



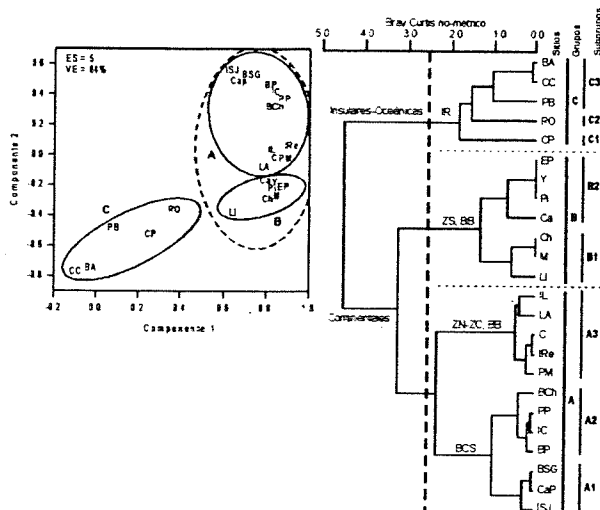
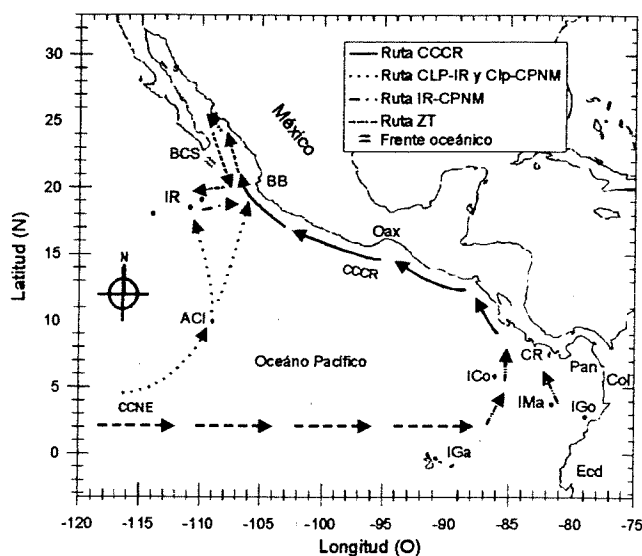
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

POSGRADO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

**"ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE CORAL HERMATÍPICO DEL
PACÍFICO NORTROPICAL MEXICANO"**



TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS EN
OCEANOGRAFÍA COSTERA**

PRESENTA:

BIÓL. FABIÁN ALEJANDRO RODRÍGUEZ ZARAGOZA

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

ABRIL DEL 2001



**"ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE CORAL HERMATÍPICO DEL
PACÍFICO NORTROPICAL MEXICANO"**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS EN
OCEANOGRAFÍA COSTERA**

Presenta:

Biól. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

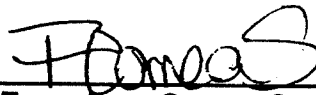
Aprobada por:



**Dr. José Domingo Carriquiry Beltrán
DIRECTOR**



**Dr. Eduardo Santamaría del Angel
SINODAL PROPIETARIO**



**Dr. Francisco Correa Sandoval
SINODAL PROPIETARIO**

Ensenada, Baja California, México

Abril del 2001

***A mi esposa (Ofelia) e hija (Eugenia),
por que ellas son lo que siempre quise.***

Agradecimientos:

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONAyCT), por otorgarme la beca-crédito número 128320 para realizar estudios de maestría.
- A la Universidad Autónoma de Baja California, a la Facultad de Ciencias Marinas y al Instituto de Investigaciones Oceanológicas.
- Al Dr. José Domingo Carriquiry Beltrán, por ser mi tutor y director de tesis. Por brindarme el apoyo económico para la realización del trabajo de campo. Por su amistad, confianza y enseñanza.
- Al Dr. Eduardo Santamaría del Ángel y Dr. Francisco Correa Sandoval (sinodales de esta tesis) por sus atenciones, comentarios y sugerencias hacia este trabajo. Además, por su amistad y enseñanzas como mis maestros durante la maestría.
- Al M. en C. Amílcar Levi Cupul Magaña, que si no hubiera sido por a él no habría desarrollado este trabajo. Por la información de Bahía de Banderas, su amistad y por enrolarme en esta línea de investigación.
- Al M. en C. Héctor Reyes Bonilla y al Biól. Mar. Víctor Hugo Ramírez Beltrán, por la información de la riqueza de especies y de la estructura comunitaria de las siete localidades de Baja California Sur.
- A mi esposa Ofelia Vargas Ponce por su amor, apoyo, y por querer compartir su vida junto a la mía.
- A mi hija Eugenia Rodríguez Vargas, tan solo por su existencia.
- A mis padres (Héctor y Rosalba) y hermanos (Héctor, Oscar, Lorena, Hugo, Rosa) por su cariño y apoyo incondicional.
- A los Perrones Inc.: Jorge Fonseca, Sinhue Torres, Pedro Medina y Carlos Peynador, por la amistad más sincera, por lo que vivimos juntos y por toda la ayuda que me brindaron, tanto en mi trabajo de tesis como personal.
- A la familia Vargas Ponce, por su amistad y por que siempre velaron por mi esposa e hija durante mi ausencia debida a la maestría.
- Al personal de la Facultad de Ciencias Marinas y a los Maestros del posgrado de la misma.
- A mis compañeros de la maestría.
- A Lorax Consultores.
- A mis amigos de Puerto Vallarta, Guadalajara y Ahualulco.
- A la ciudad de Ensenada, Baja California.
- Y a todas las personas que de alguna manera aportaron un granito de arena hacia este trabajo.

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE CORAL HERMATÍPICO DEL PACÍFICO NORTROPICAL MEXICANO

Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

Resumen

Los arrecifes de coral del Pacífico Mexicano (PM) son considerados entre los más importantes del Pacífico Oriental Tropical (POT). Los desarrollos más importantes en esta región están localizados sobre la Costa Este de Baja California Sur (BCS), Bahía de Banderas (BB), Islas Revillagigedo (IR) y Oaxaca. Su presencia en estas áreas obedece a la existencia de las condiciones oceanográficas y geomorfológicas adecuadas para la construcción de diferentes tipos de desarrollos coralinos. Las áreas de BCS, BB e IR, ubicadas en la región del Pacífico Nortropical Mexicano (PNTM), son el objeto de estudio de este trabajo por que en ellas existe el mayor número de comunidades de coral y de especies coralinas del PM. Estudios previos en el PNTM han aportado importante información sobre la taxonomía y distribución geográfica de las especies; sin embargo, de algunos lugares sólo se cuenta con descripciones cualitativas de estos ecosistemas marinos. Hoy día se ignora el estado de salud de los mismos, y cuales son los factores que inciden o influyen su desarrollo en toda esta región del PM. Con el objetivo de determinar la estructura de las comunidades de coral del PNTM, se realizaron transectos cuantitativos en 24 sitios de muestreo; se estimó la riqueza de especies, cobertura de coral vivo y diversidad (Shannon-Wiener). Estos parámetros se analizaron estadísticamente para identificar diferencias entre las localidades, y para encontrar asociaciones cualitativas y cuantitativas entre ellos. Los resultados indican que las IR poseen la mayor riqueza coralina (23 especies), con una cobertura de coral (25.7%-42.2%) y

de diversidad alta ($H' = 0.55 - 0.82$). Lo anterior se debe a que este archipiélago tiene condiciones oceanográficas más favorables para los corales, y además, esta sujeto a disturbios generados por huracanes, lo que impide la dominancia de algunos corales, como los pocilopóridos, sobre los demás. Por otro lado, los arrecifes costeros de BCS y BB, los sitios con mayor desarrollo de coral presentan valores de cobertura entre 22.9% y 53.9%, pero con una baja diversidad ($H' = 0.25 - 0.40$), debido a condiciones ambientales homogéneas y a la monopolización de *Pocillopora verrucosa* ó *Pocillopora damicornis*. Por el contrario, los sitios con menor desarrollo de corales (Isla Cerralvo, Punta Perico y los de la zona sur de BB) muestran valores de cobertura coralina baja (1.5%-8.6%), pero de diversidad alta ($H' = 0.46 - 0.72$). La diferencia se debe a que estas localidades están sujetas a condiciones ambientales extremas, como son: pendientes abruptas, una exposición considerable al oleaje y efectos de surgencias. Las asociaciones faunísticas obtenidas tanto por índices de correlación cualitativa como cuantitativa indican la existencia de tres grupos: el primero separa a las IR como una subprovincia faunística, que presenta especies indopacíficas exclusivas de estas islas; el segundo esta compuesto por los sitios de BCS y la zona norte de BB, en donde existe una moderada riqueza de especies, representando los desarrollos de coral más importantes de la parte continental del PNTM, en los que *Pocillopora* domina; y el tercero, lo constituyen los sitios de la zona sur de BB, en donde existen una riqueza de especies baja y una abundancia alta de *Porites*, siendo estos lugares donde se presentan las condiciones más severas para los corales. Por último, al comparar las comunidades de coral del PNTM con otras del POT, se evidencia que en conjunto poseen la mayor riqueza de corales (28 especies); y sus valores de cobertura de coral y de diversidad se consideran entre los más altos de toda esta región biogeográfica.

Contenido

Resumen.....	i
Contenido.....	iii
Lista de figuras.....	v
Lista de tablas.....	vi
1.- Introducción.....	1
2.- Objetivo general.....	6
2.1- Objetivos particulares.....	6
3.- Materiales y métodos.....	7
3.1.- Área de estudio.....	7
3.2.- Método.....	9
3.2.1.- Trabajo de campo.....	9
3.2.2.- Análisis de datos.....	12
3.3.- Definición de algunos términos utilizados en este trabajo.....	15
4.- Resultados.....	16
4.1- Análisis biogeográfico de la distribución de las especies coralinas.....	16
4.1.1.- Riqueza de especies.....	16
4.1.2.- Distribución de especies (amplia o restringida).....	20
4.1.3.- Asociación cualitativa de los sitios.....	20
4.2.- Estructura de la comunidad.....	22
4.2.1.- Desarrollos arrecifales.....	22
4.2.2.- Cobertura de coral vivo.....	24
4.2.3.- Diversidad de especies.....	28
4.2.4.- Asociación cuantitativa de los sitios.....	28
4.- Discusión.....	33
4.1.- Biogeografía.....	33
4.1.1.- Origen de la fauna coralina del PNTM.....	33
4.1.2.- Riqueza de especies.....	38
4.1.3.- Distribución de las especies de coral.....	43
4.1.4.- Asociación cualitativa.....	47
4.1.5.- Comparación con otras áreas del POT.....	50
4.2.- Estructura de la comunidad.....	55
4.2.1.- Grado de desarrollo arrecifal.....	55
4.2.2.- Cobertura de coral.....	59
4.2.2.1.- Islas Revillagigedo.....	59
4.2.2.2.- Baja California Sur.....	62
4.2.2.3.- Bahía de Banderas.....	64
4.2.3.- Diversidad de especies.....	66
4.2.4.- Asociación cuantitativa.....	67
4.2.4.1.- Grupo "I" (BCS y zona norte y centro de BB).....	68
4.2.4.2.- Grupo "II" (zona sur de BB e Islas Marietas).....	71

4.2.4.3.- Grupo "III" (Islas Revillagigedo)	72
4.2.5.- Comparación con otras comunidades de coral del POT	74
4.2.6.- Factores que influyen en la estructura de las comunidades de coral del PNTM.....	79
4.2.6.1.- Depredación.....	79
4.2.6.2.- Disturbios humanos.....	82
4.2.6.3.- Disturbios naturales.....	84
5.- Conclusiones.....	86
A).- Biogeografía	86
B).- Estructura de la comunidad	87
6.- Referencias	89
7.- Apéndice 1	102
7.1- Análisis estadísticos multivariados	102
7.2.- Proceso de datos	103
7.3- Desarrollo del ACP y del AC	104
8.- Apéndice 2	111
9.- Apéndice 3	112
9.1.- Descripción de las comunidades de coral del Pacífico Nortropical Mexicano	112
9.1.1.- Baja California Sur	112
9.1.2.- Bahía de Banderas	115
9.1.3.- Islas Revillagigedo	117

Lista de figuras

Figura 1.- Área de estudio y localización de los sitios de muestreo del PNTM.....	8
Figura 2. Diagrama de los pasos para desarrollar el ACP y el AC de manera conjunta.....	13
Figura 3.- Resultados del ACP y AC cualitativos de los sitios de muestreo del PNTM.....	21
Figura 4.- Resultados del ACP y AC cuantitativos (estructura de la comunidad) de los sitios de muestreo del PNTM.....	29
Figura 5.- Rutas de dispersión coralina hacia el PNTM.....	35
Figura 6. Promedios mensuales para temperatura superficial del mar, y valores promedio anuales para nitratos y fosfatos en cada área de muestreo (BCS, BB, IR) del PNTM.....	40
Figura 7.- Resultados del ACP y AC cualitativos de las principales áreas con desarrollos de coral en el POT.....	54
Figura 8. Dispersograma y dendograma de las variables analizadas en la Tabla 15.....	110

Lista de tablas

Tabla 1.- Ubicación geográfica y códigos de los sitios de muestreo del PNTM.....	10
Tabla 2.- Listado sistemático y códigos de las especies de coral registradas en los sitios de muestreo del PNTM.....	17
Tabla 3.- Especies de coral y su abundancia relativa en cada área donde se desarrollan los corales en el PNTM.....	18
Tabla 4.- Registro, riqueza y distribución de las especies de coral en los sitios de muestreo del PNTM.....	19
Tabla 5.- Caracterización ecológica de los sitios, zonas y áreas de muestreo del PNTM.....	23
Tabla 6.- Resultados estadísticos de las pruebas de Kruskal Wallis para más de dos muestras. Estos análisis se aplicaron para identificar diferencias significativas en el porcentaje de cobertura total de coral entre las áreas con desarrollo coralino, los sitios de muestreo por área y del PNTM.....	25
Tabla 7.- Porcentaje de cobertura de coral por especie para cada sitio de muestreo del PNTM.....	26
Tabla 8.- Resultados estadísticos de las pruebas de bondad de ajuste. Estos análisis se aplicaron para identificar diferencias significativas en el porcentaje de cobertura entre las especies de coral que fueron registradas en los transectos de cada sitio de muestreo del PNTM.....	27
Tabla 9.- Resumen de los parámetros comunitarios de los grupos y subgrupos identificados en el ACP y AC cuantitativos de los sitios de muestreo en el PNTM.....	30
Tabla 10.- Riqueza de especies coralinas hermatílicas (Scleractinia) registrada en distintas áreas del POT.....	51
Tabla 11. Cobertura de coral vivo reciente para los arrecifes, parches y comunidades coralinas del POT.....	75
Tabla 12. Índices de diversidad de especies de Shannon y Wiener (H') para los arrecifes, parches y comunidades coralinas del POT.....	78

Tabla 13. Matriz de correlación de Pearson de los componentes principales contra las variables, la cual se desarrollo en un ACP de tipo numérico.....	108
---	-----

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE CORAL HERMATÍPICO DEL PACÍFICO NORTROPICAL MEXICANO

Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

1.- Introducción

Los arrecifes de coral del Pacífico Oriental Tropical (POT) se encuentran desde el Mar de Cortéz (Golfo de California, México) hasta las costas de Ecuador (Guzmán y Cortés, 1993), así como en algunas islas oceánicas (Birkeland *et al.*, 1975; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1992; Glynn *et al.*, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997). Todos ellos se caracterizan por ser pequeños (algunas hectáreas), con un desarrollo arrecifal pobre y por presentar una distribución discontinua (Glynn y Wellington, 1983; Cortés, 1997). Esto se debe a que las condiciones oceanográficas, climáticas y geomorfológicas del POT, son relativamente marginales para el establecimiento y desarrollo de corales (Glynn y Autl, 2000).

Se ha sugerido en el pasado que los factores que tienen mayor influencia sobre la estructura de la comunidad en los arrecifes del POT son las surgencias (Glynn y Steward, 1973; Glynn, 1977), las tormentas tropicales (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997), el drenaje de ríos permanentes (Glynn y Wellington, 1983), y la presencia de una plataforma continental angosta (Glynn y Autl, 2000). Por esto, los arrecifes se localizan sólo en regiones hidrológicas específicas, donde se conjuntan las condiciones adecuadas para su construcción (Guzmán y Cortés, 1993; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cortés, 1997; Glynn, 1997a).

Otro factor que genera alteraciones en los patrones oceanográficos y climáticos del POT es el evento de El Niño-Oscilación Sureña (ENOS). En

general, durante el ENOS se debilitan los vientos alisios y aumenta el flujo de la Contracorriente Norecuatorial, por lo que existe un aporte considerable de aguas cálidas del Pacífico Central hacia las costas del POT. El cambio se presenta como un incremento en la temperatura superficial del mar, con anomalías positivas que pueden alcanzar hasta 6°C en las costas mexicanas (Carriquiry *et al.*, en prensa). Los corales expuestos a temperaturas altas, por un período de cinco a diez semanas, pueden sufrir blanqueamiento e incluso, mortalidades masivas (Glynn y D'Croz, 1990; Glynn, 1993). Ejemplo de ello, son los registrados durante el ENOS 97-98, en numerosos arrecifes del Medio Este, África Este, Océano Índico, Asia del Sureste y Este, Pacífico Oeste, POT, el Caribe y el Océano Atlántico (Wilkinson, 1999).

Los arrecifes de coral mejor conocidos y más investigados del POT son los de Centroamérica; en particular Costa Rica (Cortés, 1990; Cortés *et al.*, 1994; Guzmán y Cortés, 1989a, 1998), Panamá (Glynn *et al.*, 1972; Guzmán *et al.*, 1991; Glynn y Maté, 1997), Colombia (Birkeland *et al.*, 1975; Glynn *et al.*, 1982) e Islas Galápagos (Glynn y Wellington, 1983; Glynn, 1994). Estos estudios tratan desde la biología de los corales (Guzmán y Cortés, 1989b; Glynn *et al.*, 1991, 1994, 1996) hasta descripciones cuantitativas de sus comunidades (Glynn *et al.*, 1972; Glynn y Wellington, 1983; Cortés, 1990; Glynn y Maté, 1997). Otros evalúan las relaciones ínter e intra-específicas que en ellas ocurren (Glynn, 1985; Guzmán y Robertson, 1989; Guzmán y López, 1991); así como los disturbios naturales y humanos que las afectan (Glynn y Steward, 1973; Glynn, 1976, 1977, 1990, 1994; Cortés y Murillo, 1985; Guzmán *et al.*, 1990; Guzmán y Cortés, 1992).

Por lo anterior, se conoce que los arrecifes de Centroamérica pueden ser contruidos por la interconexión de corales ramosos, sin presentar ninguna cementación (Cortés *et al.*, 1994), ó por corales masivos, que poseen una bioerosión intensa en su base arrecifal (Scott y Risk, 1988), ó no se encuentran fijos al substrato (Cortés, 1990). También, se les puede

catalogar en dos tipos: i) los que se encuentran en lugares protegidos de cambios drásticos de temperatura, lo que les confiere períodos largos de crecimiento (Cortés, 1997) y tasas de acreción altas (Glynn y Macintyre, 1977), con espesores arrecifales de hasta 13.4 m (Guzmán y Cortés, 1993); ii) los que están expuestos a temperaturas extremas (surgencias y ENOS), por lo que tienen una edad mínima y un espesor pobre (Cortés, 1997). De estos últimos, una gran parte posee una riqueza coralina pobre (< 10 especies), cobertura de coral vivo escasa ($< 6\%$) y una diversidad baja ($H' = 0.47$). En algunos arrecifes dañados, aumentó la depredación por organismos coralívoros, y resultó en la merma de las poblaciones de los corales sobrevivientes (Guzmán y Robertson, 1989; Guzmán y Cortés, 1992). De igual forma, el incremento de la bioerosión producida por equinoideos, redujo el espesor de varios arrecifes, al grado de casi desaparecerlos (Glynn, 1988). Todos estos disturbios han disminuido la posibilidad de recuperación de la estructura de estas comunidades de coral y, se cree que pasaran varios siglos antes de que esto suceda (Guzmán y Cortés, 1992).

Los arrecifes de las costas del Pacífico Mexicano (PM), tienen otras condiciones más favorables que las comentadas antes. Presentan una riqueza coralina alta (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), coberturas altas de coral vivo (Reyes-Bonilla, 1993b; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997) y sus estructuras calcáreas alcanzan los 5 m de espesor (Glynn y Leyte-Morales, 1997). Por estas razones, se les ha considerado entre los desarrollos de coral más importantes del POT (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). A la par, estos arrecifes tienen una importancia biogeográfica considerable. En ellos se han identificado especies coralinas endémicas (Reyes-Bonilla, 1993a), así como corales que presentan una afinidad u origen en el Indo-Pacífico, que han sido registrados sólo en esta región (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). También se ha encontrado algunas especies de Centroamérica, que han emigrado y colonizado poco a poco las

costas del PM (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999). Lo mencionado antes, generó un gran interés por describir el origen de la fauna coralina del PM, y por ello, las investigaciones se basan en las patrones biogeográficos de dispersión (Dana, 1975) y vicarianza (McCoy y Heck, 1976; Heck y McCoy, 1978) desarrolladas para el POT.

Los arrecifes de coral del PM se ubican en cuatro áreas principalmente: Costa Este de Baja California Sur (BCS), Bahía de Banderas (BB), Islas Revillagigedo (IR) y Oaxaca. En cada una de ellas se presentan condiciones oceanográficas y geomorfológicas diferentes, lo que les confiere características distintas y únicas para la construcción de arrecifes. Las tres primeras (BCS, BB e IR) se ubican en la región del Pacífico Nortropical Mexicano (PNTM) y son el objeto de estudio de este trabajo, porque en ellas se encuentra el mayor número de especies coralinas y comunidades de coral del PM.

Por otro lado, las áreas de BCS, BB e IR se encuentran en una zona de transición, donde convergen tres grandes corrientes oceánicas con características muy diferentes (Wyrtki, 1965). Por ello, es posible que se generen diferentes rutas de dispersión coralina, lo que incrementa el potencial de migración y amplía la distribución geográfica de las especies de coral. Las IR han sido un área de interés biogeográfico como punto de partida, ó como un grupo de islas de brinco ("stepping stone", en inglés), para la dispersión de especies marinas indopacíficas hacia el continente americano, en particular las costas de BB y BCS.

Entre las investigaciones que se han realizado en los arrecifes de coral del PNTM, se incluyen estudios que versan sobre taxonomía (Reyes-Bonilla, 1992; Ketchum, 1998; López-Pérez, 1998), distribución geográfica de las especies coralinas (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998) y descripciones cualitativas de las comunidades de coral (Reyes-Bonilla, 1993a; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla, 2000).

En algunas localidades, se han realizado trabajos de ecología poblacional (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994, 1999), estructura comunitaria (Reyes-Bonilla, 1993b; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999), reclutamiento coralino (Medina-Rosas, 2000) y los efectos del ENSO (Reyes-Bonilla, 1993c; Cupul-Magaña *et al.*, 1999; Carriquiry *et al.*, en prensa).

En la actualidad no se conoce aún la estructura de las comunidades de coral del PNTM, ni los diversos factores que inciden o influyen en ellas. Por tal motivo, el objeto de este trabajo fue determinar la estructura de las comunidades de coral del PNTM. La información generada con este tipo de estudios sirve para conocer la naturaleza, el estado actual y el funcionamiento de estos ecosistemas marinos (Loya 1976; Sheppard, 1980; Riegl *et al.*, 1995); y permiten identificar la existencia de perturbaciones en su estructura comunitaria (Riegl, 1999).

De manera similar, las investigaciones sobre la estructura de las comunidades de coral permiten generar datos cuantitativos, que las describen de una forma estandarizada y precisa (Dodge *et al.*, 1982), por lo que es posible compararlas. Además, son la base de cualquier estudio ecológico, y son útiles para el desarrollo de propuestas de planes de conservación y manejo y/o programas de monitoreo, dada la importancia biológica y ecológica que los arrecifes coralinos representan para una gran diversidad organismos marinos; así como por el alto valor económico, recreativo y científico que tienen para la humanidad.

2.- Objetivo general

- Describir la estructura de las comunidades de corales hermatípicos del PNTM, en términos ecológicos cuantitativos.

2.1- Objetivos particulares

- Estimar los parámetros ecológicos comunitarios (riqueza de especies, porcentaje de cobertura de coral vivo total, porcentaje de cobertura de coral vivo por especie, diversidad de especies) para cada sitio de muestreo del PNTM.
- Comparar los parámetros ecológicos comunitarios entre las comunidades de coral del PNTM, y con otras encontradas en el POT.
- Identificar si existe alguna asociación cualitativa (riqueza de especies) y cuantitativa (cobertura de coral vivo por especie) entre los sitios de muestreo del PNTM.

3.- Materiales y métodos

3.1.- Área de estudio

Debido a que existen diferencias importantes en las condiciones ambientales, geomorfológicas y oceanográficas en la región bajo estudio en este trabajo, se decidió dividirla en tres áreas básicas: BCS, BB e IR (Fig. 1).

La región de BCS se delimita por Isla San José (24° 49' N, 110° 36' O) al norte, y Bahía Chileno (22° 55' N, 109° 48' O) en el sur (Fig. 1). Su clima es cálido y árido, debido por las montañas peninsulares que separan al Golfo de California del Océano Pacífico, pero es más tropical durante el verano, cuando los vientos introducen humedad del Sur (Merrifield y Winant, 1989). Su plataforma es rocosa y angosta (80 a 100 m de ancho), con escasas desembocaduras de arroyos estacionales (Van Andel, 1964). La temperatura superficial del mar (TSM) varía estacionalmente entre 16°C y 31°C (Robles y Marinone, 1987). Los sitios de muestro en esta área correspondieron a: Isla San José, Bahía Pichilingue, Bahía San Gabriel, Isla Cerralvo, Punta Perico, Cabo Pulmo y Bahía Chileno (Tabla 1, Fig. 1).

El área arrecifal de BB se ubica en el sureste de la boca del Golfo de California (Fig. 1). Se delimita al norte por Careyeros, Nayarit (20° 47' N, 105° 31' O) y al sur por Las Iglesias, Jalisco (20° 28' N, 105° 33' O). Tiene un clima húmedo y su precipitación pluvial por año es de 1200 mm (Reguero y García-Cubas, 1989). La salinidad oscila entre 32.7 y 37.1, y la TSM varía estacionalmente de 20° a 31.1°C (Álvarez y Gaitán, 1994). Las surgencias causan que la termoclina verdadera se presente entre 20-40 m de profundidad, lo que sitúa a la capa de mezcla a una profundidad promedio de 30 m (Wyrki, 1965; Griffiths, 1968; Fiedler, 1992). Estas condiciones se presentan de diciembre a mayo (Álvarez-Borrego, 1983; Zuria-Jordan *et*

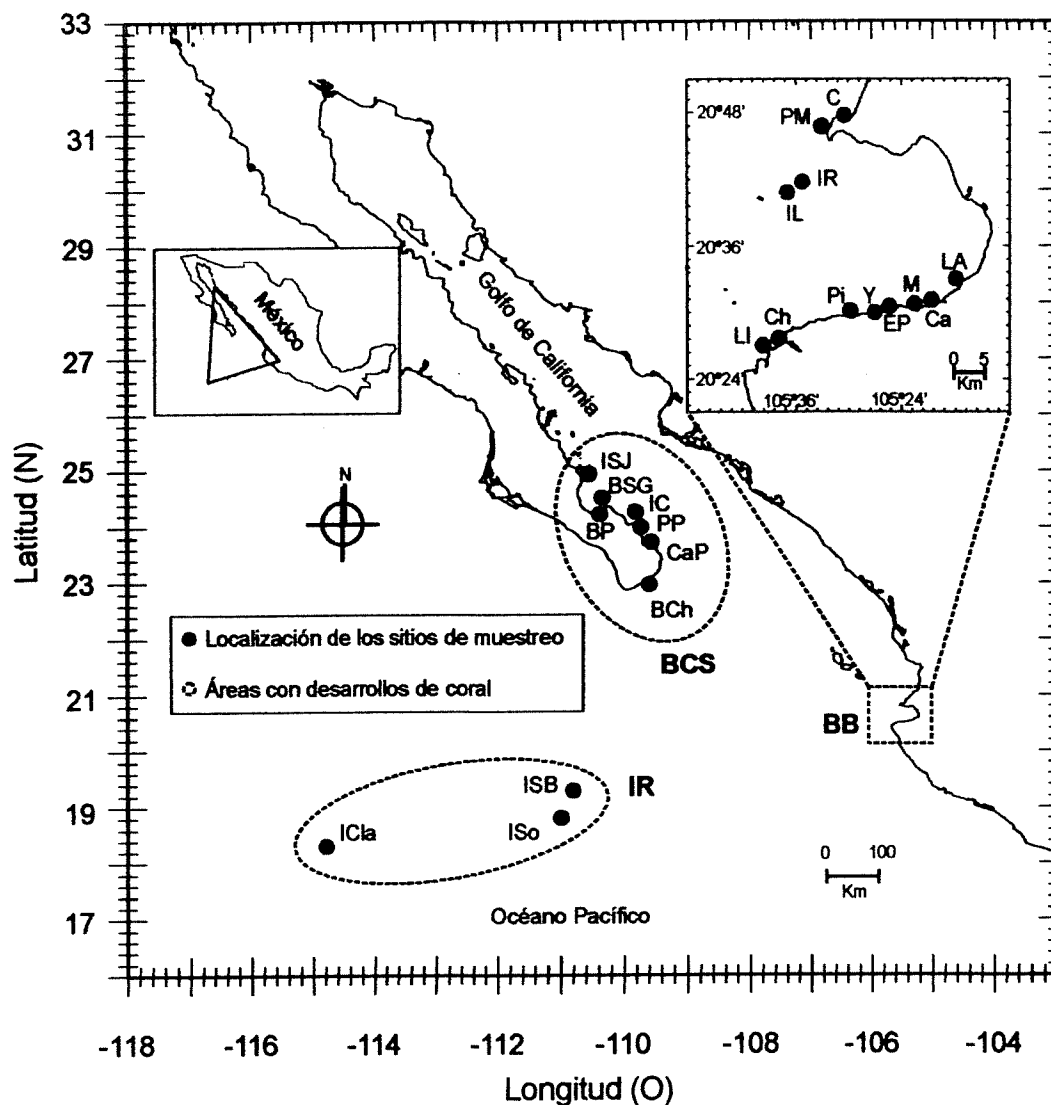


Fig. 1.- Área de estudio y localización de los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: BCS = Baja California Sur; BB = Bahía de Banderas; IR = Islas Revillagigedo; ISB = Isla San Benedicto; ISo = Isla Socorro; ICla = Isla Clarión; ISJ = Isla San José; BSG = Bahía San Gabriel; BP = Bahía Pichilingue; IC = Isla Cerralvo; PP = Punta Perico; CaP = Cabo Pulmo; BCh = Bahía Chileno; C = Careyeros; PM = Punta de Mita; IL = Isla Larga (Islas Marietas); LA = Los Arcos; Ca = Caletitas; M = Mahauitas; EP = El Paredón; Y = Yelapa; Pi = Pizota; Ch = Chimo; LI = Las Iglesias.

al., 1995). Los sitios que incluyen este estudio son: Careyeros, Punta de Mita, Isla Redonda, Isla Larga, Los Arcos, Caletitas, Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo y Las Iglesias (Tabla 1, Fig. 1).

Las IR son un grupo de islas oceánicas volcánicas generadas entre el Plioceno y Pleistoceno a lo largo de la fractura de Clarión (Brattstrom, 1990), en el oeste del PNTM. El archipiélago está compuesto por tres islas: San Benedicto (19° 18' N, 110° 49' O), Socorro (18° 47' N, 111° 57' O) y Clarión (18° 22' N, 114° 46' O) (Fig. 1), y se encuentran aproximadamente a 400 km al Sur de Baja California, 610 km al Occidente de México y a 1000 km del Atolón de Clipperton (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997). Las IR son impactadas durante la mayor parte del año por tormentas y huracanes, que son formados en la Zona de Convergencia Intertropical del Pacífico Nororiental (Calderón-Riveroll, 1993). La TSM fluctúa entre 19°C y 31°C, y la termoclina verdadera se encuentra entre 60 y 80 m de profundidad (Fiedler, 1992). La salinidad es intermedia con valores de 34.5 (Gallegos-García *et al.*, 1988) y la transparencia promedio del agua alcanza los 30 m de profundidad (Ketchum, 1998). Los sitios muestreados fueron: Rocas Ortolán y Caleta de *Porites* (nombrados en este trabajo) en la Isla San Benedicto, Playa Blanca en la Isla Socorro y Caletilla Clarión (nombrado en este trabajo) y Bahía Azufre sobre la Isla Clarión (Tabla 1).

3.2.- Método

3.2.1.- Trabajo de campo

Se realizaron muestreos cualitativos (identificación de especies coralinas) y cuantitativos (estimación de la cobertura de coral vivo) de la estructura

Tabla 1.- Ubicación geográfica y códigos de los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: BCS = Baja California Sur; BB = Bahía de Banderas; ZN = Zona norte de BB; ZC = zona centro de BB; ZS = zona sur de BB; IR = Islas Revillagigedo; ISB = Isla San Benedicto; ISo = Isla Socorro; ICla = Isla Clarión.

Sitios de Muestreo	Código	Coordenadas geográficas	Área
Isla San José	ISJ	24°49'48"N, 110°36'00"O	BCS
Bahía San Gabriel	BSG	24°24'36"N, 110°21'00"O	BCS
Bahía Pichilingue	BP	24°16'48"N, 110°19'48"O	BCS
Isla Cerralvo	IC	24°15'00"N, 109°52'48"O	BCS
Punta Perico	PP	23°58'48"N, 109°48'36"O	BCS
Cabo Pulmo	CaP	23°24'36"N, 109°24'36"O	BCS
Bahía Chileno	BCh	22°55'48"N, 109°48'00"O	BCS
Careyerros	C	20°47'31"N, 105°30'56"O	ZN, BB
Punta de Mita	PM	20°46'35"N, 105°32'06"O	ZN, BB
Isla Redonda (Islas Marietas)	IRe	20°42'05"N, 105°33'53"O	ZN, BB
Isla Larga (Islas Marietas)	IL	20°41'50"N, 105°36'00"O	ZN, BB
Los Arcos	LA	20°32'50"N, 105°17'19"O	ZC, BB
Caletitas	Ca	20°30'20"N, 105°22'38"O	ZS, BB
Mahauitas	M	20°30'24"N, 105°23'33"O	ZS, BB
El Paredón	EP	20°30'03"N, 105°26'17"O	ZS, BB
Yelapa	Y	20°29'35"N, 105°26'36"O	ZS, BB
Pizota	Pi	20°29'34"N, 105°30'02"O	ZS, BB
Chimo	Ch	20°28'39"N, 105°36'00"O	ZS, BB
Las Iglesias	LI	20°28'18"N, 105°36'55"O	ZS, BB
Caleta de <i>Porites</i>	CP	19°19'67"N, 110°47'62"O	ISB, IR
Rocas Ortolán	RO	19°18'41"N, 110°48'09"O	ISB, IR
Playa Blanca	PB	18°48'09"N, 111°02'02"O	ISo, IR
Bahía Azufre	BA	18°20'47"N, 114°43'31"O	ICla, IR
Caletilla de Clarión	CC	18°10'23"N, 114°45'53"O	ICla, IR

comunitaria de cada uno de los 24 sitios de muestreo del PNTM.

Las especies coralinas de BB e IR se identificaron principalmente *in situ*. Pero cuando esto no fue posible, se colectaron los organismos para su determinación en laboratorio con base en los criterios de Wells (1983), Reyes-Bonilla (1992), Veron (1993) y Ketchum (1998). Las colectas se depositaron en la Colección Científica de Cnidarios del Centro Universitario de la Costa, campus Puerto Vallarta, de la U. de G.¹ Por otro lado, el registro de cada especie colectada en los sitios de BCS, fue proporcionado por Héctor Reyes-Bonilla², los ejemplares se encuentran en el Museo de Historia Natural de la U.A.B.C.S.

Los datos de abundancias de corales de los sitios de BCS fueron proporcionados por Víctor Hugo Ramírez-Beltrán³ y Héctor Reyes-Bonilla, quienes realizaron 10 transectos de banda (1 m x 50 m) aleatorios y paralelos a la línea de costa en cada una de las siete localidades, entre junio de 1996 y agosto de 1997.

Para BB, los muestreos se hicieron con transectos de banda según los criterios de Wienberg (1981) y Dodge *et al.*, (1982), entre abril de 1995 y mayo de 1998. En Careyerros se tendieron 13 transectos perpendiculares a la línea de costa, desde la zona intermareal hasta la base del arrecife, con una longitud entre 60 y 155 m. En las Islas Marietas se obtuvieron 15 transectos perpendiculares a la costa de 30 m de largo. En Los Arcos se realizaron 18 transectos de 10 m de largo, aleatorios y paralelos a la playa, entre 1-15 m de profundidad. En la zona sur de BB se hicieron 8 transectos por localidad, paralelos a la costa (10 m de longitud) y a 3, 6, 9 y 12 m de profundidad.

¹ Centro Universitario de la Costa, campus Puerto Vallarta, Universidad de Guadalajara. Responsable: M. en C. Amílcar Levi Cupul-Magaña (alevi@pv.udg.mx). Fax: (328)1-05-22. Av. Universidad de Guadalajara # 203, Del. Ixtapa, Jalisco, México. C.P. 48280.

² M. en C. Héctor Reyes-Bonilla. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Departamento de Biología Marina. Fax: (112)8-08-01, Apartado Postal 19-B, 23080, La Paz, B.C.S., México.

³ Biól. Mar. Víctor Hugo Ramírez-Beltrán. beltran@mar.icmyl.unam.mx

En las IR, el muestreo se llevó a cabo entre el 15 de mayo y 15 de junio de 1998. Se hicieron 11 transectos lineales y paralelos a la línea de costa (20 m de longitud), tres para cada sitio, a 3, 6 y 9 m de profundidad con base en English *et al.*, (1997); excepto, en Playa Blanca, donde se tendieron cinco transectos aleatorios sobre cada zona arrecifal.

3.2.2.- Análisis de datos

Con los datos de campo, se estimaron los parámetros comunitarios para explicar la composición y distribución de las especies dentro de cada comunidad de coral e identificar disimilitudes (o similitudes) entre las mismas. Estos fueron: riqueza y distribución de especies, porcentaje de cobertura de coral vivo por especie, sitio y área. Así como el índice de diversidad de Shannon y Wiener H' (al nivel de especie) por localidad (Zar, 1996).

Se aplicó estadística univariada no paramétrica para encontrar diferencias significativas en el porcentaje de cobertura coralina entre las especies registradas en los transectos en cada sitio de muestreo; así como en las áreas con desarrollos de coral, y los sitios muestreados por área y del PNTM. Este tipo de estadística se utilizó porque los datos corresponden a una escala nominal y presentan datos extremos, lo que dificultó que se ajustaran a una distribución Gaussiana. Se utilizaron Tablas de contingencia, pruebas de comparación múltiple de Kruskal Wallis y las *a posteriori* de Tukey no paramétrico a un alfa de 0.05 (Zar, 1996).

Se usó el análisis de componente principal (ACP) y el análisis de conglomerados (AC, "cluster analysis" en inglés) en modo "Q" (entre sitios) para identificar asociaciones cualitativas y cuantitativas entre las localidades (Fig. 2, Apéndice 1). Se procesaron matrices binarias construidas con el registro de presencia-ausencia de las especies coralinas por sitio; así como, matrices cuantitativas formadas con los porcentajes de cobertura al nivel de

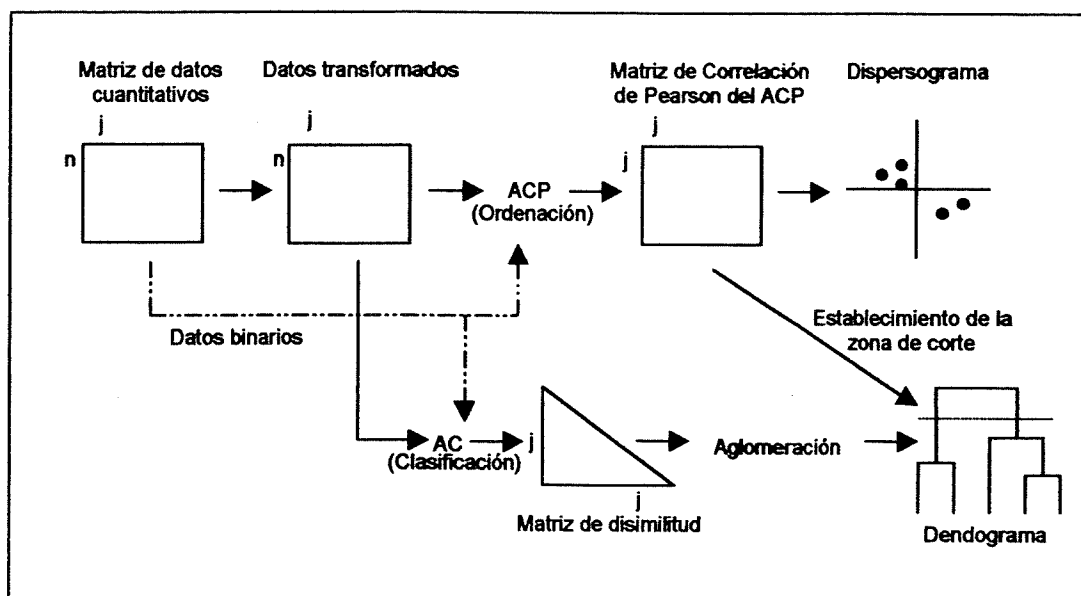


Fig. 2. Diagrama de los pasos para desarrollar el ACP y el AC de manera conjunta. Simbología: ACP = Análisis de componente principal en su versión numérica; AC = Análisis de conglomerados; j = número de variables; n = número de observaciones.

especie por localidad, que se estandarizaron para bajar el peso de las especies dominantes, y poder comparar las comunidades. Para ello, se aplicó el método de la doble raíz cuadrada (Field *et al.*, 1982). La identificación de los grupos se realizó con base en los resultados de la matriz de correlación de Pearson del ACP (Fig. 2, Apéndice 1).

Para el AC cualitativo se empleó el índice de disimilitud no métrico de Bray Curtis; y para el AC cuantitativo se utilizó la distancia euclidiana (Digby y Kempton, 1987). Se usó el método de ligamiento de Ward (Digby y Kempton, 1987). La zona de corte de los dendogramas se estableció con base en los resultados del ACP (Fig. 2, Apéndice 1). El ACP y el AC realizados en forma conjunta, representan una herramienta muy poderosa para identificar si las variables se encuentran aisladas (dispersas) o en grupos. Asimismo, permiten estimar las relaciones de disimilitud (o similitud) entre las mismas.

Por último, para reforzar las discusiones de este trabajo se utilizaron datos de apoyo tomados de distintas fuentes, como son COADS ("Comprehensive Oceanographic and Atmospheric Data Set" en inglés) y de la literatura científica existente sobre las comunidades de coral del POT. Con la información de la base de datos COADS se generó una serie de tiempo con los promedios mensuales de temperatura superficial del mar, así como gráficas con promedios anuales de nitratos y fosfatos, que corresponden desde 1960 hasta 1992 para cada área de muestreo (BCS, BB e IR). Por otra parte, de la literatura científica se obtuvieron los listados de las especies coralinas y los parámetros comunitarios (riqueza de especies, cobertura de coral vivo y diversidad de Shannon-Wiener) por localidad investigada. Con los primeros se generó un análisis multivariado cualitativo (como se explicó anteriormente) para identificar alguna similitud faunística entre las áreas de coral del PNTM y otras del POT; y con los segundos, se realizó una comparación de la estructura de las distintas comunidades de coral del POT.

3.3.- Definición de algunos términos utilizados en este trabajo

- a) Comunidad de coral: término ecológico que designa a un conjunto de poblaciones de especies coralinas escleractinias que viven en un sitio determinado, sin considerar su grado de desarrollo.
- b) Arrecife de franja: estructura construida por la acumulación continua y cementación del esqueleto calcáreo de los corales, ubicada cerca de la línea de costa. Estas estructuras calcáreas modifican la circulación del agua circundante, y en ocasiones presentan una zonación arrecifal (plataforma, pendiente y base arrecifal), determinada por la topografía de la zona.
- c) Parches arrecifales: estructuras arrecifales pequeñas que no presentan una zonación ecológica clara; se localizan, en su mayoría, sobre fondos planos.
- d) Comunidades coralinas: conjunto de colonias individuales de coral, que crecen sobre un sustrato que no es producto de su producción calcárea; nunca forman una estructura arrecifal.

4.- Resultados

4.1- Análisis biogeográfico de la distribución de las especies coralinas

4.1.1.- Riqueza de especies

En los sitios de muestreo del PNTM se registraron 27 especies coralinas. Los géneros *Pocillopora* y *Porites* tuvieron el número de especies más alto, con ocho cada uno. Asimismo, el 74% de estas especies tuvieron una afinidad indo-pacífica (Tabla 2).

Las IR presentaron la mayor riqueza de coral del PNTM, con 23 especies (Tabla 3). De ellas, *Pocillopora capitata* y *Psammocora stellata* fueron registros nuevos en Isla San Benedicto; y *Pocillopora verrucosa*, para la Isla Clarión. En este archipiélago, Isla Socorro presentó el mayor número de especies, 21 en total; y Bahía Azufre presentó la riqueza más alta de los sitios muestreados, con 13 especies (Tabla 3 y 4).

En BCS se identificó una riqueza de 15 especies coralinas (Tabla 3). De las cuales fueron registros nuevos: *Pocillopora eydouxii*, *Psammocora superficialis* y *Pavona minuta* para algunos sitios muestreados. Las localidades de Isla San José y Cabo Pulmo tuvieron el número más alto de especies, con 13 cada una (Tabla 4).

Para BB se registraron 14 especies de coral. De ellas son registros nuevos: *Pocillopora eydouxii*, en la Isla Larga y Los Arcos; *Pocillopora inflata* para Los Arcos, Mahauitas, Chimo y Las Iglesias; *Porites lutea* en Careyerros; y *Psammocora profundacella* sobre la Isla Larga. En esta bahía, la mayor riqueza coralina se encontró en la zona norte y centro (Tabla 3 y 4).

Tabla 2.- Listado sistemático y códigos de las especies de coral registradas en los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: * = especies de afinidad indo-pacífica.

		Códigos
Phylum	Cnidaria Hatschek, 1888	
Clase	Anthozoa Ehrenberg, 1834	
Subclase	Hexacorallia Haeckel, 1896	
Orden	Scleractinia Bourne, 1900	
Familia	Pocilloporidae Gray, 1842	
Género	<i>Pocillopora</i> Lamarck, 1818	
Especies	<i>P. capitata</i> Verrill, 1864, Ecu	Pc
	<i>P. damicornis</i> (Linnaeus, 1758) *	Pd
	<i>P. eydouxi</i> Milne Edwards y Haime, 1860 *	Pe
	<i>P. inflata</i> Glynn, 1999	Pin
	<i>P. meandrina</i> Dana, 1846 *	Pm
	<i>P. verrucosa</i> (Ellis y Solander, 1786) *	Pv
	<i>P. woodjonesi</i> Vaughan, 1918 *	Pw
	<i>Pocillopora</i> sp.	Psp
Familia	Poritidae Gray, 1842	
Género	<i>Porites</i> Link, 1842	
Especies	<i>P. australiensis</i> Vaughan, 1918 *	Pa
	<i>P. lichen</i> Dana, 1846 *	Pli
	<i>P. lobata</i> (Dana, 1846) *	Pl
	<i>P. lutea</i> Milne Edwards y Haime, 1860 *	Plu
	<i>P. panamensis</i> Verrill, 1866	Pp
	<i>P. sverdrupi</i> Durhan, 1947	Psv
	<i>Porites</i> sp. nov.	Pospn
	<i>Porites</i> sp. 1	Posp
Familia	Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943	
Género	<i>Psammocora</i> Dana, 1846	
Especies	<i>P. brighami</i> (Vaughan, 1907) *	Pbr
	<i>P. profundacella</i> Gardiner 1898 *	Ppr
	<i>P. stellata</i> (Verrill, 1866) *	Pst
	<i>P. superficialis</i> (Gardiner 1898) *	Psu
Familia	Agariciidae Gray, 1847	
Género	<i>Pavona</i> Lamarck, 1801	
Especies	<i>P. clavus</i> (Dana, 1846) *	Pcl
	<i>P. gigantea</i> Verrill, 1869 *	Pg
	<i>P. maldivensis</i> (Gardiner 1905) *	Pmal
	<i>P. minuta</i> Wells, 1954 *	Pmi
	<i>P. varians</i> Verrill, 1864 *	Pva
Familia	Fungiidae Dana, 1846	
Género	<i>Fungia</i> (Lamarck, 1801)	
Especies	<i>F. curvata</i> (Verrill, 1870) *	Fc
	<i>F. distorta</i> Michelin, 1842 *	Fd

Tabla 3.- Especies de coral y su abundancia relativa en cada área donde se desarrollan los corales en el PNTM. Simbología: R = Riqueza de especies; X = Presencia de la especie; - = Ausencia de la especie. Nota: las X en negritas representan registros nuevos; los códigos de las áreas y de las especies coralinas corresponden a los encontrados en la Tabla 1 y 2, respectivamente; los números de las referencias bibliográficas consultadas se encuentran en el Apéndice 2.

		Especies de coral																												
Áreas		Po	Pd	Pe	Pin	Pm	Pv	Pw	Psp	Pa	Pil	Pl	Plu	Pp	Ppv	Poepn	Poep	Pbr	Ppr	Pst	Psu	Pcl	Pg	Pmal	Pml	Pva	Fc	Fd	R	Referencias
BCS		x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	x	-	x	x	x	x	-	x	-	x	x	15	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 14, 17, 20, 24, 25, 26, 28, 29, 31, 32, 33
BB		x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	14	14, 15, 18, 21, 22, 24, 27, 30, 33
ZN-ZC, BB		x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	14	14, 15, 18, 21, 24, 27, 30, 33
ZS, BB		x	x	-	x	x	x	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	8	22, 33
IR		x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	-	-	23	1, 2, 3, 7, 10, 12, 13, 14, 16, 23, 24, 30, 31, 33
ISB, IR		x	-	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	-	-	x	x	-	-	x	x	x	x	-	x	x	-	-	18	13, 14, 16, 23, 24, 30, 33
ISo, IR		x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	x	x	-	x	x	x	x	x	-	-	-	x	-	21	1, 2, 3, 7, 10, 12, 13, 14, 16, 23, 24, 30, 33
ICla, IR		-	-	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	x	x	-	x	-	x	-	-	x	x	x	-	-	17	3, 7, 13, 14, 16, 23, 24, 30, 33

Tabla 4.- Registro, riqueza y distribución de las especies de coral en los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: R = Riqueza de especies; %RT = Porcentaje de la riqueza total; Ref. = Referencias Bibliográficas; SiP = Número de sitios en que una especie estuvo presente; %Si = Porcentaje de los sitios en que una especie estuvo presente; X = Presencia de la especie; - = Ausencia de la especie; Dist. = Distribución de una especie en los sitios del PNTM; a = Distribución amplia (≥ 75 %Si); m = Distribución moderada (≥ 30 %Si < 75 %Si); r = Distribución restringida (< 35 %Si). Nota: las X en negritas representan registros nuevos; los códigos de las áreas, sitios y de las especies coralinas corresponden a los encontrados en la Tabla 1 y 2, respectivamente; los números de las referencias bibliográficas consultadas se encuentran en el Apéndice 2.

Área	Sitio	Especies de coral																										R	%RT	Ref.	
		Pc	Pd	Pe	Pin	Pm	Pv	Pw	Psp	Pa	Pll	Pl	Plu	Pp	Psv	Pospn	Posp	Pbr	Ppr	Pst	Psu	Pcl	Pg	Pmal	Pml	Pva	Fc	Fd			
BCS	ISJ	x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	x	-	x	-	x	x	-	-	-	x	x	13	48.1	1, 2, 5, 6, 14, 17, 24, 25, 28, 29, 32
	BSG	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	x	-	x	x	-	x	-	x	x	12	44.4	2, 3, 5, 14, 24, 29, 32
	BP	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	x	-	x	x	-	-	-	x	-	10	37.0	29, 32
	IC	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	10	37.0	3, 5, 6, 14, 24, 28, 29, 32
	PP	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-	9	33.3	24, 29, 32
	CaP	x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	x	-	x	x	-	x	-	x	x	13	48.1	3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 14, 17, 19, 20, 24, 26, 28, 29, 32
BB	BCh	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	-	-	-	x	9	33.3	6, 14, 17, 24, 29, 32
	C	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	11	40.7	14, 15, 21, 27, 33
	PM	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-	-	-	-	9	33.3	14, 30, 33
	IRe	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	10	37.0	15, 24, 33
	IL	x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	12	44.4	15, 24, 33
	LA	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-	-	-	11	40.7	18, 33
	Ca	x	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	6	22.2	22, 33	
	M	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	8	29.6	22, 33
	EP	x	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	6	22.2	33
	Y	x	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	6	22.2	22, 33
IR	Pi	x	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	6	22.2	33
	Ch	x	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	8	29.6	33
	LI	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	6	22.2	33
	CP	x	-	-	-	x	x	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	25.9	33
	RO	x	-	x	-	x	x	x	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	-	-	10	37.0	33
	PB	-	-	x	-	x	x	-	x	-	-	-	x	x	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	12	44.4	23, 33
	BA	-	-	x	-	x	x	x	-	x	x	x	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	13	48.1	23, 33
	CC	-	-	x	-	x	x	x	-	x	x	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	11	40.7	33
	SiP	20	18	8	4	21	23	3	4	1	4	17	5	21	1	2	3	6	1	13	6	11	20	1	5	1	5	4			
	%Si	83.3	75.0	33.0	17.0	88.0	96.0	12.5	16.7	4.1	17.0	70.8	20.8	88.0	4.1	8.3	12.5	25.0	4.2	54.1	25.0	45.8	83.3	4.1	20.8	4.1	20.8	17.0			
Dist.	a	a	m	r	a	a	r	r	r	r	r	m	r	a	r	r	r	r	r	m	r	m	a	r	r	r	r	r			

4.1.2.- Distribución de especies (amplia o restringida)

Los especies de coral con distribución amplia en el PNTM fueron: *Pocillopora verrucosa*, *P. meandrina*, *P. capitata*, *P. damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea*. Todos estos corales se encontraron en 18 a 23 sitios de muestreo (Tabla 4). Por el contrario, las especies con distribución restringida en el PNTM fueron: *Pocillopora woodjonesi*, *Pocillopora* sp., *Porites australiensis*, *P. lichen*, *P. lutea*, *Porites* sp. 1, *Porites* sp nov., *Pavona maldivensis* y *P. varians*, que presentaron pocos registros y se restringen a las IR (Tabla 3 y 4); *Porites sverdrupi* es endémica del Golfo de California y solo se encontró en Isla San José; *Fungia distorta* se identificó en cuatro sitios de BCS; y *Pocillopora inflata* se registró en la zona sur y centro de BB.

4.1.3.- Asociación cualitativa de los sitios

El ACP cualitativo asoció a tres grupos: el "A" y "B" se caracterizaron por poseer todos los sitios de la costa continental; y el "C" integró las localidades de las IR, con condiciones insulares y/o oceánicas (Fig. 3).

El grupo "A" incluyó a las localidades de BCS y de la zona norte y centro de BB (Fig. 3), que presentan una riqueza coralina alta (Tabla 4). En este grupo se identificó tres subgrupos: el "A1" asoció a Isla San José, Cabo Pulmo y Bahía San Gabriel, con el mayor número de especies; el "A2" lo constituyeron Bahía Pichilingue, Isla Cerralvo, Punta Perico y Bahía Chileno; y el último, "A3" agrupó a Careyeros, Punta de Mita, las Islas Marietas y Los Arcos.

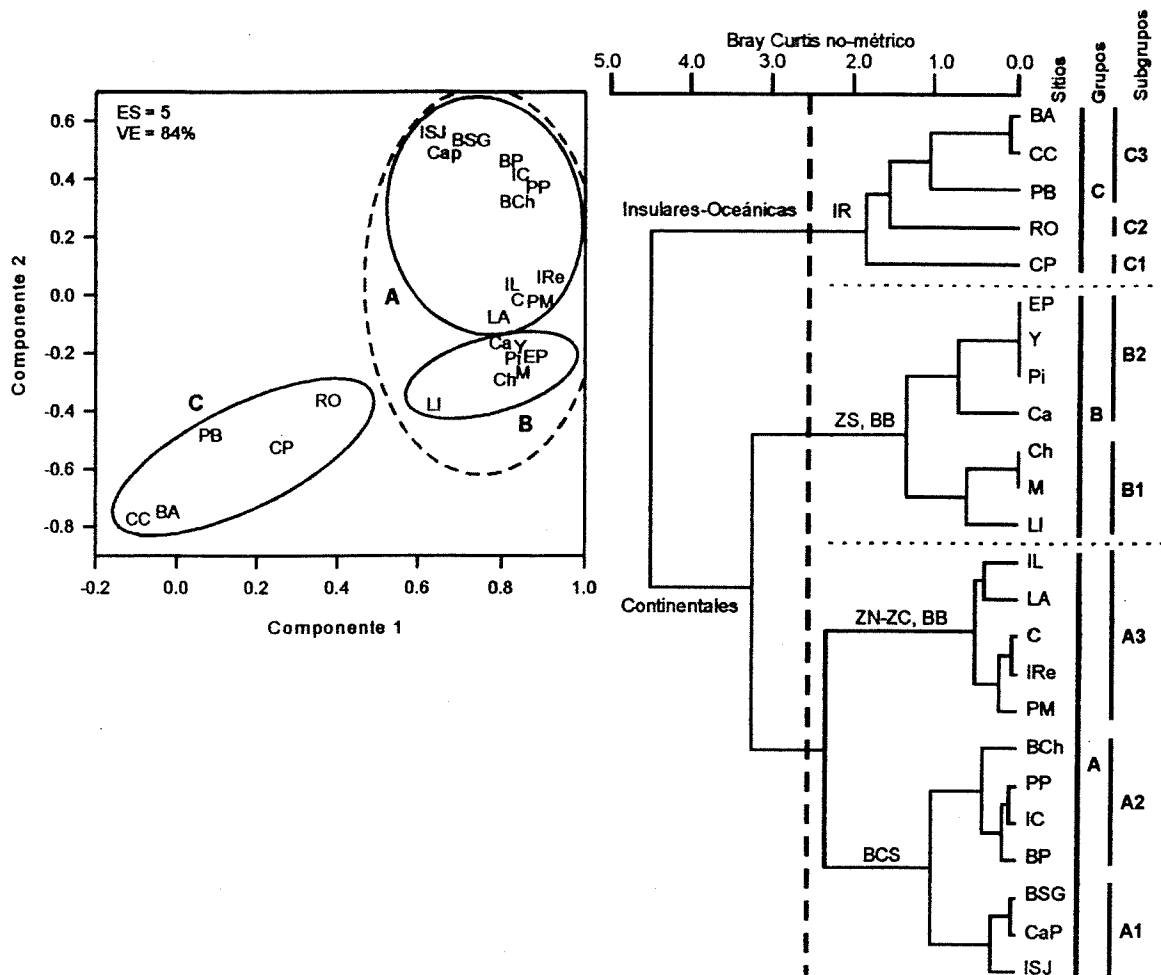


Fig. 3.- Resultados del ACP y AC cualitativos de los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: ES = Eigenvalores significativos (>1); VE = Explicación de la variación del análisis que corresponde al número total de ES. Nota: Los códigos de los sitios, zonas y áreas corresponden a los encontrados en la Tabla 1; La figura de la izquierda (dispersograma) fue generada por el ACP, y la de la derecha (dendograma) por el AC; la zona de corte del dendograma fue determinada por medio del ACP.

El grupo "B" se conformó por los sitios de la zona sur de BB (Fig. 3), que presentan la menor riqueza de coral del PNTM (Tabla 4). Se dividió en dos subgrupos: el "B1" integró a Mahauitas, Chimo y Las Iglesias; El "B2" a Caletitas, El Paredón, Yelapa y Pizota.

El grupo "C" asoció a las localidades de las IR (Fig. 3), donde, la mayoría de las especies coralinas tienen afinidad indo-pacífica. Se encontró tres subgrupos: "C1" y "C2" correspondieron a Caleta de *Porites* y Rocas Orolán, respectivamente, sitios con la menor riqueza coralina; el "C3" asoció a los sitios más similares, Caletilla de Clarión, Bahía Azufre y Playa Blanca (Fig. 3).

4.2.- Estructura de la comunidad

4.2.1.- Desarrollos arrecifales

Las comunidades de coral del PNTM presentaron distintos tipos de desarrollo, dependiendo del sitio donde se encontraron, y fueron de tres tipos: arrecifes de franja, parches arrecifales y comunidades coralinas (Tabla 5).

Los arrecifes de franja localizados fueron: en BCS los arrecifes de Bahía San Gabriel, Cabo Pulmo y Bahía Chileno; en BB Careyeros y Punta de Mita; y en IR los de Playa Blanca y Bahía Azufre. Los arrecifes de BCS y BB fueron contruidos por *Pocillopora*; y en IR, por *Pocillopora* y *Porites*. Los parches arrecifales se caracterizaron por estar formados por pocilopóridos, y se presentaron en Bahía Pichilingue (BCS), Los Arcos y Caletitas (BB). Por último, las comunidades coralinas representaron el tipo de desarrollo de coral más común en el PNTM, encontrándose en: Isla San José, Isla Cerralvo, Punta Perico (BCS); Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo y Las

Tabla 5.- Caracterización ecológica de los sitios, zonas y áreas de muestreo del PNTM. Simbología: %CV = Porcentaje de cobertura de coral vivo; DA = Grado de desarrollo arrecifal; A = Arrecife; Par = Parches arrecifales; CCo = Comunidades coralinas; GD = Género dominante; Poc = *Pocillopora*; Por = *Porites*; Fun = *Fungia*; H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener. Nota: Los códigos de los sitios, zonas, áreas del PNTM corresponden a los de la Tabla 1.

Sitios de muestreo en el PNTM																									
	BCS								BB												IR				
	ISJ	BSG	BP	IC	PP	CaP	BCh	C	PM	IRe	IL	LA	Ca	M	EP	Y	Pi	Ch	LI	CP	RO	PB	BA	CC	
%CV	49.3	35.8	22.9	2.0	8.6	53.6	40.9	22.0	32.7	21.7	20.5	23.9	8.2	3.4	5.1	4.7	2.0	2.4	1.5	25.5	42.2	26.3	32.2	37.8	
DC	CCo	A	Par	CCo	Cco	A	A	A	A	CCo	CCo	Par	Par	Cco	CCo	CCo	CCo	CCo	CCo	CCo	Par	A	A	CCo	
GD	Fun	Poc	Poc	Por	Poc	Poc	Poc	Poc	Poc	Por	Poc	Poc	Poc	Por	Por	Por	Poc	Por	Poc	Por	Poc	Poc	Por	Poc	
H'	0.40	0.31	0.63	0.76	0.54	0.25	0.59	0.43	0.36	0.41	0.45	0.58	0.50	0.72	0.62	0.46	0.69	0.49	0.55	0.28	0.55	0.72	0.82	0.66	
%CV	BCS = 30.4							ZN-ZC, BB = 24.1					ZS, BB = 3.9 BB = 7.7							IR = 32.7					

Iglesias (BB); Caletas de *Porites*, Rocas Ortolán y Caletilla de Clarión (IR).

4.2.2.- Cobertura de coral vivo

Considerando la cobertura de coral vivo por área, las IR presentaron un valor de cobertura del 32.7% (Tabla 5), que fue estadísticamente más alto que los de BCS y BB, con 30.4% y 7.7%, respectivamente (Tabla 6).

En las IR, las localidades no presentaron diferencias significativas en su cobertura de coral, aunque esta varió notablemente entre ellas (Tabla 5 y 6). De manera contraria, cada sitio presentó diferencias significativas en la cobertura al nivel de especie (Tabla 7 y 8). Los corales dominantes fueron: *Porites lobata* y *Pocillopora eydouxi* en Bahía Azufre y Playa Blanca; *Pocillopora verrucosa* y *Porites lichen* para la Caletilla de Clarión; *Porites lobata* en la Caleta de *Porites*; *Pocillopora verrucosa* sobre Rocas Ortolán (Tabla 7).

En BCS, Cabo Pulmo e Isla San José presentaron, significativamente, la mayor cobertura de coral para todos los sitios del PNTM (Tabla 5 y 6). Esta suposición fue soportada por la prueba de Tukey no paramétrico. Por el contrario, Isla Cerralvo y Punta Perico tuvieron la menor cobertura coralina de BCS (Tabla 5). Por otro lado, en cada localidad se encontraron diferencias significativas en la cobertura por especie, a excepción de Isla Cerralvo (Tabla 7 y 8). Los corales dominantes fueron: *Fungia distorta* en Isla San José; *Pocillopora damicornis* para Bahía San Gabriel; *Porites panamensis* sobre Punta Perico; *Pocillopora verrucosa* en Cabo Pulmo; *Pocillopora verrucosa* y *Pocillopora meandrina* en las Bahías Pichilingue y Chileno (Tabla 7).

En BB, Punta de Mita, Los Arcos y Careyeros presentaron significativamente los valores de cobertura coralina más altos de esta área (Tabla 5 y 6). Por el contrario, Las Iglesias, Pizota y Chimo tuvieron la

Tabla 6.- Resultados estadísticos de las pruebas de Kruskal Wallis para más de dos muestras. Estos análisis se aplicaron para identificar diferencias significativas en el porcentaje de cobertura total de coral entre las áreas con desarrollo coralino, los sitios de muestreo por área y del PNTM. Simbología: H_{cal} = Valor calculado; H_{crit} = Valor crítico; α = Alfa; gl = Grados de libertad; $\neq est.$ = Diferencia estadística: s = Significativa; ns = No significativa; BCS = Baja California Sur; BB = Bahía de Banderas; IR = Islas Revillagigedo.

	Prueba estadística				
	H_{cal}	H_{crit}	α	gl	$\neq est.$
Áreas (BCS, BB, IR)	9	6	0.05	2	s
Sitios del PNTM (24 en total)	108	35	0.05	23	s
Sitios de BCS (7 en total)	40	12	0.05	6	s
Sitios de BB (12 en total)	38	19	0.05	11	s
Sitios de las IR (5 en total)	2	9	0.05	5	ns

Tabla 7.- Porcentaje de cobertura de coral por especie para cada sitio de muestreo del PNTM. Simbología: Ssp = Especies. Nota: Los códigos de los sitios y de las especies coralinas corresponden a los encontrados en la Tabla 1 y 2, respectivamente; los valores en negritas corresponden a las especies dominantes, con una cobertura > 2.5%, excepto Isla Cerralvo y las localidades del sur de BB que corresponden a coberturas $\geq 0.4\%$.

Sitios de muestreo en el PNTM																								
Ssp	BCS							BB											IR					
	ISJ	BSG	BP	IC	PP	CaP	BCh	C	PM	IRe	IL	LA	Ca	M	EP	Y	Pi	Ch	LI	CP	RO	PB	BA	CC
Pc	0.4	0.2	1.5	0.7	0.4	2.8	5.3	4.9	--	--	--	1.4	4.5	0.4	0.5	0.05	0.6	0.1	--	0.7	1.5	--	--	--
Pd	0.8	28.3	0.3	0.2	0.01	0.02	0.2	14.2	23.0	--	--	7.5	--	0.02	0.15	0.1	0.2	0.02	--	--	--	--	--	--
Pe	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	8.0	7.6	5.9	2.8
Pm	0.7	2.8	8.8	0.16	2.4	4.0	13.1	--	1.5	--	--	--	0.07	0.07	--	--	0	0.07	0.05	0.5	11.7	1.0	0.8	1.6
Pv	15.9	0.7	6.5	0.2	2.7	45.5	17.9	1.8	6.6	9.0	10.9	3.2	--	0.7	0.5	0.3	0.2	0.2	0.8	0.4	19.6	3.6	3.1	14.7
Pw	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.9	--
Psp	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.5	0.7	2.1	1.6
Pa	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.0	--	--	--	--
Pli	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.9	3.8	10.1
PI	--	--	--	--	--	--	--	0.14	--	--	1.6	--	1.0	0.5	2.5	2	0.5	1.6	0.4	20.8	0.5	7.7	11.2	6.5
Plu	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.07	2.6	0.16
Pp	1.4	3.6	4.6	0.27	3.0	0.8	1.3	0.3	1.1	10.7	7.1	10.1	1.9	0.9	0.9	2.1	0.1	0.1	0.2	--	--	0.2	--	--
Posp1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2.0	1.5	--
Pcl	--	--	--	--	--	--	1.2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Pg	--	--	0.7	0.4	--	0.18	1.5	--	--	1.9	0.1	1.5	0.6	0.6	0.3	0.03	0.17	0.2	0.1	--	--	--	--	--
Pml	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.18	--	--	--
Pbr	--	--	--	0.02	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Pet	--	--	0.3	0.04	--	0.08	0.08	0.5	0.07	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Psu	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.1	0.8	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Fd	30.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Tabla 8.- Resultados estadísticos de las pruebas de bondad de ajuste. Estos análisis se aplicaron para identificar diferencias significativas en el porcentaje de cobertura entre las especies de coral registradas en los transectos de cada sitio de muestreo del PNTM. Simbología: X_{cal} = Valor calculado; X_{crit} = Valor crítico; α = Alfa; gl = Grados de libertad; $\neq est.$ = Diferencia estadística; s = Significativa; ns = No significativa.

Sitios	Prueba estadística				
	X_{cal}	X_{crit}	α	gl	$\neq est.$
Isla San José	91	11	0.05	5	s
Bahía San Gabriel	79	9	0.05	4	s
Bahía Pichilingue	21	6	0.05	12	s
Isla Cerralvo	13	14	0.05	7	ns
Punta Perico	45	9	0.05	4	s
Cabo Pulmo	221	12	0.05	6	s
Bahía Chileno	62	14	0.05	7	s
Careyerros	41	11	0.05	5	s
Punta de Mita	56	9	0.05	4	s
Isla Redonda	15	7	0.05	3	s
Isla Larga	21	9	0.05	4	s
Los Arcos	12	9	0.05	4	s
Caletitas	75	9	0.05	4	s
Mahahuitas	136	12	0.05	6	s
El Paredón	62	12	0.05	6	s
Yelapa	65	11	0.05	5	s
Pizota	7	11	0.05	5	ns
Chimo	58	12	0.05	6	s
Las Iglesias	116	11	0.05	5	s
Caleta de Portes	96	12	0.05	6	s
Rocas Ortolán	55	12	0.05	6	s
Playa Blanca	27	15	0.05	8	s
Bahía Azufre	24	15	0.05	8	s
Caletilla de Clarión	32	12	0.05	6	s

cobertura más baja de la bahía (Tabla 5). Asimismo, todos los sitios mostraron diferencias significativas en la cobertura de coral por especie, exceptuando a Pizota (Tabla 7 y 8). Las especies dominantes fueron: *Pocillopora damicornis* para Punta de Mita y Careyeros; *Pocillopora verrucosa* sobre la Isla Larga y Las Iglesias; *Porites panamensis* en Isla Redonda, Los Arcos, Majahuitas y Yelapa; *Pocillopora capitata* en Caletitas y Pizota; *Porites lobata* en El Paredón y Chimo (Tabla 7).

4.2.3.- Diversidad de especies

En las IR, Bahía Azufre y Playa Blanca tuvieron los valores más altos de H' del PNTM (Tabla 5). En BCS, Isla Cerralvo y Bahía Pichilingue presentaron la mayor diversidad de esta área (Tabla 5). Para BB, la zona sur mostró una diversidad de especies más alta, en particular, Mahauitas y Pizota (Tabla 5).

4.2.4- Asociación cuantitativa de los sitios

Los resultados del ACP cuantitativo indicaron la formación de tres grupos: el I y II correspondieron a las localidades continentales de BCS y BB; el III asoció los sitios del área insular-oceánica de las IR (Fig. 4).

El grupo I integró las localidades de BCS y algunas de la zona norte y centro de BB, como fueron: Careyeros, Punta de Mita y Los Arcos (Fig. 4). Se caracterizó por presentar una contribución considerable de *Pocillopora*, en particular *P. verrucosa* y *P. damicornis*; una cobertura coralina considerable, y corales principalmente ramosos, y secundariamente masivos (Tabla 9). En este grupo se identificaron cuatro subgrupos (Fig. 4): el I-A correspondió a Bahía Pichilingue, Cabo Pulmo y Bahía Chileno, que poseen estructuras arrecifales de pocilopóridos, donde *P. verrucosa* y *P. meandrina*

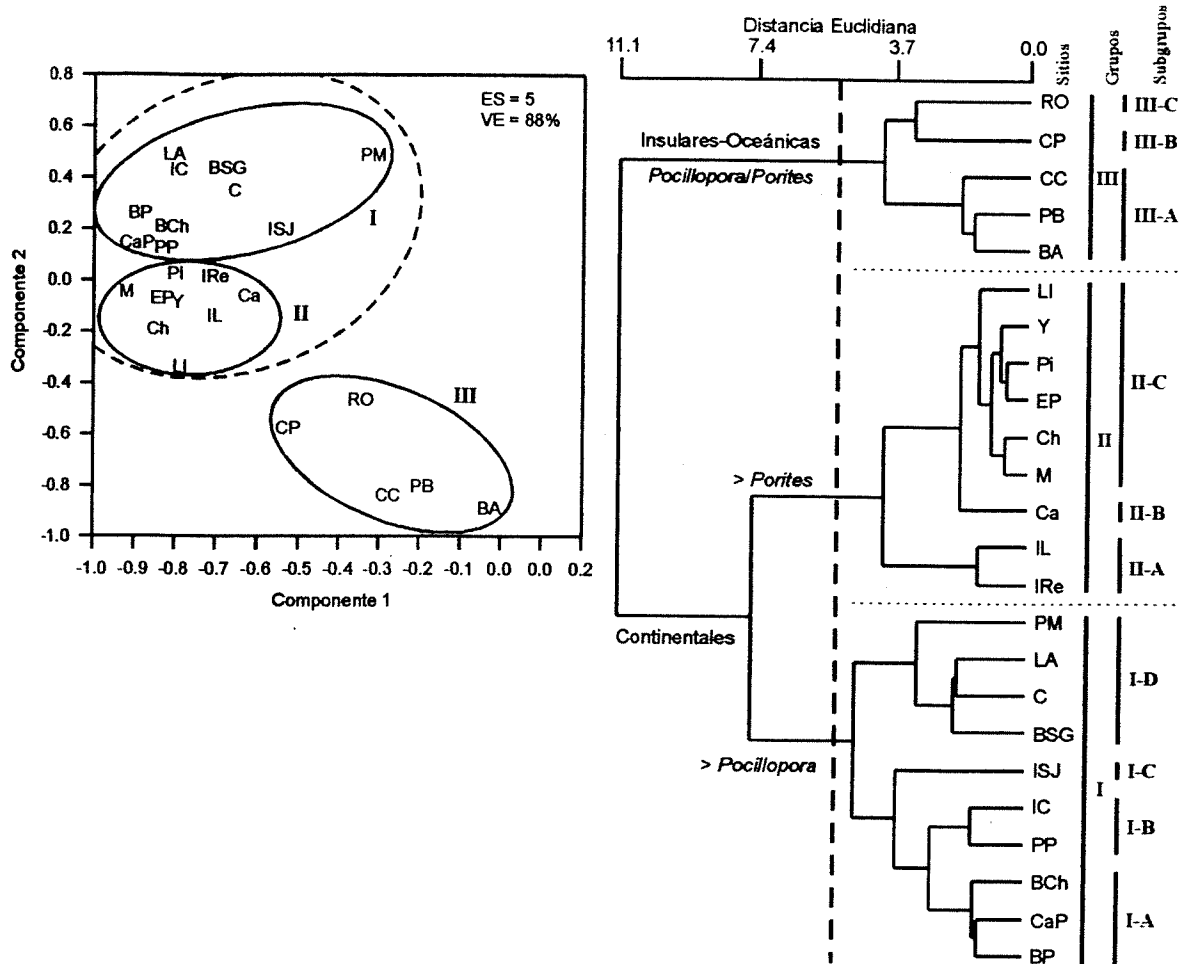


Fig. 4.- Resultados del ACP y AC cuantitativos (estructura de la comunidad) de los sitios de muestreo del PNTM. Simbología: ES = Eigenvalores significativos (>1); VE = Explicación de la variación del análisis que corresponde al número total de ES. Nota: Los códigos de los sitios, zonas y áreas corresponden a los encontrados en la Tabla 1; la figura de la izquierda (dispersograma) fue generada por el ACP, y la de la derecha (dendograma) por el AC; la zona de corte del dendograma fue determinada por medio del ACP.

Tabla 9.- Resumen de los parámetros comunitarios de los grupos y subgrupos identificados en el ACP y AC cuantitativos de los sitios de muestreo en el PNTM. Simbología: Gpo = Grupo; Sgpo = Subgrupo; spp = Especies de coral dominantes en el Gpo ó Sgpo; %CG = Porcentaje de contribución de las especies al Gpo ó Sgpo; %CV = Porcentaje de cobertura coralina viva por Gpo ó Sgpo; FCD = Forma de crecimiento dominante en las colonias de coral por Gpo ó Sgpo; Ra = Corales ramosos; Ma = Corales masivos; SMa = Corales sub-masivo; Co = Corales costrosos; VL = Coral de vida libre. Nota: Los códigos de las especies corresponden a los de la Tabla 2.

Gpo	spp	%CG	%CV	FCD	Sgpo	spp	%CG	%CV	FCD	Sgpo	spp	%CG	%CV	FCD	
I	Pv	21.0	29.2	Ra/Ma	I-A	Pv	23.9	39.1	Ra/Ma	I-C	Fd	28.8	49.3	VL/Ra	
	Pd	17.0				Pm	19.3				Pv	24.6			
	Pp	16.2				Pc	16.2				Pp	13.4			
	Pm	14.3				Pp	13.3				Pd	11.9			
	Pc	13.7				Pg	10.3				Pm	11.2			
					I-B	Pp	19.9	5.3	Ra/Ma	I-D	Pd	31.1	28.6	Ra/SMa	
						Pv	19.1				Pp	18.4			
						Pm	18.3				Pv	17.9			
						Pc	16.8				Pc	12.3			
	II	Pp	21.7	7.7	Co/Ra	II-A	Pv	31.2	21.1	Ra/Co/ Ma	II-C	Pl	15.2	3.1	Co/Ra
Pv		19.1	Pp				30.2	Pp				12.5			
Pl		18.6	Pg				15.2	Pv				12.3			
Pg		14.9	Psu				13.2	Pg				10.0			
			Pl				10.0								
					II-B	Pc	28.8	8.2	Ra/Co						
						Pp	23.3								
						Pl	20.1								
						Pg	17.3								
						Pm	10.3								
III	Pl	17.4	32.4	Ra/Ma	III-A	Pl	16.3	31.4	Ma/Ra	III-C	Pv	23.0	42.2	Ra	
	Pv	16.3				Pv	14.9				Pm	20.3			
	Pe	13.3				Pe	14.4				Pe	18.4			
	Pm	12.4				Pli	13.3				Pc	12.1			
						Psp	10.5								
					III-B	Pl	35.5	25.5	Ma						
						Pa	21.9								
						Pc	17.7								
						Pm	13.9								
						Pv	13.2								

dominan (Tabla 9); el I-B integró a las comunidades coralinas de Isla Cerralvo y Punta Perico, que son los sitios con la menor cobertura de coral del grupo I, y con una contribución similar de pocilipóridos y *Porites panamensis* (Tabla 9); el I-C incluyó solo a Isla San José, considerada como una comunidad coralina aislada, debido a que *Fungia distorta* tuvo una contribución alta (Tabla 9); el I-D asoció a Bahía San Gabriel, Careyeros, Punta de Mita y Los Arcos, caracterizados por arrecifes de franja construidos por *Pocillopora damicornis* (Tabla 9).

El grupo II correspondió a los sitios de las Islas Marietas y de la zona sur de BB (Fig. 4). En ellos, los *Porites* fueron las especies más importantes, donde *P. panamensis* y *P. lobata* tuvieron la mayor contribución (Tabla 9). En él, la cobertura coralina alcanzó los valores más bajos de este análisis; la tipología de los corales fue principalmente costrosa y masiva (Tabla 9). En este grupo hubo tres subgrupos (Fig. 4): el II-A se formó por las Islas Marietas, que se caracterizaron por poseer la cobertura de coral más alta del grupo II, donde *Pocillopora verrucosa* y *Porites panamensis* son las especies más importantes (Tabla 9); el II-B perteneció a Caletitas, donde *Pocillopora capitata* y *Porites panamensis* presentaron una contribución alta a este subgrupo (Tabla 9); el II-C asoció a Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo y Las Iglesias, que presentan sólo comunidades coralinas, donde *Porites lobata* y *Porites panamensis* fueron los corales que más contribuyeron a su formación.

El grupo III asoció a los sitios ubicados exclusivamente en las IR (Fig. 4). En éste, *Porites lobata*, *Pocillopora verrucosa*, *P. eydouxi* y *P. meandrina* fueron los corales que mayor contribuyeron a su formación. Esto último se reflejó en una dominancia de colonias ramosas, y secundariamente masivas. Su porcentaje de cobertura fue el más alto del análisis (Tabla 9). De igual manera, se identificaron tres subgrupos (Fig. 4): el III-A integró a Bahía

Azufre, Playa Blanca y la Caletilla de Clarión; y se caracterizó por presentar una contribución similar de *Porites* y *Pocillopora* (Tabla 9); el III-B correspondió a Caleta de *Porites*, donde domina *Porites lobata* y *Porites australiensis* (Tabla 9); y por ultimo, el III-C perteneció a Rocas Ortolán, donde las especies de *Pocillopora* mayor contribuyeron a su formación, en especial, *P. verrucosa* y *P. meandrina*. La cobertura de coral de este sitio fue la mayor encontrada en el grupo III (Tabla 9).

4.- Discusión

4.1.- Biogeografía

4.1.1.- Origen de la fauna coralina del PNTM

La fauna coralina del PNTM se ha originado por procesos de dispersión y vicarianza (Dana, 1975; McCoy y Heck, 1976; Heck y McCoy, 1978; Glynn y Ault, 2000); de aquí las distintas afinidades entre las especies de coral.

El fenómeno de vicarianza explica que la biota actual de coral en el POT es el resultado de una fauna coralina Pan-Tetiana que estuvo sujeta a los efectos de eventos tectónicos y a procesos de especiación y extinción, que ocurrieron después del levantamiento del Istmo de Panamá (McCoy y Heck, 1976; Heck y McCoy, 1978). Lo anterior permite explicar la presencia de algunas de las especies coralinas endémicas del POT (Glynn y Ault, 2000). Tal es el caso de *Porites sverdrupi* (Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998) y *Porites baueri* en el Golfo de California (Squires, 1959) o *Pocillopora inflata*, que se distribuye a lo largo del POT (Glynn, 1999).

La dispersión corresponde al transporte de larvas teleplánticas del Indo-Pacífico hacia el POT (Dana, 1975), y al flujo que existe entre las diferentes localidades de esta región (Glynn y Ault, 2000). Esta dispersión se incrementa durante los años en que se presenta el evento ENOS (Richmond, 1990). En este período, las corrientes oceánicas del POT aumentan su intensidad, reduciendo el tiempo de travesía de las plánulas (Grigg y Hey, 1992). Otra forma de dispersión es por la deriva de colonias de coral fijadas a objetos flotantes ("rafting" en inglés), las cuales son acarreadas y conducidas por los patrones de las corrientes oceánicas (Jokiel, 1984). Por lo comentado anteriormente, y basándose en los patrones de circulación de las principales corrientes oceánicas del POT, se han propuesto dos rutas de

dispersión coralina hacia el PNTM (Glynn *et al.*, 1996; Reyes-Bonilla *et al.*, 1999).

En la primer ruta, la dispersión coralina inicia en Islas Line (Pacífico Central), que se encuentran en el paso de la Contracorriente Norecuatorial (CCNE) (Grigg y Hey, 1992). En estas Islas se originan las plánulas, y los propágulos de coral que son conducidos por la CCNE hacia el este, hasta llegar al Atolón de Clipperton. De aquí, las larvas pueden tomar dos direcciones: i) Una vertiente que podría ir hacia las IR (Bautista-Romero *et al.*, 1994; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997) y/o hacia la zona continental del PNTM (Fig. 5). En esta primera vertiente, Reyes-Bonilla *et al.*, (1999) argumentaron que durante el trayecto de las plánulas hacia las IR, es probable que éstas alcancen las costas continentales mexicanas de una manera directa, entre los meses de mayo y octubre (Glynn *et al.*, 1996), período en que la CCNE presenta su máxima intensidad (Wyrcki, 1965); ii) La otra vertiente cruza las Islas oceánicas de las Galápagos, Cocos y Malpelo hasta llegar a las costas de Centro América, en Costa Rica, Panamá, Ecuador y Colombia (Fig. 5; Glynn y Wellington, 1983).

Esta segunda ruta de dispersión coralina hacia el PNTM es generada por la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR), en especial de junio a julio, cuando está mejor desarrollada (Wyrcki, 1965). En este tiempo, la CCCR inicia entre el giro del Domo de Costa Rica y la costa (Wyrcki 1965), lugar donde puede recoger plánulas y propágulos coralinos para transportarlos hacia el noroeste (Fig. 5). Además, esta corriente corre paralela a la costa de Centroamérica y México hasta llegar a BB y al Golfo de California (Wyrcki, 1965; Baumgartner y Christensen, 1985) o bien puede girar hacia el noroeste (Wyrcki, 1965; Roden, 1972), cruzando las IR (Roden, 1972). Por lo que puede incorporar más plánulas de las comunidades de coral que se encuentren en su camino (Fig. 5; Glynn y Wellington, 1983, Cortés, 1986). Por consiguiente, esta ruta debe de ser considerable para la dispersión de

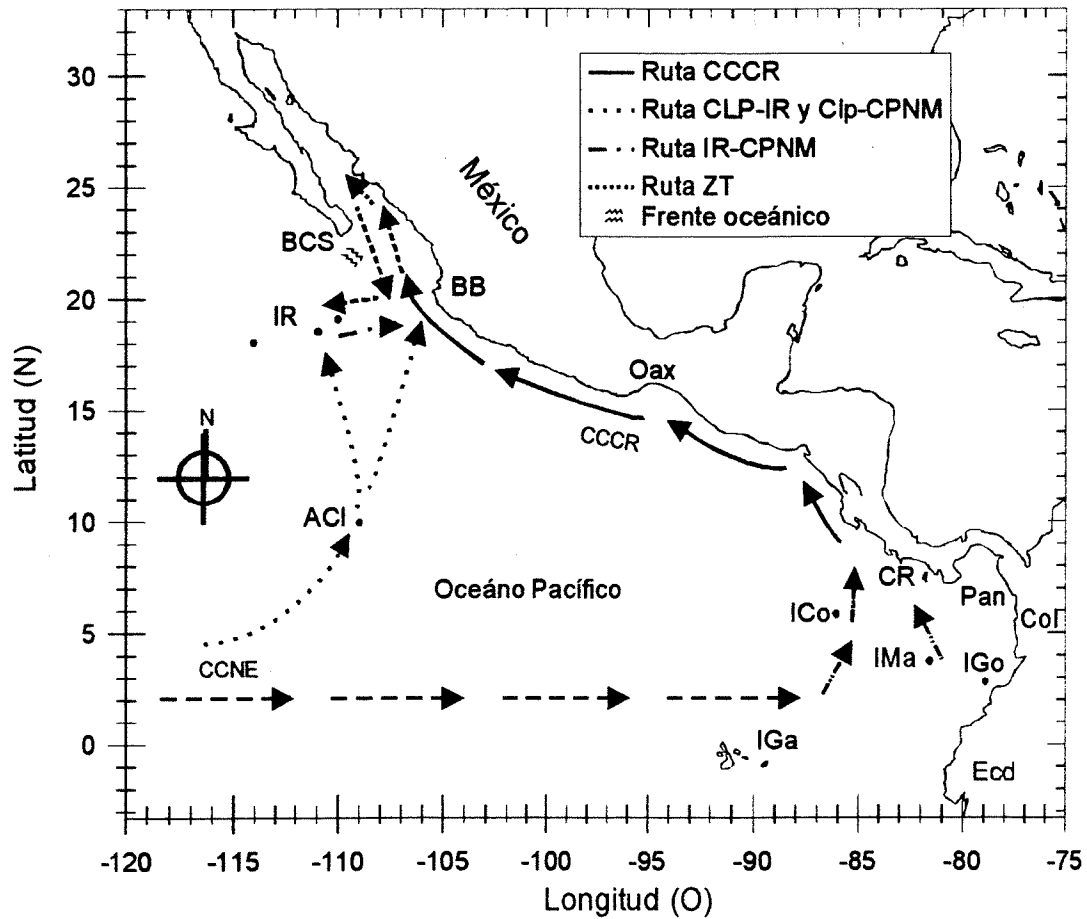


Fig. 5.- Rutas de dispersión coralina hacia el PNTM. Simbología: BCS = Baja California; BB = Bahía de Banderas; IR = Islas Revillagigedo; Oax = Oaxaca; Clp = Atolón de Clipperton; CR = Costa Rica; Pan = Panamá; Ecd = Ecuador; Col; Colombia; ICo = Isla de Coco; IGa = Islas Galápagos; IMa = Isla Malpelo; IGo = Isla Gorgona; CCNE = Contracorriente Norecuatorial; CCCR = Corriente Costera de Costa Rica.

los corales que solo son encontrados en Centroamérica (Glynn y Leyte-Morales, 1997).

Otra opción, es un transporte de las IR a la zona continental del PNTM. Los corales que llegan y se establecen en este archipiélago pueden crecer, desarrollarse y quizás reproducirse ahí, generando plánulas que son conducidas hacia la costa continental mexicana (Fig. 5). Por estas razones, las IR son consideradas como islas de brinco ("stepping stone" en inglés; Glynn *et al.*, 1996), no solo para los corales, si no también para especies de otros Phyla (Brusca, 1980; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997).

En la dirección IR hacia costa continental del PNTM, la costa sur de la Península de Baja California pudiese ser la zona más probable de arribo de estas larvas, debido a su cercanía geográfica con las IR. Sin embargo, el flujo de especies de coral es interrumpido por algunos frentes permanentes encontrados ahí (Griffiths, 1968). Reyes-Bonilla *et al.* (1999) comentaron que los corales provenientes del Indo-Pacífico están adaptados a temperaturas más cálidas y a una salinidad estable, por ello, no son capaces de soportar los cambios producidos en estos frentes.

Otro factor que interrumpe esta dispersión coralina es la estructura oceanográfica encontrada en la boca del Golfo de California (desde La Paz-Topolobampo hasta Cabo San Lucas y Cabo Corrientes) y las IR (Roden, 1972; Álvarez-Borrego, 1983). Esto genera una zona de transición complicada por la convergencia de la Corriente de California, la CCCR y la Masa de Agua del Golfo de California (Roden y Groves, 1959; Griffiths, 1968; Stevenson, 1970). Durante gran parte de año, el patrón de la corriente es al noroeste (Roden, 1972), particularmente de agosto a diciembre (Wyrki, 1965) y por ello, el flujo de corales de las IR hacia el continente puede ser no muy común (Zinsmeister y Emerson, 1979). Por otro lado, al considerar este patrón oceanográfico y los frentes antes mencionados, se puede suponer

que funcionan como un filtro, donde solo las plánulas más competentes pueden cruzarlo (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999).

Por estas razones, se creía que la única dirección viable de las larvas sería hacia las costas de Jalisco y Nayarit (en particular BB), que son consideradas las principales "cabezas de playa" para las especies de afinidad indo-pacífica (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999). Esto explica, quizás, la presencia de *Porites lobata*, *Porites lutea*, *Psammocora superficialis* y *Psammocora profundacella* en BB. Pero con los registros nuevos de *Pocillopora eydouxi*, *Pavona minuta* y *Psammocora superficialis* en BCS, se confirma el flujo de especies coralinas hacia dentro del Golfo de California (Reyes-Bonilla, 1998), que se genera por las corrientes que van hacia el norte por el centro y la costa este del golfo (Roden y Groves, 1959; Roden, 1972). Este flujo de plánulas puede ser directo desde las IR (caso de *Pavona minuta*) o bien, a partir de algunas de las poblaciones coralinas ya encontradas en BB (*Pocillopora eydouxi* y *Psammocora superficialis*).

De manera similar, es posible la existencia de otro flujo de plánulas del Golfo de California hacia la zona de transición de la boca del golfo e IR. Las comunidades de coral situadas en la costa este de la Península de Baja California aportarían las larvas y propágulos coralinos. Estos serían transportados por una corriente superficial que fluye hacia el sur por el extremo occidental del golfo (Roden y Groves, 1959; Stevenson, 1970; Roden, 1972).

Al considerar estas posibles rutas y direcciones de dispersión coralina y al tomar en cuenta los registros nuevos de especies de coral, se confirma aun más lo argumentado por Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998). Estos autores mencionaron que en el Pacífico mexicano no existen barreras biogeográficas que impidan la dispersión coralina entre sus comunidades de coral. Pero existen algunos filtros, como son las extensiones grandes de

playas arenosas, desembocaduras de ríos permanentes y diversos sistemas estuarinos que inhiben el crecimiento de los corales.

Por todo lo comentado anteriormente y al tomar en cuenta que los corales producen plánulas sólo en ciertos periodos del año, y que su reclutamiento no es muy exitoso (Glynn *et al.*, 1991, 1994 y 1996), se puede decir que el proceso de dispersión coralina debe de ser lento hacia y entre los sitios del PNTM (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998).

4.1.2.- Riqueza de especies

La riqueza de coral registrada en el PNTM fue de 27 taxa. Este valor correspondió solo a los sitios de muestreo de este trabajo, sin tomar en cuenta, la fauna coralina de las Islas Marías (Nayarit), lugar donde crece *Porites baueri* (Squires, 1959). Ahora si se considera esta especie, la riqueza del PNTM se incrementaría a 28 especies de las 29 registradas actualmente para el Pacífico mexicano (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla, 2000). La diferencia entre estos últimos valores, se debe a *Gardinoseris planulata* que solo es encontrada en Puerto Ángel, Oaxaca (Glynn y Leyte-Morales, 1997).

De manera similar, la riqueza coralina registrada para las áreas de BCS, BB e IR y la total del PNTM, fue mayor que la encontrada en otras investigaciones previas para la región (Reyes-Bonilla, 1992; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Esta disparidad se debe al incremento del esfuerzo de muestreo de este trabajo, y más que nada a la incorporación de algunos registros nuevos de especies coralinas (Tabla 3 y 4).

Por otro lado, la riqueza coralina más alta del PNTM se registró en las IR, con un total de 23 especies, debido a su ubicación geográfica (Fig. 5), lo

cual ha facilitado el arribo de plánulas y propágulos coralinos (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997), que fueron transportados por las potenciales rutas de dispersión antes mencionadas. Asimismo, en este archipiélago se presentan condiciones relativamente tropicales (Roden, 1972) que son más favorables para el establecimiento de corales y el desarrollo de arrecifes coralinos (Fig. 6). También, es posible que el aislamiento de las IR halla inducido a procesos de especiación alopátrica y quizás a la hibridación de algunas especies (Ketchum, 1998). En el primer caso pudiese mencionarse a *Porites* *sp. nov.* y *Pocillopora* *sp.*; y en el segundo, a *Porites* *sp. 1*, que es un taxon que presenta una combinación de caracteres de *Porites lobata* y *Porites lutea* (Ketchum, 1998). Esto último se debe de tomar con cautela, porque existen mecanismos pre y poscigóticos de aislamiento reproductivo que reducen la probabilidad de la hibridación (Correa-Sandoval, en preparación). Otra opción es que *Porites* *sp. 1* podría ser una especie polimórfica, por lo cual no ha sido posible determinarla taxonómicamente.

Dentro de las IR, Isla Socorro presentó el número de especies de coral más alto. Esto se debe a que es la isla más grande del archipiélago, por lo que se genera una mayor área de plataforma potencialmente colonizable para los corales, así como una gran diversidad de ambientes. Otro motivo, es la cercanía de esta isla al continente (573 km), por lo que incrementa la dispersión coralina hacia Socorro (Ketchum, 1998). De manera similar, la mayoría de los sitios de muestreo tuvieron una riqueza coralina alta con respecto a las demás localidades investigadas del PNTM (Tabla 4), generada por condiciones oceanográficas y ambientales antes comentadas.

En BCS y BB se registró una riqueza de coral, con 15 y 14 especies, respectivamente (Tabla 4), las cuales fueron menores a la encontrada en las IR. Esto se debe a que las condiciones oceanográficas y geomorfológicas de la plataforma continental de ambas áreas son menos favorables para el desarrollo y distribución de corales.

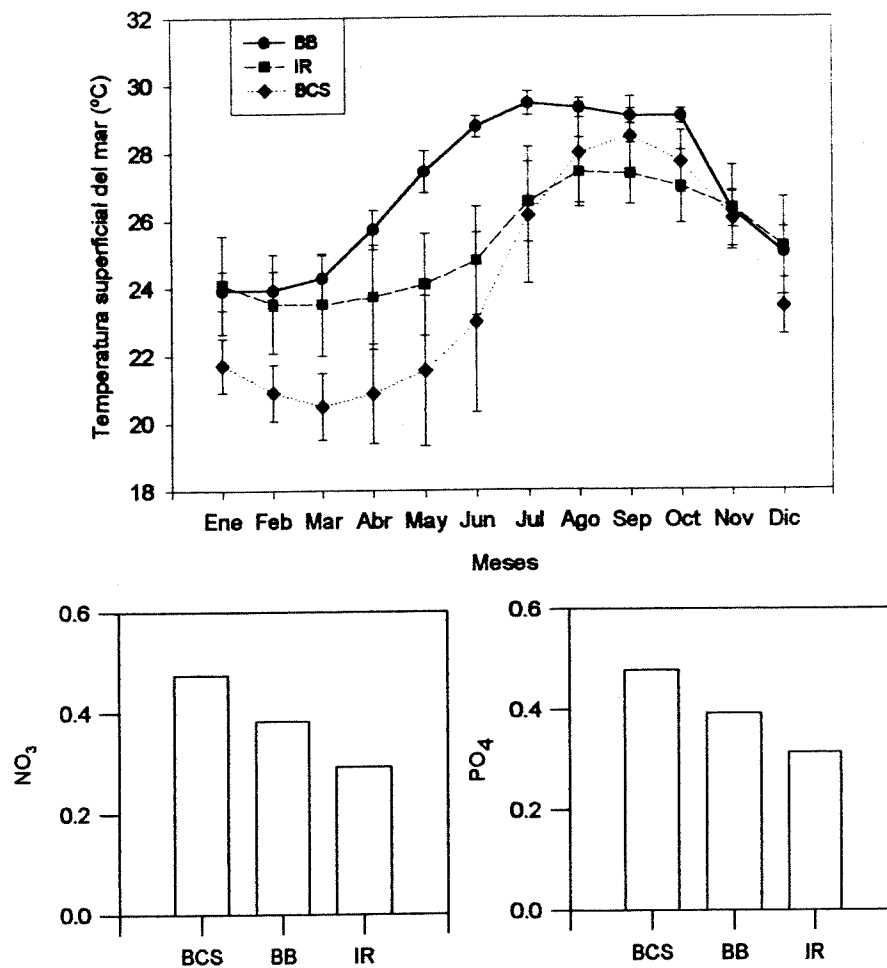


Fig. 6. Promedios mensuales para temperatura superficial del mar, y valores promedio anuales para nitratos y fosfatos en cada área de muestreo (BCS, BB, IR) del PNTM. Nota: Los datos de las variables corresponden a promedios mensuales y anuales desde 1960 hasta 1992 (fuente COADS).

En BCS, la menor riqueza de coral se debe a varias razones: i) La primera es que dentro del Golfo de California existe un ambiente subtropical y la temperatura del agua de mar no es la óptima para el desarrollo coralino (Reyes-Bonilla, 1990). La temperatura es el factor más importante para determinar la distribución de las especies de coral (Veron y Michin, 1992; Veron, 1995) y su persistencia dentro de la comunidad (Glynn y Steward, 1973; Glynn, 1977); ii) La segunda es producida por la reducida plataforma continental de la costa oeste del Golfo de California (Lavín *et al.*, 1997), que genera pocas zonas someras para el establecimiento de corales; iii) La tercera se debe al aislamiento del Golfo de California, que es producido por las características oceanográficas encontradas en la boca, como son los frentes (Griffiths, 1968) que impiden la dispersión de larvas (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999); y mas que nada, las surgencias que aportan nutrientes, poca transmisión de la luz y bajas temperaturas. También este aislamiento ha generado la especiación alopátrica de *Porites baueri* y *P. sverdrupi*, especies que son endémicas del golfo (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1993a). De manera similar, se puede decir que posiblemente gran parte de las especies de esta área se están adaptando a las condiciones oceanográficas encontradas ahí, esto con base en que la mayoría de los corales registrados tienen una afinidad indo-pacífica (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Además, los registros nuevos de las especies de coral (*Pocillopora eydouxi*, *Psammocora superficialis* y *Pavona minuta*) refuerzan esta teoría. Aunque se necesitan de análisis genéticos y de diseños experimentales para comprobar estos fenómenos de adaptación.

La riqueza de especies de coral entre los sitios de muestreo de BCS fue muy parecida (Tabla 4). Esto refleja que las condiciones ambientales son homogéneas. Por ejemplo, la temperatura promedio superficial del mar en todos los sitios oscila entre 24° y 25°C (Ramírez-Beltrán, 1999) y las concentraciones de pigmentos superficiales son relativamente bajas

(Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). De la misma forma, la costas del oeste del golfo y de las islas que se encuentran en esta área, son principalmente rocosas (Van Andel, 1964), por lo que existe una gran cantidad de substrato firme para la fijación de corales. Esto quiere decir que el ambiente de BCS es el adecuado para el establecimiento de corales, pero no lo es para el desarrollo de arrecifes coralinos a gran escala (Reyes-Bonilla, 1990).

En BB la riqueza de corales fue la más baja registrada en el PNTM (Tabla 3). Esto posiblemente debido a lo argumentado por Carriquiry y Reyes-Bonilla (1997), quienes notaron que los principales desarrollos de coral están confinados a un margen costero pequeño (100 km), que se encuentra limitado hacia el norte por extensiones amplias de playas arenosas, marismas, sistemas estuarinos y desembocaduras de ríos. De la misma forma, al sur de Cabo Corrientes se encuentran otros segmentos amplios de costas arenosas.

Dentro de BB, el número de especies coralinas fue diferente entre la zona norte y centro (14 especies) y la zona sur (8 especies). La desigualdad se generó por las características geomorfológicas de BB, ya que existe una gran depresión submarina en su extremo sur (profundidad de 1450 m; INEGI, 1988-CB-006). Esta depresión genera que la zona norte y parte del centro de la bahía posean una superficie mayor de plataforma continental, por lo tanto, más superficie somera para el establecimiento de corales (Cupul-Magaña *et al.*, 1998). No obstante, las condiciones no son del todo propicias para los corales en esta zona, por la influencia del Río Ameca (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997) que arroja $3,600 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$ de agua dulce (Curry *et al.*, 1969; INEGI, 1998) y una considerable cantidad de sedimentos terrígenos. Estos últimos fluyen hacia el norte de la localidad de Los Arcos, generando playas arenosas. Por esta razones, los desarrollos coralinos solo se encuentran hasta la punta norte de la bahía (Punta de Mita), lejos del efecto del Río Ameca (Cupul-Magaña *et al.*, 1998). Por otro lado, la zona sur tiene

una costa rocosa con una pendiente abrupta, la cual esta sujeta a las surgencias generadas en Cabo Corrientes (Griffiths, 1968; Zuria-Jordan *et al.*, 1995). Por estos motivos, el arribo y reclutamiento de plánulas se ven limitados y con ello, se restringe el número de especies que la puedan habitar (Cupul-Magaña *et al.*, 1998).

4.1.3.- Distribución de las especies de coral

Aproximadamente el 22.2% de las especies registradas en PNTM presentaron una distribución amplia, estas fueron: *Pocillopora verrucosa*, *P. meandrina*, *P. capitata*, *P. damicornis* *Porites panamensis*, y *Pavona gigantea* que se encontraron de 18 a 23 sitios (del 75 al 96% de todas las localidades; Tabla 4). Todas ellas son consideradas con una distribución amplia en el POT, excepto por *Porites panamensis* que tiene una distribución media (Glynn, 1997b; Glynn y Ault, 2000).

En la actualidad, se conoce que gran parte de la distribución de los corales se debe al tipo de reproducción sexual y a la competencia que presentan las plánulas para su dispersión. Se ha observado que los corales que desovan gametos generan huevos con reservas pequeñas y bajas en energía, pero sus larvas tienen un período amplio en el plancton y una competencia alta para la fijación y establecimiento coralino (Glynn y Ault, 2000). De manera contraria, los corales que producen larvas incubadas tienen grandes reservas de lípidos, por lo que se esperaría que tuvieran un potencial considerable para la dispersión a larga distancia, no obstante, ellas tienen un establecimiento local rápido, cerca de las colonias que las generaron (Richmond, 1981). Este modo solo conduce a la dominancia local de la especie, a una dispersión filopátrica y a una conectividad genética inter-arrecifal limitada (Veron, 1995).

Dentro de este contexto, Glynn *et al.*, (1991) estudiaron la reproducción de *Pocillopora damicornis* y *P. verrucosa* en el POT. Ellos descubrieron que estas especies fueron corales hermafroditas desovadores simultáneos, que se reproducen durante todo el año, en especial en épocas cálidas, para generar una larva de vida libre lista para dispersarse. Sin embargo en el Indo-Pacífico, las poblaciones de *Pocillopora damicornis* son incubadoras de larvas (Richmond y Hunter, 1990), las cuales pueden sobrevivir por 100 o más días en la columna de agua (Richmond, 1989). Ahora, si asumimos que la mayoría de los pocilopóridos tienen una capacidad alta para la dispersión, se explicaría el porqué la mayoría de las especies de distribución amplia del PNTM pertenecieron a este género. También, esto aclara que *Pocillopora* sea el segundo género coralino con mayor número de especies en el POT (Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1993), y que se caracterice por tener una riqueza alta en la mayoría de las comunidades de coral del POT (Glynn, 1999).

De manera similar, *Pavona gigantea* es un coral típico del POT (Wells, 1983) y se encuentra distribuida ampliamente en todas las localidades de esta región (Guzmán y Cortés, 1993), a excepción de la Isla Malpelo, Colombia (Glynn, 1997b). Esta especie puede presentar colonias hermafroditas y gonocóridas (sexos separados), que desovan gametos durante la estación de lluvias (Glynn *et al.*, 1996). Así que genera una larva teleplántica para una dispersión a larga distancia. Además se caracteriza por presentar una resistencia y persistencia considerable dentro de la comunidad (Glynn y Ault, 2000). Es por ello, que se registró en todos los sitios de muestreo de la zona continental del PNTM y sobre las Islas San Benedicto y Socorro (Tabla 3 y 4).

Porites panamensis es una especie gonocórida que incuba larvas (planuladora) zooxanteladas, las cuales tienden a establecerse cerca de las colonias que las originaron (Glynn *et al.*, 1994). Asimismo, se reproduce

durante todo el año por no estar influenciada por los cambios de temperatura (Glynn *et al.*, 1994) y tiene un reclutamiento exitoso (Glynn *et al.*, 1994; Medina-Rosas, 2000). Este coral presenta colonias pequeñas y es una especie típica del POT (Wells, 1983), que se encuentra distribuida ampliamente sobre la región costera continental (Guzmán y Cortés, 1993; Glynn, 1997b; Glynn y Ault, 2000). No obstante, *Porites panamensis* tiene una dispersión limitada hacia las islas oceánicas (Clipperton, Isla del Coco, Islas Galápagos e Isla Malpelo) por el tipo de plánula que posee (Glynn y Ault, 2000). En cambio, en la zona del PNTM, se registró en todos los sitios continentales y en las Islas oceánicas de Socorro y Clarión (Tabla 3 y 4). Una explicación posible sería que además de dispersarse por medio de plánulas (Medina-Rosas, 2000), utiliza objetos flotantes para su transporte (Highsmith, 1982), así pudiese llegar desde la parte continental del PNTM hasta las IR.

Por otro lado, los corales con la distribución espacial más limitada correspondieron a un 44.4% (12 especies) de las especies coralinas totales del PNTM. Todas ellas se caracterizaron por presentarse de 1 a 5 sitios (del 4.1 al 20.8% de todas las localidades), y se consideran que tienen poca o ninguna contribución en la estructura de la comunidad. La mayoría de estas especies se encontraron sobre las IR, las cuales fueron: *Pocillopora woodjonesi*, *Pocillopora sp.*, *Porites australiensis*, *P. lichen*, *P. lutea*, *Porites sp. 1*, *Porites sp. nov.*, *Psammocora profundacella*, *Pavona maldivensis*, *P. varians* (Tabla 3 y 4). De todas ellas, solo cuatro se registraron exclusivamente en este archipiélago: *Pocillopora woodjonesi*, *Porites australiensis*, *P. lichen*, *Porites sp. 1* (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum, 1998). Asimismo, *Pocillopora sp.* y *Porites sp. nov.* son consideradas como especies nuevas que están en proceso de descripción, y solo se encuentran en las IR y en Clipperton (Glynn *et al.*, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum, 1998). Todas estas especies se encuentran

restringidas por que tienen un tamaño poblacional bajo, y por las condiciones oceanográficas de esta área que limitan su dispersión.

Sin embargo, *Porites australiensis*, *P. lutea* y *Pavona varians* fueron los únicos corales que presentan estudios sobre su reproducción. Estas son gonocóridas y liberan gametos (Harriot, 1983; Richmond y Hunter, 1990; Shlesinger *et al.*, 1998). A pesar de esto, las dos primeras son consideradas entre las especies con menor distribución geográfica, y por el contrario, la tercera tiene una amplia distribución sobre el POT (Glynn y Ault, 2000). Aunque posiblemente *Porites lutea* ha empezado una dispersión hacia la zona continental del oeste de México (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), gracias a su plánula que ha soportado los cambios de temperatura encontrados en esta área.

Las demás especies coralinas con distribución limitada se encontraron en la zona continental del PNTM. *Porites sverdrupi* y *Fungia distorta* se localizaron en BCS y *Pocillopora inflata*, en BB (Tabla 4). *Porites sverdrupi* se registró en Isla San José y tiene una población pequeña, por lo que ha estado sujeta a extinciones locales en algunos sitios de BCS e Islas Mariás (Reyes-Bonilla, 1993a; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). *Fungia distorta* solo se encontró en cuatro sitios (Tabla 4), ya que necesita de ciertos requerimientos ambientales especiales (López-Forment, 1997). Sin embargo, este coral de vida libre tiene una distribución moderada en el Pacífico de Centroamérica (Guzmán y Cortés, 1993; Glynn, 1997b; Glynn y Ault, 2000). Por su parte, *Pocillopora inflata* se circunscribe a la zona centro y sur de BB en el PNTM (Tabla 4), tiene una abundancia baja y es considerada como una especie rara, que se presenta en áreas con surgencias (Glynn, 1999), quizás esto explique su registro en esta zona.

Por último, el coral *Porites lobata* puede ser gonocórida o hermafrodita que desova gametos para formar una larva zooxantelada (Glynn *et al.*, 1994), lo que significa una mayor capacidad de dispersión y competencia larval

(Richmond y Hunter, 1990). También se le encuentra distribuida con amplitud en el POT (Glynn y Ault, 2000) e Indo-Pacífico (Veron, 1993). No obstante en el PNTM, *Porites lobata* tuvo una distribución geográfica restringida, ya que no se presentó en ninguna de las localidades de BCS (Tabla 4). Quizás esto se deba a que esta especie no está adaptada a las temperaturas bajas y a los cambios bruscos de salinidad encontrados en la boca del Golfo de California (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999).

4.1.4.- Asociación cualitativa

Los resultados del ACP y AC cualitativos asociaron a los sitios de muestreo de la parte continental y separaron a los encontrados en el área insular-oceánica de las IR (grupo "C"; Fig. 3). Los sitios continentales del PNTM se dividieron en dos grupos, uno que correspondió a los sitios ubicados en BCS y en la zona norte y centro de BB (grupo "A"); y otro que integró a los localizados en la zona sur de BB (grupo "B"). Esta separación y asociación de las áreas de BCS, BB e IR se debió a que cada una presentan condiciones ambientales, oceanográficas y geomorfológicas diferentes. Por tal motivo, la fauna coralina fue heterogénea entre ellas.

Por otro lado, la formación de estos grupos coincidieron con las provincias zoogeográficas propuestas por Brusca y Wallerstein (1979). El grupo "A" correspondió a la Corteziana (desde Nayarit hasta el centro del Golfo de California) y el "B" a la Mexicana (de Jalisco a Guerrero). En cambio, el "C" se separó como un grupo diferente que pudiese ser considerado como una subprovincia diferente (Ketchum, 1998).

El grupo "A" se caracterizó por presentar las condiciones más apropiadas para el establecimiento y desarrollo de los corales de la parte continental (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Por tal motivo, estas comunidades de

coral presentaron la riqueza más alta de especies de la parte continental del PNTM (Tabla 4).

Dentro del grupo "A", los sitios de BCS y la zona norte y centro de BB se separaron como subgrupos diferentes (Fig. 3). La razón de esto fue la existencia de ciertas especies coralinas que los excluyeron: Para BCS fueron *Psammocora brighami*, *Fungia curvata* y *F. distorta*; y para la zona norte y centro de BB, *Porites lobata* y *Psammocora superficialis*, aunque esta última ya se registró en Isla Cerralvo.

Los subgrupos identificados en el grupo "A" fueron tres (Fig. 3). El "A1" correspondió a los sitios de la Isla San José, Cabo Pulmo y Bahía San Gabriel, que se caracterizaron por que: i) Tienen la mayor riqueza coralina (12-13 especies) de la zona continental del PNTM (Reyes-Bonilla, 1993b; Ramírez-Beltrán, 1999); ii) Sus localidades poseen 11 especies en común, de las cuales, *Fungia curvata* y *F. distorta* son las especies que principalmente lo separan; iii) Presentan dos registros nuevos de coral (*Pocillopora eydouxi* y *Pavona minuta*) para BCS (Tabla 4). El "A2" incluyó a Bahía Pichilingue, Isla Cerralvo, Punta Perico y Bahía Chileno. Estos sitios tuvieron el número menor de especies coralinas (9-10) en BCS (Ramírez-Beltrán, 1999) y, ocho especies en común solamente (Tabla 4). Aunque, en este subgrupo, también, se tuvo un registro nuevo de coral (*Psammocora superficialis*) para la Isla Cerralvo. Por último, el "A3" asoció a los sitios de la zona norte y centro de BB (Careyeros, Punta de Mita, Isla Larga, Isla Redonda y Los Arcos). La causa de que este subgrupo se halla separado del extremo sur de BB fue determinada por la presencia de *Psammocora superficialis*, *Psammocora stellata*, *Pocillopora meandrina* y *Pavona clavus*, que no son encontradas en la zona sur de BB (excepto por *P. meandrina*), pero si en todos los sitios de BCS. Además, estas localidades presentaron los valores más altos de riqueza de coral (9-12 especies; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1998), con

nueve especies en común, y cuatro registros nuevos de coral: *Pocillopora eydouxi*, *Pocillopora inflata*, *Porites lutea* y *Psammocora profundacella* (Tabla 4).

El grupo "B" correspondió a todos los sitios de la zona sur de BB (Fig. 3). Estos se distinguieron por tener la riqueza coralina más baja (6-8 especies) del PNTM (Cupul-Magaña *et al.*, 1998). Por las condiciones geomorfológicas y oceanográficas comentadas anteriormente, que son desfavorables para los requerimientos de los corales.

De igual manera, el grupo "B" se dividió en dos subgrupos (Fig. 3). El "B1" incorporó a los sitios de Mahauitas, Chimo y Las Iglesias, que son los que tienen la riqueza coralina más alta de este grupo (6-8) y el mayor número de especies en común. En este subgrupo, *Pocillopora inflata* y *P. meandrina* fueron los corales que lo separaron. El "B2" correspondió a las localidades de Caletitas, El Paredón, Yelapa y Pizota, y se caracterizó por presentar pocas especies coralinas (seis por sitio) y solo cinco en común.

El grupo "C" correspondió a los sitios muestreados en las IR (Caleta de *Porites*, Rocas Ortolán, Playa Blanca, Bahía Azufre y Caletilla de Clarión), que se caracterizaron por presentar condiciones oceanográficas y climáticas muy particulares, lo que ha propiciado el desarrollo de una fauna coralina adaptada a un ambiente de tipo tropical. Es por ello, que en este archipiélago existe una alta riqueza de especies de coral, de las cuales, algunas no han sido registradas en otras localidades del POT (Ketchum, 1998).

A pesar de esto, las IR han sido consideradas como parte de la provincia zoogeográfica panámica (Bernard *et al.*, 1991). Pero investigaciones recientes han identificado más especies indo-pacíficas pertenecientes a distintos Phyla, así como algunas otras que son endémicas para estas islas (Garth 1992; Allen y Robertson, 1994; Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Glynn *et al.*, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997). Por consiguiente, este archipiélago funciona como una unidad faunística y debe

de considerarse como una sub-provincia biogeográfica diferente (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997).

En el grupo "C", los sitios muestreados presentaron un total de 20 especies coralinas (Tabla 4). De ellas, el 40% (*Pocillopora woodjonesi*, *Pocillopora sp.*, *Porites australiensis*, *P. lichen*, *Porites sp. nov.*, *Porites sp. 1*, *Pavona maldivensis* y *P. varians*) se restringió a este archipiélago, en lo que concierne solo al PNTM (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum, 1998). Por este motivo, el grupo "C" se separó de los sitios de la parte continental.

Al igual que los demás grupos, el "C" también se dividió en tres subgrupos (Fig. 3). El "C1" y "C2" correspondieron a Caleta de *Porites* y Rocas Ortolán, respectivamente. Ellos se distinguieron por tener la menor riqueza coralina (7 y 10 especies), y por que *Porites* presentó más especies en el primero, y *Pocillopora* en el segundo. Por otro lado, el subgrupo "C3" asoció a Playa Blanca, Bahía Azufre y Caletilla de Clarión, que tuvieron el mayor número de especies coralinas (11-13) en los sitios de muestreo de las IR. Asimismo presentaron nueve especies en común, de las cuales, *Pocillopora eydouxi*, *Pocillopora sp.*, *Porites lichen*, *P. lutea* y *Porites sp. 1* son las que más contribuyeron a la formación de este subgrupo.

4.1.5.- Comparación con otras áreas del POT

En el PM, las áreas de BCS, zona norte y centro de BB e IR presentaron la mayor riqueza de coral; por el contrario, la zona sur de BB tuvo el número más bajo (8) de especies coralinas (Tabla 10). Sin embargo, en la costa de Oaxaca también se encontró una riqueza considerable de 13 especies coralinas (Leyte-Morales, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998). De las cuales, *Gardinoseris planulata* es encontrada solo en esta área y en las localidades de Centroamérica (Guzmán y Cortés, 1993; Glynn y Leyte-Morales, 1997). Ahora, si incorporamos a

Tabla 10.- Riqueza de especies coralinas hermatílicas (Scleractinia) registrada en distintas áreas del POT. Referencias: 1 = Birkeland *et al.*, 1975; 2 = Glynn, 1976; 3 = Glynn *et al.*, 1982; 4 = Cantera, 1983; 5 = Wells, 1983; 6 = Cortés y Murillo, 1985; 7 = Prah y Erhard, 1985; 8 = Cantera *et al.*, 1989; 9 = Guzmán y Cortés, 1989; 10 = Cortés, 1990; 11 = Guzmán y Cortés, 1992; 12 = Reyes-Bonilla, 1992; 13 = Guzmán y Cortés, 1993; 14 = Holst y Guzmán, 1993; 15 = Reyes-Bonilla, 1993; 16 = Bautista-Romero *et al.*, 1994; 17 = Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; 18 = Glynn y Maté, 1996; 19 = Glynn *et al.*, 1996; 20 = Vargas-Ángel, 1996; 21 = Bárcenas *et al.*, 1997; 22 = Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; 23 = Cortés, 1997; 24 = Glynn, 1997; 25 = Glynn y Leyte-Morales, 1997; 26 = Jiménez, 1997; 27 = Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; 28 = Ocha-López y Reyes-Bonilla, 1997; 29 = Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a; 30 = Reyes-Bonilla *et al.*, 1997b; 31 = Cupul-Magaña *et al.*, 1998; 32 = Cortés y Guzmán, 1998; 33 = Ketchum, 1998; 34 = Reyes-Bonilla, 1998; 35 = Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998; 36 = Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; 37 = Glynn, 1999; 38 = Ramírez-Beltrán, 1999; 39 = Reyes *et al.*, 1999; 40 = Glynn y Ault, 2000; 41 = Reyes-Bonilla, 2000; 42 = Reyes-Bonilla, com. pers.; 43 = Presente Trabajo.

Área o sitio	Riqueza	Referencias
Baja California Sur	15	11, 15, 28, 29, 30, 34, 36, 38, 41, 42, 43
Zona norte y centro de Bahía de Banderas	14	22, 31, 36, 39, 43
Zona sur de Bahía de Banderas	8	31, 43
Islas Revillagigedo	23	16, 17, 19, 27, 33, 36, 37, 40, 41, 43
Oaxaca	13	25, 35, 36, 37, 41
Pacífico Nortropical Mexicano	28	11, 15, 16, 17, 19, 22, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 36, 38, 39, 41, 42, 43
México	29	11, 15, 16, 17, 19, 22, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43
Costa Rica	23	6, 9, 10, 13, 23, 26, 32, 37, 40
Panamá	22	2, 5, 13, 14, 18, 24, 37, 40
Colombia	19	3, 7, 8, 40
Ecuador	16	5, 13, 24, 40
Isla de Coco	18	5, 6, 11, 32, 40
Atolón de Clipperton	9	19, 40
Isla Malpelo	6	1, 5, 40
Islas Galápagos	19	5, 24, 37, 40

Gardinoseris planulata a la riqueza coralina del PNTM, encontramos que el PM posee 29 especies de coral, valor que lo ubica como la región con el mayor número de especies coralinas del POT (Tabla 10). Las áreas más importantes que le siguen, pero con una cantidad menor de especies, serían Costa Rica (23), Panamá (21), Islas Galápagos (19) y Colombia (19). Esta riqueza alta de corales en el PM, es debida a la presencia en el Golfo de California de dos corales endémicos (*Porites baueri* y *Porites sverdrupi*), y en las IR, por algunas especies coralinas de afinidad indo-pacífica que sólo se han registrado en este archipiélago, como son: *Pocillopora woodjonesi*, *Porites australiensis*, *P. lichen*, *P. lutea*, *Porites* sp. 1, *Psammocora profundacella*. Por otro lado, Glynn y Ault (2000) hicieron referencia que el PM tiene una gran extensión territorial en su margen costero, y cuenta con una plataforma potencial para colonización coralina de aproximadamente 8,920 km². Esta superficie es mayor que cualquier otra encontrada en las localidades de Centroamérica (Glynn y Ault, 2000). Aunado a esto, las dos rutas de dispersión coralina hacia el PM (Fig. 5) han generado un acumulamiento de especies en esta región. No obstante, Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998) argumentaron que la riqueza de corales encontradas en el PM puede cambiar debido a la continua dispersión de corales y por los eventos de extinción local. Estos últimos son generados por los eventos de El Niño (Glynn, 1990 y 1997a) y/o los efectos antropogénicos (Guzmán y Cortés, 1993), en especial la sedimentación (Cortés y Murillo, 1985; Cortés, 1990) y el efecto de las actividades turísticas y de pesca (Glynn, 1997a; Medina-Rosas, 1997).

Por otro lado, se realizó un análisis multivariado para encontrar la similitud faunística entre las áreas de coral del PNTM y las demás encontradas en el POT. El ACP generó tres componentes principales que explican el 68% de la variación. Sus resultados indicaron la formación de dos grupos y dos sitios aislados: El grupo "1" integró a las áreas encontradas en

el PM; el grupo "2" asoció a las ubicadas en Centroamérica; y por último, los sitios aislados fueron la Isla Malpelo y el Atolón de Clipperton (Fig. 7). Los grupos "1" y "2" tienen una riqueza coralina alta, con 29 y 27 especies, respectivamente, y por el contrario, las localidades aisladas, "3" y "4" solo presentaron seis y nueve especies. Estos resultados coincidieron con lo encontrado en el trabajo de Glynn y Ault (2000), donde realizaron un análisis similar e identificaron tres provincias coralinas: La del norte (IR, zona continental de México y Golfo de California); La ecuatorial (Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Isla Cocos e Islas Galápagos); y una tercera que incluyó a las localidades aisladas de la Isla Malpelo y el Atolón de Clipperton, junto con algunas Islas del Pacífico Central (Hawaii, Fanning y Johnson).

En lo que respecta al PM (BCS, zona norte y centro de BB, zona sur de BB, IR y Oaxaca; grupo "1"), se encontró una nueva asociación entre las áreas analizadas en donde existen dos subgrupos (Fig. 7). El primero integró a BCS, la zona norte de BB y las IR, que presentaron la mayor similitud faunística y riqueza de especies más alta. El segundo agrupó la zona sur de BB y el área de Oaxaca, y se caracterizó por tener las condiciones más adversas para los corales, ya que se ubican en zonas de surgencias que limitan el desarrollo de corales (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998). Sin embargo, estos resultados fueron diferentes a los encontrados por otros autores: Ketchum y Reyes-Bonilla (1997) que identificaron una mayor asociación entre el Atolón de Clipperton y las IR, así como un traslape de localidades de la zona continental de México y de Centroamérica; Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998) en un análisis para el PM, encontraron una similitud más alta entre las IR y Oaxaca, pero con una agrupación de los sitios que se ubican en la entrada del Golfo de California. La desigualdad entre estos resultados se debió principalmente al aumento de la intensidad de los muestreos y a los registros nuevos de coral. Por ejemplo,

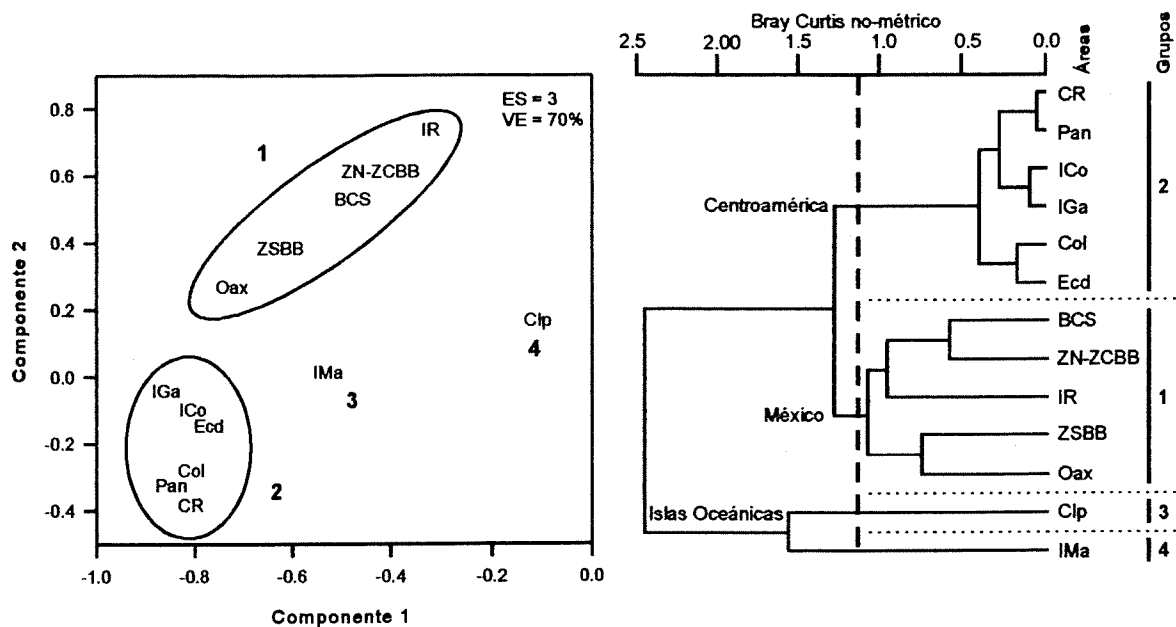


Fig. 7.- Resultados del ACP y AC cualitativos de las principales áreas con desarrollos de coral en el POT. Simbología: ES = Eigenvalores significativos (>1); VE = Explicación de la variación del análisis que corresponde al número total de ES; BCS = Baja California; ZN-ZCBB = zona norte y centro de Bahía de Banderas; ZSBB = zona sur de Bahía de Banderas; IR = Islas Revillagigedo; Oax = Oaxaca; Clp = Atolón de Clipperton; CR = Costa Rica; Pan = Panamá; Ecd = Ecuador; Col; Colombia; ICo = Isla de Coco; IGa = Islas Galápagos; IMa = Isla Malpelo. Nota: La figura de la izquierda (dispersograma) fue generada por el ACP, y la de la derecha (dendograma) por el AC; la zona de corte del dendograma fue determinada por medio del ACP.

en BCS y BB se pensaba que solo habitan 12 y 7 especies de coral (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). pero en la actualidad se ha registrado 15 y 14 especies, respectivamente. De esta manera, al incrementar las investigaciones en las comunidades de coral del PM se podrán desarrollar análisis con una mejor precisión y más cercanos a la realidad.

4.2.- Estructura de la comunidad

4.2.1.- Grado de desarrollo arrecifal

Los arrecifes coralinos del PNTM, al igual que otros del POT, son pequeños y abarcan pocas hectáreas. Presentan una distribución discontinua, se desarrollan en profundidades someras y se caracterizan por estar dominados por una o algunas especies coralinas (Glynn *et al.*, 1972; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1993; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cortés, 1997). Estos arrecifes se encontraron en todas las áreas investigadas del PNTM. No obstante, en la zona costera continental (BCS y BB) estuvieron contruidos por pocilopóridos, y en la oceánica (IR) por una proporción similar de *Pocillopora* y *Porites* (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ketchum, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999).

Las especies de *Pocillopora* poseen el mayor potencial para la construcción de arrecifes coralinos en el POT (Porter, 1974; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1993). Esto se debe a la continua interconexión de sus ramas, que imparten una mejor imbricación y amarre a estas estructuras (Glynn y McIntyre, 1977; Glynn *et al.*, 1982; Glynn y Wellington, 1983). Ello les permite resistir el movimiento del agua y cambiar la pendiente de la zona de rompiente (Glynn y Wellington, 1983). Además, tienen una mayor competitividad por el substrato (Glynn *et al.*, 1972), tasas de crecimiento altas (Glynn y Stewart, 1973; Glynn y Wellington, 1983;

Guzmán y Cortés, 1989b) y una agresividad inter-específica considerable (Wellington, 1980). Por lo cual monopolizan el sustrato y crecen sobre los corales masivos, costrosos y nodulares (*Porites*, *Pavona* y *Psammocora*), y en algunas ocasiones pueden llegar a generar una zonación entre las especies de coral (Glynn *et al.*, 1972).

Otra ventaja de los pocilopóridos es su forma ramosa que les facilita fragmentarse, incrementando la reproducción asexual (Glynn *et al.*, 1991). Las ramas son rotas por el oleaje ó por algunos organismos que se alimentan de varias especies asociadas que viven entre sus ramas (Highsmith, 1982). Estos fragmentos tienen la capacidad de regenerarse y formar colonias nuevas para poblar sustratos blandos, que resultan inalcanzables para otros corales (Highsmith, 1982). Por estos motivos, los pocilopóridos presentan un porcentaje de cobertura alto con respecto a las demás especies coralinas (Glynn *et al.*, 1972; Glynn *et al.*, 1982; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a).

No obstante y a pesar de las ventajas competitivas de *Pocillopora*, los arrecifes y parches de pocilopóridos del PNTM y del POT, se caracterizan por ser estructuras calcáreas frágiles, que se desarrollan exclusivamente en bahías o playas protegidas de oleajes fuertes (Glynn, 1997a). Es por ello que en el PNTM, los arrecifes de pocilopóridos solo se encontraron en Bahía San Gabriel, Cabo Pulmo, Bahía Chileno, Careyeros y Punta de Mita (Reyes-Bonilla, 1993b; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999); y los parches arrecifales en Bahía Pichilingue y Los Arcos (Medina-Rosas, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999). Todas estas estructuras calcáreas son parecidas a las encontradas sobre las costas de Oaxaca (Glynn y Leyte-Morales, 1997), Costa Rica (Guzmán y Cortés, 1989a), Panamá (Glynn, 1976; Glynn y Maté, 1997), Colombia (Glynn *et al.*, 1982; Vargas-Ángel, 1996) e Islas Galápagos (Glynn y Wellington, 1983, Colgan, 1990).

De manera similar, los arrecifes coralinos de las IR estuvieron constituidos por *Pocillopora*, pero con una contribución considerable de *Porites*. La diferencia de estos arrecifes mixtos, con los encontrados en otros sitios del PNTM y del POT (arrecifes dominados por *Pocillopora* ó por *Porites*), es quizás generada por los efectos producidos por los huracanes y tormentas tropicales. Las IR se encuentran en el paso de estos meteoros, que son originados en la zona de convergencia inter-tropical en el norte del POT (Calderón-Riveroll, 1993). Dollar (1982) mencionó que el viento de las tormentas y huracanes incrementan la altura y reducen el período del oleaje. A tal punto, que la energía cinética de las olas es alta, por lo que llegan a desprender bloques de coral y arrastrarlos (Dollar y Tribble, 1993). Los corales mueren (en especial los de forma ramosa) por el rompimiento y la abrasión, inhibiendo la monopolización del substrato por pocilopóridos e incrementando el desarrollo de otro tipo corales, como son los poríteos (Reyes-Bonilla y Ketchum, 1997; Ketchum, 1998). Estos corales por su morfología (hemisférica) pueden soportar con mayor éxito el embate del oleaje (Dollar, 1982), y es por ello que llegan a formar arrecifes en sitios más expuestos (Cortés, 1997; Glynn, 1997a).

Otra explicación de la mayor abundancia de los poríteos es su fragmentación exitosa (Highsmith, 1982). Estos corales masivos presentan una densidad alta de organismos perforadores, en particular, *Litophaga spp.* (Scott *et al.*, 1988). Estos bivalvos perforan, debilitan e inducen a la colonia a fragmentarse (Highsmith, 1982; Scott y Risk, 1988; Guzmán y Cortés, 1989a), ya sea por eventos de marejadas (Highsmith, 1982; Scott *et al.*, 1988; Done y Potts, 1992) o por organismos como los peces balistidos (ej. *Pseudobalistes naufragium* (Jordan y Starks) y *Sufflamen verres* (Gilbert y Starks); Guzmán, 1988; Scott *et al.*, 1988; Guzmán y Cortés, 1989a; Cortés, 1992). Estos últimos desprenden porciones de las colonias a mordidas para alimentarse de estos moluscos (Guzmán, 1988; Guzmán y Cortés, 1998a;

Scott *et al.*, 1988). Los fragmentos producidos pueden colonizar sustratos blandos, repoblar áreas nuevas y formar parches arrecifales (Highsmith, 1982; Done y Potts, 1992).

Por otro lado, las comunidades coralinas fueron los desarrollos de coral más abundantes en el PNTM, y se encontraron en el 58.3% de los sitios muestreados (Isla San José, Isla Cerralvo, Punta Perico, Isla Redonda, Isla Larga, Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo, Las Iglesias, Caletas de *Porites*, Rocas Ortolán y Caletilla de Clarión). La mayoría de estas localidades se caracterizaron por estar expuestas al oleaje y/o tener una pendiente abrupta y localizarse en zonas de surgencias (Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999), a excepción de las encontradas en las IR (Caletas de *Porites*, Rocas Ortolán y Caletilla de Clarión).

En los sitios que están expuestos al oleaje, los corales se encuentran en constante estrés por el movimiento considerable del agua (Highsmith, 1982). Por este motivo, las especies ramosas como *Pocillopora* presentan una abundancia baja y no pueden construir estructuras calcáreas (Dollar, 1982). Su única manera de sobrevivir es como colonias individuales, con ramas robustas para soportar el embate de las olas (Dollar, 1982; Dollar y Tribble, 1993), tal es el caso de *Pocillopora verrucosa*, *P. meandrina* y *P. capitata*. De igual manera, los corales masivos como *Porites* y *Pavona* se presentan como colonias pequeñas, con formas costrosas o hemisféricas para soportar el continuo embate de las olas (Dollar, 1982; Done, 1992; Done y Potts, 1992; Glynn y Maté, 1997).

Las pendientes abruptas ocasionan que exista menos superficie para ser colonizada por los corales e impiden la formación de estructuras calcáreas, en particular de *Pocillopora* (Birkeland *et al.*, 1975; Glynn *et al.*, 1982). Además, al incrementar la profundidad rápidamente se disminuye la penetración de la luz, que baja los requerimientos de las zooxantelas del coral (Spencer-Davies, 1991; Titlyanov y Latypov, 1991). Esto repercute en la

capacidad de competencia (Jackson y Huges, 1985) y de la reproducción coralina (Rinkevich, 1989), por lo que se reduce aun más la posibilidad de desarrollos arrecifales.

Por último, las surgencias disminuyen la temperatura superficial del mar a tal grado que puede llegar a niveles inferiores a los requeridos para el crecimiento de corales (Wells, 1956; Glynn y Stewart, 1973; Glynn, 1977; Glynn *et al.*, 1983). También, aportan nutrientes hacia la superficie e incrementan las poblaciones fitoplactónicas que generaran una turbiedad estacional considerable, la cual impide el paso de la luz, reduciendo, las tasas de calcificación y de crecimiento de los corales (Glynn y Stewart, 1973; Glynn, 1976, 1977; Glynn y Wellington, 1983; Glynn y Maté, 1997). Del mismo modo, el aumento de nutrientes favorece a otras especies bentónicas, como algas, organismos filtradores y bioerosionadores que pueden competir o interferir con el desarrollo de arrecifes coralinos (Birkeland, 1977). También, estos disturbios generados por surgencias han sido observados en el Golfo de Tehuantepec, México (Glynn y Leyte-Morales, 1997), Golfo de Papagayo, Costa Rica (Glynn *et al.*, 1983), Golfo de Panamá, Panamá (Glynn *et al.*, 1972, 1983; Glynn y Stewart, 1973; Glynn, 1977; Glynn y Maté, 1997).

4.2.2.- Cobertura de coral

4.2.2.1.- Islas Revillagigedo

En las IR, los arrecifes y comunidades de coral presentaron el mayor porcentaje de cobertura de coral vivo del PNTM (32.7% en promedio). Esto se debe a las características oceanográficas, antes mencionadas de este archipiélago, y a la existencia de substrato rocoso desnudo abundante (>50%

del fondo), que favorecen el reclutamiento, crecimiento y desarrollo de los corales (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997).

En los sitios muestreados de las IR no existieron diferencias significativas en su porcentaje de cobertura coralina, quizás por que los factores que la controlan deben de ser similares en todos los sitios. No obstante, la cobertura de coral más alta de las IR se registró en dos comunidades coralinas, en Rocas Ortolán (42.2%) y Caletilla de Clarión (37.8%), a pesar de su poco desarrollo arrecifal, debido a las condiciones adversas (oleaje y pendiente abrupta) que presentan. Su cobertura alta se debió a que los principales desarrollos de coral se encontraron en una profundidad en la cual no son tan afectados por el oleaje. En Rocas Ortolán, la mayor cobertura se encontró entre 3 y 6 m de profundidad, donde los pocilopóridos fueron las especies predominantes, en especial *Pocillopora verrucosa* (46.4% de cobertura relativa); mientras que en la Caletilla de Clarión, la cobertura fue similar de 3 a 9 m de profundidad. En la parte somera abundó *Pocillopora verrucosa* (38.9% de cobertura relativa) y en la profunda, de 6 a 9 m, *Porites lichen* y *P. lobata* (26.8% y 17.3% de cobertura relativa). Este patrón de distribución y abundancia de estos dos géneros coralinos es común para los arrecifes y comunidades coralinas del POT (Glynn *et al.*, 1972, 1982; Glynn y Wellington, 1983). Guzmán y Cortés (1993), hicieron referencia que en las zonas más someras domina *Pocillopora* y en las más profundas (> 5 m) dominan los corales masivos (*Porites* y *Pavona*).

De igual manera, los arrecifes coralinos de Bahía Azufre y Playa Blanca tuvieron una cobertura de coral moderada (32.2% y 26.3%, respectivamente) en comparación con los demás sitios de las IR. Ambos arrecifes se ubicaron en zonas muy someras (de 1 a 3 m), que durante períodos de huracanes y tormentas tropicales deben ser severamente afectados, lo que reduce su cobertura de coral. Ketchum y Reyes-Bonilla

(1997) mencionaron que estos eventos climáticos barren las costas de las IR y por esta razón, tienen una influencia considerable en el establecimiento local y el desarrollo de los corales. Por ello, la estructura comunitaria coralina es fuertemente determinada por estos disturbios (Dollar, 1982; Dollar y Tribble, 1993). En Bahía Azufre se encontró bloques grandes de coral (>1.5 m) de *Pocillopora* y *Porites* volcados y una gran cantidad de escombro coralino, tanto dentro del agua como en la orilla de la playa, que quizás fueron originados y acarreados por el oleaje de tormenta. Un caso similar, es encontrado sobre los arrecifes coralinos de Hawaii, donde el oleaje de tormenta desprende y gira colonias del coral de gran tamaño (Dollar y Tribble, 1993). En Playa Blanca existe una gran cantidad de coral muerto en la cresta y plataforma arrecifal, ya que la mayoría de las colonias fueron derribadas. Además, en la plataforma arrecifal, la temperatura superficial del agua puede incrementar considerablemente, a tal grado que pasen el límite de tolerancia de los corales (Glynn y Steward, 1973) y/o por su poca profundidad, los corales pueden morir por desecación al quedar expuestos al aire, durante la bajamar de las mareas vivas (Glynn, 1976). Por otro lado, *Porites lobata* y *Pocillopora eydouxi* fueron las especies de coral dominantes en Bahía Azufre y Playa Blanca. Para el primero, *Porites lobata* fue el constructor arrecifal más importante, y en el segundo, *Pocillopora eydouxi*, con una de cobertura relativa 34.8% y 29%, respectivamente. No obstante en Playa Blanca, *Porites lobata* fue la especie dominante, con una cobertura relativa de 29.2%.

En Caleta de *Porites* se registró la menor cobertura de coral de las IR (25.5%). Esto se debe a que este sitio se encuentra semi-expuesto al oleaje y el principal desarrollo se ubicó sobre una terraza rocosa situada entre 4 y 7 m de profundidad. Aquí la comunidad coralina esta constituida por colonias masivas de *Porites*, en especial *P. lobata* (81.7% de cobertura relativa), las cuales alcanzaron tallas de 2 - 3.7 m de diámetro y de 1.5 – 1.8 m de altura.

A pesar de este desarrollo considerable, los corales no cubren por completo el fondo y las colonias se encuentran dispersas. Se observó que una gran parte de estas colonias fueron generadas por fragmentación, posiblemente por el desprendimiento generado por el oleaje de tormenta; también se identificaron varias colonias pequeñas y de forma costrosa, lo que indicó que en este lugar existe un reclutamiento de plánulas exitoso. Este tipo de desarrollos masivos de *Porites* son comunes en ambientes protegidos y/o en planicies localizadas en profundidades (4 - 9 m) donde el estrés de las olas sea mínimo (Done y Potts, 1992).

4.2.2.2.- Baja California Sur

En BCS, la cobertura de coral más alta se registró en Cabo Pulmo (53.6%) e Isla San José (49.3%), cuyos valores fueron significativamente más altos que cualquier otro sitio de muestreo en el PNTM. Además, estos sitios fueron los que presentaron la mayor riqueza de especies coralinas de BCS (13 especies en ambos sitios).

En Cabo Pulmo se presentan las condiciones ambientales más estables para el desarrollo y crecimiento de corales de BCS (Foubert-Corona, 1999), que mantienen una cobertura de coral alta (Reyes-Bonilla, 1993b; Foubert-Corona, 1999; Ramírez-Beltrán, 1999). Por ello es considerado como el arrecife de coral más importante de BCS (Brusca y Thomson, 1975; Robinson y Thomson, 1992; Reyes-Bonilla, 1993b), y como uno de los más estables del POT (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997b). Este arrecife fue construido casi exclusivamente por *Pocillopora verrucosa* (Brusca y Thomson, 1975; Robinson y Thomson, 1992; Reyes-Bonilla, 1993b; Ramírez-Beltrán, 1999), con un 85% de la cobertura relativa. Por otro lado, en la Isla San José, la elevada cobertura se originó por una población de *Fungia distorta* (60.7% de cobertura relativa), la cual se encontró a 30 m de profundidad, cubriendo,

una área aproximada de 1 ha (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a; Ramírez-Beltrán, 1999), con una densidad hasta de 500 individuos por metro cuadrado (Reyes-Bonilla, 1992). Sin embargo, existe una comunidad coralina en el extremo suroeste de la Isla y sobre playa rocosa a una profundidad de 8 a 15 m, que esta dominada por *Pocillopora* (Ramírez-Beltrán, 1999). Esta última solo aportó un 30.3% de la cobertura relativa.

De forma similar, Bahía Chileno, Bahía San Gabriel y Bahía Pichilingue presentaron una cobertura de coral moderada (con 40.9%, 35.8% y 22.9%, respectivamente), y se caracterizaron por presentar estructuras arrecifales de pocilopóridos. *Pocillopora verrucosa* y *P. meandrina* fueron las especies dominantes en los dos primeros sitios y *P. damicornis* en el tercero. Bahía Chileno y Bahía San Gabriel presentaron condiciones adecuadas para el desarrollo coralino, por ello tuvieron mayores valores de cobertura de coral. Sin embargo, Bahía Pichilingue presenta porciones considerables de sustrato arenoso, que impide en parte el desarrollo coralino (Ramírez-Beltrán, 1999) y genera un menor porcentaje de cobertura.

Las comunidades coralinas de Punta Perico e Isla Cerralvo, presentaron el porcentaje de cobertura de coral más bajo BCS (con 8.6% y 2%, respectivamente), y ambas se caracterizan por presentarse en zonas de surgencias (Byrne y Emery, 1960; Ramírez-Beltrán, 1999). Además en Punta Perico, los corales están expuestos al oleaje, por lo que sólo en las partes someras se encuentran colonias costrosas de *Porites panamensis* (35.1% de cobertura relativa). También, una porción de esta plataforma queda expuesta al aire en mareas bajas (Ramírez-Beltrán, 1999), por lo que las especies de coral pueden estar expuestas al aire y morir (Eakin y Glynn, 1996). La comunidad coralina más importante se encontró a una profundidad mayor de 10 m, la cual es dominada por *Pocillopora verrucosa* y *P. meandrina* (31.4% y 28.3% de cobertura relativa). Asimismo, en Isla Cerralvo, la cobertura de

coral fue disminuida por las pendientes abruptas (Ramírez-Beltrán, 1999) y se caracterizó por no poseer especies dominantes.

4.2.2.3.- Bahía de Banderas

En BB, el porcentaje de cobertura coralina, al igual que la riqueza de corales, fue mayor en la zona norte y centro de la bahía (24.1%). La diferencia fue dada principalmente por las características geomorfológicas y oceanográficas antes comentadas.

En la zona norte y centro, la cobertura de coral fue mayor que el sur de BB. Sin embargo, ésta varió entre los sitios, de 20.5% a 38.7%. La más baja se registró en las Islas Marietas y las más alta en Punta de Mita. La diferencia entre la cobertura de coral entre los sitios de esta zona fue determinada por la pendiente encontrada en cada uno de ellos y por la exposición al oleaje.

En Careyeros y Punta de Mita existe una pendiente suave y además, las localidades están considerablemente protegidas del oleaje. Es por ello, que aquí se encuentran los arrecifes de coral más importantes de BB (Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1998). De igual manera, Los Arcos poseen condiciones parecidas, pero existe una limitación producida por segmentos amplios de fondos blandos, por lo que se generaron solo formaciones de parches arrecifales. En todas estas localidades, *Pocillopora damicornis* fue la principal constructora arrecifal y la especie dominante (cobertura relativa de 64.7 y 85.5%), a excepción de Los Arcos, donde *Porites panamensis* tuvo el mayor porcentaje de cobertura, quizás por su reproducción asexual exitosa por medio de la fragmentación (Glynn *et al.*, 1994). En este sitio se observó de forma abundante sobre el substrato arenoso.

Por otro lado, las Islas Marietas (Isla Larga e isla Redonda) presentan un porcentaje de cobertura alto, pero este es el menor al estimado para Careyerros, Punta de Mita y Los Arcos. La diferencia es generada por las pendientes abruptas que se encuentran en estas islas, que han permitido solo el desarrollo de comunidades coralinas, donde *Pocillopora verrucosa* y *Porites panamensis* crecen con mayor abundancia.

En la zona sur de BB, las comunidades coralinas tuvieron el menor porcentaje de cobertura de coral del PNTM (3.9% en promedio). Todos estos sitios estuvieron expuestos al oleaje, presentan pendientes abruptas (Cupul-Magaña *et al.*, 1998) y están influenciados por las surgencias estacionales de Cabo Corrientes (Griffiths, 1968; Zuria-Jordan *et al.*, 1995). Por estas razones, *Porites panamensis* y *P. lobata*, fueron los corales con mayor abundancia y cobertura en esta zona, ya que son las especies más resistentes a estos factores abióticos (Glynn, 1976; Cortés, 1990; Reyes-Bonilla 1990, 1993a).

Sin embargo, en Caletitas existe la cobertura de coral más alta de la zona sur de BB (8.2%). Este valor se incrementó por la presencia de un pequeño parche arrecifal de *Pocillopora capitata*, que fue la especie dominante de esta localidad (55.2% de cobertura relativa). Este parche se desarrolló sobre una planicie pequeña situada a 3 m de profundidad en la parte menos expuesta al oleaje. Sin embargo, las demás áreas de esta caleta presentaron una pendiente abrupta y una exposición al oleaje considerable, es por ello, que los desarrollos de coral encontrados en los alrededores del parche fueron del tipo de comunidades coralinas

La cobertura de coral de todos los demás sitios tendió a disminuir conforme estas se ubicaron más hacia el suroeste de BB. Los sitios de Mahauitas, El Paredón y Yelapa presentaron, escasamente, los mayores valores; y de manera contraria, Pizota, Chimo y Las Iglesias presentaron los menores (Tabla 5). La diferencia se debe al porcentaje de sustrato rocoso

encontrado entre estos sitios. En los primeros éste fue abundante, pero en los tres últimos se encontró hasta una profundidad de 9 m, de aquí hacia mayores profundidades, se extiende un substrato arenoso que impide el reclutamiento y el desarrollo de corales.

Por otra parte, es importante señalar que el desarrollo y crecimiento de las comunidades coralinas de la zona sur de BB, se debe principalmente al reclutamiento de corales por medio de plánulas; que es la forma más importante de colonizar substratos nuevos en estos sitios. Esto se basa en que la mayoría de las colonias observadas estuvieron fijadas y cementadas al substrato rocoso. Además, la fragmentación de las colonias no debe de ser tan exitosa en la repoblación de estas comunidades, por que el alto movimiento del agua producido por el oleaje, y las pendientes abruptas generan, posiblemente, un transporte de estos fragmentos hacia profundidades mayores donde no existen las condiciones necesarias para su crecimiento. Es quizás por estas razones que se observaron pocos corales en estos sitios. Medina-Rosas (2000) encontró varios reclutas coralinos, pertenecieron al género *Porites*, fijados en losas de barro en la localidad de las Iglesias. Este autor, también mencionó que es posible que las plánulas que se fijaron pudieron ser originadas por poblaciones locales de BB o por otras que se encuentran entre Cabo Corrientes y Tenacatita. Estos resultados podrían confirmar su hipótesis.

4.2.3.- Diversidad de especies

El área de las IR conjuntó la mayoría de los sitios de muestreo con los valores de diversidad de especies más altos del PNTM ($H' = 0.55 - 0.82$). Esto se debió a que las especies de corales tuvieron una mayor homogeneidad en su abundancia, generada por los disturbios de huracanes y tormentas tropicales que cruzan a este archipiélago. Estos meteoros

reducen la dominancia de las especies de coral más competitivas (Connell, 1978). Por ello, los arrecifes coralinos de Bahía Azufre y Playa Blanca tuvieron la diversidad más alta del PNTM.

En la parte continental del PNTM, las comunidades coralinas presentaron una mayor diversidad de especies, debido a que poseen un mayor número de factores que inhiben el desarrollo y crecimiento coralino (pendientes abruptas, exposición alta al oleaje y a surgencias), ocasionando, coberturas de coral bajas. Tal fue el caso de Isla Cerralvo ($H' = 0.76$) y Bahía Pichilingue ($H' = 0.63$) en BCS; Mahautas ($H' = 0.72$) y Pizota ($H' = 0.69$) en la zona sur de BB. Este patrón concuerda con lo encontrado en otros arrecifes del POT (Porter, 1972,1974; Guzmán *et al.*, 1987; Guzmán y Cortés, 1989a). Por el contrario, los arrecifes de pocilopóridos de BCS y BB se encontraron en zonas protegidas del oleaje, en ambientes estables y sin disturbios severos, lo que originó una mayor dominancia de las especies de coral más competitivas, como fueron: *Pocillopora verrucosa* y *P. damicornis*. Esto dió como resultado una cobertura de coral alta, pero con una baja diversidad (Tabla 5), producida por el alto grado de monopolización y de una competitiva exclusión (Connell, 1978; Dollar, 1982).

4.2.4.- Asociación cuantitativa

El análisis multivariado para la asociación cuantitativa identificó tres grupos, en los cuales se asociaron los sitios de muestreo del PNTM (Fig. 4). Estos resultados fueron similares a los encontrados por el análisis cualitativo (Fig. 3). Lo que permite suponer, que los grupos formados (BCS-zona norte y centro de BB, zona sur de BB-Islas Marietas e IR), se separan como unidades faunísticas que presentan una riqueza de coral y una estructura comunitaria específica y bien definida. Asimismo, se identificaron algunos subgrupos que se distinguieron por reunir a los sitios que presentaron una

cobertura de coral similar entre sus especies dominantes, lo que coincidió con el tipo de desarrollo arrecifal (arrecifes, parches y comunidades coralinas) que se presentó en cada uno de ellos.

4.2.4.1.- Grupo "I" (BCS y zona norte y centro de BB)

El grupo "I" asoció a todos los sitios de BCS y a tres localidades de la zona norte y centro de BB, que se caracterizaron por presentar una contribución alta de pocilopóridos, en especial de *Pocillopora verrucosa* y *P. damicornis*. Es importante resaltar esta asociación por que cualitativamente (riqueza de especies) y cuantitativamente (estructura comunitaria) son muy similares. Es posible, que lo anterior, se deba a que estas localidades presentan condiciones ambientales y oceanográficas adecuadas para el desarrollo de estructuras arrecifales de *Pocillopora*, tales como arrecifes y parches, a excepción de Isla Cerralvo, Punta Perico e Isla San José. Sin embargo, las especies dominantes en cada uno de los sitios fueron diferentes, por lo que este grupo se dividió en cuatro subgrupos (Fig. 4).

El "I-A" integró a los arrecifes de Cabo Pulmo y Bahía Chileno y a los parches arrecifales de Bahía Pichilingue, que se distinguieron por una contribución importante de *Pocillopora verrucosa* y *P. meandrina* (Reyes-Bonilla, 1993b; Ramírez-Beltrán, 1999). En general, esto se debe a la presencia de una pendiente suave, un sustrato firme abundante y su localización en un ambiente semi-expuesto al oleaje. Por ello, se encontró un desarrollo más importante de estas especies, por que generan ramas más robustas para soportar el embate del oleaje (Dollar, 1982), y es posible, que estén más aclimatadas a las temperaturas bajas del Golfo de California (Reyes-Bonilla, 1990, 1993b). Estos arrecifes y parches coralinos son únicos en el POT, por que no existen otros dominados por estas especies. La mayoría de los arrecifes de *Pocillopora* en el POT, antes del evento ENOS

82-83 y en algunos actuales, fueron construidos por *Pocillopora damicornis* (Glynn *et al.*, 1972, 1982, 1988; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a; Guzmán y Cortés, 1993; Cortés, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997; Glynn y Maté, 1997; Glynn y Ault, 2000). La razón de esto pudiese ser que *Pocillopora damicornis* es un coral que emigró recientemente al Golfo de California, por lo que presenta una cobertura baja y poca contribución en la estructura comunitaria de estos arrecifes (Reyes-Bonilla, 1993b). Además, es un pocilopórido frágil, que por sus ramas delgadas y bifurcadas necesita de sitios más protegidos del oleaje y requiere, en promedio, de mayores temperaturas como las encontradas en Centroamérica (Reyes-Bonilla, 1993b).

El "I-B" agrupó a los sitios de la Isla Cerralvo y Punta Perico, que poseen comunidades coralinas dominadas por varias especies de *Pocillopora* y por *Porites panamensis*. Sus condiciones ambientales no son favorables para el desarrollo de corales, por las pendientes abruptas, exposición al oleaje y surgencias (Byrne y Emery, 1960; Ramírez-Beltrán, 1999). Es por ello que presentan el desarrollo más pobre y la cobertura de coral más baja del grupo "I". Algunas comunidades coralinas similares a las aquí comentadas, son encontradas en Bahía Culebra, Costa Rica (Jiménez, 1997), la Isla Pacheca, Panamá (Glynn y Maté, 1997) o en la Isla Gorgona, Colombia (Glynn *et al.*, 1982).

El "I-C" correspondió al sitio de Isla San José, donde existe una contribución considerable de *Fungia distorta* (Ramírez-Beltrán, 1999). Este coral de vida libre presentó un porcentaje de cobertura alto y, además, no fue registrado en ningún otro sitio de muestreo. Por ello, el análisis multivariado lo separó como una localidad diferente y aislada al grupo "D". Sin embargo, la comunidad coralina que se desarrolla en la parte somera de la isla San José esta dominada por corales pocilopóridos y su estructura comunitaria no esta influenciada por *Fungia distorta*. López-Forment (1997) hizo referencia

que esta especie vive en zonas profundas (20-30 m) con fondos blandos, aguas con poca luminosidad y relativamente frías, donde existan corrientes fuertes. Tales condiciones son encontradas en Isla San José.

El "I-D" se formó por los arrecifes coralinos de Bahía San Gabriel, Careyeros, Punta de Mita y por los parches arrecifales de Los Arcos (Fig. 4). Todas estas estructuras calcáreas se caracterizaron por estar construidas, casi en su totalidad, por *Pocillopora damicornis* (Squires, 1959; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999). Se encuentran en playas considerablemente protegidas del oleaje, y en lugares someros (<10 m de profundidad), que presentan una pendiente suave y un substrato rocoso abundante (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999). La razón probable de la abundancia de esta especie, es que necesita de zonas protegidas (Jokiel, 1978), que presenten aguas someras y claras, ya que requiere de grandes cantidades de energía lumínica para sus zooxantelas (Spencer-Davies, 1991; Titlyanov y Latypov, 1991). Asimismo, *Pocillopora damicornis* es un coral con una distribución amplia sobre el POT, y se ha caracterizado por construir arrecifes y estructuras calcáreas importantes, principalmente, sobre Centroamérica (Glynn y Ault, 2000).

Por otro lado, los arrecifes de Careyeros y Punta de Mita son los más desarrollados del subgrupo "I-D", y los más parecidos a los encontrados en otros sitios del POT (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Rodríguez-Zaragoza, 1998), principalmente, por que presentan una zonación arrecifal clara: plataforma, pendiente y base (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). Otros arrecifes de *Pocillopora damicornis* son encontrados en: Puerto Ángel, Oaxaca (Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998); Isla Sándalo, Isla San Pedrito, en Costa Rica (Guzmán y Robertson, 1989; Cortés, 1997); Isla Contadora, Isla Saboga, Isla Iguana, Isla Coiba, Isla Canal de Afuera, Isla Sin Nombre, Isla Uva, en Panamá (Glynn y Steward, 1973; Glynn, 1976; Guzmán

et al., 1991; Glynn y Maté, 1997); Isla Gorgona, Ensenada Utría, en Colombia (Cantera, 1983; Glynn *et al.*, 1982; Vargas-Ángel, 1996).

4.2.4.2.- Grupo "II" (zona sur de BB e Islas Marietas)

El grupo "II" estuvo formado por los sitios de la zona sur de BB y las Islas Marietas, que se caracterizaron por presentar comunidades coralinas, excepto por la localidad de Caletitas, que cuenta con un parche arrecifal de *Pocillopora capitata*. Las localidades asociadas en este grupo se distinguieron por tener pendientes abruptas, lo que propició un desarrollo importante de *Porites panamensis*, *P. lobata* (con colonias pequeñas de tipo costroso), *Pavona gigantea* (colonias grandes en forma de placas y/o sub-masivas) y *Pocillopora verrucosa*.

De igual forma, el grupo "II" estuvo integrado por tres subgrupos. El "II-A" asoció a las Islas Marietas (Isla Larga e Isla Redonda), que presentaron la mayor cobertura de coral del grupo "II", por que se encuentran dentro de la zona norte de BB, donde las condiciones ambientales fueron más propicias para el crecimiento de los corales y existió una mayor riqueza de especies de coral. Por este motivo, el análisis de asociación cualitativa agrupó a estas islas como parte de la zona norte de BB. No obstante, su estructura comunitaria fue del tipo de comunidades coralinas, y por ello, más parecida a la encontrada en la zona sur de BB. Los desarrollos de coral se encuentran principalmente en el sotavento de estas islas (extremo este), donde *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa* presentaron una cobertura similar. Aunque el primero domina en la Isla Redonda, y el segundo en la Isla Larga. Esta diferencia es generada por que la Isla Redonda presenta una pendiente más fuerte, que reduce la cobertura de coral y dificulta el desarrollo de *Pocillopora verrucosa*.

El "II-B" correspondió al sitio de Caletitas que se consideró como un sitio aislado. La cobertura alta de *Pocillopora capitata* generó que los análisis multivariados lo separaran. Este coral tuvo el mayor desarrollo por que se observó que crece sobre una parte somera y protegida de la caleta. Además, es probable que sea la localidad menos influenciada por las surgencias de Cabo Corrientes.

El "III-C" agrupó a los demás sitios de la zona sur de BB (Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo y Las Iglesias). Estos tuvieron el menor porcentaje de cobertura de coral del PNTM, y se separaron como subgrupo diferente debido a *Porites lobata* y *P. panamensis*, que presentaron un porcentaje de cobertura alto. Cupul-Magaña *et al.*, (1998) comentaron que las características geomorfológicas y la exposición alta al oleaje en esta zona, y la influencia algunas surgencias estacionales, producidas en Cabo Corrientes (Griffiths, 1968; Zuria-Jordan *et al.*, 1995), disminuyen el desarrollo de los corales, en especial a los pocilopóridos. Es por ello, que los poríteos poseen la mayor abundancia, por que son las más resistentes a los factores abióticos (Glynn, 1976; Cortés, 1990; Reyes-Bonilla 1990).

Algunas comunidades coralinas similares a las encontradas en la Zona sur de BB e Islas Marietas son localizadas: fuera de las costas de Costa Rica, Área de Conservación Guanacaste, Golfo Dulce, en Costa Rica (Glynn *et al.*, 1983; Cortés y Murillo, 1985; Cortés, 1992; Cortés, 1997); Isla Mogo Mogo, en Panamá (Glynn y Maté, 1997); Islas Galápagos, en Ecuador (Glynn y Wellington, 1983); Ensenada Utría, en Colombia (Vargas-Ángel, 1996) e Isla Malpelo (Birkeland *et al.*, 1975).

4.2.4.3.- Grupo "III" (Islas Revillagigedo)

El grupo "III" estuvo formado por sitios de muestreo en las IR, que presentan condiciones oceánicas-insulares. Así como los desarrollos y la cobertura de

coral más altos del PNTM. Esto se debe a sus condiciones tropicales y oceanográficas antes comentadas (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997). Se encontró una contribución alta de *Porites lobata*, *Pocillopora verrucosa*, *P. eydouxi* y *P. meandrina*. Asimismo, se registró la cobertura de otras especies coralinas que son exclusivas de este archipiélago. Por tales motivos, los análisis multivariados cuantitativos lo separaron como un grupo diferente, donde se identificaron tres subgrupos.

El "III-A" asoció a los sitios de Playa Blanca, Bahía Azufre y la Caletilla de Clarión, que se caracterizaron por tener una contribución similar de especies de *Pocillopora* y *Porites*, en especial de *Porites lobata* y *Pocillopora verrucosa*. Playa Blanca y Bahía Azufre fueron las localidades mas similares, ambas presentaron arrecifes coralinos con una estructura comunitaria parecida.

El subgrupo "III-B" perteneció a la Caleta de *Porites*. Esta localidad se consideró como una comunidad coralina aislada, y este sitio se ubicó en una zona semi-expuesta al oleaje, con pendiente suave, lo que generó el desarrollo de los poríteos, en particular *Porites lobata*. La dominancia casi absoluta de este coral masivo se explica por su fragmentación exitosa y por una producción alta de plánulas (Highsmith, 1980; Glynn *et al.*, 1994). Asimismo, *Porites lobata* es una de las especies coralinas más tolerantes a los disturbios físicos (Guzmán y Cortés, 1989a; Cortés, 1990; Riegl, 1999) y es una de las especies coralinas menos depredadas (Guzmán y Cortés, 1989a). En otros sitios del POT, la dominancia de *Porites lobata* es común, como en el Atolón de Clipperton (Glynn *et al.*, 1996), Isla del Caño (Guzmán y Cortés, 1989a), Isla del Coco (Bakus, 1975; Macintyre *et al.*, 1992; Guzmán y Cortés, 1992) y Malpelo (Birkeland *et al.*, 1975), en la zona continental, Golfo Dulce, Costa Rica (Cortés, 1990).

La localidad de Rocas Ortolán formó otro subgrupo aparte ("III-C"). Este sitio se distinguió por una dominancia absoluta de *Pocillopora* y una

cobertura de coral alta. Se caracterizó por ser el más expuesto al oleaje y por presentar una pendiente abrupta. Aunque en los primeros 3 m de profundidad existe una plataforma pequeña, sobre la cual los pocilopóridos crecen de una manera muy junta, a tal grado que varias colonias llegan a estar unidas entre sí. La altura de estas colonias es menor que 40 cm y sus ramas son robustas. Después de esta profundidad, la pendiente se incrementa y los corales pocilopóridos crecen de manera aislada e individual, y los *Porites* de forma costrosa.

4.2.5.- Comparación con otras comunidades de coral del POT

Las comunidades de coral del PNTM se encuentran entre los desarrollos coralinos más importantes del POT (Reyes-Bonilla, 1993a; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ramírez-Beltrán, 1999). Estos arrecifes, parches y comunidades coralinas presentan coberturas similares a las encontradas en el Pacífico de Centroamérica (Tabla 11). El motivo que exista una similitud en este parámetro comunitario, entre las comunidades coralinas tropicales (con condiciones ambientales más favorables) y las septentrionales, se debe a que en la actualidad, las comunidades de coral del POT central presentan un grado alto de deterioro y un porcentaje de cobertura bajo (Prahl, 1983, 1985; Glynn, 1988, 1990, 1994, 1997a; Guzmán y Cortés, 1992; Glynn y Maté, 1997), generado por la mortalidad masiva producida durante el evento ENOS 82-83 (Guzmán *et al.*, 1987; Glynn, 1988, 1990, 1997a), así como, por la intensificación de algunos factores biológicos después de este disturbio climático (Guzmán y Cortés, 1992; Glynn, 1994).

En este trabajo, el arrecife de Cabo Pulmo fue el que alcanzó la mayor cobertura de coral, con un 53.6% del sustrato. Este valor solo es menor al

Tabla 11. Cobertura de coral vivo reciente para los arrecifes, parches y comunidades coralinas del POT. Simbología: %CV = Porcentaje de cobertura de coral vivo; ADM = Área o distancia muestreada; (A) = Arrecife; (P) = Parche; (CC) = Comunidades coralinas; * = Cobertura determinada con un planímetro sobre fotografías aéreas. Nota: Las áreas muestreadas fueron hechas con transectos de banda, y las distancias con transectos lineales.

Sitios	%CV	ADM	Referencias
Isla San José, BCS, México (CC)	49.3	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía San Gabriel, BCS, México (A)	35.8	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía Pichilingue, BCS, México (P)	22.9	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Isla Cerralvo, BCS, México (CC)	2.0	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Punta Perico, BCS, México (CC)	8.6	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Cabo Pulmo, BCS, México (A)	30.1	1,050 m ²	Reyes-Bonilla, 1993
Cabo Pulmo, BCS, México (A)	37.0	4,750 m ²	Foubert-Corona, 1999
Cabo Pulmo, BCS, México (A)	53.6	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía Chileno, BCS, México (A)	40.9	500 m ²	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Careyeros, BB, México (A)	44.69	150 m	Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997
Careyeros, BB, México (A)	22.0	1,415 m ²	Presente trabajo
Punta de Mita, BB, México (A)	17.26	150 m	Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997
Punta de Mita, BB, México (A)	38.7	200 m ²	Presente trabajo
Isla Redonda, BB, México (CC)	21.7	210 m ²	Presente trabajo
Isla Larga, BB, México (CC)	20.5	240 m ²	Presente trabajo
Los Arcos, BB, México (P)	23.9	180 m ²	Presente trabajo
Caletitas, BB, México (P)	8.2	80 m ²	Presente trabajo
Mahautas, BB, México (CC)	3.4	80 m ²	Presente trabajo
El Paredón, BB, México (CC)	5.1	80 m ²	Presente trabajo
Yelapa, BB, México (CC)	4.7	80 m ²	Presente trabajo
Pizota, BB, México (CC)	2.0	80 m ²	Presente trabajo
Chimo, BB, México (CC)	2.4	80 m ²	Presente trabajo
Las Iglesias, BB, México (CC)	1.5	80 m ²	Presente trabajo
Caleta de Porites, IR, México (CC)	25.5	60 m	Presente trabajo
Rocas Ortolán, IR, México (CC)	42.2	60 m	Presente trabajo
Playa Blanca, IR, México (A)	26.3	60 m	Presente trabajo
Bahía Azufre, IR, México (A)	32.2	60 m	Presente trabajo
Caletilla de Clarión, IR, México (CC)	37.8	60 m	Presente trabajo
Bahía de Huatulco, México (A)	30-50	240 m ²	Glynn y Leyte-Morales, 1997
Atolón de Clipperton, Francia (A)	53.2	28 m ²	Glynn <i>et al.</i> , 1996
Güiri-güiri, Bahía Culebra, Costa Rica (A)	57.2	120 m	Jiménez, 1997
Virador, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	20.7	120 m	Jiménez, 1997
Meros, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	16.0	120 m	Jiménez, 1997
Esmeralda, Bahía Culebra, Costa Rica (A)	57.45	120 m	Jiménez, 1997
Estudiantes, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	23.3	40 m	Jiménez, 1997
Sorpesa, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	25.8	80 m	Jiménez, 1997
Isla San Pedrito, Costa Rica (A)	66.6	50 m	Cortés, 1997
Isla Caño, Costa Rica, (A)	5.4	600 m ²	Guzmán, <i>et al.</i> , 1987
Isla Caño, Costa Rica, (A)	4.3	1,060 m	Guzmán y Robertson, 1989
Isla Caño, Costa Rica, (A)	14.5	2,040 m	Guzmán y Cortés, 1989a
Isla Caño, Costa Rica, (A)	13.2	80 m ²	Guzmán <i>et al.</i> , 1990
Presidio, Isla Cocos, Costa Rica (A)	3.47	720 m	Guzmán y Cortés, 1992
Chatham, Isla Cocos, Costa Rica (A)	2.91	800 m	Guzmán y Cortés, 1992
Pacheco, Isla Cocos, Costa Rica (A)	2.60	1,470 m	Guzmán y Cortés, 1992
Punta Islote, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	1.7	440 m	Cortés, 1990, 1992
Punta Bejuco, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	0.9	200 m	Cortés, 1990, 1992
Punta El Bajo, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	45.9	100 m	Cortés, 1990, 1992
Sándalo, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	29.1	200 m	Cortés, 1990, 1992
Isla Señorita, Panamá	49.5	50 m	Guzmán y Robertson, 1989
Isla Secas, Panamá (A)	45.3	6 m ²	Glynn, 1990
Isla Uva, Panamá (A)	28.2	850 m	Guzmán y Robertson, 1989

Tabla 11 (continuación). Cobertura de coral vivo reciente para los arrecifes, parches y comunidades coralinas del POT. Simbología: %CV = Porcentaje de cobertura de coral vivo; ADM = Área o distancia muestreada; (A) = Arrecife; (P) = Parche; (CC) = Comunidades coralinas; * = Cobertura determinada con un planímetro sobre fotografías aéreas; – = Ausencia de información sobre área o distancia muestreada. Nota: Las áreas muestreadas fueron hechas con transectos de banda, y las distancias con transectos lineales.

Sitios	%CV	ADM	Referencias
Isla Uva, Panamá (A)	63.3	20 m ²	Glynn, 1990
Isla Uva, Panamá (A)	22.1	80 m ²	Guzmán <i>et al.</i> , 1990
Isla Iguana, Golfo de Panamá (A)	30.6	2,220 m	Guzmán <i>et al.</i> , 1991
Isla Pacheca, Panamá (A, CC)	4.3	*	Glynn y Steward, 1973; Glynn y Mate, 1997
Isla Saboga, Panamá (A)	15.4	*	Glynn y Steward, 1973; Glynn y Mate, 1997
Isla Saboga, Panamá (A)	39.5	60 m	Guzmán y Robertson, 1989
Isla Contadora (A)	21.7	*	Glynn y Steward, 1973; Glynn y Mate, 1997
Isla Contadora (A)	3.0	330 m ²	Wellington y Victor, 1985
Isla Mogo Mogo (CC)	11.7	*	Glynn y Steward, 1973; Glynn y Mate, 1997
Islas Galápagos, Ecuador (A, CC)	1.46	140 m	Glynn <i>et al.</i> , 1988
Chola, Ensenada Utría, Colombia (A)	32.4	1,360 m	Vargas-Ángel, 1996
Playa Blanca, Ensenada Utría, Colombia (CC)	11.4	–	Vargas-Ángel, 1996
Punta Diego, Ensenada Utría, Colombia (CC)	12.4	–	Vargas-Ángel, 1996
Cocalito, Ensenada Utría, Colombia (CC)	18.0	–	Vargas-Ángel, 1996
Isla Gorgona, Colombia (A)	48.5	4,800 m	Guzmán y Robertson, 1989
Isla Gorgona Colombia (A)	49.9	1,496 m	Guzmán y López, 1991
La Azufrada, Isla Gorgona Colombia (A)	50.6	150 m	Bárcenas <i>et al.</i> , 1997

registrado en algunos arrecifes de Bahía Culebra, Isla San Pedrito en Costa Rica, y en Isla Uva, Panamá (Tabla 11). Asimismo, los demás arrecifes presentaron coberturas que se ubican entre el promedio registrado para los arrecifes del POT (Tabla 11). Estos valores reflejan las condiciones adecuadas para el desarrollo de corales en el PNTM, y se puede considerar que estos arrecifes presentan una cobertura de coral alta en el POT.

Por otro lado, los parches arrecifales de Punta Perico, Los Arcos, Caletitas, y las comunidades coralinas de las Islas Marietas y de las IR presentaron coberturas altas, parecidas a las encontradas en otros sitios del POT (Tabla 11). No obstante, las comunidades coralinas de Isla Cerralvo y todas las de la Zona sur de BB tuvieron los valores más bajos de cobertura, e incluso comparables con los encontrados en las islas Galápagos después del evento ENOS 82-83 (Tabla 11). Esto indica la posibilidad de que estos sitios reúnan las condiciones ambientales más adversas para el desarrollo de corales del POT.

De manera similar, la diversidad de especies (H') estimada para los sitios de muestreo del PNTM se encontró entre la media registrada para otras localidades con coral del POT (Tabla 12). Los arrecifes de Bahía Azufre y Playa Blanca en las IR, tuvieron los valores más altos de diversidad del POT. El motivo, ya comentado, es que en estas islas los disturbios generados por los huracanes y tormentas tropicales impiden la dominancia de algunas especies de coral, generando, una mayor homogeneidad entre sus abundancias.

Sin embargo, hay que tomar con cautela estas comparaciones ecológicas, ya que la diversidad de especies estimada por este índice (H') tiene la desventaja de aumentar sus valores conforme se incrementa el número de muestra (Warwick y Clarke, 1995; Clarke y Warwick, 1998).

Además, la forma mas correcta es comparar sitios con una riqueza de especies homogénea, o por lo menos, se debe de conocer la varianza del

Tabla 12. Índices de diversidad de especies de Shannon y Wiener (H') para los arrecifes, parches y comunidades coralinas del POT. Simbología: (A) = Arrecife; (P) = Parche; (CC) = Comunidad coralina.

Área o sitio	H'	Referencias
Isla San José, BCS, México (CC)	0.40	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía San Gabriel, BCS, México (A)	0.31	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía Pichilingue, BCS, México (P)	0.63	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Isla Cerralvo, BCS, México (CC)	0.76	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Punta Perico, BCS, México (CC)	0.54	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Cabo Pulmo, BCS, México (A)	0.62	Reyes-Bonilla, 1993
Cabo Pulmo, BCS, México (A)	0.25	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Bahía Chileno, BCS, México (A)	0.59	Ramírez-Beltrán, 1999; Presente trabajo
Careyerros, BB, México, (A)	0.07	Camiquiry y Reyes-Bonilla, 1997
Careyerros, BB, México (A)	0.43	Presente trabajo
Punta de Mita, BB, México (A)	0.45	Camiquiry y Reyes-Bonilla, 1997
Punta de Mita, BB, México (A)	0.24	Presente trabajo
Isla Redonda, BB, México, (CC)	0.41	Presente trabajo
Isla Larga, BB, México (CC)	0.45	Presente trabajo
Los Arcos, BB, México (P)	0.58	Presente trabajo
Caletitas, BB, México (P)	0.50	Presente trabajo
Mahauitas, BB, México (CC)	0.72	Presente trabajo
El Paredón, BB, México (CC)	0.62	Presente trabajo
Yelapa, BB, México (CC)	0.46	Presente trabajo
Pizota, BB, México (CC)	0.69	Presente trabajo
Chimo, BB, México (CC)	0.49	Presente trabajo
Las Iglesias, BB, México (CC)	0.55	Presente trabajo
Caleta de Porites, IR, México (CC)	0.28	Presente trabajo
Rocas Ortolán, IR, México (CC)	0.55	Presente trabajo
Playa Blanca, IR, México (A)	0.72	Presente trabajo
Bahía Azufre, IR, México (A)	0.82	Presente trabajo
Caletilla de Clarión, IR, México (CC)	0.66	Presente trabajo
Atolón de Clipperton, Francia (A)	0.58	Glynn <i>et al</i> , 1996
Güiri-güiri, Bahía Culebra, Costa Rica (A)	0.31	Jiménez, 1997
Virador, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	0.90	Jiménez, 1997
Meros, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	0.61	Jiménez, 1997
Esmeralda, Bahía Culebra, Costa Rica (A)	0.72	Jiménez, 1997
Estudiantes, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	0.67	Jiménez, 1997
Sorpresa, Bahía Culebra, Costa Rica (CC)	0.69	Jiménez, 1997
Isla San Pedrito, Costa Rica (A)	0.47	Cortés, 1997
Isla Caño, Costa Rica, (A)	0.37	Guzmán, <i>et al</i> , 1987
Isla Caño, Costa Rica, (A)	0.53	Guzmán y Cortés, 1989a
Presidio, Isla Cocos, Costa Rica (A)	0.33	Guzmán y Cortés, 1992
Chatham, Isla Cocos, Costa Rica (A)	0.26	Guzmán y Cortés, 1992
Pacheco, Isla Cocos, Costa Rica (A)	0.23	Guzmán y Cortés, 1992
Punta Bejuco, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	0.13	Cortés, 1990
Punta El Bajo, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	0.20	Cortés, 1990
Sándalo, Golfo Dulce, Costa Rica (A)	0.35	Cortés, 1990
Isla Secas, Panamá (A)	0.09	Glynn, 1990
Isla Uva, Panamá (A)	0.14	Glynn, 1990
Playa Blanca, Ensenada Utría, Colombia (CC)	0.37	Vargas-Ángel, 1996
Punta Diego, Ensenada Utría, Colombia (CC)	0.44	Vargas-Ángel, 1996
Cocalito, Ensenada Utría, Colombia (CC)	0.32	Vargas-Ángel, 1996
Isla Gorgona, Colombia (A)	0.55	Barcenás <i>et al</i> , 1997

estimador cuando se comparen sitios con diferentes especies (Hutchenson, 1970).

4.2.6.- Factores que influyen en la estructura de las comunidades de coral del PNTM

4.2.6.1.- Depredación

La depredación de los organismos coralívoros es uno de los factores más importantes que han influenciado la estructura de la comunidad de los arrecifes y comunidades coralinas en el Pacífico de Centroamérica (Glynn *et al.*, 1982; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1993). En especial, después de la mortalidad coralina masiva generada por el evento ENOS 82-83 (Glynn, 1990), debido a que las poblaciones de los coralívoros no presentaron cambios en su densidad, por lo que aumentó la presión del pastoreo sobre los pocos corales sobrevivientes (Guzmán y Cortés, 1992; Glynn, 1994).

Por el contrario, en el PNTM la depredación no es una fuerza que determine totalmente la estructura comunitaria coralina, sino más bien son factores físicos, como la geomorfología de la costa, la exposición al oleaje y los eventos de tormentas tropicales y huracanes (Reyes-Bonilla, 1993b; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Ketchum, 1998). Tal como se ha observado en otras comunidades de coral de latitudes similares, como las de Hawaii (Grigg, 1981; Grigg, 1983; Dollar y Tribble, 1993).

Para la parte continental del PNTM solo existe un trabajo sobre el efecto de la depredación en el arrecife coralino de Cabo Pulmo (Reyes-Bonilla, 1993b; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). En él, los autores estimaron la población de los tres coralívoros más importantes sobre el POT:

Eucidaris thouarsii (Valenciennes), *Acanthaster planci* (Linnaeus) y *Arothron meleagris* (Bloch y Schennneider), los cuales presentaron poblaciones con densidades muy bajas, encontrando que, eliminan al año menos del 4% de la población coralina. Por tal motivo, se consideró que no influyen en la estructura comunitaria de este arrecife (Reyes-Bonilla, 1993b; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). Estos resultados deben ser similares en el resto de comunidades de coral encontradas sobre los demás sitios de BCS.

De igual forma en BB, los efectos de la depredación deben de ser mínimos, por que no se han observado poblaciones considerables de ningún coralívoro. Incluso, no se encuentra la especie *Eucidaris thoursii* en los arrecifes de pocilopóridos de Careyeros y Punta de Mita. Este erizo de mar solo se ha visto en la zona sur de BB, donde crece sobre el substrato rocoso sin provocar ninguna lesión a los corales. También, la estrella de mar, *Acanthaster planci*, solo se ha observado en dos ocasiones, una en Careyeros y otra en la Isla Larga. En ambas ocasiones estuvo alimentándose de corales pocilopóridos.

Las razones probables por las que *Acanthaster planci* no es tan abundante en la parte continental del PNTM son: i) Sus larvas no deben de ser tan competitivas para dispersarse por las dos rutas de dispersión coralina hacia el PNTM, ya que esta estrella de mar no soporta los cambios de temperatura (Glynn, 1974) generados por los frentes de Cabo San Lucas y por las surgencias de Cabo Corrientes y de la Costa de Oeste del Golfo de California; ii) La simbiosis mutualista formada entre pocilopóridos y los crustáceos *Trapezia spp.* y *Alpheus lottini* Guérin ha generado que estos corales ramosos sobrevivan al ataque de *Acanthaster planci*, por su comportamiento defensivo hacia este asteroideo (Glynn 1974, 1976, 1983); iii) También, se conocen algunos microdepredadores de *Acanthaster planci*, como el camarón arlequín *Hymenocera pincta* Dana, que hace incisiones pequeñas en la parte aboral de *Acanthaster*, por donde se alimenta del cecal

hepático y gónadas de esta estrella de mar (Glynn, 1977). Posteriormente, algunos gusanos poliquetos (ej. *Pherecardia striata* (Kinberg)) utilizan esta incisión para entrar al cuerpo de esta estrella de mar y se alimentan de los tejidos blandos, matando a *Acanthaster planci* (Glynn, 1982). Es posible que estos depredadores de este asteroideo estén en todas las sitios del PNTM.

Por otro lado, en el área de las IR se ha observado que los peces coralívoros tienen densidades bajas (Ketchum, 1998). Sin embargo, las poblaciones de *Diadema mexicanum* (Agassiz), *Eucidaris thoursii* y *Acanthaster planci* son muy abundantes. Los erizos *Diadema mexicanum* y *Eucidaris thoursii* forman agregaciones considerablemente grandes en casi toda la plataforma de las IR (Bautista-Romero *et al.*, 1994; Ketchum, 1998). Su pastoreo por algas es asombroso, por que se observó que la mayoría del substrato rocoso esta desnudo en muchas partes de las islas. Asimismo, junto con este pastoreo se deben de incluir algunos invertebrados bentónicos, como los reclutas coralinos, por lo cual, es posible que disminuya el éxito del reclutamiento coralino (Ketchum, 1998). Además, no se sabe si en realidad estos erizos están erosionando las estructuras calcáreas de las IR, como ha pasado en otros lugares del POT (Ketchum, 1998).

Acanthaster planci es común en las IR, en especial sobre las partes profundas (> 6 m) de los arrecifes y comunidades coralinas (Ketchum, 1998). Donde se observó que esta estrella de mar se alimentaba en especial de corales masivos de *Porites* y *Pavona*. Este comportamiento concuerda con lo reportado por Glynn (1976). Este autor comentó que *Acanthaster planci* se alimenta normalmente en las partes profundas para evitar los crustáceos simbioses de *Pocillopora*.

De manera similar, Reyes-Bonilla *et al.* (1999) mencionan que *Porites lobata* (el coral más abundante sobre las IR) no presenta una depredación considerable por los organismos coralívoros, ya que sus colonias no tienen huellas de mordidas de peces o por *Acanthaster planci*. Esto se debe a que

los peces coralívoros no presentan poblaciones altas, y *Acanthaster planci* prefiere otras presas que forman colonias pequeñas.

4.2.6.2.- Disturbios humanos

En las comunidades de coral del PNTM, la sedimentación y algunas de las actividades turísticas son los principales disturbios antropogénicos que afectan a algunos de los sitios de muestreo.

La sedimentación es producida por sedimentos terrígenos que son acarreados por las lluvias debido a la deforestación, caminos mal trazados y a las malas prácticas agrícolas que provocan la erosión de cerros inestables (Cortés y Risk, 1985; Guzmán y Cortés, 1993). Diversos autores mencionan que la sedimentación provoca la muerte de los corales (Cortés y Risk, 1985; Cortés y Murillo, 1985; Cortés, 1990; Grigg y Dollar, 1990; Guzmán *et al.*, 1991; Guzmán y Holst, 1994; Cortés *et al.*, 1994). Las razones son: i) Los corales pierden demasiada energía al tratar de quitarse los sedimentos por acción ciliar de sus tentáculos (Grigg y Dollar, 1990); ii) El tejido del pólipo es desgastado por abrasión (Knowlton *et al.*, 1981); iii) El reclutamiento larval se disminuye por que las plánulas son enterradas y/o no pueden fijarse al substrato, además no pueden detectar las señales químicas que especifican su establecimiento (Rogers, 1990; Wittenberg y Hunte, 1992); iv) Los sedimentos en suspensión producen una turbidez elevada en el agua, lo que genera que los corales al tener grandes exposiciones a estas condiciones, expulsen a las zooxantelas (Cortés, y Murillo, 1984; Grigg y Dollar, 1990).

Las principales localidades afectadas por la sedimentación son la Isla Socorro (IR) y Punta de Mita (BB). En la primera, la sedimentación ha tenido efectos severos en la porción sur de esta isla (Ochoa-López *et al.*, 1998), sobre Caleta Binnars, Bahía Braithwhite y Bahía Vargas Lozano, en especial durante el tiempo de lluvias (Julio-Septiembre) (Ketchum, 1998). Este daño

ha sido atribuido al sobre pastoreo generado por algunos borregos federales, los cuales desestabilizan el suelo que es después acarreado hacia el mar durante la época de lluvias, generando condiciones no aptas para el crecimiento de corales (Ocha-López *et al.*, 1998). Pero aún no se ha probado que esta sedimentación sea tan considerable como para enterrar a los corales. Otra explicación, quizás, es debida a los huracanes que arriban a Socorro, que posiblemente movilizan grandes cantidades de sedimento desde las zonas profundas hacia las someras, enterrando a los corales. Esto se basa en las características encontradas en estos sitios, como son: i) Grandes bloques de coral (> 1.5 m de diámetro) desprendidos, volteados y/o rodados; ii) Parches arrecifales sepultados por una capa de sedimento de aproximadamente 30 cm; iii) Turbiedad del agua alta por resuspensión del oleaje.

En Punta de Mita, la sedimentación fue originada por el levantamiento de la cobertura al construir un mega-proyecto turístico. Estos sedimentos fueron acarreados hacia el mar durante la temporada de lluvias de 1997, originando, un enterramiento con una consecutiva mortalidad coralina sobre algunas partes del arrecife.

En otras áreas del POT, varios arrecifes han muerto debido a la sedimentación generada por las actividades antropogénicas, como los encontrados en el Golfo Dulce, Panamá (Cortés, 1990), Isla Gorgona y Ensenada Utría, Colombia (Cantera, 1983; Vargas-Ángel, 1996; Bárcenas *et al.*, 1997).

Por otro lado, las actividades turísticas tienen una influencia significativa sobre el arrecife de Cabo Pulmo y en algunas localidades de BB, como son: Los Arcos, Las Islas Marietas y Mahauitas. Todos estos sitios son utilizados como lugares de buceo y de recreación, los principales daños son causados por buzos que llegan a desprender o romper algunos corales (Reyes-Bonilla, 1993a; Medina-Rosas, 1997). Además no existe un sistema

de boyas para el amarre de las embarcaciones, por lo que el anclaje es sobre los desarrollos de coral, lo cual es otro problema grave (Reyes-Bonilla, 1993a; Medina-Rosas, 1997). También, este tipo de disturbio ha sido observado en Bahía Culebra, Costa Rica (Jiménez, 1997) y en las Galápagos (Glynn, 1997a). Asimismo, si se continua con estos tipos de actividades sin control estamos propiciando la desaparición de estos lugares a muy corto plazo, lo que privaría a las futuras generaciones de hacer uso de estas áreas.

4.2.6.3.- Disturbios naturales

En la actualidad se conoce que el evento ENOS es el disturbio natural que mayor influencia tiene sobre los arrecifes y comunidades coralinas del POT (Glynn, 1990, 1994; Guzmán y Cortés, 1992; Cupul-Magaña *et al.*, 1999; Carriquiry *et al.*, en prensa). El ENOS incrementa la temperatura superficial del mar, a tal grado que genera un blanqueamiento y una mortalidad coralina masiva (Glynn, 1988, 1990, 1994; Guzmán y Cortés, 1992; Carriquiry *et al.*, en prensa). El ENOS 82-83 fue uno de los eventos que mayor impacto produjo en las comunidades de coral del Pacífico de Centroamérica, por que generó mortalidades de coral de hasta el 95% al 97% de la cobertura de coral vivo (Prahl, 1983, 1985; Glynn, 1988, 1990, 1994, 1997a; Guzmán y Cortés, 1992; Glynn y Maté, 1997).

Por el contrario, la mayoría de los arrecifes y comunidades coralinas del PNTM no presentaron evidencias drásticas en su estructura comunitaria antes del ENOS 97-98 (Reyes-Bonilla, 1993c; Luch-Cota *et al.*, 1994; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla *et al.*, 1998). Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1994) encontraron una reducción en la abundancia de la clase anual de 1983 de *Porites panamensis*, quizás afectada por el ENOS

82-83. Reyes-Bonilla (1993c) identificó que durante ENOS 87-88 se generó una mortalidad del 10% de la población de los pocilopóridos en Cabo Pulmo.

De manera similar, en las IR, existen evidencias de que el evento de ENOS no tiene efectos severos sobre este archipiélago (Luch-Cota *et al.*, 1994; Reyes-Bonilla *et al.*, 1998). Esto quizás, por la influencia de la Corriente de California y por la incidencia de huracanes. Los huracanes generan una disminución en la temperatura superficial del mar como resultado de la mezcla generada por su circulación ciclónica. Además, durante el viaje de muestreo a estas islas no se observaron mortalidades masivas generadas por este tipo de disturbio.

En contraste, en el área de BB se creía que los desarrollos coralinos no eran afectados por este evento (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). Pero durante el evento del ENOS 97-98, uno de los más severos reportados (Wilkinson, 1999), se alcanzaron anomalías positivas de hasta 6.1°C, lo que generó blanqueamientos y mortalidades coralinas masivas de hasta el 96% de la cobertura de coral vivo, en especial sobre los arrecifes coralinos de Careyeros y Punta de Mita (Cupul-Magaña *et al.*, 1999; Carriquiry *et al.*, en prensa). Pearson (1981) mencionó que la recuperación de los arrecifes coralinos después de este tipo de disturbios, podría tomar varias décadas y esto depende de tres mecanismos: i) Regeneración de las colonias sobrevivientes (Colgan, 1987); ii) Fragmentación de las colonias sobrevivientes (Highsmith, 1982); iii) Reclutamiento larval (Loya, 1976). Además es posible que se genere un mayor disturbio por la influencia de los organismos coralívoros y bioerosionadores, tal como se ha presentado en Centroamérica (Guzmán y Cortés, 1992; Glynn, 1990; 1994).

5.- Conclusiones

A).- Biogeografía

- 1).- El origen de los corales del PNTM se debe a procesos de dispersión y vicarianza.
- 2).- La dispersión coralina ocurre por dos rutas: i) Una que podría ir desde Clipperton hacia las IR, y de ahí hacia la costa de México; ó un flujo directo de Clipperton a la parte continental del PNTM, esto con base en los registros nuevos de *Pocillopora eydouxi*, *Psammocora superficialis*, *Psammocora profundacella*, *Porites lobata*, *Porites lutea* y *Pavona minuta*; ii) Otra generada por la CCCR, que ocasiona un flujo de corales de Centroamérica hacia México.
- 3).- En el PNTM, las IR presentaron la mayor riqueza de coral (23 especies), porque reúnen condiciones más adecuadas para el establecimiento y desarrollo de corales. Por el contrario, en BCS y BB se registró una menor riqueza (15 y 14 especies, respectivamente), posiblemente porque estas áreas poseen condiciones ambientales menos propicias para el establecimiento y desarrollo de corales.
- 4).- En el PNTM y el PM se registró la riqueza coralina más alta del POT, con 28 y 29 especies, respectivamente. Esto se debe, quizás, a que el PM presenta un área mayor potencialmente colonizable por los corales; y al flujo continuo de dispersión que ha propiciado un acumulamiento de especies.
- 5).- Los corales con mayor distribución geográfica en el PNTM fueron: *Pocillopora verrucosa*, *P. meandrina*, *P. capitata*, *P. damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea*. La mayoría son gonocóridos y presentan larvas teleplánticas, excepto por *Porites panamensis* que incuba larvas filopátricas.

- 6).- En el PM, las IR presentaron una mayor similitud faunística con BCS y la zona norte de BB, quizás por que existe un mayor flujo de especies coralinas entre ellas, y además por poseer condiciones más favorables para los corales. Por otro lado, la zona sur de BB presentó una mayor afinidad con las comunidades de coral de Oaxaca, posiblemente por que ambas áreas presentan condiciones marginales para los corales, como son las surgencias.
- 7).- Este trabajo confirma las dos provincias coralinas determinadas por Glynn y Ault (2000): la del norte que agrupa a las comunidades de coral del PM; y la ecuatorial que integra a las encontradas en Centroamérica.

B).- Estructura de la comunidad

- 8).- Los arrecifes coralinos del PNTM fueron de tipo franja, y se encuentran en sitios considerablemente protegidos del oleaje. En la parte continental están contruidos por pocilopóridos, en particular: *Pocillopora verrucosa* en BCS y *Pocillopora damicornis* en BB y Bahía San Gabriel.
- 9).- En las IR, los arrecifes de coral están contruidos por proporciones similares de *Pocillopora* y *Porites*. Esto se debe al disturbio generado por huracanes y tormentas tropicales, que impiden la monopolización de pocilopóridos e inducen al desarrollo de otros corales como son los poríteos, en especial *Porites lobata*.
- 10).- Todas las comunidades coralinas del PNTM se encontraron en sitios con un alto número de factores que restringen el desarrollo de los corales, estos fueron: i) Pendientes abruptas; ii) Exposición alta al oleaje; iii) Influencias de surgencias.
- 11).- La cobertura de coral vivo más alta por área se encontró en las IR, por que existe un substrato rocoso abundante y condiciones adecuadas para el desarrollo de corales. Sin embargo, las coberturas de coral vivo más altas por sitio de muestreo se encontraron en BCS, sobre Cabo Pulmo, Isla San

José y Bahía Chileno, quizás por que las condiciones ambientales son más homogéneas.

12).- La diversidad de especies (H') más alta fue obtenida en las IR, debido a una mayor equitatividad entre las especies coralinas. En la parte continental del PNTM, los valores de H' más importantes correspondieron a las comunidades coralinas, que presentan las menores coberturas coralinas y poca dominancia de pocilopóridos. Este patrón concuerda con lo encontrado en otras comunidades coralinas del POT.

13).- La mayoría de las comunidades de coral del PNTM se encuentran entre las más importantes del POT. Esto con base en la comparación de los parámetros comunitarios (cobertura de coral vivo y diversidad de especies) estimados en cada sitio de muestreo del PNTM con los de otros arrecifes coralinos del POT.

14).- La asociación cuantitativa identificó que los sitios de BCS y de la zona norte y centro de BB forman una sola unidad faunística, donde las especies de *Pocillopora* tienen una mayor influencia en la estructura de estas comunidades de coral. Asimismo, se excluyeron dos grupos diferentes: el primero formado por los sitios de Islas Marietas y la zona sur de BB, que fue determinado por la dominancia de *Porites*; el segundo (IR) por una proporción similar de especies de *Porites* y *Pocillopora*, de las cuales algunas son exclusivas de IR.

15).- La estructura de las comunidades de coral del PNTM esta determinada principalmente por factores físicos como: la geomorfología de la costa y la exposición al oleaje. Sin embargo, en cada área se presentan otros factores que influyen y determinan la estructura comunitaria, como son la temperatura superficial del mar en BCS, las surgencias en la zona sur de BB y los huracanes y tormentas tropicales en IR.

6.- Referencias

- Allen, G.R. y Robertson, D.R. (1994). Fishes of the tropical eastern Pacific. Craw House (Press). Bathurst, Australia.
- Álvarez-Borrego, S. (1983). Gulf of California. In: Ketchum, B.H. (Ed.). Ecosistemas of the World 26. Estuaries and enclosed seas. Elsevier (Press), Amsterdam. 427-449.
- Álvarez, A.D. y Gaitán, M. (1994). Lagunas costeras y el litoral mexicano: geología. En: De-la-Lanza G. y Cáceres, C. (Eds.). Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano. UABCS, México, 13-74.
- Bárcenas, C.E., Bejarano, A.C. y Jiménez, J.M. (1997). Temporal variation in coral reef structure at Gorgona Island, Colombia. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. 1:1-4.
- Baumgartner, T.R. y Christensen, N. Jr. (1985). Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. J. Mar. Res. 43:825-848.
- Bautista-Romero, J., Reyes-Bonilla, H., Luch-Cota, D.B. y Luch-Cota, S.E. (1994). Aspectos generales de la fauna marina. En: Ortega-Rubio y Castellanos-Vera (Eds.). La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. C.I.B.NOR, La Paz, B.C.S. 247-275.
- Bakus, G.J. (1975). Marine zonation and ecology of Cocos Island, off central América. Atoll. Res. Bull. 179:1-9.
- Bernard, F.R., Mckinell, S.M. y Jamieson, G.S. (1991). Distribution and zoogeography of the bivalvia for eastern Pacific Ocean. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa. 112:1-60.
- Birkeland, C. (1977). The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. Proc. 3th Int. Coral Reef Sym. Miami 1: 15-21.
- Birkeland, C., Meyer, D.L., Stames, J.P. y Buford, C.L. (1975). Subtidal communities of Malpelo Island. Smithsonian. Contrib. Zool. 176:55-68.
- Bratstrom, B.H. (1990). Biogeography of the Islas Revillagigedo, México. J. Biogeogr. 17:177-183.
- Brusca, R.C. (1980). Intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona (Press). 513.
- Brusca, R.C. y Thomson, D.A. (1975). Pulmo reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. Cien. Mar. 1(3):37-53.
- Brusca, R.C. y Wallerstein, B.R. (1979). Zoogeographic patterns of isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. Bull. Biol. Soc. Wash. 3:67-105.

- Byrne J.V. y Emery, (1960). Sediments of the Gulf of California. Geol. Soc. Am. Bull. 71:983-1010.
- Cantera, J.R. (1983). Distribution des peulements de scléractiniales sur un récif frangeant de l'île de Gorgona (côte Pacifique de Colombie). Tethys, 11(1):25-31.
- Cantera, J.R., von Prael, H., Escobar, J.C. y Peña, E. (1989). Sistemática de los corales del género *Pocillopora* del Pacífico colombiano utilizando taxonomía numérica. Rev. Biol. Trop. 37(1):23-28.
- Calderón-Riveroll, G. (1993). Islas Socorro, Archipiélago de Revillagigedo. Publicación Interna del Instituto Oceanográfico del Pacífico, Manzanillo, Colima.
- Carriquiry, J.D. y Reyes-Bonilla, H. (1997). Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. Cienc. Mar. 23(2):227-248.
- Carriquiry, J.D., Cupul-Magaña, A.L., Rodríguez-Zaragoza, F.A. y Medina-Rosas, P. (en prensa). Coral Bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation and predictions from a remote sensing approach. Bull. Mar. Sci.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. J. Applied Ecol. 35:523-531.
- Colgan, M. W. (1987). Coral reef recovery on Guam (Micronesia) after catastrophic predation by *Acanthaster*. Ecology. 68:1,592-1,605.
- Colgan, M. W. (1990). El Niño and the history of eastern Pacific reef building. En: Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Glynn, P.W. (Ed.). Elsevier (Press). 183-232.
- Connell, J.H., (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:1302-1310.
- Cortés, J., 1986. Biogeografía de corales hematípicos del Istmo Centro Americano. An. Ins. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. Mex., 13(1):297-204.
- Cortés, J. (1990). The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. Atoll Res. Bull. 344:1-37.
- Cortés, J. (1992). Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. Rev. Biol. Trop. 40(1):19-26.
- Cortés, J., 1997. Biology of geology of eastern Pacific coral reefs. Coral Reefs. 16:539-546.
- Cortés, J. y Murillo, M.M. (1984). Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32(2):227-231.
- Cortés, J. y Murillo, M.M. (1985). Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 33(2):197-202.
- Cortés, J. y Guzmán, H.M. (1998). Organismos de los arrecifes de Costa Rica: Descripción, distribución geográfica e historia natural de los

- corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. *Rev. Biol. Trop.* 46(1):55-92.
- Cortés, J., Macintyre, I.G. y Glynn, P.W. (1994). Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reefs* 13:65-73.
- Cortés, J. y Risk, M.J. (1985). A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bul. Mar. Sci.* 36:339-356.
- Cupul-Magaña, A.L., Rodríguez-Zaragoza, F.A. y Franco-Pérez, O.A. (1998). Comunidades coralinas de Bahía de Banderas: diferencias entre la costa norte y sur de la bahía. *Resúmenes del XI Congreso Nacional de Oceanografía*. Ensenada, B.C. México. 102.
- Cupul-Magaña, A.L., Carriquiry, J.D., Rodríguez-Zaragoza, F.A y Medina-Rosas, P. (1999). Blanqueamiento y mortalidad de corales en la región de Bahía de Banderas, Pacífico mexicano, durante El Niño 1997-98. *Resúmenes del VII congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, A.C. y I Simposium Internacional sobre el Mar de Cortés*. Universidad de Sonora. 22.
- Curry, J.R., Emmel, F.J. y Crampton, P.J.S. (1969). Holocene history of a strand plain lagoonal coast, Nayarit, México. en: Ayala Castañares (Ed.). *Lagunas Costeras: Men. Simposio Internacional de Lagunas Costeras*. UNAM, México. 63-100.
- Dana, T.F. (1975). Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.* 33:355-374.
- Digby, P.G. y Kempton, R.A. (1987). *Multivariate Analysis of Ecological Communities (population and community biology)*. Chapman and Hall (Press). N.Y. 206.
- Dodge, R.E., Logan A. y Arnfried, A. (1982). Quantitative reef assessment studies in Bermuda: a comparison of methods and preliminary results. *Bull. Mar. Sci.* 32(3):745-760.
- Dollar, S.J. (1982). Wave stress and coral community structure in Hawaii. *Coral Reefs* 1:71-81.
- Dollar, S.J. y Tribble, G.W. (1993). Recurrent storm disturbance and recovery: a long-term study of coral communities in Hawaii. *Coral Reefs* 12:223-233.
- Done, T.J. (1992) Effects of tropical cyclone waves on ecological and geomorphological structures on the Great Barrier Reef. *Cont. Shelf Res.* 12:859- 872.
- Done T.J. y Potts D.C. (1992). Influences of habitat and natural disturbances on contributions of massive *Porites* corals to reef communities. *Mar. Biol.* 114:479-493.
- Durham, J.W. (1947). Corals from the Gulf of California and the north Pacific coast of America. *USA. Geol. Soc. Am. Men.* 20. 46.

- Durham, J.W. y Barnard, J.L. (1952). Stony corals of the eastern Pacific collected by the Velero III and Velero IV. In: Reports on the collections obtained by Allan Hancock Pacific Expeditions of Velero III off the coast of Mexico, Central America, South America, and Galápagos Islands in 1932, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40 y 41 and the Velero IV in 1949. University of Southern California (Press). 109.
- Eakin, C.M. y Glynn P.W. (1996). Low tidal exposures and reef mortalities in the eastern Pacific. *Coral Reefs* 15(2):120.
- English, S., Wilkinson, C. y Baher, V. (1997). Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute of Marine Science. 390.
- Field, J.G., Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (1982). A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8:37-52.
- Fiedler, P.C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA Tec. Rep. NMFS. 109.65.
- Foubert-Corona, Z.C. (1999). Variación de la estructura comunitaria coralina del arrecife de Cabo Pulmo entre 1987 y 1997. Tesis de licenciatura, U.A.B.C.S. La Paz. 70.
- Gallegos-García, A., Barberán-Falcón, J.M. y Fernández-Eguiarte A. (1988). Condiciones oceánicas alrededor de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, en junio de 1981. *Rev. Geof.* 28.
- Garth, J.S. (1992). The brachyuran crabs of the Revillagigedo Islands, Colima México, with remarks on insular endemism in the eastern tropical Pacific. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 24:1-6.
- Glynn, P.W. (1974). The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the Eastern Pacific. *Env. Cons.* 1(4): 295-304.
- Glynn, P.W. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pac. *Ecol. Monogr.* 46 (4):431-456.
- Glynn, P.W. (1977). Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. *J. Mar. Res.* 35(3): 567-585.
- Glynn, P.W. (1982). *Acanthaster* population regulation by a shrimp and a worm. *Proc. 4th Int. Coral Reef Sym. Manila.* 2:607-612.
- Glynn, P.W. (1983). Increased survivorship in corals harboring crustacean symbionts. *Mar. Biol. Letters* 4:105-111.
- Glynn, P.W. (1985). El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26:295-300.
- Glynn, P.W. (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea* 7:129-160.
- Glynn, P.W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. *Global Ecological Consequences of the 1982-*

- 83 El Niño-Southern Oscillation. P.W. Glynn (Ed.). Amsterdam, Elsevier (Press). 55-126.
- Glynn, P.W. (1993). Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12:1-17.
- Glynn, P.W. (1994). State of coral reefs in the Galápagos Islands: natural vs antropogenic impacts. *Mar. Poll. Bull.* 29(1-3):131-140.
- Glynn, P.W. (1997a). Assessment of the present health of coral reefs in the eastern Pacific. Status of coral reefs in the Pacific. Grigg y Birkeland (Eds.), Sea Grant Coll. (Press). University of Hawaii. 33-40.
- Glynn, P.W. (1997b). Eastern Pacific coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1:371-378.
- Glynn, P.W. (1999). *Pocillopora inflata*. A new species of scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa) from the tropical eastern Pacific. *Pac. Sci.* 53(2):168-180.
- Glynn, P.W. y Stewart, R.H. (1973). Distribution of coral reefs in the Pear Islands (Gulf of Panamá) in relation to thermal conditions. *Limn. Ocean.* 18(3):367-379.
- Glynn, P.W. y Macintyre, I.G. (1977). Growth rate and age of coral reefs on the Pacific coast of Panama. *Proc. 3th Int. Coral Reef Sym.* Miami. 2:251-259.
- Glynn, P.W. y Wellington, G.M. (1983). Corals and coral reefs of the Galápagos Islands. Berkeley, University of Calif. Press. 329.
- Glynn, P.W. y D'Croz, L. (1990). Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8:181-191.
- Glynn, P.W. y Maté, J.L. (1997). Field guide to the Pacific coral reefs of Panamá. *Proc. 8th Int. coral reef Symp.* Panamá. 34.
- Glynn, P.W. y Ault, J.S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19:1-23.
- Glynn, P.W. y Leyte-Morales, G.E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45(3):1033-1047.
- Glynn, P.W., Stewart, R.H., y McCosker, J.E. (1972). Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution and predators. Sonderdruck. *Aus. Der. Geologischen. Rundschau.* Band. 61(2):483-519.
- Glynn, P.W., von Prael, H. y Guhl, F. (1982). Coral reefs of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on communitiy structure and reef development. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin* 12:185-214.
- Glynn, P.W., Druffel, E.M. y Dunbar, R.B. (1983). A dead Central American coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. *J. Mar. Res.* 41(3):605-637.

- Glynn, P.W., Cortés, J., Guzmán, H.M. y Richmond R.H. (1988). El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proc. 6th Int. Coral Reef Sym. Townsville* 3:237-243.
- Glynn, P.W., Gassman, N.J., Eakin, C.M., Cortés, J., Smith, D.B., y Guzmán, H.M. (1991). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, Galápagos Islands (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.* 109:355-368.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Cortés, J., Gassman, N.J., Guzmán, H.M., del Rosario J.B. y Feingold. J.S. (1994). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá and Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar. Biol.* 118:191-208.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Gassman, N.J., Black, K., Cortés, J. y Maté. J.L. (1996). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá and Galápagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardinoseris planulata*). *Mar. Biol.* 125:579-601.
- Glynn, P.W., Veron, J.E.N. y Wellington, G.M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2):71-97.
- Griffiths, R.C. (1968). Physical, chemical and biological oceanography at the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. U.S. Fish. Wildl. Ser. Spec. Scient. Rep. Fisheries 573:1-47.
- Grigg, R.W. (1981). Coral reef development at high latitudes in Hawaii. *Proc. 4th Int. Coral Reef Sym. Manila* 1:687-693.
- Grigg, R.W. (1983). Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11:1-14.
- Grigg, R. W. y Dollar, S.J. (1990). Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. En: Dubinsky Z. (Ed.), *Coral Reefs*. ELSEVIER (Press). 439-452.
- Grigg, R. W. y Hey, R. (1992). Paleooceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science* 255:172-178.
- Guzmán, H.M., 1988. Distribución y abundancia de los organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 36(2A):191-207.
- Guzmán, H.M. y J. Cortés. (1989a). Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *Mar. Ecol.* 10 (1):23-41.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1989b). Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 44(3):1186-1194.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.* 40(3):309-324.

- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.* 41(3):535-557.
- Guzmán, H.M. y Holst, I. (1994). Inventario biológico y estado actual de los arrecifes coralinos a ambos lados del Canal de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 42(3):493-514.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1998). Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica: descripción, distribución geográfica e historia natural de los corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. *Rev. Biol. Trop.* 46(1):55-92.
- Guzmán, H.M. y López, J.D. (1991). Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pices: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 39(2):203-206.
- Guzmán, H.M. and Robertson, D.R. (1989). Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55:121-131.
- Guzmán, H.M., Cortés, J., Richmond, R.H. y Glynn, P.W. (1987). Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35(2):325-332.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, Glynn, P.W. y Richmond, R.H. (1990). Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific (Costa Rica and Panama). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60:299-303.
- Guzmán, H.M., Ross, D.R. y Díaz, M.L. (1991). Distribución y abundancia de corales en el arrecife del Refugio de Isla Iguana, Pacífico de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 39(2):225-231.
- Harriot, V.J. (1983). Reproductive ecology of four scleractinian species at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 2:9-18.
- Heck, K.L., Jr. y McCoy, E.D. (1978). Long-distance dispersal and the reef-building corals of the eastern Pacific. *Mar. Biol.* 48:349-356.
- Highsmith, R.C. (1980). Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46:177-196.
- Highsmith, R.C. (1982). Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:207-226.
- Holst, I. y Guzmán, H.M. (1993). Lista de Corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia; Hydrozoa: Millepora) a ambos lados del Istmo de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 41(3):871-875.
- Hutchenson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theoret. Biol.* 29:151-154.
- INEGI (1988). Carta batimétrica CB-006, 1:1'000,000. Segunda impresión. Inst. Nal. Est. Geo. Inf., México.
- INEGI (1988). Jalisco en Síntesis. Inst. Nal. Est. Geo. Inf. Aguascalientes. México. 57.

- Jackson, J.B.C. y Huges, T.P. (1985). Adaptative strategies of coral-reef invertebrates. *Am. Sci.* 73(3):285-289.
- Jiménez, C.E. (1997) Corals and coral reefs of Culebra Bay, Pacific coast of Costa Rica: Anarchy in the reef. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.*
- Jokiel, P.L. (1978). Effects of water motion on coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 35:87-97.
- Jokiel, P.L. (1984). Long dispersal of reef corals by rafting. *Coral Reefs* 3:113-116.
- Ketchum, J.T. y Reyes-Bonilla, H. (1997). Biogeography of hermatipic corals of the Archipiélago Revillagigedo, México. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1:471-476.
- Ketchum, J.T. (1998). Comunidades coralinas del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis de licenciatura. U.A.B.C.S. La Paz, B.C.S. 136.
- Knowlton, N., Lang, J.C., Rooney, M.C. y Clifford, P. (1981). Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaica staghorn coral. *Nature* 294:251-252.
- Lavín M.F., Beier, E. y Badan, A. (1997). Estructura Hidrográfica del Golfo de California: escalas estacional e interanual. En: Lavín, M.F. (Ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México.* 141-172.
- Leyte-Morales, (1997). La colección de corales de la Universidad del Mar. *Ciencia y Mar* 1:1-16.
- López-Forment, N.B. (1997). Análisis de la estructura poblacional de *Fungia distorta* Michelin, 19842 (Anthozoa: Scleractinia), de la Isla San José, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. U. de G. 85.
- López-Pérez, R.A. (1996). Biogeografía histórica de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Licenciatura. U.A.B.C.S. La paz. 144.
- López-Pérez, R.A. (1998). Morfometría del género *Porites* (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. U.A.B.C. Ens. B.C. 82.
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatipic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13:100-123.
- Luch-Cota, S.E., LLuch-Cota, D.B. Luch-Belda, D. y Bautista-Romero, J. (1994). Oceanografía. En: La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Islas Revillagigedo, México. Ortega Rubio y Castellanos Vera (Eds). CIBNOR, La Paz. 77-111.
- Macintyre, I.G., Glynn, P.W. y Cortés, J. (1992). Holocene reef history in the eastern Pacific: mainland Costa Rica, Caño Island, Coco Island, and galápagos Islands. *Proc. 7th Int. Coral Reef Sym.* 2:1174-1184.
- McCoy, E.D. y Heck, K.L. (1976). Biogeography of corals, seagrasses, and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Syst. Zool.* 25:201-210.

- Medina-Rosas, P. (1997). El efecto de las actividades turísticas sobre los corales pétreos (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) de Los Arcos, Jalisco. Tesis de licenciatura. U. de G., Guadalajara, Jalisco. 86.
- Medina-Rosas, P. (2000). Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia en los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México. Tesis de Maestría. U.A.B.C. Ens. B.C. 58.
- Merrifield, M.A. y Winant, C.D. (1989). Shelf circulation in the Gulf of California: A description of the variability. J. Geoph. Res. 94:133.
- Ocha-López, E. y Reyes-Bonilla, H. (1997). Range extension of *Psammocora stellata* (Scleractinia: Siderasteridae) in the Gulf of California, México. Rev. Biol. Trop. 1:1264.
- Ocha-López, E., Reyes-Bonilla H. y Ketchum, J.T. (1998). Daños por sedimentación a las comunidades coralinas del Sur del la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. Cien. Mar. 24(2):233-240.
- Pearson, R. (1981). Recovery and recolonization of coral reefs. Mar. Ecol. Prog. Ser. 4:105-122.
- Pielou, E.C. (1984). The Interpretation of Ecological Data: a primer on classification and ordination. John Wiley and Sons (Press). USA. 263.
- Porter, J.W. (1972). Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panamá. Bull. Biol. Soc. Wash. 2:89-116.
- Porter, J.W. (1974). Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panamá. Science 186:543-545.
- Prahl H. von (1983). Blanqueo masivo y muerte de corales en la Isla de Gorgona, Pacífico colombiano. Cespadesia 12:125-129.
- Prahl H. von (1985). Blanqueo masivo y muerte de corales hermatípicos en el Pacífico colombiano atribuidos al fenómeno de El Niño 1982-83. Bol. Efen. 12:22-24.
- Prahl H. von y Erhardt, H. (1985). Colombia: corales y arrecifes coralinos. Impreso en Editorial Presencia, Bogotá. 295.
- Ramírez-Beltrán, (1999). Estructura de la comunidad de siete zonas coralinas del Sur del Golfo de California. Tesis de licenciatura. U.A.B.C.S. La Paz, BCS. 90.
- Reguero, M. y García-Cubas, A. (1989). Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: sistemática y ecología de cuatro cruceros oceanográficos. An. Inst. Cienc. Mar. Limnol., UNAM, 16:33-58.
- Reyes-Bonilla, H. (1990). Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. Tesis de licenciatura. U.A.B.C.S. La Paz, B.C.S. 129.
- Reyes-Bonilla, H. (1992). New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, México, with an historical and biogeographical discussion. J. Nat. Hist. 26:1163-1175.
- Reyes-Bonilla, H. (1993a). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En:

- Salazar Vallejo S.I. y González N.E. (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO. México. 207-222.
- Reyes-Bonilla, H. (1993b). Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. Tesis de maestría. CICESE, Ensenada, B.C., México, 169.
- Reyes-Bonilla, H. (1993c). 1987 coral reef bleaching at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, México. Bull. Mar. Sci. 52(2):832-837.
- Reyes-Bonilla, H. (1998). *Pocillopora damicornis* (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, México. Rev. Biol. Trop. 46(2):463-468.
- Reyes-Bonilla, H. (2000). Coral reefs of the Pacific coast of México. En: Cortés, J. (Ed.) Latin American Coral Reefs. ELSEVIER (Press). Amsterdam.
- Reyes-Bonilla, H. y Calderón-Aguilera, L.E. (1994). Parámetros poblacionales de *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia), en el arrecife de Cabo Pulmo, México. Rev. Biol. Trop. 42(1-2):121-128.
- Reyes-Bonilla, H. y Carriquiry, J.D. (1994). Range extension of *Psammocora superficialis* (Scleractinia: Thamnsateridae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipiélago, Colima México. Rev. Biol. Trop. 42(1-2):383-384.
- Reyes-Bonilla, H. y Leyte-Morales, G.E. (1998). Corals and reefs of the Puerto Ángel region, west coast of México. Rev. Biol. Trop. 46(3):679-681.
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, A. (1998). Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. Cien. Mar. 24(2):211-224.
- Reyes-Bonilla, H. y Calderón-Aguilera, L.A. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo, México. P.S.Z.N. Mar. Ecol. 20(3-4):347-357.
- Reyes-Bonilla, H., Rios-Mena, R. y Foster, M.S. (1997a). Hermatipic corals associated with rhodolith beds in the Gulf of California, México. Pac. Sci. 51(3):328-337.
- Reyes-Bonilla, H., Sinsal-Duarte, F. y Arizpe-Covarrubias, O. (1997b). Gorgonias y corales pétreos (Anthozoa: Gorgonacea y Scleractinia) de Cabo Pulmo. Rev. Biol. Trop. 45(4):1439-1443.
- Reyes-Bonilla, H., Ramírez-Beltrán, V.H., Ocha-López, E. y Suárez-González, I. (1998). Efectos de EL Niño 1997-98 sobre los corales y arrecifes coralinos del Golfo de California, Islas Revillagigedo y Clipperton. Res. del XI Cong. Nal. Ocean. Ensenada, B.C. México. 182.
- Reyes-Bonilla, H., Pérez-Vivar, T.L. y Ketchum, J.T. (1999). Distribución geográfica y depredación de *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México. Rev. Biol. Trop. 47(1-2):273-279.

- Richmond, R. H. (1990). The effects of the El Niño/Southern Oscillation on the dispersal of corals and other marine organisms. En: P.W. Glynn (Ed.). Global Consequences of the 1982-1983 the el Niño-Ssouthern Oscillation. ELSEVIER (Press) 127-140.
- Richmond, R.H. (1981). Energetic considerations in the dispersal of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) planulae. Proc. 4th Int. Coral Reef Sym. 2:153-156.
- Richmond, R.H. (1989). Competency and dispersal of spawned versus brooded coral planula larvae. Proc. 6th Int. Coral Reef Sym. 2:827-831.
- Richmond, R.H. y Hunter, C. (1990). Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 60:185-203.
- Rinkevich, B. (1989). The contribution of photosynthetic products to coral reproductions. Mar. Biol. 101:259-263.
- Riegl, B. (1999). Corals in a non-reef setting in the southern Arabian Gulf (Dubai, UAE): fauna and community structure in response to recurring mass mortality. Coral Reefs 18:63-73.
- Riegl, B. Schleyer M.H., Cook, P.J. y Branch, G.M. (1995). The structure of Africa's southernmost coral communities. Bull. Mar. Sci. 56(2):676-691.
- Robinson, J.A. y Thomson, D.A. (1992). Status of the Pulmo coral reefs in the lower Gulf of California. Environ. Conserv. 19:261-264.
- Robles, J.M. y Marione, S. G. (1987). Seasonal and interannual thermohaline variability on the Guaymas basin in the Gulf of California. Cont. Shelf Res. 7:715-733.
- Roden, G.I. (1971). Thermohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo Islands region. J. Phy. Ocean. 2:177-183.
- Roden, G.I. and Groves, G.W. (1959). Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. L. Mar. Res. 18:10-35.
- Rodríguez-Zaragoza, F.A. (1998). Estructura de la comunidad coralina (Scleractinia) de la zona de Carelleros, Nayarit. Tesis de licenciatura. U. de G., Guadalajara, México. 67.
- Rodríguez-Zaragoza, F.A. y Cupul-Magaña, A. L. (1997). Estructura de las comunidades coralinas hermatílicas de Carelleros, Nayarit. Resúmenes del XIV Congreso Nacional de Zoología. SOMEXZOO. 111.
- Rogers, C.S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62:185-202.
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego S. y Müller-Karger, F.E. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. J. Geoph. Res. 99(C4): 7411-7421.

- Scott, P.J.B. and Risk, M. J. (1988). The effect of Lithophaga (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*. Coral Reefs 7(3):145-151.
- Scott, P.J.B., Risk, M.J. y Carriquiry, J.D. (1998). El Niño, bioerosion and the survival of eastern Pacific coral reef. Proc. 6th Coral Reef Symp. Townsville, Australia. 2:517-520.
- Sheppard, C.R.C. (1980). Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos Atolls, and population structures of the major species. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2:193-205.
- Shlesinger, Y., Goulet, T.I. y Loya, Y. (1998). Reproductive patterns of scleractinian corals in the northern Red Sea. Mar. Biol. 132:691-701.
- Spencer-Davies, P. (1991). Effects of daylight variations in the energy budget of shallow-water corals. Mar. Biol. 108:137-144.
- Squires, D.F. (1959). Results of the Puritan-American Museum of Natural History Expedition to western México 7. Corals and coral reefs of the Gulf of California. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 118:367-432.
- Stevenson, M.R. (1970). On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, October 1966-August 1967.
- Titlyanov, E.A. y Latypov, Y.V. (1991). Light-dependence in the scleractinian distribution in the sublittoral zone of south China. Coral Reefs 10:133-138. Bull. Interam. Trop. Tuna Comm. 14(3):482-504.
- Van Andel, T.H. (1964). Recent marine sediments of the Gulf of California. En: van Andel and G.G. Shor Jr. (Eds.), Marine Geology of the Gulf of California: a symposium. Am. Assoc. Pet. Geol. Mem. 3. 408.
- Vargas-Ángel, B. (1996). Distribution and community structure of the reef coral of Ensenada de Utría, Pacific coast of Colombia. Rev. Biol. Trop. 44:627-635.
- Veron, J.E.N. (1993). Corals of Australia and the Indo-Pacific. Angus and Roberson (Press), Honolulu, 644.
- Veron, J.E.N. (1995). Corals and Space and Time: the biogeography and evolution of the scleractinia. Veron, J.E.N (Ed.) COMSTOK/CORNEL (Press), 321.
- Veron, J.E.N. y Minchin, P.R. (1993). Correlations between sea surface temperature, circulation and the distribution of hermatypic corals of Japon. Cont. Shelf. Res. 12(7-8):835-857.
- Warwick, R.M y Clarke, K.R. (1995). New 'biodiversity' measure level a decrease in taxonomic distinctness with stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129:301-305.
- Wellington, G.M. (1980). Reversal of digestive interactions between pacific reef coral: mediation by sweeper tentacles. Oecologia 47:340-343.
- Wellington, G.M. y Victor, B.C. (1985). El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reefs damselfish population. Oecologia 68:15-19.

- Wells, J.W. (1956). Scleractinia. En: Moore, R.C. (Ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas 328-444.
- Wells, J.W. (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos Island. En: Glynn P.W. y Wellington, G.M. (Eds.), Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands. Berkeley, University of Calif. (Press). 212-295.
- Wienberg, S. (1981). A comparison of coral reef survey methods. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 51(2):199-218.
- Wilkinson, C. (1999). Status of coral reefs of the world: 1998. Australian Institute of Marine Science. URL <http://www.aims.gov.au>
- Wittenberg, M. Y Hunte, W. (1992). Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals: abundance, mortality and community structure. *Mar. Biol.* 112:131-138.
- Wyrtki, K. (1965). Surface currents of the eastern Pacific Ocean. *Bull. Interam. Trop. Tuna Comm.* 9:279-303.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall (Press). 652.
- Zinsmeister, W.J. y Emerson, W.K. (1979). The role of passive dispersal in the distribution of hemipelagic invertebrates with examples from the tropical Pacific Ocean. *Veliger*. 22:32-40.
- Zuria-Jordan, I.L., Álvarez-Borrego, S., Santamaría-del-Ángel, E. y Müller-Karger, F.E. (1995). Satellite-derived estimates of phytoplankton biomass off southern Baja California. *Cien. Mar.* 21(3):265-580.

7.- Apéndice 1

7.1- Análisis estadísticos multivariados

Los análisis multivariados son una herramienta indispensable para encontrar asociaciones entre variables que pueden ser de distinta naturaleza (biológicas, físicas, etc.). Dentro del campo de la ecología cuantitativa este tipo de análisis han tomado un gran auge, por que permiten la identificación de asociaciones de especies con su medio o con otras especies. De igual forma se puede encontrar que sitios de muestreo o localidades son más similares o disímiles entre sí, y cual es la razón de esto. A pesar de que todos estos métodos son solamente de tipo exploratorio, generan una buena idea de lo que sucede en la naturaleza.

En este trabajo se aplicaron los Análisis de componentes principales (ACP) y el Análisis de conglomerados (AC, "cluster analysis" en inglés) de una manera conjunta. La razón fue por que el AC, por si sólo, es un análisis gráfico exploratorio que identifica la asociación de las variables con un diagrama de árbol, también llamado dendrograma. Este tipo de gráfica es una manera visual muy cómoda y fácil para encontrar grupos, sólo cuando posee pocas variables que tienen una asociación natural. Pero en los casos en que se necesita procesar una gran cantidad de variables, y éstas no presentan una asociación clara, el dendrograma pierde su sencillez y se dificulta su explicación. Además, existen muchas medidas de similitud o de disimilitud, tanto para datos cualitativos (matrices binarias) como para cuantitativos (abundancias de especies, biometrías, mediciones métricas, etc.). De igual modo, los métodos aglomerativos o de concatenamiento son muy diversos. Con esto, se generan diferentes combinaciones y se pueden obtener distintos resultados en las asociaciones de las variables. Sin

embargo, lo anterior, no presenta mayor dificultad, por que debido al objetivo y al planteamiento del trabajo que se quiera analizar, se pueden escoger las medidas de similitud y los métodos de agrupamiento específicos para ello. El principal problema es escoger la zona de corte de los dendrogramas, por que dependiendo de la altura de las amalgamaciones se pueden generar diferentes agrupaciones. Para resolver todos estos problemas comentados anteriormente, en este trabajo se realizó una combinación del análisis de ordenamiento ACP y el de clasificación jerárquica AC.

Con el ACP se identificaron los grupos de variables de un modo grueso, es decir, se agrupó un conjunto de variables sin conocer que tan similares son entre ellas. Con estos resultados se procedió a determinar la zona de corte en los dendrogramas y se identificaron los grupos y subgrupos de variables. Se observó que el ACP y el AC realizados de forma conjunta, representan una herramienta muy poderosa para identificar si las variables se encuentran aisladas (dispersas) o en grupos. Asimismo, permiten estimar las relaciones de disimilitud o similitud entre las mismas.

7.2.- Proceso de datos

Los análisis multivariados que se desarrollaron fueron de tipo cualitativo y cuantitativo. Los datos que se procesaron fueron: i) Matrices cualitativas (binarias) construidas con los datos de presencia-ausencia de las especies coralinas por localidad; ii) Matrices cuantitativas construidas con los datos del porcentaje de cobertura de cada especie de coral por localidad.

Las matrices cuantitativas se estandarizaron para bajar el peso de las especies dominantes, y poder comparar equitativamente la contribución que tiene cada especie dentro de su comunidad (Fig. 2).

Para ello se aplicó la transformación doble raíz cuadrada ($Y_{ij} = X_{ij}^{1/4}$); pero también se puede utilizar la transformación logarítmica ($Y_{ij} = \log(X_{ij} + 1)$),

donde X_{ij} = los datos de los renglones de las observaciones de la especie i hasta la j (Field *et al.*, 1982). Por ultimo, ya que se construyeron las matrices binarias y las cuantitativas (estandarizadas), se procedió a someterlas a los ACP y al AC (Fig. 2).

7.3- Desarrollo del ACP y del AC

El ACP es un método utilizado para identificar la dispersión de datos cualitativos y/o cuantitativos que presentan tres o más dimensiones. En pocas palabras, el ACP radica en reducir una nube de datos de un conjunto de variables en el hiperespacio, a un número menor de variables artificiales, llamadas componentes. Los cuales son la mejor combinación lineal del conjunto de estas muestras, esto quiere decir que explican una mayor varianza que cualquier otra combinación de las mismas.

Existen dos formas de generar un ACP: uno geométrico y otro numérico. El primero es un método en donde se calculan dos componentes principales, los cuales se grafican y muestran en punto medio de la dispersión de todas las variables en dos dimensiones (Pielou, 1984). En esta gráfica (dispersograma) se trata de encontrar que los ejes de los componentes presentan la mayor variación de los datos, por lo que se rotan para encontrar el ángulo que genere una variación más grande en el eje Y_{rotado} y una pequeña en el eje X_{rotado} . El problema de este método es decidir a que grupo pertenece cada punto (variable) en el dispersograma, por que no se sabe cual debe de ser la distancia adecuada para considerarse como separado o agrupado.

En el método numérico del ACP no se rotan los componentes, estos se correlacionan con las variables analizadas. Primero se calcula los eigenvalores y los eigenvectores a partir de una matriz de entrada de covarianza o correlación Pearson. Se toman como eigenvalores significativos

los que posean un valor igual o mayor que uno. Esto nos indicará el número de componentes que constituyen a nuestro estudio. Con los eigenvectores se calculan los componentes (C) por una ecuación polinomial de primer orden ($C = b_{i,1} * A + b_{i,2} * B + b_{i,3} * C + \dots + b_{i,j} * j$). Después, los componentes se correlacionarán con las variables, generándose como resultado final una matriz de correlación de Pearson. En ella, se identifican los grupos al tomar en cuenta los valores absolutos (sin importar su signo) más altos que presenten las variables, para reconocer en que componente se asocian. Las variables que estén dentro de un mismo componente y con el mismo signo se consideran como un grupo.

Para presentar una mejor visualización de estos resultados, en este trabajo se graficaron los dos primeros componentes principales de la matriz final de correlación de Pearson, por que poseen la mayor explicación de la varianza (Fig. 2). En este dispersograma se formaron los grupos de las variables con base en los resultados de la esta matriz, y sin rotar los ejes de los componentes.

El AC es una técnica sencilla de clasificación de variables, con base en un criterio de semejanza y estrictamente exploratorio. Este opera con base en una matriz de similitud o disimilitud generada entre un conjunto de variables. Después se aplica un método aglomerativo (o de encadenamiento) que busca las dos variables que presenten la mayor similitud o la menor disimilitud (distancia), uniéndolas en un simple grupo. Después la similitud de este grupo y de las otras unidades son calculadas, aunque estas difieren según sea el método aglomerativo utilizado. Con esto se construye la matriz de aglomeración de las variables para graficar el dendrograma final (Pieluo, 1984; Digby y Kempton, 1987).

En este trabajo se encontró que para que el ACP y AC (en conjunto) presenten resultados más parecidos se deben de utilizar las siguientes medidas de similitud y métodos de aglomeramiento:

1) Para datos cualitativos con matrices binarias se pueden aplicar dos índices que consideran la presencia y ausencia de las observaciones (por ejemplo especies).

** El primero es el índice de disimilitud no métrico de Bray Curtis, cuya formula es:

$$BC_{nm} = (b + c) / (2a + b + c)$$

** El segundo, es el índice de similitud de Jaccard, y se expresa por:

$$JAC = a / (a + b + c)$$

en donde a es el número de las observaciones que la muestra uno y dos tienen en común, b es el número de observaciones en la muestra uno, no presentes en la muestra dos, c es el número de observaciones presentes en la muestra dos, no presentes en la muestra uno.

2) Para los datos con matrices cuantitativas se identificaron dos medidas de disimilitud:

** La primera es la distancia euclidiana, y su algoritmo es:

$$d(i, k) = \sqrt{\sum_j (x_{ij} - x_{kj})^2}$$

** La segunda es la distancia métrica de Bray Curtis, con base en la ecuación:

$$BC = \frac{\sum_{i=1}^n [X_{ij} - X_{jk}]^2}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{jk})}$$

en donde distancia (ij) es dada por el renglón i y la columna j , que es la distancia entre las observaciones i y j .

3) Los métodos de aglomeramiento que mostraron agrupaciones más similares a los resultados del ACP fueron:

**** El método de Ward minimiza la suma de los cuadrados de las distancias entre algún punto y el centroide del grupo. Además tiende a bajar la distancia de amalgamamiento entre variables similares y aumentar la distancia entre variables disímiles, por ello es uno de los métodos más robustos y utilizados para identificar la formación de grupos. La distancia entre los grupos se obtienen de la siguiente manera:**

$$d_{mj} = ((N_j + N_k) d_{kj} + (N_j + N_l) d_{lj} - N_j d_{kl}) / (N_j + N_m)$$

**** El método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) el peso de cada grupo es proporcional al número de variables. La distancia se calcula por el siguiente algoritmo:**

$$d_{mj} = (N_k d_{kj} + N_l d_{lj}) / (N_m)$$

en donde, N_j , N_k , N_l y N_m son los números de las observaciones en los grupos j , k , l y m .

Por ultimo, la zona de corte del dendrograma se decide con base en los resultados obtenidos en la matriz de correlación de Pearson del ACP. Los grupos identificados en el ACP son buscados en el dendrograma, y a la altura de las amalgaciones que los genera, se le considera como la zona de corte.

Un ejemplo:

La matriz de correlación de Pearson de la Tabla 13 es el resultado final del ACP numérico, y se obtuvo a partir de datos cuantitativos, que fueron procesados como se mencionó anteriormente (Fig. 2). En esta matriz, los valores absolutos están en negritas para poder localizar en que componente se encuentran cada variable, y decidir la formación los grupos.

Tabla 13. Matriz de correlación de Pearson de los componentes principales contra las variables, la cual se desarrollo en un ACP de tipo numérico. Simbología: VE = Varianza explicada por componente; VEA = Varianza explicada acumulada. Nota: Los valores absolutos más altas de cada variable están en negritas.

Variables	Componentes principales				
	C1	C2	C3	C4	C5
1	0.39	-0.11	0.89	0.20	-0.15
2	0.51	-0.37	0.64	-0.17	0.49
3	0.21	-0.40	0.62	0.01	-0.05
4	0.48	-0.16	0.84	0.27	-0.35
5	0.96	0.48	-0.27	0.21	-0.44
6	0.85	0.47	-0.23	0.22	-0.46
7	-0.10	0.04	0.01	-0.85	-0.02
8	0.88	0.48	-0.35	0.18	-0.38
9	0.42	-0.12	0.89	0.22	-0.20
10	-0.10	0.04	0.01	-0.85	-0.02
11	-0.45	0.89	-0.24	0.43	-0.32
12	-0.45	0.89	-0.24	0.44	-0.33
13	-0.46	0.91	-0.25	0.44	-0.33
14	-0.55	-0.44	-0.02	-0.04	0.066
15	-0.55	-0.44	-0.02	-0.04	0.068
16	-0.54	-0.43	-0.02	-0.03	0.063
17	-0.55	-0.44	-0.02	-0.04	0.07
VE	0.41	0.34	0.13	0.08	0.01
VEA	0.41	0.75	0.88	0.96	0.97

Después se graficaron los dos primeros componentes (dispersograma) y se superpusieron los grupos con base en la matriz anterior (Fig. 8).

Por último se desarrolló el AC, usando la distancia euclidiana y el método de amalgamiento de Ward. La zona de corte del dendrograma se generó con base en los resultados del ACP (Fig. 8).

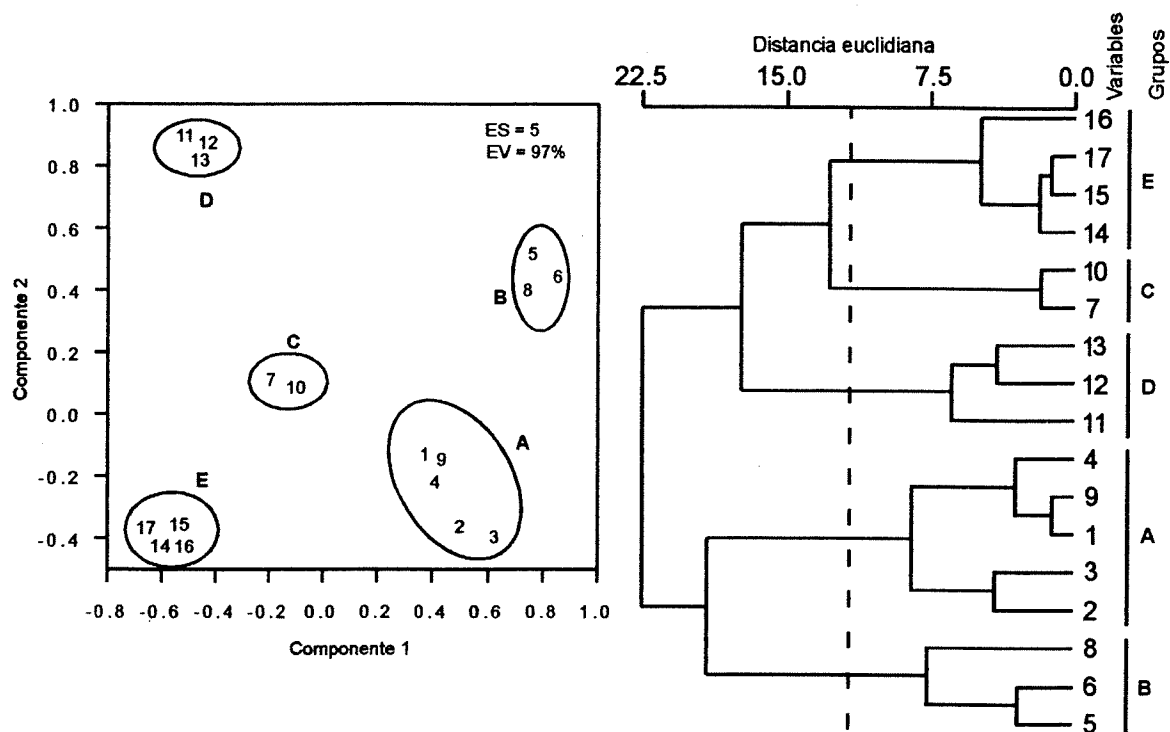


Fig. 8. Dispersograma y dendograma de las variables analizadas en la Tabla 15. Los grupos y la zona de corte fueron determinados con el ACP. Simbología: ES = Eigenvalores significativos; EV = Explicación de la varianza que corresponde a los ES.

8.- Apéndice 2

Listado de la bibliografía consultada para el registro de especies de coral hermatípico en los sitios de muestreo en el Pacífico Nortropical Mexicano, que corresponde a la citada en las Tablas 3 y 4.

- 1 = Durham, 1947
- 2 = Durham y Barnard, 1952
- 3 = Squires, 1959
- 4 = Brusca y Thomson, 1975
- 5 = Reyes-Bonilla, 1990
- 6 = Reyes-Bonilla, 1992
- 7 = Reyes-Bonilla, 1993a
- 8 = Reyes-Bonilla, 1993b
- 9 = Reyes-Bonilla, 1993c
- 10 = Bautista-Romero *et al.*, 1994
- 11 = Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994
- 12 = Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994
- 13 = Glynn *et al.*, 1996
- 14 = López-Pérez, 1996
- 15 = Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997
- 16 = Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997
- 17 = López-Forment, 1997
- 18 = Medina-Rosas, 1997
- 19 = Ocha-López y Reyes-Bonilla, 1997
- 20 = Reyes-Bonilla *et al.*, 1997b
- 21 = Rodríguez-Zaragoza y Cupul-Magaña, 1997
- 22 = Cupul-Magaña *et al.*, 1998
- 23 = Ketchum, 1998
- 24 = López-Pérez, 1998
- 25 = Reyes-Bonilla, 1998
- 26 = Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998
- 27 = Rodríguez-Zaragoza, 1998
- 28 = Foubert-Corona, 1999
- 29 = Ramírez-Beltrán, 1999
- 30 = Reyes-Bonilla *et al.*, 1999
- 31 = Reyes-Bonilla, 2000
- 32 = Reyes-Bonilla, com. pers.
- 33 = Presente trabajo.

9.- Apéndice 3

9.1.- Descripción de las comunidades de coral del Pacífico Nortropical Mexicano

9.1.1.- Baja California Sur

En la Isla San José se desarrolla una comunidad coralina que esta dominada por pocilopóridos. Se encuentra en el extremo suroeste de la Isla, sobre playa rocosa a una profundidad de 8 a 10 m y una máxima de 15 m (Ramírez-Beltrán, 1999). También, en esta Isla se localiza una población de *Fungia distorta*, que es un coral de vida libre que se encuentra a 30 m de profundidad, cubriendo, una área aproximada de 1 ha (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a; Ramírez-Beltrán, 1999). Esta especie presenta una cobertura del 30% del fondo y una densidad de hasta 500 individuos por metro cuadrado (Reyes-Bonilla, 1992). A pesar de su alta abundancia, *Fungia distorta* no tiene ninguna influencia con la comunidad coralina que se desarrolla en la parte somera de la isla.

La Bahía Pichilingue se sitúa al noroeste de la ciudad de La Paz, donde se encuentran algunos parches arrecifales de *Pocillopora* en su parte más somera, en donde *Pocillopora meandrina* y *P. verrucosa* son las especies más importantes. Sus colonias tienen un diámetro de 5 m y una altura que van desde 2 - 3 m, y crecen sobre un substrato rocoso (Ramírez-Beltrán, 1999). En zonas más profundas se encuentran colonias pequeñas de *Psammocora stellata* y de *Pavona gigantea*. Al mismo tiempo, *Porites panamensis* posee colonias de forma incrustante, en algunas ocasiones columnares y, se desarrolla a lo largo de toda la distribución vertical de esta

comunidad de coral, en especial a profundidades mayores de 7 m (Ramírez-Beltrán, 1999).

Bahía San Gabriel se encuentra en el lado oeste de la Isla Espíritu Santo, es relativamente somera, 2 - 6 m de profundidad, y se encuentra bastante protegida del oleaje. En ella, existe un pequeño arrecife construido por *Pocillopora damicornis*. Esta especie presentó colonias de gran tamaño, con una altura de hasta 3 m y 12 m de ancho, que se alinean y forman una barra de 120 a 150 m de largo (Squires, 1959; Ramírez-Beltrán, 1999). De igual manera, *Porites panamensis* tiene una densidad considerable y llega a formar algunos parches pequeños sobre los extremos norte y sur de la bahía (Ramírez-Beltrán, 1999).

Isla Cerralvo se encuentra en un área de surgencias, generadas entre la isla y la costa oeste del Golfo (Byrne y Emery, 1960). La principal comunidad coralina se ubica en la zona oeste de la isla, que presenta costas rocosas con paredes escarpadas y con un área de plataforma muy reducida. Los pocilopóridos son las especies más abundantes, en especial *Pocillopora capitata*. Las colonias de coral no presentan tallas grandes, pero forman diversos manchones esparcidos (Ramírez-Beltrán, 1999).

En Punta Perico, la comunidad coralina esta dominada por *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa*. Esta comunidad se desarrolla en una zona somera y expuesta al oleaje. Asimismo, existe una porción de esta plataforma que queda expuesta en mareas bajas. Por otro lado, es probable que presente influencia de surgencias del canal de Cerralvo. En esta comunidad, *Porites panamensis* que crece de forma costrosa sobre la parte somera, en algunas posas mareales. La comunidad coralina más importante se encuentra a una profundidad mayor de 10 m, donde domina *Pocillopora* (Ramírez-Beltrán, 1999).

En Cabo Pulmo se desarrolla el arrecife de coral más importante del Golfo de California (Brusca y Thomson, 1975; Reyes-Bonilla, 1993b). En este

sitio se presentan las condiciones ambientales más adecuadas y estables para los corales (Foubert-Corona, 1999). Esta estructura calcárea presenta un espesor de 1.5 m y alcanza una profundidad de 15 m. Consta de tres secciones alargadas ("barras") que se inter-comunican entre si, ya que estuvieron separadas por franjas de arena de diferente anchura, que pueden estar colonizadas por *Pocillopora* o *Fungia* (Reyes-Bonilla, 1993b). El desarrollo de coral más importante se encuentra sobre la zona central de la estructura, una zona somera y con abundante substrato calcáreo (Reyes-Bonilla, 1993b). Este arrecife fue construido casi exclusivamente por *Pocillopora verrucosa* (Brusca y Thomson, 1975; Reyes-Bonilla, 1993b; Ramírez-Beltrán, 1999), que tiene el 85% de la cobertura relativa. Este coral crece en todo el rango de profundidad, por tal motivo, el arrecife carece de una zonación arrecifal (Reyes-Bonilla, 1993b). Otra razón de la carencia de zonación, pudiese ser que la pendiente encontrada en Cabo Pulmo no es tan abrupta como en otros sitios del POT, donde gran parte de su zonación coralina es provocada por el cambio de profundidad (Glynn y Wellington, 1983). En la parte profunda de Cabo Pulmo se encuentran colonias de *Pavona gigantea* (1.5 de diámetro y de 1.5 - 2m de altura) y *Porites panamensis* (Ramírez-Beltrán, 1999). En la parte más somera, *Porites panamensis* formó algunos micro-atolones (Reyes-Bonilla, 1993b).

En Bahía Chileno, el arrecife coralino se constituyó en su mayoría por *Pocillopora verrucosa* y *P. meandrina*, y se distribuye hasta una profundidad de 12 m. En este lugar, las colonias de coral crecieron de forma apiñada sobre el fondo rocoso y presentaron un tamaño mediano (> 0.7 m;), en comparación con las encontradas en Bahía San Gabriel y Cabo Pulmo (Squires, 1959 y Reyes-Bonilla, 1993b; Ramírez-Beltrán, 1999). En las partes más profundas las colonias de *Pocillopora* se encuentran creciendo de forma dispersa, y las especies masivas tienden a distribuirse en la base de la estructura arrecifal, en forma de colonias costrosas (Ramírez-Beltrán, 1999).

9.1.2.- Bahía de Banderas

Los sitios de Careyeros y Punta de Mita se localizan en la zona norte de BB, presentan una pendiente suave y se caracterizan por estar considerablemente protegidos del oleaje. En estas localidades, los arrecifes coralinos fueron contruidos por pocilopóridos, en especial *Pocillopora damicornis*. Su espesor arrecifal varia entre 1 y 3 m. Estos arrecifes mostraron una zonación arrecifal clara: i) Las planicies arrecifales están conformadas por colonias muertas de *Pocillopora damicornis*, sobre las cuales se desarrolla *Psammocora stellata*, y algunas colonias de *Porites panamensis* y *P. lobata* (formando micro atolones de hasta 1 m de diámetro); ii) La cresta y la pendiente arrecifal esta contruida por pocilopóridos; iii) En la base (hasta 10 m de profundidad) se encuentran colonias masivas de *Pavona gigantea* y *Porites lobata* (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1998).

Por otro lado, en Punta de Mita se encuentran algunos parches de *P. stellata* (1 m de altura, 5 m de largo y 3 m de ancho) en las zonas más someras y cercanas a la playa. Estas estructuras calcáreas de *P. stellata* fueron únicas en este sitio, porque en ningún otro del PNTM fueron vistas.

Las Islas Marietas (Isla Larga e Isla Redonda), también se encuentran dentro de la zona norte de BB, donde las condiciones ambientales son mas propicias para el crecimiento de los corales. Sus comunidades coralinas más importantes de encuentran en el sotavento de estas islas (extremo este). Además presentaron una cobertura de coral similar entre *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa*, pero el primero dominan en la Isla Redonda, y el segundo en la Isla Larga. Esta diferencia es generada por que la Isla Redonda presenta una pendiente más inclinada, lo que reduce la cobertura de coral y dificulta el desarrollo de *Pocillopora verrucosa*.

Los Arcos se encuentran en la zona centro de BB, donde existen algunos islotes, sobre los cuales se desarrollaron algunos parches arrecifales de *Pocillopora*, en especial *P. damicornis* (Medina-Rosas, 1997). Estas estructuras se encontraron en las partes más protegidas y someras, donde alcanzaron un espesor arrecifal de 1m. Sin embargo, *Pocillopora damicornis* no fue la especie dominante, debido a que *Porites panamensis* presenta una alta abundancia. Este poríteo se encontró en forma de colonias hemisféricas de tamaño pequeño (< 30 cm), entre los canales y alrededor de los parches arrecifales, en un substrato arenoso.

En Caletitas, *Pocillopora capitata* construyó un parche arrecifal de 1 m de espesor. El cual se desarrolló sobre una planicie pequeña situada a 3 m de profundidad en la parte menos expuesta al oleaje. Sin embargo, las demás áreas de esta caleta presentaron una pendiente abrupta y una exposición al oleaje considerable, es por ello, que los desarrollos de coral encontrados en los alrededores del parche fueron del tipo de comunidades coralinas.

Los sitios de la zona sur de BB (Mahauitas, El Paredón, Yelapa, Pizota, Chimo y Las Iglesias) están expuestos al oleaje, presentan pendientes abruptas y están influenciadas por las surgencias estacionales (Cupul-Magaña *et al.*, 1998) de Cabo Corrientes (Griffiths, 1968; Zuria-Jordan *et al.*, 1995). Por lo que tienen los desarrollos de coral más pobres de BB. La distribución vertical de los corales en esta zona fue la siguiente: i) *Pocillopora* se estableció en las zonas más someras (1-4m de profundidad); ii) Los *Porites* tuvieron un rango amplio de distribución, con colonias pequeñas de forma costrosa o hemisférica, *Porites panamensis* se desarrolla en zonas más someras (1-6m de profundidad), y *P. lobata* en partes más profundas (4-15m); iii) *Pavona gigantea* se encontró desde los 6 m a los 15 m de profundidad, donde formó colonias sub-masivas con grandes placas.

9.1.3.- Islas Revillagigedo

La Caleta de *Porites* se ubicó en una zona semi-expuesta al oleaje, pero con una pendiente suave, lo que generó la suficiente superficie para el desarrollo de los poríteos. El mayor desarrollo de coral se encontró en una planicie situada entre 4 y 7 m de profundidad, donde *Porites lobata* fue la especie dominante y presentó colonias masivas en forma de domos, que alcanzaron tallas de 2 a 3.7 m de diámetro y de 1.5 a 1.8 m de altura.

En Rocas Ortolán, la comunidad coralina se caracterizó por una dominancia absoluta de *Pocillopora* y una cobertura de coral alta. Este sitio esta expuesto al oleaje y presenta una pendiente abrupta. A pesar de ello, en los primeros 3 m de profundidad existe una plataforma pequeña, sobre la cual los pocilopóridos crecen de una manera muy junta, a tal grado que varias colonias llegar a estar unidas entre si. La altura de estas colonias es menor que 40 cm y sus ramas son robustas. Después de esta profundidad, la pendiente se incrementa y los corales de *Pocillopora* crecen de manera aislada e individual, y los *Porites* de forma costrosa.

En Playa Blanca existe el arrecife más desarrollado de las IR, con una zonación bien marcada (laguna, planicie, cresta, pendiente y base arrecifal). La estructura principal se desarrolla solo en la parte somera (profundidad < 2.5 m), sobre la planicie y cresta arrecifal, con espesor de 1.5 a 2 m. *Pocillopora eydouxi* fue la especie más importante en la construcción de este. Sin embargo, *Porites lobata* fue la especie dominante, y se encontró por todo el arrecife. Pero en particular en la laguna arrecifal, donde formó algunos micro-atolones (1 m de alto por 1.5 m de diámetro).

En Bahía Azufre, el arrecife fue incipiente y sin una zonación arrecifal clara, mas bien, es una estructura calcárea semi-horizontal de 1.5 m de espesor, que se prolonga alrededor de 50 m, hasta una profundidad de 3 a 5 m. Además se encontró en una zona semi-expuesta a la acción del oleaje, lo

que generó que los corales masivos presentaran una abundancia mayor que los ramosos. Este arrecife esta construido principalmente por *Porites lobata* y *Pocillopora eydouxi*.

En la Caletilla de Clarión, se localizó una comunidad coralina que se desarrolla en una zona expuesta al oleaje. Además presenta una pendiente fuerte en los primeros 4 m de profundidad. En esta parte somera crecen colonias de *Pocillopora verrucosa* y *P. eydouxi* de forma aislada, tienen ramas robustas para soportar la energía hidráulica ahí generada. Después de los 4 m, se encontró una planicie pequeña que llega hasta 10 m de profundidad. Aquí es donde los poríteos tienen un desarrollo considerable (formas masivas), principalmente la especie de *Porites lichen* y *P. lobata*.