

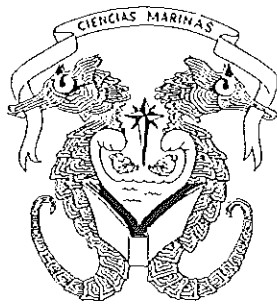
**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE  
BAJA CALIFORNIA**

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**

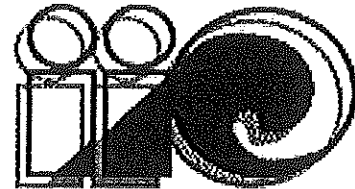
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS**

**POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA**

**Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia) en los  
arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México.**



**T E S I S**



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

**PRESENTA:**

**PEDRO MEDINA ROSAS**

**Ensenada, Baja California, México**

**marzo del 2000**

Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia) en  
los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México.

Tesis


Pedro Medina Rosas

Aprobada por



---

Dr. José D. Carrquiry Beltrán  
Director



---

Dr. Francisco Correa Sandoval  
Sinodal propietario



---

M. en C. Francisco Ley Lou  
Sinodal propietario

Ensenada, Baja California, México  
Febrero, 2000

A Rebeca y Fabián, Diego y Andrea, por lo que nos une.

## **Agradecimientos**

A lo que me ayudó a realizar la tesis.

A José Carriquiry, por el apoyo y conocimiento.

A Amílcar Cupul, por la ayuda y compañerismo.

A los sinodales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo (beca 117687) para estudiar la maestría.

Al personal de la Coordinación de Posgrado de la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California.

A los profesores y personal de la Facultad de Ciencias Marinas y del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California.

Al personal, equipo e instalaciones del Centro Universitario de la Costa, Campus Puerto Vallarta, de la Universidad de Guadalajara.

A los Perrones Inc.

A mis compañeros de la maestría (1997-1999).

A los que me ayudaron en los muestreos y trabajo que incluyó la tesis.

A mis amigas y amigos que ya tenía y que conocí durante la maestría durante la estancia en Ensenada, Puerto Vallarta, Guadalajara y anexas.

A los que vivieron y se interesaron por el seguimiento de la tesis.

A los que se interesen y saquen provecho de la tesis.

A lo que resulte de esta tesis.

**Resumen de la Tesis que, para obtener el grado de Maestría en Ciencias en Oceanografía costera, presenta Pedro Medina Rosas.**

**Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia) en los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México.**

Se estudió el reclutamiento de corales pétreos mediante el monitoreo en dos sitios de nueve localidades representativas de los arrecifes de Jalisco y Nayarit, en el Pacífico Mexicano, después de haber sido severamente afectadas por el calentamiento ocasionado por el evento El Niño 1997-98. Se contaron los corales que se fijaron en losas experimentales de barro establecidas durante un periodo de siete meses (diciembre 98 – julio 99), con revisiones bimensuales *in situ* y al final en laboratorio, mediante un microscopio estereoscopio. Se hallaron nueve ejemplares del género *Porites* en dos localidades del sur de Jalisco. Las diferencias en el número de ejemplares hallados en cada microhábitat y entre sitios de la misma localidad no fueron significativas, solamente entre las diferentes localidades. El hallazgo de los corales comprueba la existencia del fenómeno de dispersión en la región, evidente por la presencia de nuevos corales de especies diferentes a las que existen en la localidad. Es el primer reporte de reclutamiento de *Porites* y el mayor número de corales fijados en losas experimentales para el Pacífico Oriental Tropical. Se concluye que el reclutamiento está influenciado por la circulación durante sus variaciones en el año, por la madurez reproductiva de las colonias sobrevivientes de la región, y por las características de la larva plánula de las especies de coral. Se pronostica que la recuperación de los arrecifes de la región será lenta, por lo que se requieren más estudios que permitan avanzar en el conocimiento de la biología y ecología de los corales de la región, para favorecer y proteger el repoblamiento arrecifal.

## Indice

	Página
Resumen	i
Indice	ii
Indice de figuras	iii
Indice de tablas	iii
Introducción	1
Antecedentes	5
Pacífico Oriental	6
Pacífico Mexicano	8
Objetivos	10
Área de estudio	11
Materiales y método	16
Resultados	20
Discusiones	23
Chimo	25
Tenacatita	28
Diferencias en las revisiones <i>in situ</i> y en el microscopio	30
Aspectos comparativos sobre reclutamiento coralino en el	
Pacífico Oriental Tropical	33
Océano Pacífico	36
Diversidad y biogeografía	37
Recuperación	42
Conclusiones	43
Literatura citada	45
Apéndice	58

## Indice de figuras

	Página
Figura 1. Ubicación de las localidades del área de estudio.	14
Figura 2. Patrones de circulación en el Océano Pacífico Tropical.	15
Figura 3. Losas fijadas a la estructura de alambre sobre el fondo marino para monitorear el reclutamiento coralino.	19
Figura 4. Imágenes en el microscopio estereoscopio de corales fijados sobre las losas experimentales.	22

## Indice de tablas

	Página
Tabla I. Datos de cada localidad: coordenadas, profundidad de los sitios y profundidad máxima.	18
Tabla II. Datos de los estudios sobre reclutamiento coralino en el Pacífico Oriental.	34

intensidad es variable y sus consecuencias pueden ser catastróficas para la fauna y pesquerías del área (Hansen, 1990; Enfield, sometido; Hendrickx, 1995).

El impacto en los corales es evidente por el blanqueamiento que sufren en respuesta al estrés ambiental (Harvell *et al.*, 1999). El fenómeno se hace evidente cuando las zooxantelas endosimbióticas son expulsadas del tejido del coral, por lo que pierde su pigmentación natural, se hace transparente y el esqueleto de carbonato de calcio blanco queda visible. Los corales del Pacífico Oriental han sido fuertemente afectados por El Niño, principalmente en las costas de Centro América y las Islas Galápagos, con mortalidades de hasta el 97% (Glynn, 1985a, 1988, 1990 y 1994; Guzmán y Cortés, 1992; Guzmán *et al.*, 1987; Scott *et al.*, 1988).

El blanqueamiento coralino ocasionado por el último evento El Niño (1997-98) fue el más fuerte y con la mayor distribución espacial que se haya reportado con anterioridad (Wilkinson, 1999; Harvell *et al.*, 1999; Wilkinson *et al.*, 1999; Hoegh-Guldberg, 1999). Afectó a la mayoría de los corales arrecifales del mundo, incluso donde nunca antes se había observado este fenómeno.

A principios de julio de 1997, en la costa del Pacífico Mexicano se registró por primera vez un fenómeno de blanqueamiento coralino masivo con mortalidad, ocasionado por el calentamiento anormal del agua durante el evento El Niño 1997-98, desde el Golfo de California hasta Jalisco. El efecto fue más extenso en los corales de Nayarit, principalmente en las partes someras. En Oaxaca se observó en menor grado y todas las colonias se recuperaron, aunque el cambio de temperatura en septiembre de 1998 causó un extenso blanqueamiento (Leyte-Morales y Reyes, en Wilkinson, 1999). El único reporte anterior de blanqueamiento fue en Cabo Pulmo, Baja California Sur, y no se observaron colonias muertas (Reyes-Bonilla, 1993c).

La mortalidad en los corales de Bahía de Banderas llegó a afectar hasta el 98% de la cobertura de corales en algunas localidades, por lo que la estructura de la comunidad coralina resultó seriamente alterada (Carriquiry *et al.*, sometido; Cupul-Magaña *et al.*, 1999). De las 11 especies de corales que existen en la zona, ahora la mayoría son poco abundantes o raras, según la localidad; las algas filamentosas cubren el sustrato y coral disponible para el desarrollo coralino. En los corales afectados de otras regiones del Pacífico Oriental se ha observado una recuperación pobre, debido al

incremento de coralívoros (Guzmán y Cortés, 1992) y bioerosionadores (Scott *et al.*, 1988). Este fenómeno no se ha observado en la región, y aunque no se conoce la biología reproductiva de los corales locales, es necesario considerar los efectos potenciales negativos en la capacidad reproductiva de los corales expuestos a temperaturas subletales (Szmant y Gassman, 1990), por lo que es difícil estimar el grado de recuperación de los corales en la región (Carriquiry *et al.*, sometido).

La recuperación involucra el restablecimiento del conjunto de corales a un grado comparable a su estado anterior al disturbio (Pearson, 1981). Aunque ningún arrecife monitoreado se ha recuperado conforme a esta definición, es necesario examinar los procesos relevantes de la restauración para intentar relacionarlos con la condición del arrecife. Lo anterior depende de las características físicas y biológicas de cada localidad en donde fueron afectados los arrecifes, pero en general es necesario considerar la importancia potencial de la reproducción de las especies coralina, el tamaño del arrecife, la disponibilidad y ubicación de las poblaciones que liberan larvas, el impacto de los organismos depredadores y bioerosionadores, la competencia por espacio y el papel de los disturbios secundarios, como eventos extremos de surgencias o mareas (e.g. Glynn, 1990).

Por lo tanto, es necesario conocer el origen y tasas de reclutamiento de las especies hermatípicas dominantes para comprender las escalas temporales y espaciales de la recuperación arrecifal (Glynn *et al.*, 1991). Si el reclutamiento de corales del Pacífico Oriental depende de la dispersión a larga distancia a través de grandes extensiones del Pacífico (Richmond, 1990), entonces la recuperación se prolongará mucho. Si los corales sobrevivientes son abundantes localmente y la fragmentación asexual es efectiva, la recuperación podrá ser más rápida (Highsmith, 1982). En las poblaciones afectadas de corales que pueden liberar larvas, como en Costa Rica y Panamá, ha ocurrido una modesta recolonización de coral en áreas cercanas. En las Islas Galápagos se han observado pocos o ninguno de los corales capaces de recolonizar los arrecifes que sufrieron mortalidades catastróficas y que se encuentran lejos de los corales sobrevivientes. Sin embargo, en 1988 y 1989 se hallaron reclutas de *Pocillopora* spp fijados en sustrato no arrecifal, típicamente canto rodado de basalto, aunque se desconoce el origen de las plánulas (Glynn, 1990).

Basados en estos aspectos, la recuperación de los arrecifes de Jalisco y Nayarit puede depender de las larvas originadas por las pocas colonias sobrevivientes de las localidades de la región que no resultaron muy dañadas (e.g. Islas Marietas, Tenacatita), o incluso desde arrecifes más alejados (Islas Mariás y la parte sur de la península de Baja California Sur, Carriquiry *et al.*, sometido).

Una de las prioridades mundiales en la conservación de arrecifes coralinos es la investigación con efectos tangibles y medibles en sus ambientes y los ecosistemas que dependen de ellos (ICRI, 1998), por lo que se requieren estudios que expliquen, de manera individual y conjunta, las diferentes etapas de la vida de los corales pétreos. Los estudios sobre las variaciones en los patrones espaciales y temporales del reclutamiento, así como de sus procesos asociados, permiten determinar la relación entre los arrecifes de una región. Su conocimiento es necesario para implementar programas de manejo o recuperación coralina de las áreas afectadas y las mejor conservadas, para que las áreas con arrecifes se mantengan como atractivos turísticos y para actividades recreativas, principal fuente de ingresos económicos de la población humana de algunas localidades en la zona costera. La recuperación de los arrecifes no sólo beneficia a los organismos marinos que los habitan, sino que también influye a la población humana.

## Antecedentes

Los estudios sobre el reclutamiento coralino en arrecifes después de mortalidades masivas ocasionadas por alteraciones naturales (e.g. El Niño, depredación por la estrella corona de espinas *Acanthaster*), permiten estimar su recuperación, de acuerdo a las condiciones en que sucede el ciclo de vida de los organismos. El éxito reproductivo de los corales puede ser medido incluso mediante el reclutamiento (Richmond y Hunter, 1990). El proceso está afectado por factores como la disponibilidad de larvas plánulas o propágulos de coral, las corrientes favorables que lleven plánulas a las áreas dañadas, el sustrato adecuado para la fijación, la tasa de sobrevivencia de las plánulas fijadas, así como la de crecimiento y maduración de colonias jóvenes; además, intervienen las interacciones con otras especies y el regreso de las que formaban parte de la comunidad (Endean, 1976).

Debido a estas situaciones, los estudios sobre la biología y ecología reproductiva de corales, dispersión de larvas y patrones de corrientes alrededor y entre los arrecifes, son necesarios para poder predecir las contribuciones de las larvas que fueron producidas por corales del mismo arrecife, o de otras zonas, para recolonizar zonas alteradas (Pearson, 1981; Harrison y Wallace, 1990). A partir de esta información, es posible caracterizar las etapas que interrumpen los procesos que puede reabastecer las poblaciones. El estudio de estos aspectos permite ubicar a los arrecifes de una región por su producción y dependencia por larvas; así mismo, se puede estimar el origen y las posibles características oceanográficas que afectan la distribución geográfica de los organismos. Las variaciones del reclutamiento de corales a escalas diferentes de tiempo y espacio, junto con su influencia para incorporar adultos en la población, empezaron a ser estudiadas hace pocos años y se consideran pobremente documentadas (Dunstan y Johnson, 1998).

Entre los métodos para estudiar el reclutamiento de corales, resalta el que utiliza sustrato artificial, ya que permite medir los nuevos corales que se fijan sobre unidades de sustrato, donde el espacio para el desarrollarse se considera una de las limitantes más importantes (Shlesinger y Loya, 1985). Permite también estimar la presencia de estacionalidad en el comportamiento reproductivo de algunos corales, así como revisar

las condiciones de cada localidad que influyen en la fijación. Existen diferentes materiales usados como sustrato, que incluyen plástico, vidrio, barro (ver comparaciones en Harriot y Fisk, 1987), que se despliegan a una profundidad durante un periodo de tiempo determinado. Las revisiones y registros de los nuevos corales se realizan antes y/o después de colectarse, ya sea en campo y laboratorio, a través de lupas de aumento y microscopios.

Las losas de barro han resultado un sustrato adecuado para la fijación de corales por su superficie rugosa, y se han usado desde la década pasada, principalmente en Australia (Babcock, 1988; Baird y Hughes, 1997; Banks y Harriott, 1996; Dunstan y Johnson, 1998; Fisk y Harriott, 1990; Harriott, 1992; Harriott y Banks, 1995; Smith, 1992; Gleason, 1996). Su aplicación permite entender la dispersión de larvas, a escalas locales alrededor de un arrecife (Sammarco y Andrews, 1989), o a escalas geográficas más amplias (Baggett y Bright, 1985).

Además de las características biológicas que pueden influir en la dispersión de los organismos, es necesario considerar que las corrientes oceánicas son dinámicas, varían su dirección y velocidad estacionalmente, por lo que es necesario conocer diferentes parámetros físicos para determinarlas; la dirección de la corriente, velocidad, profundidad y duración son datos básicos para realizar estudios ecológicos y biogeográficos que involucran la circulación oceánica y su efecto en los organismos (Richmond, 1990).

### Pacífico Oriental

En el Pacífico Oriental se han realizado cuatro estudios sobre reclutamiento de corales con sustrato artificial, todos en las costas de Centro América. El número de corales que se han encontrado ha llevado a concluir que el desarrollo de corales implica mecanismos diferentes a la reproducción sexual.

El trabajo de Birkeland (1977) fue el único en el Pacífico Oriental en donde se fijaron corales: encontró dos ejemplares de *Pocillopora* en un estudio de cinco años con 251 placas de plexiglass de 5 x 15 cm en Isla Taboguilla, Panamá, una zona con surgencias desde diciembre a marzo o abril. Los corales hallados se fijaron en menos de

dos meses. La comunidad coralina estaba compuesta por 35 colonias de *Pocillopora* y algunas de *Pavona* y *Porites*.

En un estudio similar realizado ocho años después en el mismo lugar de la isla, pero con diferente material (Richmond, 1985), se utilizaron 65 losas, 8 ladrillos y 6 estructuras de 1 m<sup>2</sup> de tela metálica. Únicamente se fijaron corales en dos ladrillos, cercanos a unas colonias de *Pocillopora*, y se concluyó que su origen fue la liberación de pólipos de esas colonias, como respuesta a las condiciones en que se encontraban, debido a la depredación por *Jennaria pustulata*, un gasterópodo coralívoro. No se fijaron corales originados por larvas, por lo que la tasa de reclutamiento fue nula. Las colonias adultas de *Pocillopora* dominaban aún en la comunidad coralina (Richmond, 1985).

Para probar la hipótesis de que la zonación es resultado de la fijación preferencial de los corales, Wellington (1982) usó plástico y cuadrantes en sustrato natural con y sin protección contra peces coralívoros en un estudio de 8 meses en la Isla Contadora, Archipiélago Perlas, del Golfo de Panamá (8° 37' 23" N, 79° 02' 31" W). Tampoco se fijaron corales durante el experimento.

Guzmán (1986) revisó el reclutamiento de corales en la Isla del Caño, Costa Rica (8° 43' N, 83° 52' W) durante 1984, mediante placas de plástico de 5 x 15 cm. No encontró ningún coral fijado por lo que la tasa de reclutamiento fue de cero. La cobertura de corales vivos en las diferentes zonas de la isla era diferente, y varió entre 6 y 18%, dominada por *Porites lobata*, una especie que normalmente no domina en los arrecifes del Pacífico Oriental (Guzmán, 1986).

Los demás reportes de corales juveniles o recién fijados se han realizado por estudios sobre la biología reproductiva de las principales especies presentes en los arrecifes del Pacífico, con algunas comparaciones entre la región central y la costa de Centro América. El reclutamiento en *Pocillopora* ha variado en la región de estudio; la preferencia por sustrato, depredación, presión por pastoreo, competencia con algas y otros organismos, y la sedimentación tienen influencia en la fijación y supervivencia del coral (Dart, 1972; Vine, 1974; Harrigan, 1972; Sato, 1985; Schuhmacher, 1974; Sammarco, 1982; Sammarco y Carleton, 1981). En general, las plánulas de *Pocillopora* fijadas han sido menos frecuentes en Panamá que en el Pacífico Central y Occidental (Glynn *et al.*, 1991). En el caso de *Pavona gigantea*, el reclutamiento sexual durante El

Niño 1982-83 fue muy bajo en las comunidades del Pacífico de Centroamérica, sólo con alguna recuperación moderada evidente desde 1983 (Glynn *et al.*, 1996).

La capacidad de las especies presentes en el Pacífico Oriental de *Porites*, *P. panamensis* Verrill y *P. lobata* Dana, para reproducirse sexualmente ha demostrado la afirmación de que la recuperación de los arrecifes de la región no depende de la dispersión de larga distancia desde el Pacífico Central. Sin embargo, no se han observado ejemplares originados por reclutamiento sexuales de *P. lobata* o fueron poco comunes en los estudios del Pacífico, y los de *P. panamensis* fueron comunes a abundantes sólo en Isla Uva, Panamá (Glynn *et al.*, 1994). La fragmentación asexual de colonias de *P. lobata* ha permitido que aumente el reclutamiento localmente; en cambio, este fenómeno no se ha observado en organismos de *P. panamensis* (Glynn *et al.*, 1994). Aún falta por determinarse, pero parece que las plánulas de *P. panamensis* se fijan cerca de la colonia que las liberó (Smith, 1991).

Aunque no se habían observado reclutas sexuales de *P. lobata* en las Islas Galápagos antes de 1982, estudios posteriores revelaron que sería poco frecuente o raro verlos después de 1983. Sin embargo, el reclutamiento sexual se ha observado en algunas localidades de las islas, donde los tamaños de las colonias y las tasas de crecimiento indican que la mayoría se reclutaron después de 1983. Aunque se ha encontrado un alto reclutamiento sexual en Panamá, en otras áreas de Panamá y Costa Rica fue poco o casi nulo y se considera que fue extirpada aparentemente (Glynn *et al.*, 1994). Las colonias de *Porites* en el Pacífico Oriental tienen la capacidad de reproducirse sexualmente y/o asexualmente bajo diferentes condiciones ambientales, como *Pocillopora* (Glynn *et al.*, 1991), lo que puede comprobar que no se requiere la dispersión desde el Centro u Oeste del Pacífico para explicar el reclutamiento después de un evento de disturbio (Glynn *et al.*, 1994).

#### Pacífico Mexicano

En 1998 se inició el primer estudio sobre reclutamiento coralino en sustrato artificial en el Pacífico Mexicano, en arrecifes de Bahía de Banderas (Vizcaino-Ochoa *et al.*, 1999). Para otros arrecifes sólo se había especulado por medio de estimaciones y cálculos en colonias de corales juveniles o adultos. En Oaxaca (Glynn y Leyte, 1997), se

encontraron reclutas de *Pavona*, aunque no se determinó el posible origen de los propágulos, se usó la tasa y forma de crecimiento de colonias adultas para calcular su edad. (Glynn y Leyte, 1997). En Cabo Pulmo, Baja California Sur, Reyes (1993a) aplicó un modelo ecológico (Grigg, 1984; Ross, 1984) para determinar la fecha de reclutamiento de algunas especies de corales. Y para tratar de plantear el posible origen de larvas de coral en las Islas Revillagigedo, se revisó la distribución actual de las especies de corales en la costa de México y de las islas (Ketchum, 1998; Ketchum y Reyes, 1997).

Los estudios que implican la reproducción, dispersión y reclutamiento de los corales requieren considerar escalas y alcances relevantes ecológicamente, por las características de las larvas plánulas de los corales, la circulación oceánica y el periodo de desarrollo de una colonia de coral hasta alcanzar el tamaño adulto, por lo que los modelos y estimaciones deben involucrar aspectos que abarquen la mayor cantidad de estas condiciones.

## Área de estudio

Las localidades de muestreo se ubicaron en la costa de Jalisco y Nayarit, entre los 21° 03' y 19° 10' de latitud norte, y entre los 105° 35' y 104° 50' de longitud oeste (Figura 1). En esta región se mezclan características biogeográficas del norte, de condiciones subtropicales y aguas templado-cálidas, con las del sur, de condiciones tropicales. Además, presenta características ambientales asociadas a los patrones climáticos locales, así como a las corrientes oceánicas y costeras que dominan en el Pacífico Oriental Tropical.

La circulación en el Pacífico Oriental Tropical está íntimamente relacionada con el viento (Reid, 1948). Las fluctuaciones en la región se presentan a diferentes escalas de tiempo; en periodos de días a meses deben estar asociadas a la presencia de giros y al paso de ondas atrapadas en la costa, comunes en estas latitudes (Ripa, 1997). Los cambios estacionales son los de mayor intensidad (Badan, 1997), aunque en periodos largos (interanuales) la ubicación del sistema debe cambiar notablemente por el paso de ondas Kelvin, como las de El Niño (Baumgartner y Christensen, 1985; Parés-Sierra y O'Brien, 1989; White, 1994).

Las aguas de la costa de Jalisco y Nayarit son llevadas principalmente por la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR), que inicia en la cuenca de Panamá y continua por Centro América y México, donde es conocida como Corriente Mexicana. La confluencia de la Corriente de California (CC) y la CCCR más al sur de Cabo Corrientes, la punta sur de Bahía de Banderas, se realiza en un lugar indefinido y no existen mediciones directas de su rapidez (Badan, 1997).

Durante el año, la circulación del agua en la costa de Jalisco y Nayarit presenta variaciones en su dirección, intensidad y configuración, por lo que se distinguen tres patrones generales (Wyrki, 1965). De febrero a abril, la CCCR es muy débil, fluye hacia el sureste y aparece como extensión de la CC, que aporta la mayor parte del agua para la Corriente Norecuatorial, por lo que la dirección de la circulación oceánica en la costa de Jalisco y Nayarit es hacia el sur (Figura 2A).

Durante el segundo periodo, de mayo a julio, la Contracorriente Ecuatorial alimenta a la CCCR hasta la punta sur de Bahía de Banderas. En este punto es donde

En la boca del Golfo de California, incluida la costa de Nayarit y Bahía de Banderas, coinciden una serie de procesos atmosféricos y oceanográficos que le confieren su particular importancia y complejidad. El transporte de masas de agua en esa zona varía estacionalmente, como una respuesta a los cambios igualmente estacionales de la meteorología a escala oceánica, e induce a un sistema complicado de frentes (Badan, 1997).

## Materiales y métodos

El monitoreo del reclutamiento de corales se realizó con losas de barro (17 x 17 cm) como sustrato artificial (Harriot y Fisk, 1987), fijadas en una malla de alambre (120 x 50 cm) doblada en ángulo de 45° (English *et al.*, 1997), para formar estructuras con 4 losas (Figura 3).

Se colocaron cuatro estructuras con losas en dos sitios a diferentes profundidades (por lo menos con 2 m de diferencia) en cada localidad. Se seleccionaron nueve localidades de muestreo en la costa de Jalisco y Nayarit, incluida Bahía de Banderas (Figura 1 y Tabla I). Las localidades se ubicaron en los principales arrecifes costeros, y cada sitio fue seleccionado por la cobertura de coral y el tipo de fondo. Se recomienda utilizar entre 20 y 30 losas como sustrato artificial por cada localidad (English *et al.*, 1997). En total se colocaron 72 estructuras (8 por localidad) con 288 losas (32 por localidad).

Se realizaron visitas a cada localidad donde se revisaba *in situ*, mediante equipo de buceo autónomo y una lupa de acercamiento, la superficie posterior de cada losa; los monitoreos fueron bimensuales, hasta completar tres revisiones, desde la fecha de colocación en diciembre de 1998 y enero de 1999, hasta julio de 1999, cuando se colectaron las losas.

Para eliminar la materia orgánica y facilitar la observación, las losas colectadas se sumergieron en una solución clorada durante dos días y después se dejaron secar al sol varios días (English *et al.*, 1997; Harriot y Fisk, 1987).

Mediante un microscopio estereoscópico Olympus SZ-PT con cámara fotográfica integrada (aumento entre 6.7 y 40 ×), se examinaron las losas por ambos lados, para ubicar y contar los corales fijados (English *et al.*, 1997; Harriot y Fisk, 1987); además, se estimó la composición general de los demás organismos fijados.

Para la identificación de los ejemplares se utilizaron imágenes de publicaciones sobre reclutamiento de corales (English *et al.*, 1997) y se consultó a especialistas (Dr. Russ Babcock, University of Auckland, Leigh Marine Lab, Nueva Zelanda; Dr. Hector Guzmán, Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá).

Las losas y corales fijados quedaron depositados en la Colección de Cnidarios del Centro Universitario de la Costa, Campus Puerto Vallarta, de la Universidad de Guadalajara, en Puerto Vallarta, Jalisco.

Se calculó el promedio de reclutas por sitio y localidad de acuerdo al número de corales que se hallaron fijados en las losas (English *et al.*, 1997).

Se aplicó una prueba de Mann-Whitney (Zar, 1996) para muestras no pareadas, para revisar las diferencias en el microhábitat, el sitio y las localidades, según el número total de corales observados en las losas, para detectar patrones de preferencia en los microhábitats y sitios de cada localidad, y entre localidades.

La tasa de reclutamiento estandarizada (número de reclutas por  $m^2$  por el tiempo del muestreo) se calculó al dividir el número total de corales observados entre el tiempo que duraron las losas sumergidas durante el muestreo, y multiplicado por el área superficial total de las losas revisadas ( $0.0578 m^2$  por cada losa).

Tabla 1. Datos de cada localidad de muestreo: coordenadas, profundidad de los sitios en los que se colocaron losas en cada localidad, y profundidad máxima (la del arrecife y/o hasta donde existían corales en el arrecife). Las coordenadas se obtuvieron con un GPS 38 FCC GARMIN. Valores de la profundidad en metros (m).

	Localidad	Coordenadas		Sitio (m)		Profundidad máxima (m)
		Latitud (N)	Longitud (W)	profundo	somero	
1	Guayabitos	21° 02' 57.9"	105° 16' 15.3"	10	7	14
2	Careyeros	20° 47' 18.6"	105° 31' 04.8"	11	7	14
3	Paraiso Escondido	20° 45' 07.7"	105° 28' 20.1"	6	5	7
4	Islas Marietas	20° 42' 05.6"	105° 33' 53.4"	13	9	25
5	Los Arcos	20° 32' 50.4"	105° 17' 19.1"	9	3	11
6	Caletitas	20° 30' 20.8"	105° 22' 38.7"	8	3	14
7	Chimo (Iglesias)	20° 28' 18.0"	105° 36' 55.6"	10	6	15
8	Chamela (Isla Cocinas)	19° 32' 49.4"	105° 06' 36.4"	10	7	12
9	Tenacatita	19° 16' 49.0"	104° 52' 25.0"	7	5	7

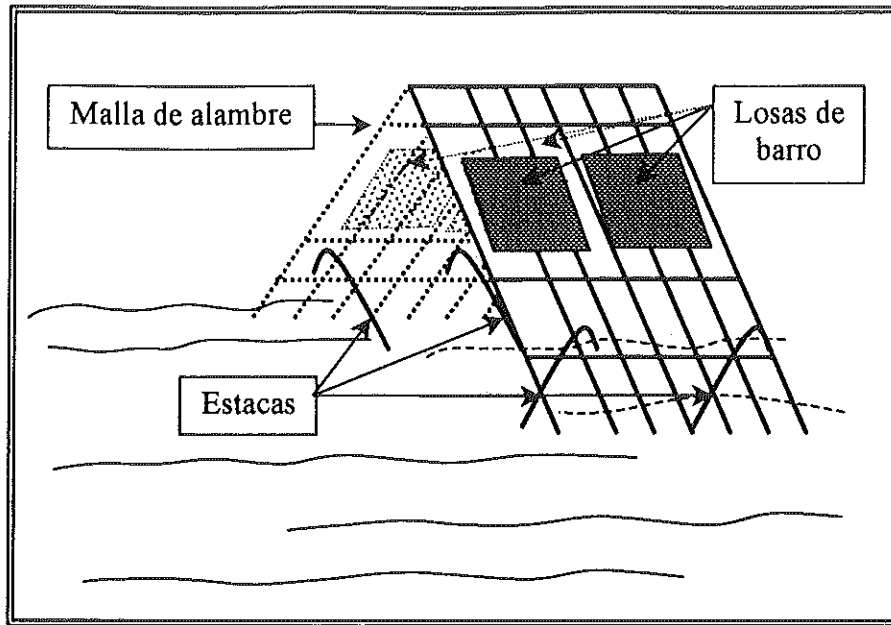


Figura 3. Losas fijadas a la estructura de alambre sobre el fondo marino para monitorear el reclutamiento coralino.

## Resultados

Los ejemplares de los corales fijados a las losas solamente se pudieron observar mediante el uso del microscopio estereoscopio en el laboratorio, ya que durante las 3 revisiones *in situ*, con equipo de buceo, no fue posible la detección de corales fijados en las losas.

En julio de 1999 se recolectaron 255 losas de las 288 que se habían colocado (11.46% de las losas se perdieron).

Se hallaron nueve corales fijados sobre losas de dos localidades: Chimo (sur de Bahía de Banderas) y Tenacatita (localidad más al sur del área de estudio).

Todos los organismos encontrados pertenecieron al género *Porites* Link, 1842, de la Familia Poritidae Gray, 1842, del Orden Scleractinia Bourne, 1900. La longitud máxima de los organismos fue menor a un milímetro (Figura 3).

En Chimo se hallaron dos ejemplares sobre la superficie anterior (frente) de dos de las 32 losas que se colocaron en el sitio somero, con un promedio de 0.06 corales por losa. No hubo diferencias significativas en los microhábitats de las losas ni entre los sitios de Chimo.

En Tenacatita se hallaron siete corales, en un menor número de losas (26), con un promedio de 0.27 corales por losa. Los corales se fijaron sobre losas de ambos sitios (profundo y somero) y microhábitats (superficie anterior (frente) y posterior (atrás) de la losa): tres en la superficie anterior de las losas profundas, tres en la superficie anterior de las someras, y el restante en la superficie posterior de otra losa somera. Las diferencias no fueron significativas en los microhábitats del sitio somero (Mann-Whitney,  $\alpha=0.05$ , 15, 15,  $p > 0.3$ ); entre los sitios tampoco fueron significativas las diferencias (Mann-Whitney,  $\alpha=0.05$ , 11, 15,  $p > 1$ ).

Las diferencias en el número de corales encontrados en Chimo y Tenacatita fueron significativas (Mann-Whitney,  $\alpha=0.05$ , 32, 26,  $p < 0.033$ ).

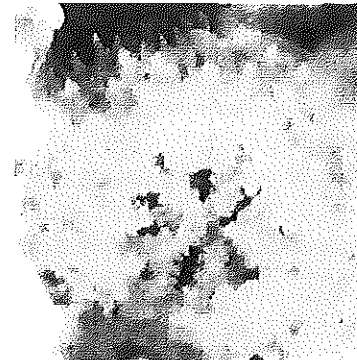
Resalta la situación de que cada coral fijado estaba en losas diferentes, es decir, sólo se halló un coral fijado por losa.

La tasa de reclutamiento estandarizada para los corales fue de 0.61 corales por  $m^2$  en 6 meses.

En las losas se encontraron algunos organismos fijados que competían por espacio con los corales. Los más comunes fueron balanos, briozoarios, algas calcáreas y filamentosas, poliquetos tubícolas, y gasterópodos. Además, también hubo arena y sedimento sobre las losas.



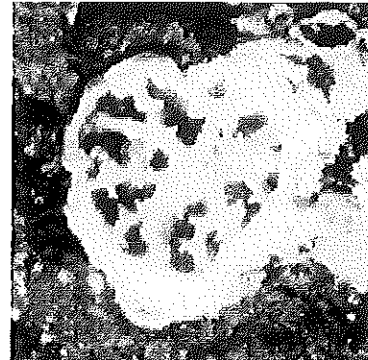
a) Tenacatita, Jalisco, México.



b) Tenacatita, Jalisco, México.



c) Tenacatita, Jalisco, México.



d) Tenacatita, Jalisco, México.



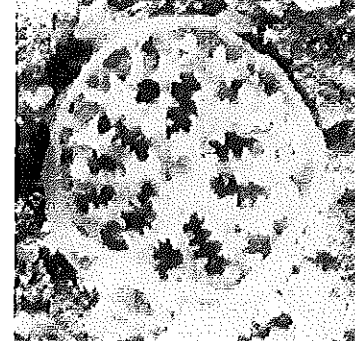
e) Tenacatita, Jalisco, México.



f) Tenacatita, Jalisco, México.



g) Chimo, Jalisco, México.



h) Chimo, Jalisco, México.

Figura 4. Imágenes en el microscopio estereoscópico de corales fijados sobre las losas experimentales. Ejemplares de *Porites*. Aumento 40 ×.

## Discusión

Las etapas del ciclo de vida de un coral están determinadas por condiciones bióticas y abióticas que influyen en diversas formas, por lo que sus cambios durante el tiempo y entre arrecifes tienen varios efectos. Así, los estudios sobre reclutamiento de corales proporcionan información relevante sobre una parte del ciclo de la estructura de la comunidad.

En la costa de Jalisco y Nayarit, el reclutamiento coralino puede resultar de varias formas, de acuerdo a la localidad y a la dirección de la circulación oceánica durante el año. Para que la colonia produzca larvas plánulas o gametos necesita ser reproductivamente activa y que se den las condiciones propicias para la reproducción. La temperatura y el ciclo lunar son condiciones abióticas que influyen en la reproducción; el tamaño y la madurez de la colonia del coral son características biológicas involucradas en el proceso. Una vez liberados a la columna de agua, los propágulos se pueden fijar en la misma localidad o llegar a otra, debido a la dispersión. A su vez, la dirección de la dispersión varía durante el año, ya que la circulación oceánica superficial y subsuperficial también cambia. Sólo las localidades por donde pasa la corriente pueden favorecerse por la llegada de larvas.

En cada sitio hay características que también afectan el asentamiento y fijación de los corales, como la velocidad de corriente, fuerza de oleaje, profundidad y tipo de sustrato, además de la competencia con otros organismos. Después de la metamorfosis, ya en el hábitat bentónico, el coral empieza a producir el exoesqueleto. La superación de esta etapa del desarrollo del coral se considera como reclutamiento. El ciclo se completa cuando una colonia crece y es reproductivamente activa. Cada una de estas etapas presenta diversos obstáculos y riesgos con diferentes tasas de mortalidad; generalmente, hay una mayor mortalidad en las primeras etapas que en las colonias adultas.

En total se observaron 9 ejemplares del género *Porites* en dos localidades del área de estudio: Tenacatita (la localidad más al sur del área de estudio) y Chimo (la localidad en Bahía de Banderas más al sur). Su patrón temporal sólo se podría considerar por su presencia en la localidad, aunque se infiere si se toman en cuenta los patrones de circulación y las observaciones en las otras localidades.

En el área de estudio se tienen registradas dos especies de este género, perteneciente a la Familia Poritidae: *P. panamensis* y *P. lobata* (Reyes, 1993b; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). Los estudios sobre su biología reproductiva se han realizado en Centro América (Glynn *et al.*, 1994), Hawaii (Stimson, 1978) Australia (Kojis y Quinn, 1981), principalmente. Se considera que las colonias del género *Porites* tienen patrones similares de reproducción sexual en todo el Pacífico y su abundancia puede estar relacionada con el éxito relativo del reclutamiento sexual y la fragmentación (Kojis y Quinn, 1981). Ambas especies presentan características particulares que les proporcionan diferentes situaciones de vida. *P. panamensis* libera plánulas zooxanteladas y sus colonias adultas son pequeñas (Glynn *et al.*, 1994); en los arrecifes del área de estudio, es la especie que presenta el mayor número de colonias, debido a su tamaño. En cambio, *P. lobata*, que posiblemente presenta fertilización externa de los gametos, tiene un mayor tamaño en las colonias adultas grandes y se distribuye ampliamente en el Pacífico Oriental Ecuatorial (Glynn *et al.*, 1994) y su cobertura en arrecifes de Jalisco y Nayarit es muy baja (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). Las dos especies son gonocóricas, con una proporción de sexos en poblaciones grandes de casi 1:1. Todas las etapas de desarrollo de la plánula contenían zooxantelas en *P. panamensis* (Glynn *et al.*, 1994). En diferentes fechas del año se han observado huevos de *P. lobata* en Hawaii (Stimson, 1978) y en la Isla Heron, Australia (Kojis y Quinn, 1981).

La observación de estos ejemplares fijados en sustrato artificial representa el primer reporte de *Porites* reclutados en un trabajo experimental en el Pacífico Oriental Tropical.

Para determinar el origen exacto de las larvas de coral es necesario considerar los factores bióticos (e.g. biología y ecología de las larvas y colonias de coral) y abióticos (e.g. la circulación del agua superficial y las características geomorfológicas) que influyen en cada localidad y a cada especie, aspectos enmarcados en escalas espaciales y temporales diferentes. Para cada localidad se consideran las condiciones y situaciones que se presentaron durante el estudio para tratar de explicar el origen e identificación de los ejemplares de corales que se fijaron en las losas experimentales.

## Chimo

Durante las revisiones en campo se colectaron algunas losas, debido a que las condiciones de la localidad (e.g. oleaje, corrientes) no permitieron el establecimiento adecuado de las estructuras con losas en el sitio somero. Se colectaron seis losas (de las 16 totales) en la primera revisión y dos en la segunda. En las revisiones al microscopio no se hallaron ejemplares de coral en ninguna de estas losas, por lo que se puede esperar que los corales observados en las últimas ocho losas colectadas (en la revisión final) se hayan fijado durante el último periodo del monitoreo, es decir, de mayo a julio.

Durante esta época del año, la Corriente de California todavía está intensificada y fluye hacia el sur, por lo menos hasta julio o agosto; por otro lado, también la Corriente Costera de Costa Rica llega hasta Cabo Corrientes (Figura 2B)(Badan, 1997; Chelton, 1984). Es decir, ambas corrientes proporcionan el medio de transporte adecuado para que los propágulos hayan llegado a Chimo, ya sea desde arrecifes ubicados en el norte o sur de la localidad, respectivamente.

La fase planctónica de las larvas de coral es influida por varios factores. Si las larvas de *Porites* son liberadas diariamente, es probable que se fijen pocas horas después (Glynn *et al.*, 1994; Fadlallah, 1983; Harrison y Wallace, 1990), y pueden fijarse cerca de la colonia que los originó, incluso a unos metros (Smith, 1991). Aún no se sabe si las plánulas de *Porites panamensis* son capaces de fijarse rápidamente o de tener dispersión a larga distancia, como ocurre en diferentes tipos de larvas de *Pocillopora damicornis*, que pueden permanecer en la columna de agua entre 2 horas a 103 días (Richmond, 1987a y b).

Las larvas originadas por gametos que fueron fertilizados en la columna de agua tienen un periodo mínimo de desarrollo planctónico entre uno y tres días antes de ser competente para fijarse (Harrison *et al.*, 1984; Babcock y Heyward, 1986; Bull, 1986), mientras que las larvas liberadas desde el pólipo (producidas por fertilización interna) pueden fijarse a las cuatro horas (Harrigan, 1972). El tiempo requerido para lograr ser competentes o retrasar la fijación es el mismo para las larvas originadas en ambos tipos de reproducción (Sammarco y Andrews, 1989); la fijación y metamorfosis puede darse meses después (Richmond, 1982, 1987a), aunque también puede aumentar la posibilidad

de morir por depredación o sin fijarse. Por lo tanto, las larvas de ambas especies de *Porites* tienen las mismas probabilidades de lograr colonizar nuevas localidades.

Las localidades cercanas con cobertura de colonias de coral lo suficientemente capaces de producir gametos o larvas, dentro del área de estudio (si se considera una escala pequeña), se encuentran hacia el norte y hacia el sur de Chimo. El número de colonias adultas de *P. panamensis* es mayor que de *P. lobata* en esta región, y se distribuyen en toda el área; las colonias de *P. lobata* se encuentran principalmente en los arrecifes de la costa de Bahía de Banderas (Cupul-Magaña *et al.*, 1998 a y b) y Nayarit (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997). La presencia de *P. panamensis* en esta región, sin embargo, no fue reportada por Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998).

En las Islas Marietas, ubicadas a 25 km al norte (Ver Apéndice para distancias entre localidades), están las colonias más desarrolladas de la región y posiblemente sean las únicas capaces de reproducirse dentro de Bahía de Banderas, si se considera que las colonias de ambas especies en la región resultaron muy dañadas por El Niño 1997-98 (i.e. Carriquiry *et al.*, sometido). Al sur, aunque más alejadas, está Chamela (a 124 km) y Tenacatita (a 169 km). A una escala más amplia, al norte están las colonias de las Islas Mariás (a 119 km) y la boca del Golfo de California, como Cabo Pulmo (a 495 km), y Oaxaca al sur (a 1169 km), o las Islas Revillagigedo al oeste (a 570 km).

Para las Islas Mariás no hay estudios recientes que puedan actualizar los datos publicados por Hanna (1926), que solamente reporta la existencia de arrecifes coralinos, y la lista de 9 especies de Squires (1959), por lo que no se sabe el estado de las colonias de coral después de los efectos que provocó El Niño 1997-98 y otros eventos que las hayan podido afectar. Existe la descripción de *Porites baueri* como especie endémica de las islas (Horta-Puga y Carricart-Ganivet, 1993) pero no hay estudios que actualicen la información publicada por Squires en 1959 sobre su población.

En Cabo Pulmo, las colonias de *Porites panamensis* son abundantes, aunque la cobertura está dominada por especies del género *Pocillopora*. No existen colonias de *Porites lobata* en la zona (Reyes, 1993a).

Los arrecifes de la costa de Oaxaca están dominados por pocilopóridos, y las colonias de *Porites* son escasas. Sólo está presente la especie *P. panamensis* (Glynn y Leyte, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998).

En las Islas Revillagigedo las condiciones han propiciado que colonias de *Porites* se hayan desarrollado y tengan la capacidad de reproducirse (Ketchum y Reyes. 1997). Las dos especies de *Porites* consideradas son reportadas por Ketchum (1998), aunque Ketchum y Reyes (1997) no registran *P. panamensis* en las mismas islas.

Basados en estas situaciones, se puede considerar la opción más probable en cuanto al origen e identificación de la especie de las larvas de *Porites* halladas en Chimo. Existe la posibilidad de que llegaron de otra localidad, ya que las colonias en Chimo no tienen el tamaño suficiente como para lograr reproducirse. Las larvas fueron transportadas desde el sur, debido a la dirección (hacia el norte durante la primavera y principios de verano) e intensidad de la Corriente Costera de Costa Rica (Figura 2B). De las especies del género *Porites*, las colonias de *P. panamensis* están presentes en toda la región, y las de *P. lobata* sólo en las localidades al norte de Chimo. La localidad más cercana al sur de Chimo con cobertura de corales lo suficientemente capaz de producir larvas es Chamela, a 124 km. No hay datos que proporcionen información sobre la existencia de colonias de coral entre las dos localidades. Por las condiciones que requieren los corales para su desarrollo y las características de la costa entre estas dos localidades, si existieran colonias, podrían encontrarse entre Cabo Corrientes y Chimo, ya que hacia el sur la costa presenta playas arenosas y poco sustrato rocoso, condiciones que impiden el desarrollo de corales.

Se puede considerar que, debido a la corta escala de tiempo del estudio y la limitada capacidad de las larvas plánulas de estas especies, las larvas originadas en Chamela no puedan cubrir totalmente el recorrido hasta Chimo. La etapa larval de los corales es afectada, individualmente y en conjunto, por aspectos que requieren investigaciones a varias escalas que no involucra abarcan este estudio.

Si se consideran las situaciones mencionadas, los ejemplares de coral que se fijaron en las losas colocadas en Chimo pueden ser de *Porites panamensis*, probablemente se fijaron entre mayo y junio de 1999, y es posible que las larvas hayan sido originadas en alguna localidad al sur, desde o incluso menos distante que Chamela.

En el caso que no se hubieran fijado durante el periodo de mayo a junio, sino antes, pero que no se hubieran podido observar con la lupa en las revisiones *in situ*, debido principalmente a su tamaño, hay que considerar la circulación durante el periodo

anterior, y las posibles localidades con capacidad reproductiva para liberar propágulos que logran llegar a Chimo. Entre febrero y abril, la circulación oceánica frente a las costas de Nayarit y Jalisco es hacia el sur (Figura 2A), por lo que la corriente transporta propágulos desde las localidades ubicadas en el norte.

No existen datos publicados sobre la circulación oceánica dentro de Bahía de Banderas, por lo que sólo se pueden hacer especulaciones. No se consideran las localidades de la parte sur cuando la corriente va hacia el sur fuera de la bahía. De las localidades ubicadas al norte de Chimo en la costa de Bahía de Banderas y Nayarit, las Islas Marietas, a 25 km, tendrían más posibilidades de ser el origen de larvas de corales hallados en Chimo, por lo ubicación y a que existen colonias de ambas especies de *Porites* capaces de reproducirse. Más al norte, y con menores posibilidades de éxito en la dispersión, por la distancia, están las localidades del sur de Baja California Sur, a casi 500 km.

Entonces, si consideramos que la fijación de los corales en las losas colocadas en Chimo se realizó durante el periodo de febrero a abril, el origen de los propágulos más probable son las Islas Marietas.

#### Tenacatita

Es necesario revisar varios factores que pueden influir en la dispersión de larvas de los ejemplares de *Porites* en Tenacatita, ya que pueden tener el mismo origen y existe la posibilidad de que se hayan fijado en la misma época en que lo hicieron los corales encontrados en Chimo.

La circulación del agua superficial en la costa de Jalisco va hacia el sur durante los meses de enero a abril (invierno y primavera)(Figura 2A); en mayo se invierte la circulación y fluye hacia el norte hasta julio (verano)(Figura 2B)(Wyrcki, 1966). En el primer periodo, la Corriente Costera de Costa Rica es muy débil, y fluye hacia el sureste desde el norte de Tehuantepec. No hay mediciones directas que demuestren la extensión e influencia de la Corriente de California cerca de la costa frente a Cabo Corrientes, debajo de los 21° N (Badan, 1997).

La localidad con mayores posibilidades de liberar plánulas y que lleguen a Tenacatita es Chamela, al considerar la distancia que las separa (45 km), la presencia de

colonias reproductivamente activas y la capacidad de las plánulas para dispersarse entre arrecifes, y que se pueden fijar pocas horas después de ser liberadas (Glynn *et al.*, 1994).

Si las plánulas de *Porites* fueron liberadas desde Chamela en el primer periodo de la circulación, la corriente las transportaría hacia el sur (Figura 2A), donde está ubicada Tenacatita; si fueron liberadas después de mayo, la posibilidad de que llegue a Tenacatita es menor, debido a la dirección de la Corriente Costera de Costa Rica, aunque se podría considerar el efecto de una corriente a menor escala que uniera las localidades. Por lo tanto, es probable que los ejemplares encontrados en Tenacatita fueron originados por larvas originadas en Chamela entre los meses de enero y abril. Sin embargo, morfológicamente es difícil identificar corales a esta edad, y no se puede determinar con precisión, basados en el posible origen, la especie a la que pertenecen los ejemplares hallados en Tenacatita, debido a que las dos especies de este género están presentes en Chamela y son capaces de recorrer distancias cortas, a diferencia del caso de Chimo, que implica recorrer distancias más largas.

La presencia de ejemplares recién fijados en las losas de *Porites* en Tenacatita y su ausencia en Chamela sugiere que las diferencias en cada localidad pueden ser ocasionadas por sus distintas características geomorfológicas y oceanográficas, y que no están relacionadas con la existencia de colonias adultas en el sitio. La profundidad y pendiente es diferente en ambas localidades. Tenacatita es una zona somera, con pendiente suave y desarrollo coralino hasta siete metros de profundidad. En Chamela la pendiente es más pronunciada y existen corales hasta una profundidad máxima de doce metros.

El hallazgo de los ejemplares de *Porites* en las dos localidades proporciona evidencia de que la dispersión de las larvas de coral ocurre entre los arrecifes de la región, situación importante para mantener las poblaciones o propiciar la recuperación en áreas dañadas. Por otro lado, la cobertura de colonias adultas de coral no refleja ni se relaciona con la abundancia de los reclutas, ya que los corales fijados se encontraron en una localidad donde la cobertura del género *Porites* no es significativa o incluso está casi ausente. Es decir, existen lugares con corales capaces de reproducirse pero que no presentan reclutamiento, y áreas sin cobertura de coral donde se fijan larvas. Sin

Debido al evento de El Niño 1997-98, es probable que la condición sexual de las colonias de coral sobrevivientes provocó que las poblaciones de la región no fueran capaces de reproducirse durante la época del año que duró el muestreo; también es necesario considerar el estado natural en que se encuentran, ya que es probable que en algunas localidades no tuvieron el desarrollo suficiente para lograr la reproducción.

Sin embargo, al soportar los efectos del calentamiento ocasionado por El Niño recientes, e incluso los anteriores, las colonias sobrevivientes podrán poseer características genéticas que les permitirá soportar de nuevo cambios de esta magnitud (Francisco Correa, com. pers.).

El material del sustrato artificial influye en la selección por parte de las larvas. En los estudios comparativos realizados con diferentes tipos de sustrato, que incluye plástico, vidrio y coral, el barro ha dado buenos resultados, por sus características y a las que requieren las larvas para poder realizar la metamorfosis, que incluyen rugosidad y porosidad en la superficie (Harriot y Fisk, 1987). Algunos autores recomiendan un tratamiento previo al sustrato artificial para favorecer el reclutamiento (e.g. English *et al.*, 1997), aunque otros no lo consideran necesario (e.g. Harriot y Fisk, 1987).

La circulación costera puede influir de manera determinante en el reclutamiento de corales, ya que es la responsable de transportar tanto a las larvas como a objetos flotantes (e.g. boyas y árboles) con colonias adultas de coral que pueden ocasionar la colonización de nuevas localidades (Jokiel, 1990). La circulación cambia a lo largo del año en esta zona del Océano Pacífico (Wyrcki, 1965 y 1966), aunque también puede ser afectada por eventos como El Niño.

Las algas pueden influir positiva o negativamente sobre los corales. Las condiciones óptimas para el desarrollo de los corales recién fijados también pueden ser aprovechadas por las algas y otros competidores por espacio (Birkeland, 1977).

El reclutamiento restringido de corales es el resultado de un efecto sinérgico del intenso pastoreo y la sedimentación en la parte superior del sustrato (Loya, 1976). El pastoreo restringe el crecimiento, la zonación local y la distribución general de algunos corales, incluido *Pocillopora damicornis* (Neudecker, 1977 y 1979). Peces, erizos e invertebrados, como cangrejos y caracoles, se alimentan de algas y otros organismos que crecen en el mismo sustrato que los corales, por lo que pueden ser mordidos por el

organismos fijados, en comparación con otras losas de las localidades, lo que pudo influir en la fijación de estos corales.

La zonación de las colonias adultas de corales está influenciada también por la profundidad, con relación a la cantidad de luz que penetra a través de la columna de agua. Sin embargo, no hay reportes de la influencia de este fenómeno sobre los corales recién fijados (e.g. Falkowski *et al.*, 1990).

Cada uno de estos factores se relaciona e influye de diversas formas. Por ejemplo, la reproducción de los corales no implica que se fijen las larvas, porque pueden morir en la columna de agua si no encuentran sustrato adecuado; otro caso es que la dirección e intensidad de la corriente impide la fijación de las larvas; o incluso que ni siquiera ocurra la reproducción.

Si se consideran estas cuestiones, se puede argumentar que los ejemplares hallados de *Porites* sólo pudieron ser observados en el microscopio debido a su tamaño, ya que incluso fuera del agua es difícil detectar los corales con la lupa.

Para poder estimar el transporte y posible reclutamiento de corales es necesario tomar en cuenta las escalas espaciales de los corales y el ambiente, además de las características de las larvas. Las localidades con colonias de corales que pueden considerarse como fuente de larvas, están en una región que abarca desde la boca del Golfo de California hasta las de Oaxaca, en las costas de los estados de Baja California Sur, Nayarit, Jalisco, y Colima, además de las islas, como las Mariás y Revillagigedo. Sin embargo, hay que considerar también los cambios en las condiciones físicas de cada región, tanto de la columna de agua como del sustrato donde se pueden fijar, que afectan a las larvas.

#### Aspectos comparativos sobre reclutamiento coralino en el Pacífico Oriental Tropical

El número de corales que se observaron fijados sobre el sustrato artificial en este estudio es mayor a lo que se había reportado por los estudios sobre reclutamiento coralino en el Pacífico Oriental; y es la primera vez que se observan ejemplares de *Porites* fijados en sustrato artificial en la misma región (Tabla II).

Tabla II. Datos de los estudios sobre reclutamiento coralino en el Pacífico Oriental.

Fuente	Lugar	Duración	Material	Corales	Tasa
Birkeland 1977	Isla Taboguilla Panamá	5 años (1971-1975)	251 placas de plexiglass 5x15 cm	2 <i>Pocillopora</i>	1.06 coral por m <sup>2</sup> en 5 años
Wellington 1982	Isla Contadora Golfo de Panamá	8 meses (1979)	24 placas de plástico y 12 cuadrantes en roca	0	0
Richmond 1985	Isla Taboguilla Panamá	15 meses (1983-1984)	65 losas, 8 ladrillos y 6 cuadrados de 1m <sup>2</sup> de tela metálica	0 (11 <sup>a</sup> <i>Pocillopora</i> )	0
Guzmán 1986	Isla del Caño Costa Rica	1 año (1984)	Placas de plástico 5x15 cm	0	0
Este estudio	9 localidades Jalisco-Nayarit México	7 meses (1999)	288 Losas de barro (32 por localidad) 17x17 cm	9 <i>Porites</i>	0.61 coral por m <sup>2</sup> en 7 meses

<sup>a</sup> Originados por reproducción asexual: liberación de pólipos ('polip bail out')

Los cuatro estudios anteriores (Birkeland, 1977; Wellington, 1982; Richmond, 1985; Guzmán, 1986) se realizaron en Centro América y sólo en uno (Birkeland, 1977) se encontraron corales de origen sexual. El material utilizado fue diferente en todos los casos: aunque predominó el material de origen plástico: Wellington (1982) y Guzmán (1986) utilizaron placas de plástico y Birkeland (1977) de plexiglass. La duración de los estudios fue por lo menos de un año, a excepción de Wellington que trabajó durante 8 meses. Se consideró que los corales observados se fijaron en un periodo menor a dos meses. Los estudios se realizaron en una sola localidad, en un área de estudio menor a la del presente estudio.

Por los resultados obtenidos en estudios anteriores y el presente, además de las características de las poblaciones de coral en cada localidad estudiada, se puede considerar que las losas de barro ofrecen un sustrato adecuado para la fijación de las larvas de coral (e.g. Harriott y Fisk, 1987), y que las poblaciones de coral sobrevivientes a los efectos del cambio de temperatura ocasionado por El Niño 1997-98 en la región de Jalisco y Nayarit, mantienen la capacidad de reproducirse y colonizar nuevas áreas. La fijación es un evento rápido que requiere ser revisado en periodos cortos de tiempo, uno o dos meses como máximo, aunque la duración de los estudios sobre reclutamiento coralino debe ser lo suficientemente extensa como para lograr caracterizar el patrón de reproducción de las colonias de coral.

El reclutamiento forma parte de la estructura de la comunidad, por lo que, aunque no se habían realizado estudios directos en México, se había estimado por observaciones y modelos. Sin embargo, las investigaciones que implican la reproducción, dispersión y reclutamiento de los corales requieren considerar escalas y alcances relevantes biológica y ecológicamente, por las características de las larvas plánula de los corales, la circulación oceánica y el desarrollo de una colonia de coral hasta alcanzar el tamaño adulto; así, las estimaciones deben involucrar aspectos que abarquen la mayor cantidad de estas condiciones, para tratar de representar la situación real.

Las condiciones tanto del coral como del medio, ocasionan que la mortalidad de los corales tenga diferentes magnitudes en cada intervalo de edad: disminuye conforme aumenta el tamaño de los corales (Babcock, 1985; Connell, 1973; Hughes y Connell, 1987; Rylaarsdam, 1983). Además, la capacidad reproductiva y producción de gametos

de las colonias de coral de una misma especie varían en distintas localidades y condiciones ambientales (Glynn *et al.*, 1991).

Las características de las larvas de las diferentes especies de corales influyen en la estructura de la comunidad, por el origen, competencia y capacidad que tiene cada una. Además, la escala durante la etapa larval es diferente a la de una colonia adulta. Los resultados obtenidos por Ketchum (1998) en las Islas Revillagigedo implican que la velocidad y dirección de las corrientes superficiales y las características biológicas de las especies de coral (tipo de larva, competencia) puede determinar los patrones biogeográficos similares pero que tienen diferentes procesos; esto da como resultado la ausencia de correlación entre el nivel de similitud de especies y la distancia geográfica de las comunidades de coral del Pacífico Tropical Nororiental, que incluye a las Islas Revillagigedo y la costa mexicana (Ketchum y Reyes, 1997). Sin embargo, analizar el posible origen de las larvas a partir de la distribución actual de las colonias adultas, requiere la consideración de datos y características oceanográficas que involucren las escalas de las diferentes etapas de vida de los corales. La dispersión y retención local de corales varía en el tiempo, ya que la probabilidad de reclutamiento del arrecife cambia con la intensidad de la corriente costera con respecto al tamaño del arrecife. Debido a la variabilidad en la intensidad de la corriente, el reclutamiento variará con las corrientes costeras de un periodo de desove al otro (Black *et al.*, 1991).

Los gametos y larvas de corales tienen flotabilidad positiva varios días (Oliver y Willis, 1987) y su tiempo de residencia promedio es más bajo que las larvas con flotabilidad neutra (como las de estrella corona de espinas *Acanthaster*), o con flotabilidad negativa, como la mayoría de las larvas marinas (Chia *et al.*, 1984), especialmente las que se encuentran en sus etapas finales (Black *et al.*, 1991). Además, se puede esperar que las probabilidades de retención de las larvas en un arrecife se incrementen si pasan más tiempo cerca del fondo (Black *et al.*, 1991).

### Océano Pacífico

Con respecto a estudios sobre reclutamiento de corales en la región Central y Occidental del Pacífico, el número de ejemplares observados (e.g. Smith, 1992), y de familias a nivel taxonómico (Harriot y Banks, 1995) hallado en este estudio es bajo. Se

han publicado trabajos de las costas de Japón (Sakai y Yamazato, 1984), Vietnam (Vo y Hodgson, 1997), Australia (Fisk y Harriott, 1990; Harriott, 1985, 1992 y 1999; Babcock, 1988; Harriott y Fisk, 1988; Sammarco, 1991; Wallace, 1985; Wallace y Bull, 1982), Polinesia Francesa (Gleason, 1996), y Guam (Birkeland *et al.*, 1982; Neudecker, 1982), sin embargo, las condiciones y diversidad en los arrecifes coralinos de estas regiones del Pacífico son marcadamente diferentes a las del Pacífico Oriental Tropical.

Es necesario considerar que la mayoría de los estudios mencionados se realizaron en una misma localidad, o abarcaron un arrecife dentro de un área de varias hectáreas. Son pocos los que cubrieron áreas más amplias: Fisk y Harriott (1990) compararon el reclutamiento coralino en nueve localidades, algunas alejadas por más de 100 km, en la costa norte de Queensland, Australia (entre 15° 55' y 15° 50' S de latitud). En la Reserva Marina de las Islas Solitary, el punto más meridional con corales en la costa oriental de Australia, se revisó el reclutamiento en localidades separadas por más de 30 km (Harriott y Banks, 1995; Harriott, 1999). El presente estudio abarca nueve localidades representativas con corales de Jalisco y Nayarit, ubicadas a lo largo de una línea de costa de más de 330 kilómetros, con características e influencias oceanográficas diferentes.

#### Diversidad y biogeografía

Las especies de corales que se encuentran presentes en el área de estudio tienen diferentes patrones biogeográficos y su distribución varía en el Pacífico Oriental (Cortés, 1997; Guzmán y Cortés, 1993) e incluso en la misma costa de México (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes, 1993b; López-Pérez, 1996; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Glynn y Leyte, 1997).

En Bahía de Banderas también hay diferencias en cuanto a la diversidad de las localidades con desarrollo coralino: Islas Marietas (Medina-Rosas *et al.*, 1995; Medina-Rosas y López-Forment, 1996); Los Arcos (Medina-Rosas y Cupul-Magaña, 1999; Medina-Rosas, 1997); Careyeros (Rodríguez, 1998); así como en las localidades de la parte norte (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997) y sur (Cupul-Magaña *et al.*, 1998 a y b). En general, *Pocillopora* es el género más común en la región, y *P. damicornis* la especie más abundante. Debido a su tamaño (<10-20 cm de diámetro), las colonias adultas de las especies de *Porites* suelen ser las más numerosas.

Las especies de la Familia Poritidae presentes en el área de estudio (*Porites panamensis* y *P. lobata*) presentan diferentes patrones de distribución en el Pacífico Mexicano: *P. panamensis* se encuentra en la costa del Pacífico Mexicano, excepto en Jalisco y Colima (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997); sin embargo, su presencia en Jalisco ha sido reportada en otros estudios (Cupul-Magaña, 1998a y b; Medina-Rosas y Cupul-Magaña, 1999; Medina Rosas, 1997) y durante observaciones en las localidades estudiadas. En cambio, la distribución de *P. lobata* es más restringida, ya que se encuentra solamente desde Nayarit a Colima (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), y se considera colonizador del IndoPacífico (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998).

El uso de las provincias zoogeográficas para separar regiones de la costa, basadas en la distribución de algunos invertebrados, principalmente moluscos, puede funcionar a ciertas escalas, tanto de tiempo como de espacio (e.g. López-Pérez, 1996); sin embargo, es necesario también considerar a escalas más pequeñas el intercambio e influencia que puedan tener entre ellas (e.g. Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Hatcher *et al.*, 1987)

Los arrecifes de las Islas Revillagigedo y de Oaxaca funcionan como posibles vías de entrada al Pacífico Mexicano de especies de coral de otras regiones biogeográficas desde el Pacífico Central e Indico (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997); sin embargo, debido a los patrones de circulación oceánica superficial en la región, que varían estacionalmente, las características geomorfológicas y físicas de cada localidad, así como la cobertura y presencia de corales reproductivamente activos, hay que considerar más posibilidades, ya que los organismos que se fijaron durante este estudio proporcionan explicaciones alternas sobre la llegada de los corales, enmarcadas en escalas diferentes. A escalas de variaciones estacionales, las poblaciones de corales de cada localidad responden de diferente forma que en otras escalas de tiempo y sus características locales impondrán propiedades y eventos específicos, como la reproducción y fijación de larvas. Además, algunos aspectos de la biología de los organismos de los arrecifes coralinos pueden tener efecto directo en sus probabilidades de dispersión: la duración de la vida planctónica larval, el nivel que ocupa la larva en la columna de agua, y el tiempo de desove relativo al ciclo de marea lunar (Black *et al.*, 1991). Esto podría ser aplicado al caso de la

presencia de los ejemplares fijados de *Porites* en las localidades con poca cobertura de colonias adultas de este género. como Tenacatita.

La influencia de eventos globales como El Niño, puede ser importante en la evolución y especiación de organismos marinos (Vermeij, 1990). La introducción de larvas en áreas nuevas con condiciones físicas y biológicas diferentes a las que se presentan donde fueron originadas, puede conducir a la especiación alopátrica (Richmond, 1990). Las poblaciones que se originan por la migración de individuos pueden presentar diferentes frecuencias de genes que la población original, debido a la deriva genética y otros efectos (Mayr, 1971). El incremento del flujo genético entre poblaciones geográficamente aisladas puede ser afectado por eventos como El Niño. Si estos eventos se presentan con relativa frecuencia, pueden actuar para mantener la homogeneidad genética entre las poblaciones. Por otro lado, el estado de la evolución, aislamiento y especiación de las poblaciones puede ser afectado si los eventos extremos son raros (Richmond, 1990).

Si el calentamiento global causa repetidos y/o prolongados incrementos de la temperatura del agua, comparables a los del evento El Niño 1982-83, entonces las mortalidades severas de corales hermatípicos serán más probables; además, el incremento de la abundancia relativa de depredadores y bioerosionadores pueden aumentar aun más la mortalidad y la bioerosión coralina, lo que conduce a una rápida destrucción de estructuras arrecifales y a reducir la capacidad para la recuperación del arrecife con corales. Las especies sobrevivientes pueden llegar a establecerse en latitudes altas donde iniciarían el crecimiento arrecifal bajo otras condiciones termales, tal vez más favorables (Glynn, 1990).

Estudios histológicos de gónadas de corales del Pacífico Oriental sugieren que *Pocillopora elegans*, *Porites lobata*, *Pavona clavus* y *Gardinoseris planulata* han presentado actividad reproductiva relativamente baja en Costa Rica, Panamá y las Galápagos. Sin embargo, *Psammocora stellata* en Costa Rica y *Porites panamensis* y *Pavona varians* en Panamá han mostrado actividad gonadal moderada y/o reclutamiento, lo que indica un potencial de recuperación por medios sexuales (Glynn, 1990). Estas especies se han reclutado en parches arrecifales muertos alejados decenas a cientos de

metros de las poblaciones sobrevivientes que las originaron (e.g. Connell y Keough, 1985).

En los arrecifes de Centro América, la recuperación de los corales parece estar más influenciada por las formas variadas y persistentes de los disturbios bióticos. Muchos arrecifes coralinos del Pacífico Oriental que resultaron dañados en 1983, particularmente en y cerca de la costa de Costa Rica y Panamá, parecen tener el potencial de recuperación, aunque podrían requerir varias décadas (Glynn, 1990).

Algunas características de los arrecifes, como las colonias masivas y los campos continuos de corales ramificados, pueden desaparecer debido al cambio de patrones en la depredación y bioerosión (Scott *et al.*, 1988). Por ejemplo, se desconoce si las estructuras arrecifales remanentes en las Islas Galápagos y la Isla Cocos sobrevivirán lo suficiente como para proporcionar la base para el desarrollo de nuevas comunidades de coral. Si estas estructuras desaparecen, podrían ser remplazadas por grupos bentónicos no constructores de arrecifes. Si las grandes poblaciones de erizos y peces pastoreadores persisten, es posible que se desarrolle una comunidad alterna estable, dominada por microalgas filamentosas y algas coralinas costrosas (Glynn, 1990).

El evento El Niño 1982-83 tuvo un efecto diferencial en los organismos arrecifales del Pacífico Oriental, con la más alta mortalidad sufrida por los corales constructores de arrecifes, mientras que los coralívoros y bioerosionadores (excepto bivalvos del género *Lithophaga*) resultaron poco afectados o mostraron incrementos en la abundancia relativa o absoluta después del evento (Glynn, 1990).

Si esta clase de respuestas ocurre durante periodos persistentes de calentamiento oceánico, entonces se incrementaría el nivel de depredación y bioerosión en la población de coral sobrevivientes y estructuras constructoras del arrecife. Por lo tanto, la capacidad de recuperación de los arrecifes coralinos podría ser progresivamente disminuida con cada evento de blanqueamiento. Por otra parte, si los incrementos de temperatura son repentinos (que ocurrieran en uno o más siglos), entonces no se sabe si la selección de especies de vida larga pueda ser efectiva, al permitir que se adapten a las nuevas condiciones. Sin embargo, la fuerza de la selección, probablemente sea más alta en un calentamiento ambiental repentino y podría promover la evolución rápida dada la

variabilidad genética apropiada entre las especies arrecifales con cortos tiempos de generación (Pitelka, 1988; Bradshaw y Hardwick, 1989; Glynn, 1990).

Las larvas de coral son pequeñas y planctónicas, y los procesos a escala oceánica pueden ser importantes para determinar los procesos de distribución y fijación, además de tener diferentes efectos en la capacidad para adaptarse a las condiciones locales. Se podría esperar un grado considerable de diferenciación genética local, sin embargo, su tasa puede estar inversamente relacionada a la longevidad de los organismos, y los corales viven periodos prolongados (Hughes y Jackson, 1980; Potts, 1984; Warner, 1997). La combinación de una vida larga y el modo de reproducción puede hacer más lento el proceso de selección a través de las generaciones y ocasiona que los individuos mejor adaptados predominen en un grupo limitado de organismos (Warner, 1997).

Los estudios de reclutamiento permiten revisar organismos de especies que llegan a regiones donde antes no existían. Es decir, aunque una larva de una especie que no esté presente en un área pueda llegar y fijarse, no significa que alcance a crecer hasta ser una colonia adulta, por lo que se pierde la oportunidad de que colonice esa nueva localidad. La evaluación de los factores físicos y biológicos que permiten tanto la llegada como el desarrollo de estos ejemplares puede servir para predecir la distribución de corales cuando se presentan ciertas condiciones. También es necesario tomar en cuenta la escala de tiempo involucrada en los procesos de dispersión y transporte de larvas entre arrecifes dentro y entre áreas específicas.

El reclutamiento coralino se ha revisado a escalas temporales cortas con respecto al tiempo ecológico y de respuesta de los corales, en áreas proporcionalmente pequeñas a la distribución geográfica de las especies, por lo que la información que aportan no es concluyente a las escalas de cada fenómeno y organismo. Debido a que los mecanismos que tienen influencia sobre la abundancia coralina operan en diferentes escalas de tiempo y espacio, es necesario realizar estudios a escalas de tiempo cortas y largas en y entre más regiones para entender los efectos sobre el reclutamiento de corales (Connell *et al.*, 1997), para determinar los factores que influyen en la dinámica de la estructura de la comunidad.

## Recuperación

La recuperación de los arrecifes de coral en el Pacífico Oriental Tropical parece ser más lenta que en otros lugares del océano (Pearson, 1981). Doce años después del calentamiento por el evento El Niño 1982-83, donde entre el 50 y 100% de los corales murieron en el Pacífico de Centro América (Glynn *et al.*, 1988), la mayoría de los arrecifes mostraron pocos signos de recuperación (Cortés, 1997). En términos de la cobertura de coral vivo, la recuperación podría ocurrir en algunos de los arrecifes menos dañados en Costa Rica y Panamá en un periodo de décadas; en arrecifes severamente dañados de las Galápagos y Cocos, con poco a nulos sobrevivientes, la recuperación podría requerir siglos (Glynn, 1990). Las estimaciones para el tiempo de recuperación están entre 100 y 200 años, si se considera el nivel de desarrollo que existía antes del evento El Niño (Glynn, 1985b; Richmond, 1990), y sólo en zonas con condiciones ambientales propicias para su recuperación (Cortés, 1997).

Es necesario tener en cuenta que la sucesión ecológica en los arrecifes coralinos que se da a través de la recuperación, después de mortalidades y alteraciones tan graves, como las ocasionadas por eventos El Niño, involucra que las comunidades arrecifales tendrán diferentes componentes y especies, por lo que su composición y abundancia será distinta a la que estaba antes del disturbio. Una de las dificultades de los estudios sobre la sucesión es la consideración y revisión de las características que le infieren la heterogeneidad al ecosistema en un espacio definido. Sin embargo, la sucesión se da a través de gradientes en grandes áreas a través del tiempo (Margalef, 1982), por lo que se requieren estudios que contemplen estas variaciones a diferentes escalas temporales y espaciales.

Pocos arrecifes del Pacífico Oriental están relativamente en buenas condiciones y algunos se encuentran en áreas protegidas (Cortés, 1997). En el Pacífico Mexicano quedan pocos arrecifes saludables, y aunque muy pocos se encuentran en lugares decretados como áreas protegidas, no significa que estén mejor conservados. Se requieren más estudios que permitan el conocimiento y entendimiento de los procesos que suceden a diferentes escalas en y entre los arrecifes de esta región, para tratar de implementar programas de recuperación.

## Conclusiones

Como resultado de la colocación de 288 losas de barro como sustrato artificial en dos profundidades diferentes de nueve localidades en arrecifes coralinos de la costa de los estados de Jalisco y Nayarit, en el Pacífico Mexicano, se encontraron nueve ejemplares de corales pétreos del género *Porites*, de la Familia Poritidae. Los corales se fijaron en losas de dos localidades: Chimo (en la parte sur de Bahía de Banderas) y Tenacatita (la localidad ubicada más al sur del área de estudio).

Los ejemplares hallados de *Porites* representan el primer registro de este género de corales fijado en losas experimentales en el Pacífico Oriental.

Los patrones de reclutamiento de corales durante el estudio fueron influidos tanto por la circulación oceánica, que varía según la época del año, como por la actividad reproductiva de las pocas colonias que sobrevivieron al calentamiento ocasionado por el evento El Niño 1997-98.

No se encontró un patrón espacial en el microhábitat, sitio y localidad en los corales fijados en las losas, ya que las diferencias no fueron significativas dentro de las localidades. Entre las localidades donde se hallaron corales fijados si hubo diferencias significativas, probablemente debidas a sus características geomorfológicas y físicas.

La presencia de ejemplares del género *Porites* fijados en losas en Tenacatita destaca porque la cobertura de las colonias adultas en el área está dominada por *Pocillopora* y la de *Porites* es casi nula, lo que implica y comprueba la dispersión de corales en la región dentro de su área de distribución.

Los corales hallados en Chimo corroboran la dispersión de corales en la región, ya que las pocas colonias locales no son capaces de reproducirse, por lo que se considera que las larvas se originaron en otra localidad. Es necesario tomar en cuenta la presencia de surgencias en esa zona de Bahía de Banderas, aunque es probable que los ejemplares observados se fijaron entre mayo y julio, una época sin surgencias.

Las colonias adultas con capacidad reproductiva que habitan localidades de la región pueden funcionar como fuente de larvas para los demás arrecifes, ya que las posibilidades de que lleguen desde lugares más lejanos, como la boca del Golfo, las Islas Revillagigedo o incluso Oaxaca, son remotas, si se considera la distancia que las separa,

la época y dirección en que varía la circulación oceánica, y las características de las larvas plánulas de los corales.

Los corales tienen la capacidad de reproducirse durante todo el año, aunque hay situaciones abióticas que pueden facilitar este evento, como la temperatura y la estación del año, por lo que el patrón temporal no parece estar bien definido. La fijación de los corales en las localidades del área de estudio sucedió en diferentes épocas del año.

Se considera que los ejemplares hallados en Chimo pertenecen a *Porites panamensis*; sin embargo, no se puede concluir cual de las dos especies de *Porites* (*lobata* y *panamensis*) presentes en la región se fijó en las losas de Tenacatita, por la falta de información concluyente sobre la diversidad coralina en esa zona.

El número de ejemplares de corales fijados que se hallaron en este estudio es el mayor comparado con los estudios anteriores sobre reclutamiento en el Pacífico Oriental, aunque esta situación no prueba que la recuperación pueda ser mayor en esta área.

El repoblamiento de los arrecifes dañados por el evento El Niño (1997-98) será lento, si se considera que se ha calculado que los arrecifes de América Central necesitarán decenas de años a dos siglos para lograr su recuperación (Glynn, 1990; Cortés, 1997). Sin embargo, si se continúan los estudios sobre la biología y ecología reproductiva de las especies presentes en la región, y al buscar más alternativas, como el trasplante de corales, las posibilidades para la recuperación y protección de los arrecifes de la región podrían aumentar.

## Literatura citada

- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. En: Ketchum, BH (ed). Estuaries and enclosed seas. Elsevier. 427-449.
- Álvarez, AD y J Gaitán. 1994. Lagunas costeras y el litoral mexicano: geología. En: De la Lanza, G y C Cáceres (eds). Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 13-74.
- Babcock, RC. 1985. Growth and mortality in juvenile corals (*Goniastrea*, *Platygyra* and *Acropora*): the first year. Proceedings Fifth International Coral Reef Symposium 4: 355-360.
- Babcock, RC. 1988. Fine-scale spatial and temporal patterns in coral settlement. Proceedings Sixth International Coral Reef Symposium 2: 635-639.
- Babcock, RC y AJ Heyward. 1986. Larval development of certain gamete-spawning scleractinian corals. Coral Reefs 5: 111-116.
- Badan, A. 1997. La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. En: Lavín, MF (ed). Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana. 99-112.
- Baggett, LS y TJ Bright. 1985. Coral recruitment at the East Flower Garden reef (northwestern Gulf of Mexico). Proceedings Fifth International Coral Reef Symposium 4: 379-384.
- Baird, AH y TP Hughes. 1997. Spatial variation in coral recruitment around Lizard Island, Australia. Proceedings Eighth International Coral Reef Symposium 2: 1207-1210.
- Bak, RPM y MS Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. Marine Biology 54: 341-352.
- Banks, SA y VJ Harriott. 1996. Patterns of coral recruitment at the Gneering Shoals, southern Queensland, Australia. Coral Reefs 15(4): 225-230.
- Baumgartner, TR y N Christensen. 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. Journal of Marine Research 43: 825-848.

- Birkeland, C. 1977. The importance of biomass accumulation in early stages of benthic communities to the survival of coral recruits. Proceedings Third International Coral Reef Symposium 15-21.
- Birkeland, C, D Rowley y RH Randall. 1982. Coral recruitment patterns at Guam. Proceedings Fourth International Coral Reef Symposium 2: 339-344.
- Black, KP, PJ Moran y LS Hammond. 1991. Numerical models show coral reef can be self-seeding. Marine Ecology Progress Series 74: 1-11.
- Bradshaw, AD y K Hardwick. 1989. Evolution and stress – genotypic and phenotypic components. Biological Journal of the Linnean Society 37: 137-155.
- Bull, G. 1986. Distribution and abundance of coral plankton. Coral Reefs 4: 197-200.
- Carriquiry, JD y H Reyes-Bonilla. 1997. Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. Ciencias Marinas 23(2): 227-248.
- Carriquiry, JD, AL Cupul-Magaña, F Rodríguez-Zaragoza y P Medina-Rosas. Sometido. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from remote sensing approaches. Bulletin of Marine Science.
- Chelton, DB. 1984. Seasonal variability of a longshore geostrophic velocity off central California. Journal of Geophysical Research 89: 3473-3486.
- Chia, F-S, J Buckland-Nicks y CM Young. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. Canadian Journal of Zoology 62: 1205-1222.
- Connell, JH. 1973. Population ecology of reef-building corals. En: Jones, OA y R Endean (eds). Biology and geology of coral reefs. Volume II: Biology 1. Academic Press. EUA. 205-245.
- Connell, JH, TP Hughes y CD Wallace. 1997. A 30-year study of coral abundance, recruitment and disturbance at several scales in space and time. Ecology Monographs 67(4): 461-488.
- Connell, JH y MJ Keough. 1985. Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. En: Pickett, STA y PS White (ed). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. EUA. 125-151.

- Connell, JH y RO Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cortés, J. 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs* 16S: S39-S46.
- Cupul-Magaña, AL, OA Franco-Pérez y FA Rodríguez-Zaragoza. 1998a. Estructura de las comunidades coralinas hermatílicas de la zona sur de Bahía de Banderas, Jalisco. XI Congreso Nacional de Oceanografía. Universidad Autónoma de Baja California. 100.
- Cupul-Magaña, AL, FA Rodríguez-Zaragoza y OA Franco-Pérez. 1998b. Comunidades coralinas de Bahía de Banderas: diferencia entre la costa norte y sur de la bahía. XI Congreso Nacional de Oceanografía. Universidad Autónoma de Baja California. 102.
- Cupul-Magaña, AL, JD Carriquiry, F Rodríguez-Zaragoza y P Medina-Rosas. 1999. Blanqueamiento coralino en Bahía de Banderas durante El Niño 97/98. VII Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, A.C. y I Simposium Internacional Sobre el Mar de Cortés. 22.
- Dart, JKG. 1972. Echinoids, algal lawn and coral recolonization. *Nature* 239: 50-51.
- Dunstan, PK y CR Johnson. 1998. Spatio-temporal variation in coral recruitment at different scales on Heron Reef, southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 17: 71-81.
- Endean, R. 1976. Destruction and recovery of coral reef communities. En: Jones, OA y R Endean (eds). *Biology and geology of coral reefs. Volume III: Biology* 2. Academic Press. EUA. 215-254.
- Enfield, DB. Sometido. Evolution and historical perspective of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation event. *Bulletin of Marine Science*.
- English, S, C Wilkinson y V Baker (eds). 1997. Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute of Marine Science.
- Fadlallah, YH. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. A review. *Coral Reefs* 2: 129-150.

- Falkowski, PG, PL Jokiel y RA Kinzie. Irradiance and corals. En: Dubinski, Z (ed). Coral Reefs. Ecosystems of the world 25. Elsevier. 89-107.
- Fielder, PC. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA Technical Report 109: 1-65.
- Fisk, DA y VJ Harriott. 1990. Spatial and temporal variation in coral recruitment on the Great Barrier Reef: implications for dispersal hypotheses. *Marine Biology* 107: 485-490.
- García, E y R Vidal. 1992. Climatología. En: Martínez, F (dir). Enciclopedia temática de Jalisco. Tomo I. Geografía. Gobierno del Estado de Jalisco. 103-115.
- Gleason, MG. 1996. Coral recruitment in Moorea, French Polynesia: the importance of patch type and temporal variation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 207(1-2): 79-101.
- Glynn, PW. 1985a. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series* 26: 295-300.
- Glynn, PW. 1985b. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-83) associated coral mortality in Panamá. *Proceedings Fifth International Coral Reef Symposium* 4: 183-188.
- Glynn, PW. 1988. El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annual Reviews Ecology Systematics* 19: 309-345.
- Glynn, PW. 1990. Coral mortality and disturbances to coral reefs in the Tropical Eastern Pacific. En: Glynn, PW (ed). *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Oceanography Series 52. 55-126.
- Glynn, PW. 1994. State of coral reefs in the Galápagos Islands: natural vs anthropogenic impacts. *Marine Pollution Bulletin* 29(1-3): 131-140.
- Glynn, PW, SB Colley, CM Eakin, DB Smith, J Cortes, NJ Gassmann, HM Guzman, JB Del Rosario y JL Feingold. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galapagos Island (Ecuador). II. Poritidae. *Marine Biology* 118: 191-208.

- Glynn, PW, SB Colley, NJ Gassmann, K Black, J Cortés y JL Maté. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Island (Ecuador). III. Agariciidae. *Marine Biology* 125: 579-601.
- Glynn, PW, J Cortes, HM Guzman y RH Richmond. 1988. El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proceedings Sixth International Coral Reef Symposium* 3: 237-243.
- Glynn, PW, NJ Gassmann, CM Eakin, J Cortés, DB Smith y HM Guzmán. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Marine Biology* 109: 355-368.
- Glynn, PW y GE Leyte. 1997. Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical* 45(3): 1033-1047.
- Greenfield, DM, D Hensley, JW Wiley y ST Ross. 1970. The Isla Jaltemba coral formations and its zoogeographical significance. *Copeia* 1: 180-181.
- Griffiths, RC. 1968. Physical, chemical and biological oceanography at the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. US Fish Wildlife Service Special Scientific Report. *Fisheries*. 573: 1-47.
- Grigg, RW. 1984. Resource management of precious corals: a review and application to shallow water reef building corals. *PSNZI Marine Ecology* 5: 57-74.
- Guzmán, HM. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica, y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis Maestría en Ciencias. Universidad de Costa Rica. 179 p.
- Guzmán, HM y J Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Revista de Biología Tropical* 40(3): 309-324.
- Guzmán, HM y J Cortés. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical* 41(3): 535-557.
- Guzmán, HM, J Cortés, RH Richmond y PW Glynn. 1987. Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35(2): 325-332.

- Hanna, GD. 1926. Expedition to the Revillagigedo Islands, Mexico, in 1925. Proceedings California Academy of Sciences 15(1): 1-113.
- Hansen, DV. 1990. Physical aspects of the El Niño event of 1982-83. En: Glynn, PW (ed). Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier Oceanography Series 52. 1-20.
- Harrigan, JF. 1972. The planula larva of *Pocillopora damicornis*. Lunar periodicity of swarming and substratum selection behavior. PhD thesis. University of Hawaii. EUA.
- Harriott, VJ. 1985. Recruitment patterns of scleractinian corals at Lizard Island, Great Barrier Reef. Proceedings Fifth International Coral Reef Symposium 4: 367-372.
- Harriott, VJ. 1992. Recruitment patterns of scleractinian corals in an isolated subtropical reef system. Coral Reefs 11: 215-219.
- Harriott, VJ. 1999. Coral recruitment at a high latitude Pacific site: a comparison with Atlantic reefs. Bulletin of Marine Science 65(3): 881-891.
- Harriott, VJ y SA Banks. 1995. Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Island Marine Reserve, a high latitude coral-dominated community in Eastern Australia. Marine Ecology Progress Series 123: 155-161.
- Harriott, VJ y DA Fisk. 1987. A comparison of settlement plate types for experiments on the recruitment of scleractinian corals. Marine Ecology Progress Series 37: 201-208.
- Harriott, VJ y DA Fisk. 1988. Recruitment patterns of Scleractinian corals: a study of three reefs. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 39: 409-416.
- Harrison, PL y CC Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. En: Dubinski, Z (ed). Coral Reefs. Ecosystems of the world 25. Elsevier. 133-208.
- Harrison, PL, RC Babcock, GD Bull, JK Oliver, CC Wallace y BL Willis. 1984. Mass spawning in tropical reef corals. Science 223: 1186-1189.
- Harvell, CD, K Kim, JM Burkholder, RR Colwell, PR Epstein, DJ Grimes, EE Hofmann, EK Lipp, ADME Osterhaus, RM Overstreet, JW Porter, GW Smith, GR Vasta. 1999. Emerging marine diseases-climate links and anthropogenic factors. Science 285: 1505-1510.

- Hatcher, BG, J Imberger y SV Smith. 1987. Scaling analysis of coral reef systems: an approach to problems of scale. *Coral Reefs* 5: 171-181.
- Hendrickx, ME. 1995. Introduccion. En: Fisher, W. F Krupp, W Schneider, C Sommer, KE Carpenter y VH Niem (eds). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Vol 1 Plantas e invertebrados. FAO. Italia. 1-7.
- Highsmith, RC. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Marine Ecology Progress Series* 7: 207-226.
- Hodgson, G. 1990. Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 9: 41-43.
- Hoegh-Gulberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research* 50: 839-866.
- Horta-Puga, G y JP Carricart-Ganivet. 1993. Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México. En: Salazar-Vallejo, SI y NE González (eds). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO. CIQRO. 66-79.
- Hughes, TP y JH Connell. 1987. Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *The American Naturalist* 129(6): 818-829.
- Hughes, TP y JBC Jackson. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science* 209: 713-715.
- Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. 1994. Calendario de mareas, temperatura y salinidad, para Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mazatlán, Sinaloa y Puerto Vallarta, Jalisco. Instituto de Geofísica, Universidad Autónoma de México. México.
- Jokiel, PL. 1990. Long-distance dispersal by rafting: reemergence of an old hypothesis. *Endeavour* 14(2): 66-73.
- Ketchum, JT. 1998. Comunidades coralinas del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis Licenciatura. Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 136 pp.
- Ketchum, JT y H Reyes. 1997. Biogeography of hermatypic corals of the Archipiélago Revillagigedo, Mexico. *Proceedings Eighth International Coral Reef Symposium* 1: 471-476.

- Kojis, BL y NJ Quinn. 1981. Aspects of sexual reproduction and larval development in the shallow water hermatypic coral, *Goniastrea australensis* (Edwards and Haime, 1857). *Bulletin of Marine Science* 31(3): 558-573.
- López-Pérez, RA. 1996. Biogeografía histórica de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Oriental Tropical. Tesis Licenciatura. Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 144 pp.
- López, E y TL Pérez. 1995. Corales (Scleractinia) de las costas de Jalisco y Colima, México. Resultados preliminares. Programa y resúmenes. XIII Congreso Nacional de Zoología. México. 71.
- Loya, Y. 1976. Recolonization of Red Sea corals affected by natural catastrophes and man-made perturbations. *Ecology* 57: 278-289.
- Margalef, R. 1982. *Ecología*. Omega. España. 951 p.
- Mayr, E. 1971. *Populations, species and evolution*. Harvard University Press. 453 p.
- Medina Rosas, P. 1997. El efecto de las actividades turísticas sobre los corales pétreos (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) de Los Arcos, Jalisco, México. Tesis Licenciatura. Biología. Universidad de Guadalajara. 86 p.
- Medina-Rosas, P y AL Cupul-Magaña. 1999. Efectos de las actividades turísticas sobre los corales de Los Arcos, Jalisco, México. Resúmenes VII Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, A.C. y I Simposium Internacional Sobre el Mar de Cortés. 134.
- Medina-Rosas, P y M López-Forment. 1996. La diversidad de los corales pétreos de las Islas Marietas, México. Resúmenes Octavo Simposio Internacional sobre Arrecifes de Coral, Panamá. 131.
- Medina-Rosas, P, AC Nepote y RM Chávez. 1995. Estudios preliminares de corales pétreos y equinodermos de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. XIII Congreso Nacional de Zoología. México. 82.
- Neudecker, S. 1977. Transplant experiments to test the effect of fish grazing on coral distribution. *Proceedings Third International Coral Reef Symposium* 1: 559-564.
- Neudecker, S. 1979. Effects of grazing and browsing fishes on the zonation of corals in Guam. *Ecology* 60: 666-672.

- Neudecker, S. 1982. Effects of substratum orientation, depth and time on coral recruitment at Guam. *Proceedings Fourth International Coral Reef Symposium 2*: 376.
- Oliver, J y BL Willis. 1987. Coral-spawn slicks in the Great Barrier Reef: preliminary observations. *Marine Biology* 94: 521-529.
- Parés-Sierra, A y JJ O'Brien. 1989. The seasonal and interannual variability of the California Current System: a numerical model. *Journal of Geophysical Research* 94: 3159-3180.
- Pearson, RG. 1981. Recovery and recolonization of coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 4: 105-122.
- Pitelka, LF. 1988. Evolutionary responses of plants to anthropogenic pollutants. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 233-236.
- Potts, DC. 1984. Generation times and the Quaternary evolution of reef-building corals. *Paleobiology* 19: 48-58.
- Reid, RO. 1948. The equatorial currents of the eastern Pacific as maintained by the stress of the wind. *Journal of Marine Research* 7: 74-99.
- Reid, JL, GI Roden y JC Wyllie. 1958. Studies of the California Current System. *CalCOFI Rep.* 6: 21-56.
- Reyes B, H. 1993a. Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de los corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México. 169 p.
- Reyes B, H. 1993b. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: Salazar-Vallejo, SI y NE González (eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO. CIQRO. 207-222.
- Reyes-Bonilla, H. 1993c. The 1987 coral reef bleaching at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 52: 832-837.
- Reyes-Bonilla, H y A López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas* 24(2): 211-224.
- Reyes-Bonilla, H y GE Leyte-Morales. 1998. Corals and coral reef of the Puerto Ángel región, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 679-681.

- Richmond, R. 1982. Energetic considerations in the dispersal of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) planulae. Proceedings Fourth International Coral Reef Symposium 2: 153-156.
- Richmond, RH. 1985. Reversible metamorphosis in coral planula larvae. Marine Ecology Progress Series 22: 181-185.
- Richmond, RH. 1987a. Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. Marine Biology 93: 527-533.
- Richmond, RH. 1987b. Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth, and reproduction in the reef coral, *Pocillopora damicornis*. Bulletin of Marine Science 41(2): 595-604.
- Richmond, RH. 1990. The effects of the El Niño/Southern Oscillation on the dispersal of corals and other marine organisms. En: Glynn, PW (ed). Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier Oceanography Series 52. 127-140.
- Richmond, RH. 1997. Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. En: Birkeland, C (ed). Life and death of coral reefs. Chapman & Hall. EUA. 175-197.
- Richmond, RH y CL Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific and the Red Sea. Marine Ecology Progress Series 60: 185-203.
- Ripa, PM. 1997. Ondas y dinámica oceánica. En: Lavín, MF (ed). Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana. 47-74.
- Rodríguez, FA. 1998. Estructura de la comunidad coralina hermatípica (Scleractinia) de la zona de Carelleros, Nayarit. Tesis Licenciatura. Biología. Universidad de Guadalajara. 67 p.
- Ross, MA. 1984. A quantitative study of the stony coral fishery in Cebu, Phillippines. PSNZI Marine Ecology 5: 75-91.
- Rylaarsdam, KW. 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. Marine Ecology Progress Series 13: 249-260.

- Sakai, K y K Yamazato. 1984. Coral recruitment to artificially denuded natural reef substrates on an Okinawan reef flat. *Galaxea* 3: 57-69.
- Sale, PF. 1999. Recruitment in space and time. *Nature* 397: 25-27.
- Sammarco, P. W. 1980. *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 45: 245-272.
- Sammarco, PW. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 31-55.
- Sammarco, PW. 1991. Geographically specific recruitment and postsettlement mortality as influences on coral communities: The cross-continental shelf transplant experiment. *Limnology and Oceanography* 36(3): 496-514.
- Sammarco, PW y JC Andrews. 1989. The Helix experiment: differential localised dispersal and recruitment patterns in Great Barrier Reef corals. *Limnology and Oceanography* 34(5): 896-912.
- Sammarco, PW y JH Carleton. 1981. Damselfish territoriality and coral community structure: reduced grazing, coral recruitment, and effects on coral spat. *Proceedings Fourth International Coral Reef Symposium* 2: 525-535.
- Sato, M. 1985. Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *Coral Reefs* 4: 27-33.
- Schuhmacher, H. 1974. On the conditions accompanying the first settlement of corals on artificial reefs with special reference to the influence of grazing sea urchins (Eliat, Red Sea). *Proceedings Second International Coral Reef Symposium* 1: 257-267.
- Scott, PJB, MJ Risk y JD Carriquiry. 1988. El Niño bioerosion and the survival of east Pacific reefs. *Proceedings Sixth International Coral Reef Symposium* 2: 517-520.
- Shlesinger, Y y Y Loya. 1985. Coral community reproductive patterns: Red Sea versus the Great Barrier Reef. *Science* 228: 1333-1335.
- Smith, DB. 1991. The reproduction and recruitment of *Porites panamensis* Verrill at Uva Island, Pacific Panamá. MS Thesis. University of Miami. 64 pp.

- Smith, SR. 1992. Patterns of coral recruitment and post-settlement mortality on Bermuda's reefs: comparisons to Caribbean and Pacific reefs. *American Zoologist* 32(6): 663-673.
- Squires, DF. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188: 367-431.
- Stimson, JS. 1978. Mode and timing of reproduction in some hermatypic corals of Hawaii and Enewetak. *Marine Biology* 48: 173-184.
- Szmant, AM y Gassman, NJ. 1990. The effects of prolonged "bleaching" on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral Reefs* 8: 217-224.
- Te, FT. 1992. Response to higher sediment loads by *Pocillopora damicornis* planulae. *Coral Reefs* 11: 131-134.
- Vermeij, GJ. 1990. An ecological crisis in an evolutionary context: El Niño in the Eastern Pacific. En: Glynn, PW (ed). *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Oceanography Series 52. 505-517.
- Vine, PJ. 1974. Effects of algal grazing and aggressive behavior of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral reef ecology. *Marine Biology* 224: 131-136.
- Vizcaíno-Ochoa, V, AL Cupul-Magaña y P Medina-Rosas. 1999. Reclutamiento de corales hermatípicos (Scleractinia) en Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. *Resúmenes XV Congreso Nacional de Zoología*. 103-104.
- Vo, ST y G Hodgson. 1997. Coral reefs of Vietnam: recruitment limitation and physical forcing. *Proceedings Eighth International Coral Reef Symposium* 1: 477-482.
- Wallace, CC. 1985. Seasonal peaks and annual fluctuations in recruitment of juvenile scleractinian corals. *Marine Ecology Progress Series* 21: 289-298.
- Wallace, CC y GD Bull. 1982. Patterns of juvenile coral recruitment on a reef front during a spring-summer spawning period. *Proceedings Fourth International Coral Reef Symposium* 2: 345-350.

## Apéndice

Distancias entre las localidades del área de estudio y otras del Pacífico Mexicano con desarrollo coralino (distancia mínima aproximada en línea recta en kilómetros).

Guayabitos	Guayabitos	Careyeros	Paraíso Escondido	Islas Marietas	Los Arcos	Caletitas	Chimo	Chamela	Tenacatita	Islas Marias <sup>a</sup>	Islas Revillagigedo <sup>b</sup>	Cabo Pulmo	Oaxaca <sup>c</sup>						
Careyeros														39					
Paraíso Escondido	54	15																	
Islas Marietas	54	15	15																
Los Arcos	82	43	30	38															
Caletitas	79	40	30	30	13														
Chimo	79	40	34	25	33	23													
Chamela	203	164	158	149	157	147	124												
Tenacatita	248	209	203	194	202	192	169	45											
Islas Marias <sup>a</sup>	99	88	97	94	132	124	119	224	269										
Islas Revillagigedo <sup>b</sup>	625	606	604	594	603	596	573	604	625	520									
Cabo Pulmo	490	483	505	490	527	520	495	495	550	395	614								
Oaxaca <sup>c</sup>	1248	1209	1203	1194	1202	1192	1169	1045	1000	1269	1625	1550							

<sup>a</sup> Isla María Cleofas

<sup>b</sup> Isla Socorro

<sup>c</sup> Puerto Ángel, Oaxaca