a la tinción utilizando la técnica hematoxilina-eosina (H&E) empleada por Bezy (2009) y Cardiff et al. (2014) y cada laminilla se preservó utilizando un medio de montaje con xileno.

Las laminillas fueron visualizadas utilizando un microscopio de luz Leica. La identificación de los gametos se llevó a cabo con base a la descripción de Glynn et al. (1991) (Anexo 1), permitiendo clasificar tanto espermiarios como ovocitos en estadio I, II, III o IV. Los gametos fueron foto-documentados con el fin de 1) determinar la estrategia reproductiva hermafroditismo o gonocorismo; 2) caracterizar el tipo de maduración presente en los gametos (sincrónica o asincrónica) y 3) determinar el ciclo gonádico de las colonias mediante la cuantificación y clasificación de la totalidad de gónadas visualizadas, así como la medición de todos los oocitos presentes en las muestras utilizando el software LAS EZ de Leica.

2.5. Análisis de las muestras histológicas

2.5.1 Determinación de la estrategia reproductiva de *Pocillopora* spp.

Para la determinar el tipo de estrategia reproductiva, *Pocillopora* spp. se clasificó en 1) hermafrodita simultáneo o secuencial o 2) gonocórico. El primero hace alusión a la presencia de

ambos gametos, tanto oocitos como espermatidas en el pólipo individual y su desarrollo de forma simultánea en un mismo individuo y en un mismo ciclo reproductivo. Los hermafroditas secuenciales, por otro lado, se refieren a aquellas colonias que tiene la capacidad de alternar sexos en distintos ciclos gametogénicos (Chen et al., 2020).

La clasificación “gonocórico” se atribuyó únicamente en caso de visualizar solo uno de los dos gametos dentro de todos los pólipos y en tal caso, sería evaluada la proporción de sexos. Estas dos clasificaciones fueron las principales estrategias reproductivas consideradas, sin embargo, se han registrado cada vez más combinaciones posibles (Castrillón et al., 2015).

2.5.2 Determinación de la sincronía/asincronía en la gametogénesis

En los cortes histológicos de los tejidos de *Pocillopora* spp., se cuantificaron los distintos estadios de cada uno de los gametos femeninos y masculinos (I, II, III, o IV), sugeridos por Glynn et al. (1991) (Anexo 1) para observar su correspondiente tipo de maduración ya fuera sincrónica, o asincrónica si cada gameto se desarrollaba de manera independiente y desfazada al resto.

2.5.3 Desarrollo y maduración de los gametos

Para determinar los estadios de desarrollo gonádico presentes en las colonias muestreadas, se cuantificó la totalidad de oocitos y la presencia/ausencia de espermatidas y se clasificaron en los cuatro estadios mencionados en la sección anterior. A partir de esto, se determinó: 1) el diámetro de los oocitos, 2) el tipo de fecundación (interna - incubador o “brooder” / externa - desovador o “spawner”) por medio de la presencia/ausencia de larva plánula en las muestras histológicas, 3) la fecundidad por colonia tomando en cuenta el número total de oocitos entre la totalidad de los pólipos presentes en cada lámina y 4) el porcentaje por mes de pólipos fértiles (con presencia de gónadas) e infértiles (sin presencia de gónadas).

2.5.4 Influencia de la temperatura sobre la fecundidad y talla de los oocitos

Se evaluó el efecto de la temperatura superficial del mar (TSM) sobre los valores de fecundidad y los diámetros calculados. La temperatura fue monitoreada en cada sitio de muestreo mediante sensores marca StowAway programados para registrar la temperatura cada 30 minutos. Cada sensor fue reemplazado mensualmente y fueron utilizados los datos colectados dentro del período del presente estudio (agosto 2022- julio 2023).

2.6 Análisis estadísticos

Se evaluaron las diferencias en los diámetros de los oocitos entre los sitios de colecta mediante un análisis univariado de ANOVA de una vía, misma prueba empleada para determinar diferencias entre las fecundidades de las colonias por sitios de colecta. Los supuestos de normalidad calculados a partir de los residuales resultaron ser no paramétricos para ambos casos (Test Shapiro-Wilk $p < 0,05$). Todos los análisis estadísticos previamente mencionados, fueron realizados con la versión 4,1,3 de RStudio (2020). De igual manera, se determinaron los porcentajes de estadios por mes tanto para la oogenésis como espermatogénesis para la observación temporal de la abundancia de oocitos y espermiarios. Se llevó a cabo un cálculo de la proporción de pólipos fértiles y no fértiles en las distintas colonias y finalmente, se realizó un modelo de regresión lineal simple con una transformación logarítmica de los datos para evaluar el efecto de la temperatura sobre la fecundidad y talla de los oocitos.

3. Resultados

3.1. Estrategia reproductiva

El coral ramificado *Pocillopora* spp., en el Pacífico Norte de Costa Rica, se caracterizó como hermafrodita simultáneo con presencia de gametos durante todo el período anual en ambos sitios de muestreo (Güiri-Güiri y Playa Blanca).

3.2. Tipo de maduración

Pocillopora spp. desarrolla sus gametos femeninos y masculinos con maduración asincrónica dentro de la colonia y de los pólipos (Figura 4A y 4B).

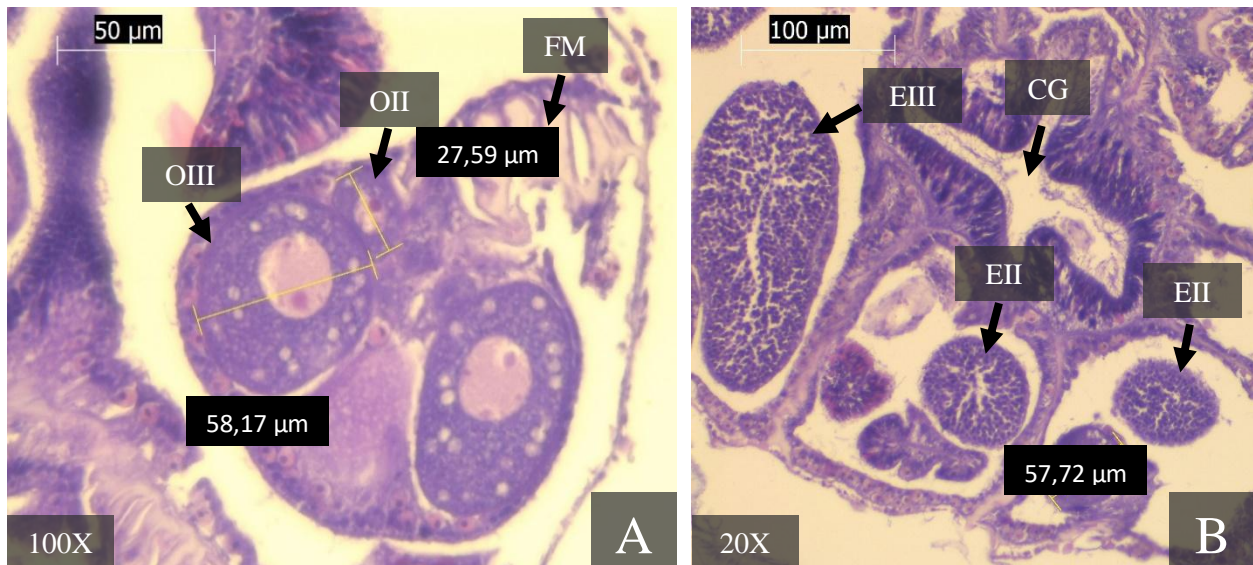


Figura 4. Micrografías de A) un saco con oocitos estadio II y III y B) Espermatogonias estadio II y espermatidas estadio III. Flechas señalan los distintos estadios de maduración O1: oocito estadio I; O2: oocito estadio II; EII: espermatogonia estadio II; EIII: espermatidas estadio III; FM: filamentos mesentéricos; CG: cavidad gástrica

3.3. Desarrollo y maduración de los gametos

Se visualizaron los cuatro estadios de maduración tanto en oocitos como espermatidas a lo largo de todo el ciclo reproductivo (Figura 5 y 6).

3.3.1. Oogénesis y diámetro de los oocitos

La maduración de los oocitos inició en febrero 2023, evidenciando células previtelogénicas (I y II). Los oocitos estadio I (Figura 5A), se caracterizaron por poseer núcleo y nucleolo muy reducido, así como un diámetro promedio de $22,19 \pm 4,95 \mu\text{m}$ (Cuadro 1). Los oocitos en estadio II se observaron mayoritariamente en marzo y abril 2023 (Figura 8A), presentaron núcleo y nucleolo visible de mayor tamaño, vacuolas lipídicas en poca concentración y un diámetro promedio de $40,80 \pm 8,86 \mu\text{m}$ (Cuadro 1, Fig. 5B). Los oocitos en estadio III (Figura 5C), mostraron alto contenido lipídico, núcleo aún visible, la presencia de endosimbiontes localizados en la periferia, citoplasma tipo granuloso y un tamaño promedio de $80,27 \pm 14,03 \mu\text{m}$ (Cuadro 1); su mayor abundancia fue a partir de agosto 2022 hasta enero 2023 y nuevamente en mayo y junio de ese mismo año (Figura 8A).

Estadios previtelogénicos (I y II) y vitelogénicos (III y IV) presentaron un rango de tallas similar entre ambas localidades, no obstante, se puede observar que los diámetros de los oocitos entre sitios de colecta muestran diferencias significativas (ANOVA de una vía, $F_{(1,2598)}: 22,74, p < 0,05$), principalmente por la presencia de huevos estadio IV en Playa Blanca más no así en Güiri Güiri (Figura 6). Estos oocitos (Figura 5D), se caracterizaron por una alta concentración de lípidos, una membrana folicular de un color más oscuro, el núcleo prácticamente invisible y la presencia remarcable de endosimbiontes dinoflagelados dentro del ooplasma. Alcanzaron un tamaño promedio de $118,8 \pm 19,89 \mu\text{m}$ (Cuadro 1) y fueron visualizados únicamente en una colonia en octubre 2022 en baja proporción, no volviéndose a observar durante el resto del período de análisis (Figura 8A).

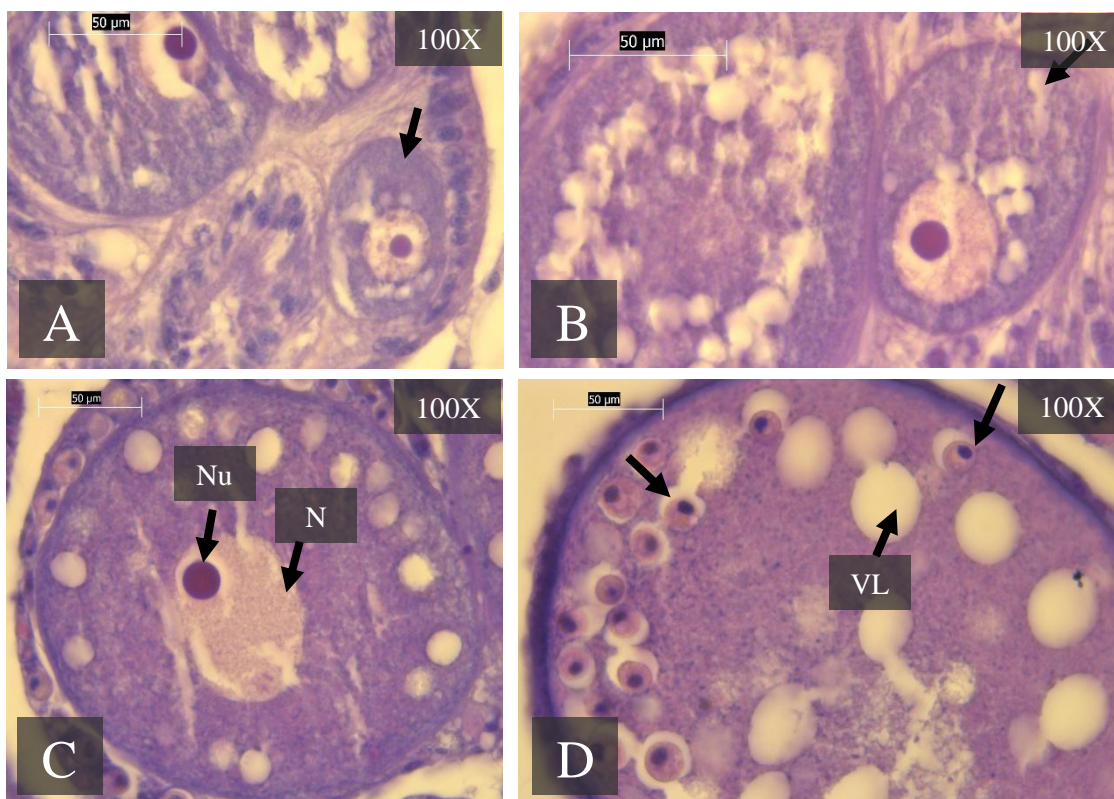


Figura 5. Micrografías de A) oocitos estadio I; B) oocitos estadio II; C) oocitos estadio III y D) oocitos estadio IV de *Pocillopora* spp. Flechas señalan el estadio correspondiente, N: núcleo del oocito, Nu: nucleólo del oocito, la presencia de endosimbiontes dentro del ooplasma y VL: vacuolas lipídicas

Cuadro 1. Diámetros promedios, máximos y mínimos (μm) de los oocitos pertenecientes a *Pocillopora* spp. desde agosto 2022 a julio 2023 en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. n: número de observaciones; DE: Desviación Estándar.

| Estadio | n | Diámetro promedio | Diámetro máximo | Diámetro mínimo |
|---------|------|----------------------------|-------------------|-------------------|
| | | (μm) \pm DE | (μm) | (μm) |
| I | 294 | 22,19 \pm 4,95 | 35,91 | 10,79 |
| II | 1119 | 40,80 \pm 8,86 | 71,37 | 15,27 |
| III | 1182 | 80,27 \pm 14,03 | 137,45 | 50,22 |
| IV | 4 | 118,8 \pm 18,89 | 147,3 | 103,9 |

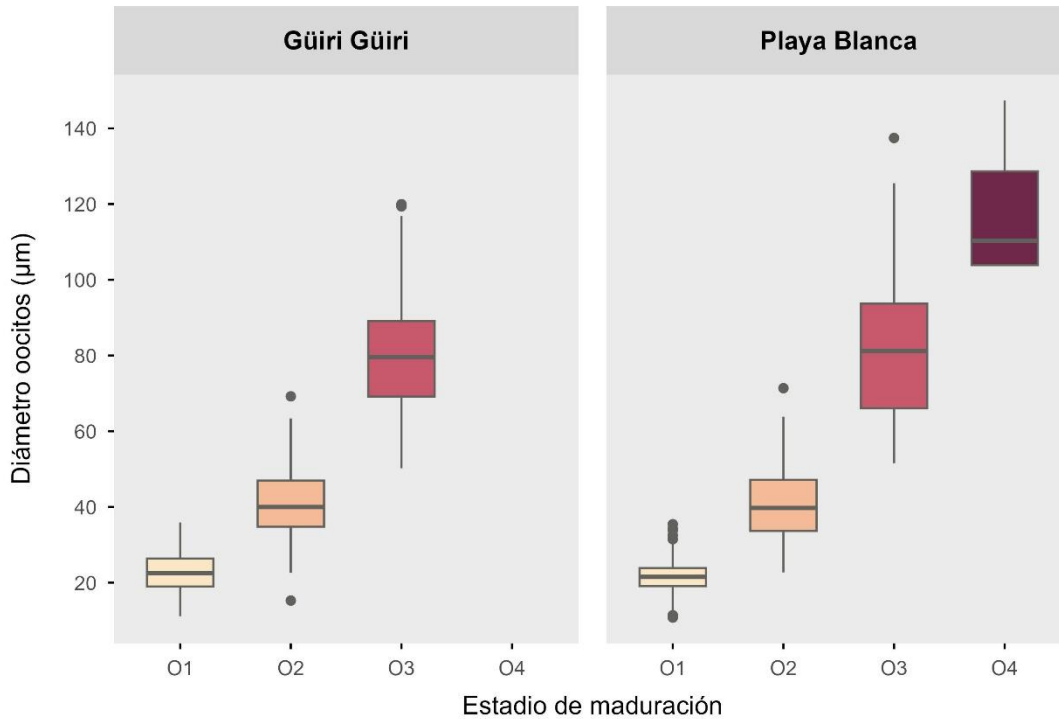


Figura 6. Diámetro de los oocitos (μm) según estadio de maduración (O1: oocitos en estadio I, OII: oocitos en estadio II, O3: oocitos en estadio III, OIV: oocito en estadio IV) por sitios de muestreo (Güiri-Güiri y Playa Blanca) de agosto 2022 a julio 2023. Líneas horizontales representan la mediana, la línea superior el máximo, línea inferior el mínimo y los círculos indican valores extremos.

3.3.2. Espermatogénesis

Las espermatídas se encontraron agrupadas en tubos con forma circular/ovalada. Diciembre 2022 y marzo 2023, resultaron ser los meses con mayor proporción de espermatídas en estadio de maduración I (Figura 8B). Estas se observaron como pequeñas agrupaciones de espermatogonias con poca concentración de células intersticiales (Figura 7A). Las espermatídas en estadio II se observaron principalmente en octubre 2022 y julio 2023 (Figura 8B). Estas se caracterizan por evidenciar mayor cantidad de espermátocitos primarios agrupados en estructuras de tipo tubular (Figura 7B). Las espermatídas en estadio III tuvieron su pico en septiembre 2022 y junio 2023 (Figura 8B), en donde se visualizaron tubos seminíferos de mayor tamaño y la presencia remarcada de lumen en la parte central de los mismos (Figura 7C). Finalmente, el estadio de

maduración IV, estuvo presente en mayor proporción en agosto y septiembre 2022 (Figura 8B), caracterizándose por un lumen prácticamente imperceptible y la evidencia de los flagelos en una misma dirección descrita como “roceta”, siendo esta una particularidad de células que están listas para ser desovadas (Figura 7D).

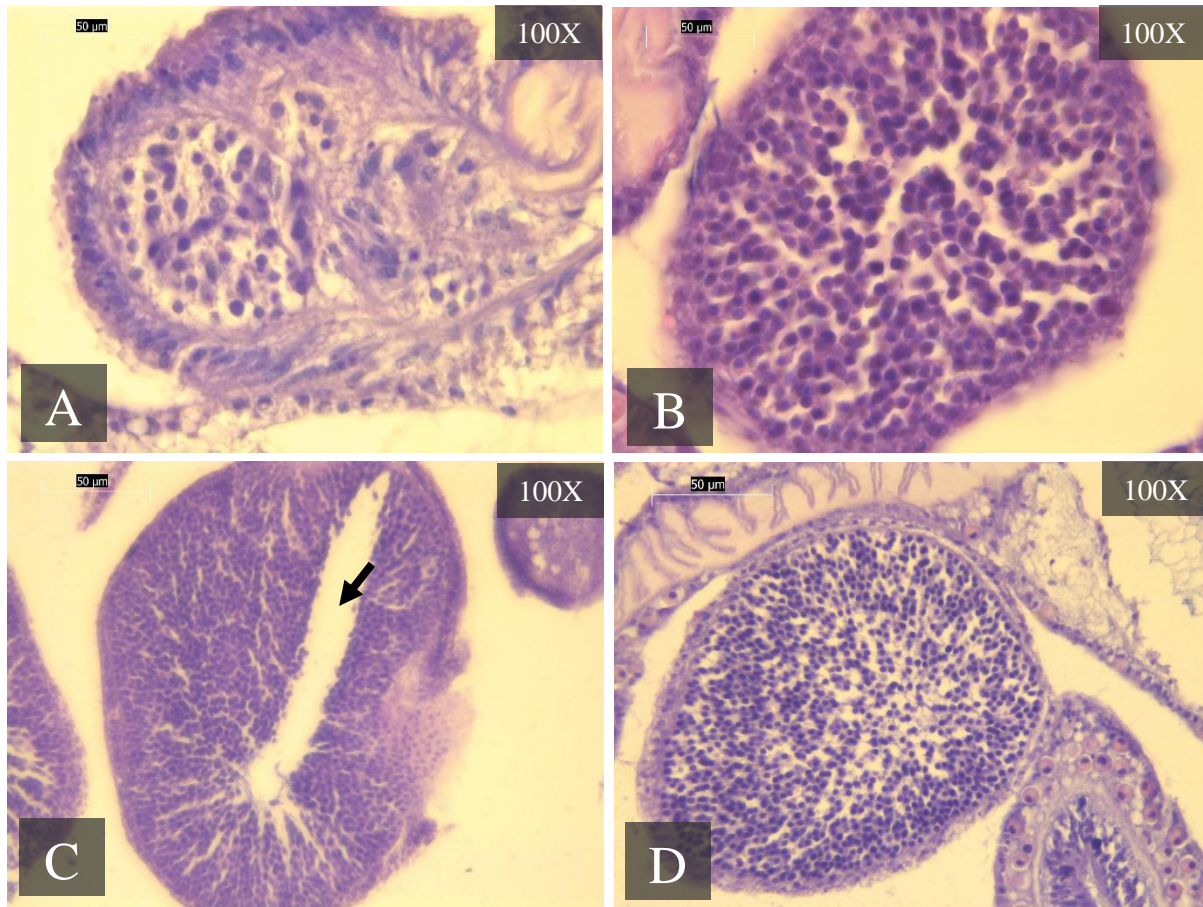


Figura 7. Micrografías de A) espermatogonias estadio I; B) espermatogonias estadio II; C) espermátidas estadio III y D) espermátidas estadio IV de *Pocillopora* spp. Flecha señala el lumen.

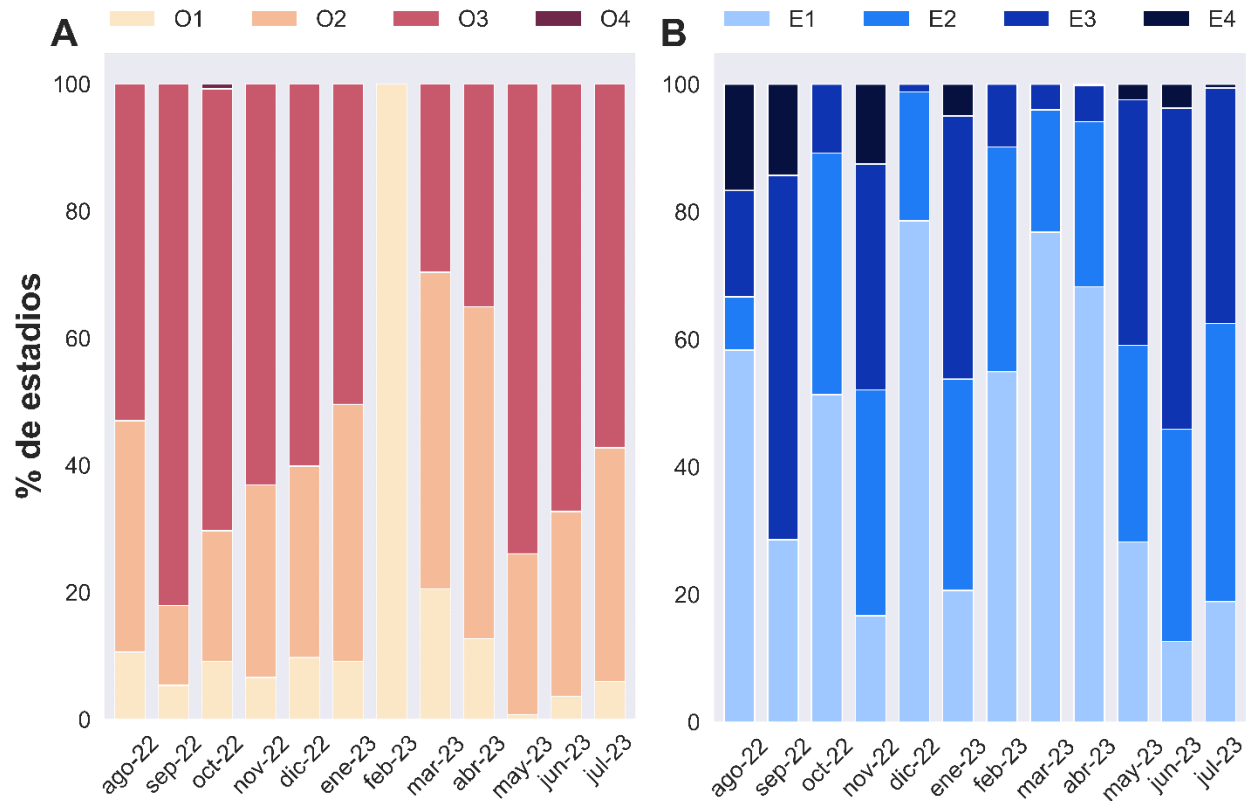


Figura 8. Porcentaje de estadios de maduración mensual en las colonias de *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica, de agosto 2022 a julio 2023. A. Proporción mensual de estadios de la oogenénesis (O1: oocitos en estadio I, OII: oocitos en estadio II, O3: oocitos en estadio III, OIV: oocito en estadio IV). B. Proporción mensual de estadios de la espermatogénesis (E1: espermátidas en estadio I, EII: espermátidas en estadio II, EIII: espermátidas en estadio III, EIV: espermátidas en estadio IV).

3.3.3. Fecundación

Se hipotetizó que *Pocillopora* spp. cuenta con una fecundación externa (desovador “spawner”). Esto fue inferido puesto que en ninguna de las 1080 muestras histológicas observadas durante todo el ciclo reproductivo anual se evidenció la presencia de larva plánula dentro de los pólipos, suponiendo una liberación de gametos en la columna de agua. Sin embargo, no es posible confirmar este argumento, ya que el desove no fue observado en campo y no hubo señales de atresias en las laminillas analizadas.

3.3.4. Fecundidad por colonia

A nivel colonial, la fecundidad resultó en un promedio de $0,55 \pm 0,3$ cel/ind, con valores mínimos y máximos de 0,01 y 1,12 cel/ind correspondientes a febrero 2023 y agosto 2022, respectivamente. Se evidenció hasta un 92 % de pólipos infértiles (Figura 9A) en enero 2023 y solamente el 30 % de los pólipos maduraron gametos (Figura 9B y 10). No se hallaron diferencias estadísticamente significativas de la fecundidad de las colonias entre sitios de muestreo (ANOVA de una vía, $F_{(1,107)}: 1,55, p > 0,05$).

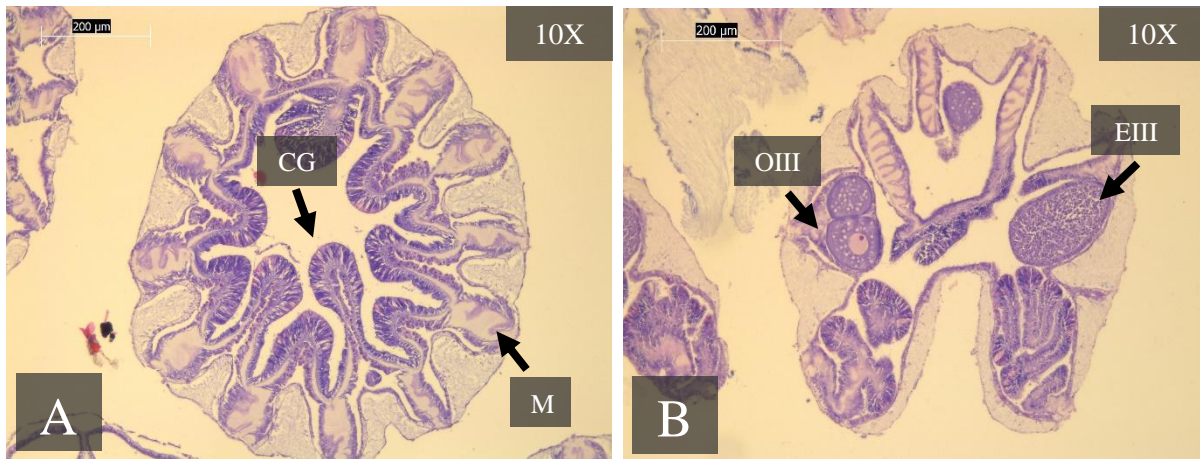


Figura 9. Micrografías de A) pólipo infértil (sin presencia de gónadas); B) pólipo fértil (con presencia de gónadas) de *Pocillopora* spp. Flechas señalan CG: Cavidad gástrica; M: Mesenterio; OIII: Oocito estadio III; EIII: Espermátida estadio III.

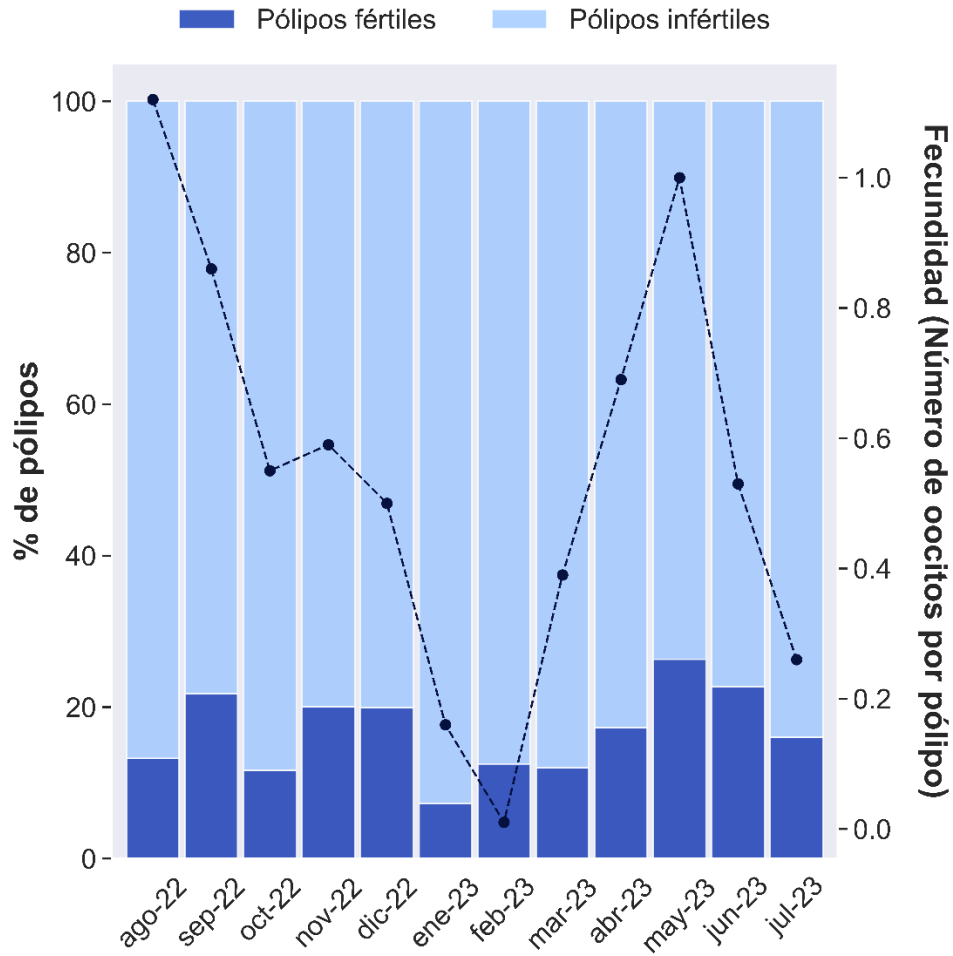


Figura 10. Comparación del porcentaje de pólipos fértiles e infértiles y la fecundidad promedio de las colonias (línea punteada) de *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica, de agosto 2022 a julio 2023.

3.4. Influencia de la temperatura sobre el diámetro de los oocitos y la fecundidad colonial

Se observó que la temperatura superficial del mar tiene un efecto en la fecundidad colonial ($r^2 = 0,35$, $p \text{ value} < 0,05$) y la talla de los oocitos ($r^2 = 0,51$, $p \text{ value} < 0,05$). Los valores de fecundidad más bajos presentes en enero y febrero 2023 se encontraron asociados a temperaturas mínimas de 19,1°C y 17,0°C para ambos meses respectivamente. Mientras que, el valor de fecundidad más elevado se observó en agosto 2022 y mayo 2023, este último considerado uno de los meses más cálidos, en el cual se reportó una temperatura promedio máxima de 31,2°C y en

donde se comenzaban a registrar las anomalías térmicas positivas asociadas al Fenómeno de El Niño (Figura 11A).

El mayor tamaño promedio de los oocitos (68,5 μ m) fue observado en enero 2023, a una temperatura promedio de 26,5 $^{\circ}$ C (min: 19,1 $^{\circ}$ C; max: 28,2 $^{\circ}$ C). Asimismo, se observó la presencia de huevos con tallas de 65,1 μ m en junio 2023, considerado el mes con temperaturas promedio máximas más elevadas (32,3 $^{\circ}$ C). Por otra parte, la disminución parcial en la talla de los oocitos (14,2 μ m) coincide nuevamente con el declive de la temperatura en febrero 2023 (Figura 11B).

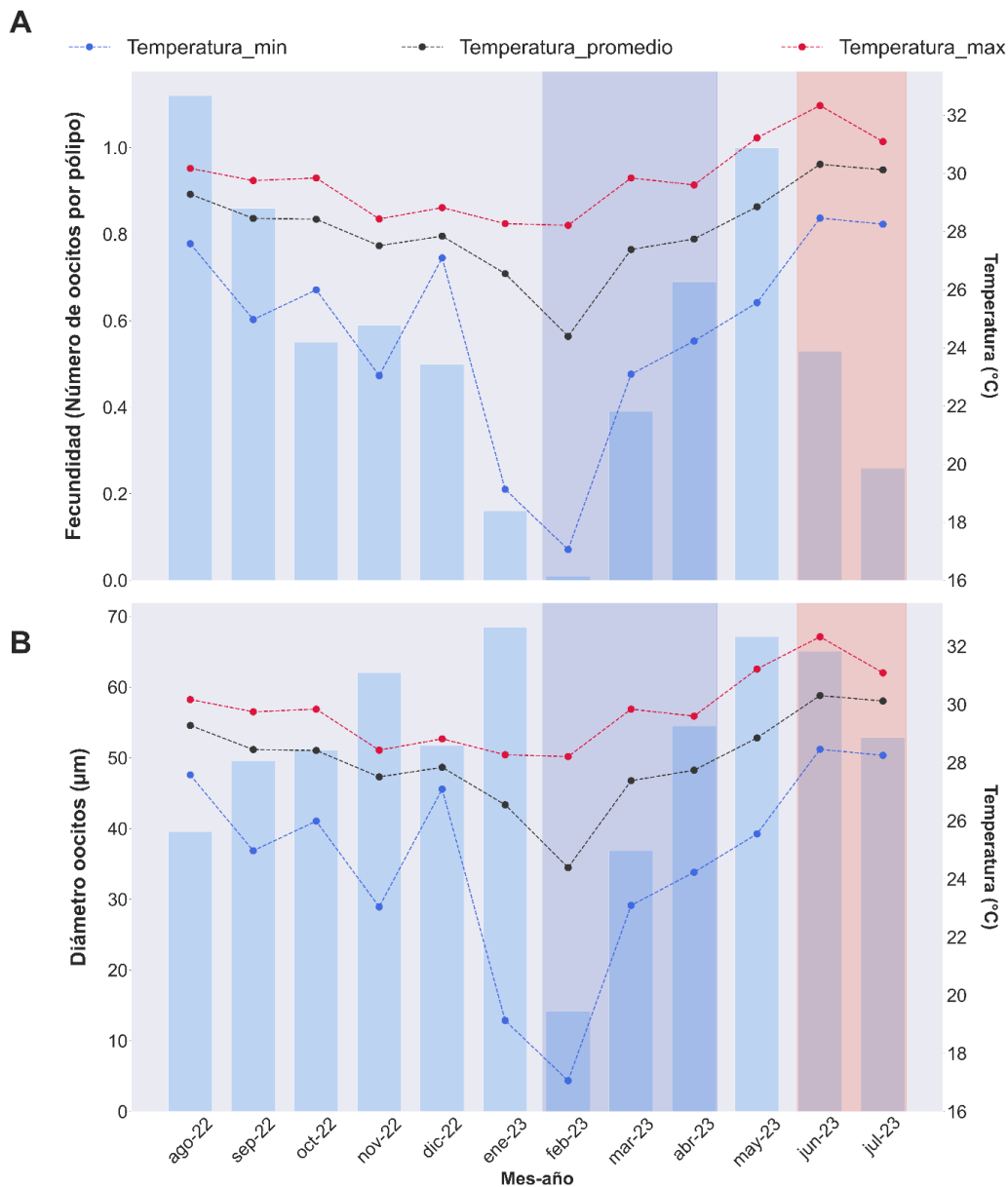


Figura. 11. Comparación de la fecundidad promedio de las colonias (A) y el diámetro promedio de los oocitos (B) de *Pocillopora* spp. con la temperatura (°C) promedio, mínima y máxima de agosto 2022 a julio 2023 en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. Área sombreada azul representa el período de afloramiento costero en Bahía Culebra; Área sombreada roja representa el comienzo del Blanqueamiento.

También se reportó la temperatura promedio por hora en ambos sitios de estudio únicamente para febrero 2023, mes en el que se registraron las temperaturas más bajas en todo el período de muestreo, con el fin de identificar los días cuyas temperaturas superaran el umbral óptimo de desove a partir de los 26°C.

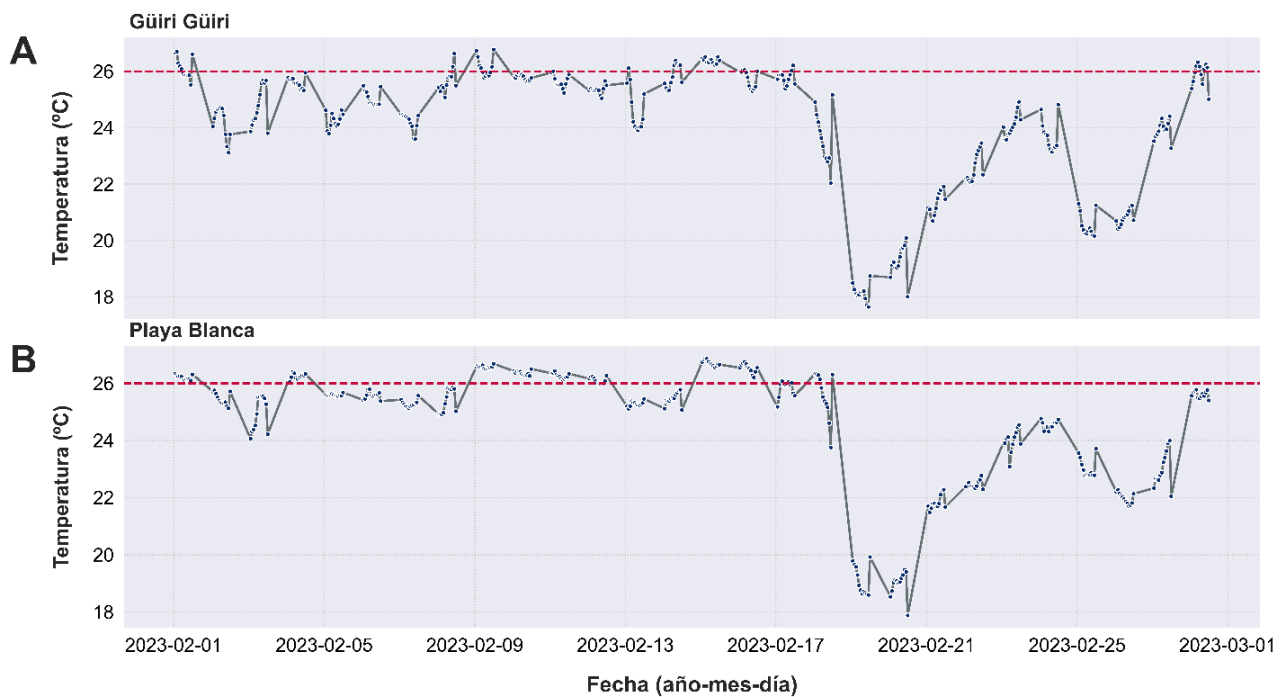


Figura. 12. Comparación de la temperatura promedio (°C) por hora presente en febrero 2023 en los sitios de restauración Güiri Güiri (A) y Playa Blanca (B) en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica. Línea punteada representa el límite mínimo del umbral óptimo de temperatura reportado para los corales (26-28°C).

4. Discusión

4.1. Estrategia reproductiva y tipo de maduración

El hermafroditismo de tipo simultáneo presente en el género *Pocillopora* spp. en el Pacífico Norte de Costa Rica, ha sido previamente registrado en otros sitios del PTO, como es el caso de *P. damicornis* en la Isla Gorgona (Colombia), el Golfo de Chiriquí (Panamá), las Islas Galápagos (Ecuador) y la Isla del Caño (Costa Rica) (Glynn et al., 1991; Castrillón et al., 2015), así como en *P. verrucosa* en la región de Rapa Nui, Chile (Buck et al., 2018) e Isla Gaviotas, Bahía de La Paz, México (Campos-Vázquez, 2014). Este tipo de patrón reproductivo hace alusión a la maduración ya sea sincrónica o asincrónica de gametos de ambos sexos en un mismo ciclo reproductivo (Baird, Guest & Willis, 2009).

Asimismo, la maduración de tipo asincrónica determinada en este estudio (Figura 8A y 8B), coincide con lo reportado para *P. damicornis* en Bahía La Entrega (Oaxaca, México) (Rodríguez et al., 2011) y en la Gran Barrera Arrecifal en Australia (Harriott, 1983). En esta última localidad, no solamente ocurre un desfase en la maduración tanto de espermatidas como oocitos a nivel de pólipo, sino que también existe una asincronía intra colonial correspondiente a múltiples colonias en distintos estadios de maduración a pesar de pertenecer a una misma población (Harriott, 1983).

Este tipo de estrategia y continua reserva tanto de oocitos como espermatidas, favorece la posibilidad de que ocurran múltiples ciclos gametogénicos y desoves al año, evitando la autofecundación e incrementando la recombinación alélica entre las distintas colonias la cual debe resultar en una mayor variabilidad genética dentro de la comunidad (Mora, 2005; Santiago et al., 2018). Chávez & Reyes (2007) reportaron la asincronía en la maduración y sugieren la posibilidad de varios ciclos reproductivos en *P. damicornis* debido al hallazgo de oocitos tanto previtelogénicos como vitelogénicos dentro de un mismo pólipo, consistente con lo encontrado en el presente estudio. Igualmente, Waller et al. (2014) y De Putron & Ryland (2009) registraron un fenómeno similar en el octocoral *Primnoa pacifica* y en una especie de gorgonia, en donde evidencian una reserva permanente de oocitos inmaduros, así como la presencia de múltiples

cohortes o grupos de oocitos en distintos estadios que van madurando sucesivamente y a partir de los cuales se origina cada desove.

4.2. Desarrollo y maduración gonadal

4.2.1. Oogenesis

Los picos reproductivos de *Pocillopora* spp. se identificaron principalmente en septiembre y octubre 2022, y mayo 2023, donde se evidenció el mayor porcentaje de oocitos maduros (estadio III) (Figura 8A), estos picos están asociados a valores de temperaturas promedio de 28,45°C, 28,42°C y 28,85°C para cada mes respectivamente (Figura 11A y 11B) por lo tanto, este rango podría representar una señal térmica óptima de reproducción para estas colonias. Esto coincide con lo reportado por Romero et al. (2017) quienes señalan un rango de 26°C a 28°C como temperatura óptima para la actividad reproductiva, y con lo registrado para *Pavona clavus*, en Bahía Culebra, en donde se documentó dos eventos de desove en septiembre y el pico de maduración ocurrió a partir de mayo hasta noviembre a una temperatura promedio de 28,1°C (Bezy, 2009).

Sin embargo, no se halló un patrón específico para discernir la periodicidad ni la duración exacta de la gametogénesis puesto que no se constató una ausencia absoluta de la actividad reproductiva. Un caso similar se reportó en Hawaii para *Montipora flabellata* con presencia continua de oocitos maduros durante todo un año (Henley et al., 2022). Además, la presencia de oocitos estadio IV, fue observada únicamente en octubre 2022 (Figura 8A). La escasa visualización de huevos en este estadio de maduración también fue reportada por Buck et al. (2018) en *P. verrucosa*, quienes determinaron que el tiempo en el que estos huevos permanecen en estadio IV previo al desove es relativamente corto, por lo que resulta difícil observarlos.

La transmisión vertical de simbioses de la madre a los huevos es un patrón común evidenciado en *Pocillopora* spp. en este estudio y en otras especies pertenecientes a este género como *P. verrucosa*, *P. meandrina* y *P. damicornis* (Chávez & Reyes, 2007; Campos, 2014). Esta adquisición representa el nivel de maduración más alto y sucede de 3 a 4 días previo al evento de desove (Hirose et al., 2000), lo cual deja un margen de tiempo muy reducido para su observación a lo largo del presente período de muestreo. El heredar el simbiote de madre a larva, le confiere al coral diferentes ventajas adaptativas, como son el proveerla con la capacidad de alimentación mixta durante su período planctotrófico, generar suficiente energía para permanecer en la columna

de agua hasta 90 días, y poseer desde las primeras etapas de vida la especie de simbiote que para las características del sitio le provee la capacidad de supervivencia posterior a su metamorfosis y reclutamiento (Baird, Guest & Willis, 2009).

De igual forma, el desarrollo de los gametos a lo largo del año también ha sido documentado en *P. elegans* y *P. damicornis* en Isla del Caño (Costa Rica) y el Golfo de Chiriquí (Panamá) (Glynn et al., 1991). En dichos lugares se presentó una actividad reproductiva prolongada y no necesariamente estacional (Glynn et al., 1991). No obstante, es posible inferir que al menos un ciclo reproductivo inició en febrero, mes en el que se registró el mayor porcentaje de oocitos en estadios inmaduros, pues únicamente se visualizó 1 huevo en estadio I en solo una de las 30 colonias colectadas y espermátidas en su mayoría en estadio I y II (Figura 8A y 8B). La baja presencia de huevos pudo deberse al indicio de catabolismo lipídico de los mismos, ya que en general los corales hermatípicos pueden reabsorber los gametos cuando se enfrentan a condiciones estresantes, puesto que le proporcionan al organismo la posibilidad de metabolizar nutrientes y lípidos con el fin de sobrevivir periodos de estrés (Rodríguez et al., 2011).

Este tipo de eventos ya han sido previamente reportados en *Porites panamensis* por Mora (2005) y en el octocoral *Lobophytum compactum* bajo condiciones de altas temperaturas (Michalek & Willis, 2001), quienes sugieren la ocurrencia de la fagocitosis o reabsorción de oocitos aún en estadios inmaduros con el fin de translocar mayores recursos hacia otros más avanzados en desarrollo y asegurar alcanzar la talla mínima de desove y la sobrevivencia de la progenie. Caso similar se evidenció en las Islas Maldivas para *P. verrucosa* durante los períodos de desove, puesto que no se observó la liberación total de los huevos, permaneciendo dentro del saco oocitos aún inmaduros. La reabsorción completa de los mismos fue variable y se extendió desde semanas hasta meses (Sier & Olive, 1994), razón por la cual se hace difícil la documentación y visualización histológica de este proceso en el presente estudio.

Solenastrea bournoni igualmente presentó una condición similar a la anterior, con evidencia de una reabsorción continua. En este caso, las evidencias permitieron caracterizar la degradación de los oocitos y posterior traslocación de sus reservas lipídicas nuevamente a la gastrodermis. Este fenómeno corresponde a una estrategia de máximo aprovechamiento energético, más aún con el alto costo que conlleva la producción de gónadas femeninas (Lueg et al., 2012). Es relevante resaltar que la reabsorción sugerida en este estudio se trata de oocitos

previtelogénicos, puesto que resultan ser los más óptimos en términos de maximización de recursos (Okubo et al., 2007).

Cabe destacar que este posible fenómeno de reabsorción puede dispararse como respuesta ante cualquier condición térmica anómala. Particularmente durante el presente estudio, las anomalías térmicas negativas provocaron el palidecimiento de algunas de las colonias muestreadas (Figura 13A y 13B) y la parcial desaparición de gónadas femeninas. Suceso que coincide en parte, con los meses correspondientes al afloramiento costero en el Golfo de Papagayo, a partir de noviembre hasta abril ocasionando variaciones drásticas en la temperatura del mar con disminuciones de hasta 9°C (Stuhldreier et al., 2015) (Figura 11A y 11B). Este afloramiento se vio particularmente intensificado por la incidencia del Fenómeno de La Niña (2020-2023), el cual presentó temperaturas más bajas en comparación a eventos pasados (1998-2001) (Li et al., 2023), con un mínimo de 17°C precisamente en febrero 2023 (Figura 8A y 8B). Por esta razón, la convergencia entre afloramiento e influencia de La Niña pudieron propiciar un déficit energético lo suficientemente alto como para llevar a cabo la reabsorción de oocitos. Las bajas temperaturas pueden generar la pérdida de hasta un 89 % de lípidos a temperaturas de aproximadamente 19°C (Rodríguez et al., 2014). Por lo que, debido a esta insuficiencia energética, el coral puede hacer uso de los almacenamientos lipídicos localizados en sus tejidos, compuestos hasta en un 75 % por triglicéridos y ésteres cerosos para el caso de *Pocillopora capitata* (Patton, Abraham & Benson, 1977; Rodríguez et al., 2014).

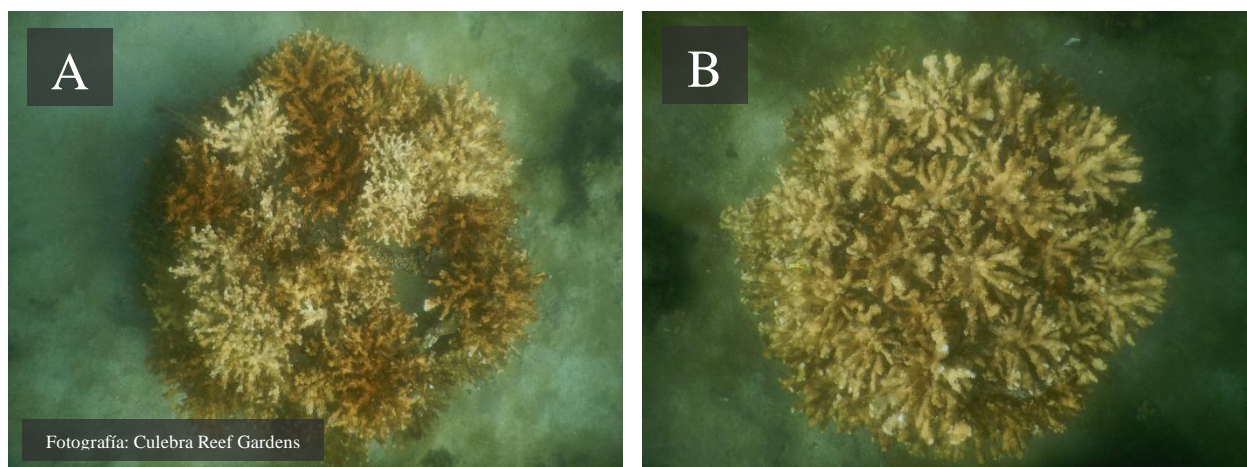


Figura 13. Palidez en las colonias de *Pocillopora* spp. en el sitio de restauración Güiri Güiri Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica en febrero 2023.

La influencia de la heterotrofia durante períodos de afloramiento o estrés térmico podría no ser un factor determinante al menos para el caso de *Pocillopora* spp. Palardy et al. (2005) observaron bajas tasas de heterotrofia *in situ* en el Golfo de Panamá durante períodos de afloramiento, esto a causa de una disminución en la actividad de los nematocistos y la limitada capacidad de captura por parte de *P. damicornis*. Según Porter (1976), esta especie se encuentra estructurada para maximizar la captación lumínica y actividad fotosintética por unidad de área, de ahí que la alimentación heterotrófica podría considerarse más bien una alternativa secundaria.

Por otro lado, Henley et al. (2022) sugirieron la posibilidad de reabsorción lipídica de huevos como método compensatorio debido a la pérdida de reservas durante el invierno en *Montipora flabellata*. Si bien este parece ser un mecanismo ventajoso, la degradación de material reproductivo para consumo propio del organismo, significaría a su vez, una reducción de oocitos por pólipo comprometiendo aspectos como la fecundidad colonial a costa de la supervivencia (Michalek & Willis, 2001). Dicho lo anterior, la posible fagocitosis de algunos oocitos previtelogénicos por parte de *Pocillopora* spp. no es considerado un fenómeno aislado y podría estar ocurriendo paralelo a diversos eventos de desove a lo largo del ciclo reproductivo, lo que favorecería mantener la reproducción por un extenso período. Esta hipótesis coincide con lo determinado por Stoddart & Black (1985) quienes plantearon que bajo condiciones de estrés, el coral puede tomar dos caminos en cuanto a su reproducción. Por un lado puede interrumpirla mediante la reabsorción de gametos, o bien, prolongar su proceso reproductivo. Para *Pocillopora* spp. en el Pacífico Norte de Costa Rica podrían estar sucediendo ambos mecanismos de forma simultánea y periódica.

Si bien la convergencia de ambos eventos durante el afloramiento costero puede representar un suceso más remoto, no debe ser del todo descartado. Esto debido a que la temperatura por hora presente en febrero 2023 no fue estándar, ni la exposición al frío fue constante (Figura 12A y 12B), es decir, durante aproximadamente los primeros 17 días de febrero, se alcanzaron valores por encima de los 24°C y 26°C, período en el cual se podría hipotetizar la ocurrencia de un presunto desove aún durante el afloramiento ya que la temperatura se encontraba dentro del rango de ocurrencia de desoves (26°C-28°C) propuesto por Romero et al. (2017). Sin embargo, este puede variar ligeramente en dependencia de las especies, por ejemplo, en *Acropora hyacinthus* y *Acropora gemmifera* se han reportado temperaturas de desove con un rango de 26°C-

29°C y en *Dipsastraea speciosa* y *Favites pentagona* de 24,8°C-29,5°C, representando una mayor aclimatación a temperaturas más frías (Lin & Nozawa, 2023). Asimismo, en Panamá *Pavona gigantea* mantuvo su actividad reproductiva y se sugiere la ocurrencia de al menos dos ciclos de desove anuales con un rango de temperaturas de 24°C a 29°C (Glynn et al., 1996).

También es relevante resaltar que, aunque los arrecifes de Bahía Culebra se encuentran expuestos al afloramiento costero, este sitio localizado más hacia el extremo sur mitiga en gran medida las bajas temperaturas y es considerado un “sweet spot” debido a su función como reservorio de nutrientes, lo que favorece el desarrollo y crecimiento de los arrecifes (Bezy, 2009). De igual manera, las fluctuaciones de temperatura durante el afloramiento (Figura 12A y 12B) brindan pequeñas ventanas reproductivas con temperaturas ligeramente mayores, a partir de las cuales las colonias pueden sacar provecho y continuar con la reproducción temporalmente (Bezy, 2009).

Por otro lado, aproximadamente a partir del 18 de febrero, la temperatura disminuyó por debajo de los 22°C y 18°C inclusive en ambos sitios (Figura 12A y 12B). Ya para este punto, el coral pudo haber reabsorbido los huevos restantes para sobrevivir a este evento de estrés térmico por frío y cesar su reproducción hasta que la temperatura se reestableciera (Sier & Olive, 1994; Rodríguez et al., 2014). Esta desaparición parcial de gametos femeninos pudo representar el inicio del siguiente ciclo gametogénico (Romero et al., 2017) con la evidencia de oocitos en estadios I y II ya en marzo 2023 a una temperatura promedio de 27,3°C (Figura 11A y 11B).

Los desoves divididos o también denominados “split spawnings” constituyen una estrategia reproductiva ya reportada para diversas especies, la cual favorece en gran medida que no se invierta la totalidad de la energía en un único desove masivo, sino que ocurran múltiples desoves a partir de varios períodos lunares consecutivos (Bastidas et al., 2005; Santiago et al., 2018). Lueg et al. (2012) sugieren que *S. bourmoni* podría estar presentando varios eventos de desove a lo largo de los meses debido principalmente a su corto ciclo reproductivo y continua producción de gónadas. Henley et al. (2022) confirmaron este fenómeno, en donde determinadas colonias de *M. flabellata* desovaron en períodos distintos durante aproximadamente tres meses, demostrando no solamente múltiples desoves sino también una asincronía a nivel intra colonial, suceso observado en las colonias del presente estudio. Para lograr explicar esta estrategia fue necesario evaluar la asincronía en términos de maduración gonádica dentro de los pólipos, la cual

es sumamente variable en *Pocillopora* spp. Según Foster et al. (2018) esto se puede deber a la inversión de energía direccionada hacia distintos estadios de maduración al mismo tiempo; no obstante, se infiere que una de las principales causas es el desfase que existe entre las señales lunares y las estacionales o ambientales, que dan inicio a la oogénesis. Este aspecto es fundamental a la hora de explicar la ocurrencia de “split spawnings” puesto que esta discrepancia ocasiona que, más allá que el coral reciba una adecuada señal lunar, este puede no estar en su pico de maduración o las condiciones ambientales pueden no ser las óptimas, por lo que para esa colonia en específico el desove ocurriría desfazado a las demás.

Si este fenómeno estuviera ocurriendo de forma periódica en Bahía Culebra de acuerdo con lo mencionado previamente, podría implicar una reducción en la recombinación genética entre diversas colonias puesto que no ocurre un desove masivo *per se*. No obstante, al ser desoves fraccionados, la tasa de depredación también podría resultar menor (Glynn et al., 2017; Foster et al., 2018).

4.2.2. Diámetro de los oocitos

Los diámetros promedio de los oocitos aquí descritos (Cuadro 1 y Figura 6), se encuentran dentro del rango de tallas ya documentado para otros sitios del PTO, como es el caso de Isla del Caño, Golfo de Chiriquí e Islas Galápagos (Glynn et al., 1991). También coincide en gran medida con los reportados en Islas Gorgona, cuyos rangos obtenidos fueron de 70 a 90 μm para el estadio III y de 100 a 200 μm para el estadio IV (Castrillón et al., 2015). Sin embargo, en el presente estudio, se visualizó un tamaño promedio de estadio III y IV ligeramente mayor (80,27 μm y 118,8 μm respectivamente) en comparación a otras localidades, como Rapa Nui (III: 50,2 μm ; IV: 107,8 μm), Sudáfrica (III: 54,2 μm ; IV: 83,3 μm) y Okinawa (III: 50-70 μm ; IV: 100 μm) (Diah, Kinzie & Hidaka, 2000; Massé et al., 2012; Buck et al., 2018).

Esta variación de tallas podría indicar un incremento de esfuerzo reproductivo por parte de *Pocillopora* spp. mediante una mayor translocación de lípidos y energía, de la colonia madre hacia la progenie. Esto repercutirá en oocitos y larvas de mayor tamaño con características más aptas para sobrevivir y eventualmente asentarse, aún en períodos de afloramiento y bajas temperaturas como se observó en enero y febrero (Figura 11B) (Stearns, 1976; Sier & Olive, 1994; Chávez & Reyes, 2007; Liu, 2024).

Las diferencias de diámetros entre sitios de colecta (Figura 6) podrían ser causa de la variabilidad ambiental existente entre ambas localidades, favoreciendo aspectos, como el diámetro de los oocitos más en un sitio que en otro (Campos, 2014). Bezy (2009) reportó oocitos en estadio IV con una talla promedio de hasta 114,3µm en *P. clavus* en Güiri-Güiri, sitio más expuesto a mar abierto en comparación a Playa Blanca y con mayor influencia de corrientes, condiciones que podrían favorecer la sobrevivencia y conectividad larval (Glynn & Colley, 2008).

4.2.3. Espermatogénesis

El proceso de espermatogénesis visualizado en la Figura 8B sigue una línea similar a la oogénesis en cuanto a la asincrónica en el desarrollo de las espermatídas dentro de un mismo pólipo, asimismo los espermiarios exhibieron características morfológicas consistentes a lo reportado por Carpizo et al. (2011) para *P. damicornis*. La presencia continua de espermatídas estadio III también ha sido observada en *Porites panamensis* y *Montipora capitata* (Mora, 2005; Henley et al., 2022). Esta condición puede favorecer a su vez, la ocurrencia de múltiples desoves como se mencionó anteriormente, debido a que existe una reserva constante de material reproductivo maduro tanto femenino como masculino.

Para este caso tampoco es posible establecer el inicio ni la culminación de la espermatogénesis puesto que se visualizan los cuatro estadios de maduración durante todos los meses a excepción de octubre y diciembre 2022, y a partir de febrero hasta abril 2023, en donde no se hallaron espermatídas IV. Esto puede deberse, sumado a la capacidad asincrónica, a su rápido desarrollo y corto ciclo reproductivo lo que interfiere con su observación (Carpizo et al., 2011).

Según Rodríguez et al. (2011) la duración de la espermatogénesis es menor en comparación a la oogénesis. Esto concuerda con lo observado en febrero 2023 (Figura 8B) mes en el que fue visualizado únicamente 1 oocito estadio I y ya había presencia de espermatídas en estadio I, II y III.

4.2.4. Fecundación

Pocillopora ssp. en Bahía Culebra fue caracterizado como desovador, consistente con lo documentado para otros sitios del PTO y la costa este de África, lo que indica una fecundación y liberación externa de los gametos, así como la formación de larvas planctotróficas y autotróficas en la columna de agua (Glynn et al., 1991; Chávez & Reyes, 2007; Massé et al., 2012; Buck et al.,

2018). Se llegó a esta conclusión debido a la ausencia de larva plánula en las muestras histológicas analizadas durante un ciclo anual. Sin embargo, *P. damicornis* también ha exhibido un comportamiento incubador debido a su amplia gama de estrategias reproductivas en otras localidades principalmente del Indo-Pacífico (Harii et al., 2002; Villanueva et al., 2008; Harrison, 2011).

Las condiciones oceanográficas presentes en el PTO difieren en gran medida con las encontradas en el Indo-Pacífico. Esto en cuanto a que la presencia de afloramientos costeros, corrientes superficiales, así como una capa de termoclina somera, corresponden a parámetros oceanográficos que favorecen la ocurrencia de “broadcast spawners” sobre incubadores “brooders” en la región, (Glynn & Colley, 2008), como lo es el caso de *Pocillopora* spp. en el Golfo de Papagayo. Estas condiciones mitigan los efectos por estrés térmico en caso de estar presentándose temperaturas muy elevadas, promueven un mayor nivel de interconexión entre distintas regiones del PTO y propician un rango de dispersión larval mucho más extenso (Glynn & Colley, 2008). Esto podría ser consistente con las bajas tasas de reclutamiento local documentadas para *Pocillopora* spp. (Richmond, 1987).

Si bien aún no ha sido posible evidenciar el desove de este género en ningún sitio del PTO y únicamente se ha logrado inferir mediante la desaparición de gónadas en muestras histológicas (Glynn et al., 1991), resulta válido señalar la relevancia ecológica que implica la liberación de gametos y su rol para mantener la sobrevivencia de estas poblaciones arrecifales en este tipo de ambientes tan dinámicos y fluctuantes.

Asimismo, el tipo de morfología de los espermatozoides también puede ser otro factor determinante a la hora de identificar la estrategia reproductiva y el tipo de fecundación. Tanto Pocilloporidae como Acroporidae, ambas familias con especies hermafroditas y fertilización externa, comparten la misma anatomía de espermatozoide con cabeza o núcleo en forma similar a una bala denominado esperma tipo C2 (Steiner & Cortés, 1996). Por otro lado, esperma tipo A, característico de aquellas especies hermafroditas pero incubadoras como es el caso de *Porites astreoides* se identifica por una forma de tipo circular (Steiner, 1993). Si bien este aspecto no fue considerado en este estudio, en futuras investigaciones podría ser relevante indagar en qué medida favorece este tipo de morfología al momento de la fertilización en la columna de agua.

4.2.5. Fecundidad de las colonias

Los pólipos, los cuales constituyen la unidad modular de los corales pueden llegar a tener cierto grado de especialización o diferenciación en cuanto a reproducción se trata, por ejemplo, en aspectos como la fertilidad a nivel de pólipos (Hall & Hughes, 1996). Este fenómeno ya ha sido descrito previamente en el Caribe panameño en donde se determinó una heterogeneidad en la ubicación de pólipos fértiles a lo largo de una misma colonia, siendo los márgenes y las puntas de aquellas especies con morfología ramificada como *Porites furcata* y *Acropora cervicornis*, las regiones menos fértiles, y los pólipos ubicados en las zonas medias usualmente más fértiles (Soong & Lang, 1992). Por lo tanto, es posible que las zonas menos fértiles pertenecientes a las colonias muestreadas en el presente estudio correspondieran mayormente a las puntas del coral, lo que podría justificar en parte los bajos índices de fecundidad observados en el Cuadro 2.

Si bien la especialización modular en aspectos reproductivos podría representar una ventaja dentro de la comunidad debido a que no todos los pólipos se encuentran realizando una misma función, en el caso específico de las colonias aquí estudiadas podría acarrear efectos adversos a costa de la fecundidad pues durante todo el ciclo reproductivo anual el porcentaje de pólipos infértiles sobrepasó a los pólipos grávidos (Figura 10). Por lo que, si este fuera el caso y como plantean Chornesky & Peters (1987) y Soon & Lang (1992), los pólipos marginales tienden a producir menor cantidad de gónadas, entonces la energía de esos pólipos infértiles se está invirtiendo en otros procesos tanto fisiológicos como ecológicos desde la competencia, calcificación, crecimiento o inclusive la reparación y mantenimiento basal de la colonia, haciendo que la reproducción en este caso se traslade a un segundo plano (Chornesky & Peters, 1987; Rinkevich & Loya, 1979; Soong & Lang, 1992).

El fenómeno mencionado anteriormente es equivalente a que *Pocillopora* spp. está teniendo una zona no reproductiva extensa visualizada principalmente en el elevado porcentaje de pólipos no grávidos (Figura 10). Comportamiento similar que se ha observado en otras especies como *Acropora hyacinthus*, la cual presentó una zona lateral no reproductiva equivalente a 3,5 cm a una talla mínima de madurez sexual de 123cm², sin embargo, esta fue disminuyendo a medida que aumentaba el tamaño de la colonia (Hall & Hughes, 1996).

Asimismo, Soon & Lang (1992) determinaron la presencia de una mayor cantidad de pólipos juveniles e infértiles precisamente en las puntas y márgenes de *P. furcata* y *A. cervicornis*.

Mediante lo cual se podría inferir que gran porcentaje de los pólipos no grávidos (Figura 10) se están comportando como juveniles que aún no han iniciado su proceso de maduración y que las colonias están invirtiendo gran cantidad de energía en crecimiento somático para producir mayor número de pólipos nuevos, más no así en aumentar la abundancia de oocitos en los mismos. Esta heterogeneidad en lo que a fertilidad de pólipos respecta, es evidencia del bajo nivel de integración a nivel colonial (Soon & Lang, 1992).

Otro aspecto importante por considerar es el tamaño de los pólipos, los cuales definen en gran parte la fecundidad colonial, pues es el espacio físico en donde se albergan tanto los huevos como las espermátidas. Por ejemplo, Hall & Hughes (1996) reportaron valores de fecundidad de 4,5 a 6,4 para *Acropora hyacinthus* y 2,6 oocitos por pólipo para *Stylophora pistillata*, ambas especies con pólipos pequeños (~1mm y 0,75mm respectivamente). Esto es consistente con el valor de fecundidad promedio obtenido para *Pocillopora* spp. ($0,55 \pm 0,3$ cel/ind), con un tamaño de pólipo aproximadamente de 1mm según (Palardy et al., 2005) (Cuadro 2). Por lo tanto, puede que efectivamente aspectos anatómicos a nivel de pólipo estén siendo una limitación estructural para el almacenamiento de material reproductivo.

Ahora bien, si la limitación espacial constituyera una de las causas por la cual *Pocillopora* spp. no es capaz de generar mayor cantidad de oocitos por pólipo, sería de esperar que, por lo tanto, ocurriera algún tipo de iteración colonial (Hall & Hughes, 1996), con el fin de aumentar la producción de pólipos fértiles en toda la colonia. Sin embargo, este fenómeno no fue el observado, lo que parece ser consistente con la poca integración colonial mencionada anteriormente. Sin embargo, también surge la necesidad de realizar estudios extensivos enfocados en la influencia y mecanismos fisiológicos de la integración colonial sobre aspectos reproductivos.

Cuadro 2. Valores de fecundidad de las colonias (número de oocitos por pólipo) reportados para diversas especies pertenecientes a la familia Pocilloporidae para distintas regiones.

| Familia | Especie | Fecundación | Región | Morfología | Tamaño del pólipo (mm) | Número cel/ind | Referencia |
|----------------|-------------------------------|-------------|--------|------------|------------------------|----------------|-----------------------------------|
| Pocilloporidae | <i>Pocillopora</i> spp. | BS | BC | Ramificada | 1* | 0,55 ± 0,3 | Presente estudio |
| | <i>Stylophora pistillata</i> | B | GB | Ramificada | 0,75 | 2,6 ± 0,2 | Hall & Hughes (1996) |
| | <i>Stylophora pistillata</i> | B | GE | Ramificada | 0,7- 3 | 1 - 2 | Shlesinger et al., (1998) |
| | <i>Pocillopora damicornis</i> | BS | GC | Ramificada | - | 2,2 – 6,1 | Glynn et al., (1991) |
| Acroporidae | <i>Pocillopora damicornis</i> | BS | BE | Ramificada | - | 12 - 15 | Rodríguez-Troncoso et al., (2011) |
| | <i>Acropora hyacinthus</i> | BS | GB | Plana | 1 | 4,5 – 6,4 | Hall & Hughes (1996) |

BS: Broadcast Spawner; B: Brooder; BC: Bahía Culebra, Golfo de Papagayo; GB: Gran Barrera, Australia; GE: Golfo Eilat, Mar Rojo; GC: Golfo de Chiriquí, Panamá; BE: Bahía La Entrega, Pacífico Mexicano. * (Palardy et al., 2005)

La condición de baja fecundidad determinada en este estudio es consistente con otros valores similares también reportados para distintas especies pertenecientes a la familia Pocilloporidae como lo es *Stylophora pistillata* en el Mar Rojo, con valores de 1 a 2 oocitos por pólipo. Cabe destacar que esta es una especie categorizada como “brooder”, una de las razones por la cual le atribuye Shlesinger et al. (1998) su baja fecundidad y la elevada talla de los oocitos. *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra podría estar exhibiendo algunas características de incubador siendo categorizado previamente en este estudio como desovador. Glynn et al. (1991) también determinó valores de fecundidad relativamente bajos, de 2,2 a 6 oocitos por pólipo para el caso de *P. damicornis*. Sin embargo, también es importante señalar la remarcable diferencia de fecundidad

para esa misma especie en la costa Sur del Pacífico Mexicano, con valores de hasta 15 oocitos por pólipo (Rodríguez et al., 2011) (Cuadro 2).

Un último factor relevante en cuanto a la fecundidad, particularmente de *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra, es la capacidad de maduración asincrónica previamente reportada para este género (Chávez & Reyes, 2007) y, por lo tanto, la concentración de oocitos inmaduros dentro de la cavidad gástrica; condición también observada por Rinkevich & Loya (1979) en *S. pistillata*. Esta especie se caracteriza por poseer una fecundidad excepcionalmente baja (~1 oocito por pólipo) debido en gran parte a su capacidad de fagocitar o absorber oocitos con el fin de asegurar la supervivencia de aquellos en estadios de maduración más avanzados. La composición lipídica de los oocitos en estadios I y II de maduración documentada para dos especies de gorgonias, resultó ser hasta de un 21 % de ésteres cerosos, los cuales se visualizan mayormente en forma de pequeñas vacuolas o gotas dentro de los mismos, representando una importante fuente de energía para el organismo (Lin et al., 2012; Okubo et al., 2020).

Rinkevich & Loya (1979) sugieren que la fagocitosis de hasta 20 oocitos suele ser más común en especies con morfología ramificada cuyos oocitos se encuentran en la cavidad gástrica, como es el caso de *Pocillopora* spp. Por lo que, en base a esto, es posible hipotetizar que la continua presencia de oocitos aún en estadios previtelogénicos (Figura 8A), pudo promover la metabolización de dichos huevos de menor tamaño como un mecanismo para mantener la reproducción bajo condiciones adversas o de afloramiento como las presentes en enero y febrero 2023 (Figura 11A y 11B), provocando así, una disminución en el número de oocitos por mesenterios y por consecuente, por pólipo.

La máxima fecundidad ocurrió en agosto 2022 y mayo 2023 a una temperatura promedio de 29,2°C y 28,8°C (Figura 11A), con una disminución paulatina a partir de julio 2023, mes en el que se comenzaron a observar los primeros indicios del cuarto evento de blanqueamiento masivo reportado oficialmente por la NOAA a un nivel de alerta 5 (NOAA/CRW, 2024; Reimer et al., 2024). Si bien los impactos del Fenómeno de El Niño se acrecientan cuando sucede un aumento prolongado en la temperatura sobrepasando el umbral óptimo (Wicks et al., 2010), los efectos moderados de este evento a corto plazo cuando las temperaturas aún no son tan elevadas pueden promover la actividad reproductiva de los corales especialmente en las familias Pocilloporidae, Agariicidae y Poritidae (Feingold, 2011). Cabe resaltar que el presente estudio abarcó ambos

eventos, iniciando con el Fenómeno de La Niña a partir de diciembre 2022 y culminando con el Fenómeno del Niño en junio-julio 2023, la prevalencia de estas temperaturas extremas generan un estrés oxidativo severo en el organismo, que ocasiona a su vez, fallos en el fotosistema II y la proteína D1 asociada al mismo (Warner et al., 1999), dichos efectos negativos se comenzaron a observar a partir de julio 2023 con disminuciones considerables de la fecundidad colonial (Figura 11A).

5. Conclusiones

- *Pocillopora* spp. en Bahía Culebra exhibió una estrategia reproductiva de tipo hermafrodita simultánea con una continua reserva de oocitos maduros y un desarrollo asincrónico. Esta última característica puede favorecer la ocurrencia de múltiples desoves periódicos (“split spawnings”) dentro un mismo ciclo reproductivo, fenómeno que se sugiere, puede ocurrir como un mecanismo para no invertir la totalidad de los recursos en un solo evento de desove masivo, en donde las tasas de depredación y la competencia por asentamiento larval pueden ser mayores.
- La reabsorción de los oocitos inmaduros dentro de la cavidad gástrica, si bien es una hipótesis, podría constituir una alternativa de máximo aprovechamiento energético para continuar la reproducción aún en condiciones poco favorables como lo puede ser el afloramiento costero característico de Bahía Culebra.
- De igual manera, aun cuando la actividad reproductiva fue relativamente constante, es remarcable señalar la fecundidad por colonia extremadamente baja obtenida en este estudio, la cual puede estar asociada a diversos factores estructurales y anatómicos del pólipo. No obstante, el elevado porcentaje de pólipos infértiles a lo largo de todo un ciclo reproductivo podría indicar que la inversión de energía y recursos está siendo redireccionada más hacia el aumento en el tamaño de los oocitos maduros, más no así en la abundancia de estos, así como en otros aspectos no necesariamente reproductivos (crecimiento, protección, defensa).
- Asimismo, debido a la ausencia de larvas plánulas dentro de la cavidad y a las características oceanográficas que presenta Bahía Culebra, se infirió que *Pocillopora* spp. se comporta como un desovador o bien “broadcast spawner”, consistente con otros reportes del PTO, favoreciendo una mayor dispersión larval.
- Finalmente, cabe resaltar la importancia de toda la información proporcionada en el presente estudio para sentar las primeras bases en cuanto a la reproducción sexual de *Pocillopora* spp. en el Pacífico Norte de Costa Rica y así, fortalecer el proyecto de conservación coralina actualmente presente en Bahía Culebra, generando una restauración basada también en la reproducción sexual y en un futuro cercano, promover la utilización de técnicas de propagación sexual y reproducción asistida.

6. Recomendaciones

- Es relevante tomar en consideración que, si bien los desoves divididos aquí propuestos constituyen una hipótesis basada en las muestras histológicas analizadas, el desove per se aún no ha sido captado *in situ* en el PTO, por lo que, llevar a cabo un monitoreo y seguimiento de las colonias más prolongado, podría ayudar a elucidar más específicamente la periodicidad con la que pueden estar ocurriendo estos desoves. Asimismo, aspectos como la morfología de los espermatozoides podrían ser de gran utilidad para reafirmar la fecundación externa presente en *Pocillopora* spp.
- También sería pertinente analizar los índices de fecundidad de distintas secciones de una colonia, con el fin de comparar si existen diferencias en la fecundidad de los márgenes vs la zona media de las ramificaciones.
- Añadir en futuros análisis, la influencia de las fases lunares sobre la actividad reproductiva, así como la concentración de lípidos presentes en los tejidos, lo que resultaría fundamental para determinar el porcentaje de recursos y energía que se está invirtiendo en reproducción.
- De igual manera, como próximos pasos, sería pertinente determinar las tasas de reclutamiento presentes en esta zona de afloramiento para evaluar el asentamiento y dispersión larval, por lo que el anclaje de equipo oceanográfico (ADCP) para la medición de corrientes sería ideal.
- Realizar futuros análisis de ADN ambiental para la detección e identificación de larvas en la columna de agua, así como la estimación de las tasas de reclutamiento en este sitio de afloramiento en particular mediante la colocación de placas *in situ*.
- Es acorde mencionar nuevamente, la relevancia de que esté ocurriendo reproducción sexual en colonias trasplantadas dado que, aunque la restauración por medio de la fragmentación asexual, es una medida eficiente para evitar una posible extinción local, no son la solución definitiva al problema, pues sin una adecuada recombinación genética de alelos, es muy poco probable que las poblaciones logren sobrevivir a largo plazo y en condiciones más severas de cambio climático, es por esta razón que determinar también si existe algún tipo de memoria reproductiva en los fragmentos que se trasplantan sería de gran utilidad en términos de conservación. Del mismo modo, la implementación de reproducción asistida e

inclusive métodos de criopreservación, en conjunto con la utilización de viveros *in situ*, deberían comenzar a considerarse las próximas técnicas pioneras en Costa Rica en cuanto a restauración coralina respecta.

7. Referencias

- Alfaro, E. J., Cortés, J., Alvarado, J. J., Jiménez, C., León, A., Sánchez-Noguera, C., Nivia-Ruiz, J. & Ruiz, E. (2015). Clima y temperatura sub-superficial del mar en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(6), 159. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.20000>
- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Cortés, J., Sánchez-Noguera, C., Jiménez, C. & Guzmán-Mora, A. G. (2018). When conservation can keep up with development's pace: Health status of coral ecosystems in the north pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 66, S280–S308. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i1.33300>
- Alvarado, J. J., Cortés, J., & Reyes-Bonilla, H. (2012). Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Revista de Biología Tropical*, 60(SUPPL. 2), 121–132. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.19975>
- Arias-Godínez, G., Jiménez, C., Gamboa, C., Cortés, J., Espinoza, M. & Alvarado, J. J. (2019). Spatial and temporal changes in reef fish assemblages on disturbed coral reefs, north Pacific coast of Costa Rica. *Marine Ecology*, 40(1), 1995–1996. <https://doi.org/10.1111/maec.12532>
- Baird, A. H., Guest, J. R. & Willis, B. L. (2009). Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 551–571. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120220>
- Bastidas, C., Cróquer, A., Zubillaga, A. L., Ramos, R., Kortnik, V., Weinberger, C., & Márquez, L. M. (2005). Coral mass- and split-spawning at a coastal and an offshore Venezuelan

- reefs, southern Caribbean. *Hydrobiologia*, 541(1), 101–106.
<https://doi.org/10.1007/s10750-004-4672-y>
- Baums, I. B., Baker, A. C., Davies, S. W., Ea, A., Grottoli, G., Kenkel, C. D., Kitchen, S. A., Kuffner, I. B., Lajeunesse, T. C., Matz, M. V., Miller, M. W., Parkinson, J. E., Shantz, A. A., Baums, C. :, Baker, A. C., Davies, S. W., Grottoli, A. G., Kenkel, C. D., Kitchen, S. A., ... Shantz, A. A. (2019). Considerations for maximizing the adaptive potential of restored coral populations in the western Atlantic. *Ecological Applications*, 29(8), e01978.
<https://doi.org/10.1002/EAP.1978>
- Bezy, M.B. (2009) Reproducción sexual y reclutamiento del coral masivo, *Pavona clavus*, en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, Costa Rica. [MSc thesis] Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica, p 151
- Boström-Einarsson, L., Babcock, R. C., Bayraktarov, E., Ceccarelli, D., Cook, N., Ferse, S. C. A., Hancock, B., Harrison, P., Hein, M., Shaver, E., Smith, A., Suggett, D., Stewart-Sinclair, P. J., Vardi, T., & McLeod, I. M. (2020). Coral restoration. A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *Plos One*, 15(1), e0226631.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226631>
- Buck-Wiese, H., Burgués, I., Medrano, A., Navarrete-Fernandez, T., Garcia, M. & Wieters, E. A. (2018). Patterns in sexual reproduction of the dominant scleractinian corals at Rapa Nui (Easter Island): *Pocillopora verrucosa* and *Porites lobata*. *Aquatic Biology*, 27, 1–11.
<https://doi.org/10.3354/ab00691>
- Campos-Vázquez, A. (2014). *Ciclo reproductivo de los corales Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander, 1786) y Pocillopora meandrina (Dana, 1846) en Isla Gaviota, Bahía de La Paz,*

- México*. [MSc. Thesis]. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Baja California Sur, México.
- Cardiff, R., Miller, C., Munn, R. (2014). Manual hematoxylin and eosin staining of mouse tissue sections. *Cshprotocols.Cshlp.Org*. <https://doi.org/10.1101/pdb.prot073411>
- Carpizo-Ituarte, E., Vizcaíno-Ochoa, V., Chi-Barragán, G., Tapia-Vázquez, O., Cupul-Magaña, A. L., & Medina-Rosas, P. (2011). Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 37(1), 97–112.
- Castrillón-Cifuentes, A. L., Muñoz, C. G., & Zapata, F. A. (2015). Reproductive patterns of the coral *Pocillopora damicornis* at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. *Marine Biology Research*, 11(10), 1065–1075. <https://doi.org/10.1080/17451000.2015.1056798>
- Charles Sheppard. (2021). *The Biology of Coral Reefs*. Princeton University Press.
- Chávez-Romo, H., & Reyes-Bonilla, H. (2007). Sexual reproduction of the coral *Pocillopora damicornis* in the southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 33(4), 495–501.
- Chen, C. J., Chen, W. J., Shikina, S., Denis, V., & Chang, C. F. (2020). The plasticity of gonad development of sexual reproduction in a scleractinian coral, *Porites lichen*. *General and Comparative Endocrinology*, 285. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.113270>
- Chornesky, E. A., & Peters, E. C. (1987). Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. *The Biological Bulletin*, 172(2), 161–177. <https://doi.org/10.2307/1541790>
- Combillet, L., Fabregat-Malé, S., Mena, S., Marín-Moraga, J. A., Gutierrez, M., & Alvarado, J. J. (2022). *Pocillopora* spp. Growth analysis on restoration structures in an Eastern Tropical Pacific upwelling area. *PeerJ*, 10, e13248. <https://doi.org/10.7717/peerj.13248>

- Combosch, D. J., & Vollmer, S. V. (2013). Mixed asexual and sexual reproduction in the Indo-Pacific reef coral *Pocillopora damicornis*. *Ecol Evol* 3: 3379–3387. doi: 10.1002/ece3.721
- Comizzoli, P., Brown, J. L., & Holt, W. V. (Eds.). (2019). *Reproductive Sciences in Animal Conservation*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-23633-5>
- Cortés, J. (Ed.). (2003). *Latin American coral reefs* (1st ed). Elsevier.
- Cortés, J., & Guzmán, H. (1998). Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica: Descripción, distribución geográfica e historia natural de los corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. *Revista de Biología Tropical*, 46(1), 55–92.
- De Putron, S. J., & Ryland, J. S. (2009). Effect of seawater temperature on reproductive seasonality and fecundity of *Pseudoplexaura porosa* (Cnidaria: Octocorallia): latitudinal variation in Caribbean gorgonian reproduction. *Invertebrate Biology*, 128(3), 213–222. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2009.00170.x>
- Diah Permata, W., Kinzie, R. A., & Hidakal, M. (2000). *Histological studies on the origin of planulae of the coral Pocillopora damicornis*.
- Fabregat-Malé, S., Mena, S., & Alvarado, J. J. (2023). Nursery-reared coral outplanting success in an upwelling-influenced area in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 71(S1), e54879. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71iS1.54879>
- Fabregat-Malé, S., Mena-González, S., Quesada-Perez, F., & Alvarado, J. J. (2024). Testing the feasibility of coral nurseries in an upwelling area in the North Pacific of Costa Rica. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1400026. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1400026>

- Feingold, J.S. (2011). El Niño, La Niña, and ENSO. In: Hopley, D. (eds) Encyclopedia of Modern Coral Reefs. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_74
- Fernández-García, C., Cortés, J., Alvarado, J. J., & Nivia-Ruiz, J. (2012). Physical factors contributing to the benthic dominance of the alga *Caulerpa sertularioides* (Caulerpacaeae, Chlorophyta) in the upwelling Bahía Culebra, north Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60, 93-107.
- Fiedler, P. C. (2002). The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(2), 321–338. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00057-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00057-7)
- Foster, T., Heyward, A. J., & Gilmour, J. P. (2018). Split spawning realigns coral reproduction with optimal environmental windows. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03175-2>
- Fox, H. E. (2004). Coral recruitment in blasted and unblasted sites in Indonesia: assessing rehabilitation potential. *Marine Ecology Progress Series*, 269, 131-139.
- Gélin, P., Postaire, B., Fauvelot, C., & Magalon, H. (2017). Reevaluating species number, distribution and endemism of the coral genus *Pocillopora* Lamarck, 1816 using species delimitation methods and microsatellites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109, 430–446. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.018>
- Glynn, P., Gassman, N., Eakin, C., Smith, D., & Guzman, H. (1991). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador) I. Pocilloporidae. In *Marine Biology* (Vol. 109, pp. 355–368).

- Glynn, P. W., Colley, S. B., Gassman, N. J., Mat, J. L., & Black, K. (1996). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*). In *Marine Biology* (Vol. 125, pp. 579–601). Springer-Verlag.
- Glynn, P. W., & Colley, S. B. (2008). Survival of brooding and broadcasting reef corals following large scale disturbances: is there any hope for broadcasting species during global warming. In *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* (pp. 361-365).
- Glynn, P. W., Manzello, D. P. & Enochs, I. C. (2017). Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. Persistence and Loss in a Dynamic Environment. In *Coral Reefs* (Vol. 15, Issue 2). <http://www.springer.com/series/7539>
- Guest, J. R., Baird, A. H., Goh, B. P. L., & Chou, L. M. (2012). Sexual systems in scleractinian corals: An unusual pattern in the reef-building species *Diploastrea heliopora*. *Coral Reefs*, 31(3), 705–713. <https://doi.org/10.1007/S00338-012-0881-4/FIGURES/2>
- Hall, V. R., & Hughes, T. P. (1996). Reproductive Strategies of Modular Organisms: Comparative Studies of Reef-Building Corals. *Ecology*, 77(3), 950–963. <https://doi.org/10.2307/2265514>
- Harii, S., Kayanne, H., Takigawa, H., Hayashibara, T., & Yamamoto, M. (2002). Larval survivorship, competency periods and settlement of two brooding corals, *Heliopora coerulea* and *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 141(1), 39–46. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0812-y>
- Harriott, V. J. (1983). Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 2(3), 151–157. <https://doi.org/10.1007/BF00336721>

- Harrison, P.L. (2011). Sexual Reproduction of Scleractinian Corals. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (eds) *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_6
- Jiménez, C. (2007). Arrecifes coralinos ¿víctimas de los cambios. *Ambientico*, 171, 5-7.
- Jiménez, C. (2001). Seawater temperature measured at the surface and at two depths (7 and 12 m) in one coral reef at Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 49(S2), 153-161.
- Jiménez, C., & Cortés, J. (2003). Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 187-198.
- Knowlton, N., Brainard, R., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L., Caley, J. (2010). Coral Reef Biodiversity In: *Life in the world's oceans: Diversity, distribution, and abundance*.
- Henley, E. M., Quinn, M., Bouwmeester, J., Daly, J., Lager, C., Zuchowicz, N., Bailey, D. W., & Hagedorn, M. (2022). Contrasting reproductive strategies of two Hawaiian Montipora corals. *Scientific Reports*, 12(1), 12255. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16032-6>
- Hirose, M., Kinzie, R., & Hidaka, M. (2000). Early development of zooxanthella-containing eggs of the corals *Pocillopora verrucosa* and *P. eydouxi* with special reference to the distribution of zooxanthellae. *The Biological Bulletin*, 199(1), 68–75. <https://doi.org/10.2307/1542708>
- Li, X., Hu, Z. Z., McPhaden, M. J., Zhu, C., & Liu, Y. (2023). Triple-Dip La Niñas in 1998–2001 and 2020–2023: Impact of mean state changes. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 128(17), e2023JD038843. <https://doi.org/10.1029/2023JD038843>
- Lin, CH., & Nozawa, Y. (2023) The influence of seawater temperature on the timing of coral spawning. *Coral Reefs* 42, 417–426. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02349-9>

- Lin, C., Wang, L., Fan, T., Kuo, F. (2012) Lipid Content and Composition during the Oocyte Development of Two Gorgonian Coral Species in Relation to Low Temperature Preservation. *PLoS ONE* 7(7): e38689. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038689>
- Liu, C. (2024). The bioenergetics response of the coral *Pocillopora damicornis* to temperature changes during its reproduction stage. *Marine Environmental Research*.
- Lueg, J. R., Moulding, A. L., Kosmynin, V. N., & Gilliam, D. S. (2012). Gametogenesis and Spawning of *Solenastrea bournoni* and *Stephanocoenia intersepta* in Southeast Florida, USA. *Journal of Marine Biology*, 2012, 1–13. <https://doi.org/10.1155/2012/370247>
- Marti-Puig, P., Forsman, Z. H., Haverkort-Yeh, R. D., Knapp, I. S. S., Maragos, J. E., & Toonen, R. J. (2014). Extreme phenotypic polymorphism in the coral genus *Pocillopora*; micro-morphology corresponds to mitochondrial groups, while colony morphology does not. *Bulletin of Marine Science*, 90(1), 211–231. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1080>
- Massé, L. M., Séré, M. G., Smit, A. J., & Schleyer, M. H. (2012). Sexual Reproduction in *Pocillopora damicornis* at High Latitude off South Africa. In *Western Indian Ocean J. Mar. Sci* (Vol. 11, Issue 1, pp. 55–65). <http://eosweb.larc.nasa>.
- Michalek-Wagner, K., & Willis, B. L. (2001). Impacts of bleaching on the soft coral *Lobophytum compactum*. I. Fecundity, fertilization and offspring viability. *Coral Reefs*, 19(3), 231–239. <https://doi.org/10.1007/s003380170003>
- Mora-Pérez, M. G. (2005). *Biología reproductiva del coral Porites panamensis Verrill 1866 (Anthozoa: Scleractinia), en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México* [MSc. Thesis] Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Baja California Sur, México.

- NOAA/CRW. (2024) Daily Global 5km Satellite Coral Bleaching Heat Stress Alert Area. Version 3.1, Released 1 Aug 2018. https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index_5km_baa-max-7d.php. Accessed 15 Apr 2024
- Okubo, N., Motokawa, T., & Omori, M. (2007). When fragmented coral spawn? Effect of size and timing on survivorship and fecundity of fragmentation in *Acropora formosa*. *Marine Biology*, 151(1), 353–363. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0490-2>
- Okubo, N., Nakano, Y., & Mita, M. (2020). Lipid composition of gametes in scleractinian reef-building corals: wax-esters generate buoyancy for the gametes, *Invertebrate Reproduction & Development*, 64:4, 291-295, DOI: 10.1080/07924259.2020.1815875
- Omori, M. (2019): Coral restoration research and technical developments: what we have learned so far, *Marine Biology Research*, DOI: 10.1080/17451000.2019.1662050
- Palardy, J., Grottoli, A., & Matthews, K. (2005). Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. *Marine Ecology Progress Series*.
- Patton, J. S., Abraham, S., & Benson, A. A. (1977). Lipogenesis in the intact coral *Pocillopora capitata* and its isolated zooxanthellae: Evidence for a light-driven carbon cycle between symbiont and host. *Marine Biology*, 44(3), 235–247. <https://doi.org/10.1007/BF00387705>
- Pinzón J. H., Sampayo E., Cox E., Chauka L. J., Chen C. A., Voolstra C. R., et al. (2013). Blind to morphology: genetics identifies several widespread ecologically common species and few endemics among Indo-Pacific cauliflower corals (*Pocillopora*, Scleractinia). *J. Biogeogr.* 40, 1595–1608. doi: 10.1111/jbi.12110

- Porter, J. W. (1976). Autotrophy, Heterotrophy, and Resource Partitioning in Caribbean Reef-Building Corals. *The American Naturalist*, 110(975), 731–742.
<https://doi.org/10.1086/283100>
- Randall, C. J., Negri, A. P., Quigley, K. M., Foster, T., Ricardo, G. F., Webster, N. S., Bay, L. K., Harrison, P. L., Babcock, R. C., & Heyward, A. J. (2020). Sexual production of corals for reef restoration in the Anthropocene. *Marine Ecology Progress Series*, 635, 203–232.
<https://doi.org/10.3354/MEPS13206>
- RStudio Team. (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, EE. UU.
<http://www.rstudio.com/>
- Reimer, J. D., Peixoto, R. S., Davies, S. W., Traylor-Knowles, N., Short, M. L., Cabral-Tena, R. A., Burt, J. A., Pessoa, I., Banaszak, A. T., Winters, R. S., Moore, T., Schoepf, V., Kaullysing, D., Calderon-Aguilera, L. E., Wörheide, G., Harding, S., Munbodhe, V., Mayfield, A., Ainsworth, T., ... Voolstra, C. R. (2024). The Fourth Global Coral Bleaching Event: Where do we go from here? *Coral Reefs*, 43(4), 1121–1125.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>
- Richmond, R. H. (1987). Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 93(4), 527–533.
<https://doi.org/10.1007/BF00392790>
- Richmond, R., & Hunter, C. (1990). Reproduction and recruitment of corals: Comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 60, 185–203. <https://doi.org/10.3354/meps060185>

- Rinkevich, B., & Loya, Y. (1979). The Reproduction of the Red Sea Coral *Stylophora pistillata*. I. Gonads and Planulae. *Marine Ecology Progress Series*, *1*, 133–144. <https://doi.org/10.3354/meps001133>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Leyte-Morales, G. E., Chi-Barragán, G., & Tapia-Vázquez, O. (2011). *Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific*. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1765-9>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Pettay, D. T., Warner, M. E., & Cupul-Magaña, A. L. (2014). The effects of an abnormal decrease in temperature on the Eastern Pacific reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *Marine Biology*, *161*(1), 131–139. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2322-5>
- Romero-Torres, M., Acosta, A., & Treml, E. A. (2017). The regional structure of spawning phenology and the potential consequences for connectivity of coral assemblages across the Eastern Tropical Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, *74*(3), 613–624. <https://doi:10.1093/icesjms/fsw218>
- Salas-Moya, C., Fabregat-Malé, S., Vargas-Castillo, R., Valverde, J. M., Vázquez-Fallas, F., Sibaja-Cordero, J., & Alvarado, J. J. (2021). *Pocillopora* cryptofauna and their response to host coral mortality. *Symbiosis*, *84*(1), 91–103. <https://doi.org/10.1007/S13199-021-00771-7/FIGURES/4>
- Sánchez-Noguera, C., Stuhldreier, I., Cortés, J., Jiménez, C., Morales, Á., Wild, C., & Rixen, T. (2018). Natural ocean acidification at Papagayo upwelling system (north Pacific Costa Rica): Implications for reef development. *Bg.Copernicus.Org*, *15*, 2349–2360. <https://doi.org/10.5194/bg-15-2349-2018>

- Santiago-Valentín, J. D., Colley, S. B., Glynn, P. W., Cupul-Magaña, A. L., López-Pérez, R. A., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Benítez-Villalobos, F., Bautista-Guerrero, E., Zavala-Casas, D. A., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2018). Regional and species specific sexual reproductive patterns of three zooxanthellate scleractinian corals across the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, *39*(2), e12497. <https://doi.org/10.1111/MAEC.12497>
- Santiago-Valentín, J. D., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., López-Pérez, A., & Cupul-Magaña, A. L. (2020). Settlement ecology of scleractinian corals of the Northeastern Tropical Pacific. *Coral Reefs*, *39*(1), 133–146. <https://doi.org/10.1007/S00338-019-01872-Y/TABLES/4>
- Santiago-Valentín, J. D., Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Benítez-Villalobos, F., Torres-Hernández, P., & López-Pérez, A. (2015). Reproductive pattern of the reef-building coral *Pavona gigantea* (Scleractinia: Agariciidae) off southwestern Mexico. *Ciencias Marinas*, *41*(3), 233–246. <https://doi.org/10.7773/CM.V41I3.2482>
- Shlesinger, Y., Goulet, T. L., & Loya, Y. (1998). Reproductive patterns of scleractinian corals in the northern Red Sea. *Marine Biology*, *132*(4), 691–701. <https://doi.org/10.1007/s002270050433>
- Sier, C. J. S., & Olive, P. J. W. (1994). Reproduction and reproductive variability in the coral *Pocillopora verrucosa* from the Republic of Maldives. In *Marine Biology* (Vol. 118, pp. 713–722).
- Soong, K., & Lang, J. C. (1992). Reproductive Integration in Reef Corals. *The Biological Bulletin*, *183*(3), 418–431. <https://doi.org/10.2307/1542018>
- Stearns, S. C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology*, *51*(1), 3–47. <https://doi.org/10.1086/409052>

- Steiner, S. C. (1993). Comparative ultrastructural studies on scleractinian spermatozoa (Cnidaria, Anthozoa). In *Zoomorphology* (Vol. 113, pp. 129–136). Springer-Verlag.
- Steiner, S. C. C., & Cortés, J. (1996). Spermatozoan ultrastructure of scleractinian corals from the eastern Pacific: Pocilloporidae and Agariciidae. In *Coral Reefs* (Vol. 15, pp. 143–147).
- Stoddart, J. A. (1983). Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 76(3), 279–284. <https://doi.org/10.1007/BF00393029>
- Stoddart, J. A., & Black, R. (1985). Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Ecology-Progress Series Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23, 153–164.
- Stranges, S., Cuervo-Robayo, A. P., Martínez-Meyer, E., Morzaria-Luna, H. N., & Reyes-Bonilla, H. (2019). Potential changes in the distribution of the genus *Pocillopora* (Anthozoa: Scleractinia) in the Eastern Tropical Pacific under climate change scenarios. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(2). <https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2019.90.2696>
- Stuhldreier, I., Sánchez-Noguera, C., Rixen, T., Cortés, J., Morales, A., & Wild, C. (2015). Effects of Seasonal Upwelling on Inorganic and Organic Matter Dynamics in the Water Column of Eastern Pacific Coral Reefs. *PLOS ONE*, 10(11), e0142681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142681>
- Torres, A. F., Forsman, Z. H., & Ravago-Gotanco, R. (2020). Shifts in coral clonality along a gradient of disturbance: Insights on reproduction and dispersal of *Pocillopora acuta*. *Marine Biology* 2020 167:11, 167(11), 1–18. [https://doi.org/10.1007/S00227-020-03777-](https://doi.org/10.1007/S00227-020-03777-9)

- Torres, A. F., & Ravago-Gotanco, R. (2018). Rarity of the “common” coral *Pocillopora damicornis* in the western Philippine archipelago. *Coral Reefs*, 37(4), 1209–1216. <https://doi.org/10.1007/S00338-018-1729-3/FIGURES/3>
- Veron, J. (2002). *New species described in Corals of the World* (Vol. 11). Townsville: Australian Institute of Marine Science.
- Villanueva, R. D., Yap, H. T., & Montaña, M. N. E. (2008). Timing of planulation by pocilloporid corals in the northwestern Philippines. *Marine Ecology Progress Series*, 370, 111–119. <https://doi.org/10.3354/meps07659>
- Vollmer, A. A. (2018). *Rare Parthenogenic Reproduction in a Common Reef Coral, Porites astreoides*.
- Waller, R.G., Stone, R.P., Johnstone, J., Mondragon, J. (2014) Sexual Reproduction and Seasonality of the Alaskan Red Tree Coral, *Primnoa pacifica*. PLoS ONE 9(4): e90893. [doi:10.1371/journal.pone.0090893](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090893)
- Warner, M. E., Fitt, W. K., & Schmidt, G. W. (1999). Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(14), 8007-8012.
- Wicks, L. C., Hill, R., & Davy, S. K. (2010). The influence of irradiance on tolerance to high and low temperature stress exhibited by *Symbiodinium* in the coral, *Pocillopora damicornis*, from the high-latitude reef of Lord Howe Island. *Limnology and Oceanography*, 55(6), 2476–2486. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.6.2476>

8. Anexos

8.1. Caracterización de los estadios gonádicos de *Pocillopora* spp.

Los estadios de maduración entre las distintas especies de corales escleractinios presentes en el PTO, difieren en muy pocos aspectos morfológicos, principalmente en la coloración y el diámetro de los oocitos (Glynn et al., 2017). Por lo tanto, como existe tal similitud, se prosigue a describir los estadios de maduración establecidos para *Pocillopora* spp., considerado el género clave en este estudio basado en las observaciones de Glynn et al. (1991) y Castrillón et al. (2015).

En el caso de la ovogénesis, inicia en el estadio I, en donde los pequeños oocitos (10-20 μ m) poseen núcleo agrandado y se ubican en los mesenterios. En el estadio II, los oocitos aumentan en diámetro (20-40 μ m), los cuales se desplazan dentro de la mesoglea y comienzan a presentar citoplasma. En el estadio III, los oocitos comienza a aumentar significativamente de tamaño (40-80 μ m) debido a la acumulación de vitelo de tipo granular dentro del citoplasma y el núcleo se comienza a movilizar hacia la periferia de la célula. El estadio IV, corresponde al último estadio en donde los oocitos alcanzan su tamaño máximo aproximadamente de 100 μ m y adquieren una coloración más oscura, el núcleo se encuentra completamente en la periferia y tiende a ser fusiforme, además, se hacen visibles las endosimbiontes dentro del ooplasma (Glynn et al., 1991; Castrillón et al., 2015).

El proceso de espermatogénesis comienza en el estadio I en donde los espermarios corresponde a células intersticiales agrupadas en sacos muy reducidos. En el estadio II el núcleo aumenta de tamaño y los espermarios se convierten en espermátocitos primarios. Ya para el estadio III, aumenta considerablemente el número de espermátidas y se hace visible el lumen. Los espermatozoides con flagelos alocados hacia el centro del saco se observan en el estadio IV (Glynn et al., 1991).

9. Fuentes de financiamiento

Esta investigación fue realizada gracias al financiamiento del Centro de Investigaciones del Mar y Limnología (CIMAR) asociado a los proyectos B9089 (Cultivo de corales para la restauración de arrecifes y comunidades coralinas del Pacífico de Costa Rica) y 98527 (Conservación de los ambientes arrecifales de Bahía Culebra y alrededores), así como a la otorgación del Fondo para el Fortalecimiento de Capacidades Estudiantes en la Extensión Universitaria (FOCAES) de la Universidad Nacional durante un período de 6 meses en el año 2023, y al convenio con Península Papagayo, quienes también aportaron gran parte del financiamiento para las giras realizadas en este proyecto.

10. Conflictos de interés

No se presentó ningún tipo de conflicto de interés a la hora de la realización del presente estudio.