

BIOGEOGRAFÍA DE LOS CORALES PÉTREOS (SCLERACTINIA) DEL PACÍFICO DE MÉXICO

BIOGEOGRAPHY OF THE STONY CORALS (SCLERACTINIA) OF THE MEXICAN PACIFIC

Héctor Reyes-Bonilla¹

Andrés López-Pérez²

¹ Departamento de Biología Marina
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Apartado postal 19-B
La Paz, CP 23080, Baja California Sur, México
E-mail: hreyes@calafia.uabcs.mx

² Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, CP 22800, Baja California, México
E-mail: alopez@faro.ens.uabc.mx

Recibido en abril de 1997; aceptado en febrero de 1998

RESUMEN

El presente trabajo presenta un listado completo de las especies de corales hermatípicos, analiza los niveles de riqueza de especies y describe los patrones generales de distribución geográfica del grupo en el Pacífico mexicano. Se encontró que la fauna coralina del Pacífico mexicano está constituida de 23 especies, lo cual ubica a la región dentro de las zonas con mayor riqueza específica dentro del Pacífico oriental tropical. De manera general, las especies se agrupan en unidades faunísticas que corresponden a las provincias zoogeográficas para organismos bentónicos tradicionalmente reconocidas para la región. No obstante, existe un libre tránsito de organismos a lo largo de todo el Pacífico mexicano, es decir, no hay evidencia de verdaderas barreras biogeográficas que restrinjan el paso a los corales entre asociaciones faunísticas. Por otro lado, los constantes eventos de extinción local, causados por lo limitado de la distribución de algunas especies y por el tipo y frecuencia de la colonización transpacífica, modifican los procesos normales de sucesión comunitaria, ocasionando que el Pacífico mexicano sea una zona altamente dinámica desde el punto de vista de la fauna coralina.

Palabras clave: corales, Scleractinia, México, Pacífico oriental, biogeografía.

ABSTRACT

This paper presents a complete list of hermatypic coral species, analyzes the biodiversity levels and describes the biogeographic patterns of the group in the Mexican Pacific. The coral fauna of the Mexican Pacific consists of 23 species, which makes this region one of the highest in terms of specific richness within the tropical eastern Pacific. In general, the species are grouped in faunistic units that correspond to the traditional zoogeographic provinces recognized in the region. There is no evidence of effective biogeographic barriers throughout the Mexican Pacific region. Local extinction events, likely caused by the narrow distribution of some species, and perhaps due to the type and frequency of

transpacific colonizations, modify the normal processes of community succession, causing the Mexican Pacific to be a highly dynamic zone in terms of its coral fauna.

Key words: corals, Scleractinia, Mexico, eastern Pacific, biogeography.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los corales hermatípicos del Pacífico de México ha avanzado considerablemente en la última década (Reyes-Bonilla, 1993), sobre todo en lo relacionado con los aspectos de taxonomía y distribución geográfica de las especies. Las investigaciones previas indicaban que los corales estaban restringidos especialmente a la región del Golfo de California, aunque se sabía de su existencia en Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y las islas Revillagigedo (Durham y Barnard, 1952; Brand *et al.*, 1958; Greenfield *et al.*, 1970; Salcedo-Martínez *et al.*, 1988). De manera general, se coincidía en afirmar que en la costa mexicana había pocas especies (menos de 15) y que no existían arrecifes verdaderos (Anónimo, 1988). Sin embargo, estudios más recientes y detallados, conducidos luego en las mismas áreas, mostraron que se había subestimado de manera importante el número de formaciones coralinas, la riqueza de especies y la complejidad de esos sistemas biológicos (Brusca y Thomson, 1975; Reyes-Bonilla, 1993). Por ello, se ha hecho patente la necesidad de volver a evaluar la importancia de estas comunidades en el contexto del Pacífico mexicano.

Para ayudar a cubrir algunas de las mencionadas carencias en el conocimiento se llevó a cabo el presente estudio, cuyos objetivos principales son el de presentar el listado completo de las especies de corales hermatípicos, analizar los niveles de riqueza de especies en la región y describir los patrones generales de distribución geográfica del grupo en el Pacífico mexicano.

MÉTODOS

Obtención de la información

Los datos sobre la distribución geográfica de las especies de corales hermatípicos del

INTRODUCTION

The study of hermatypic corals of the Mexican Pacific has increased considerably in the last decade (Reyes-Bonilla, 1993), particularly in that related to the taxonomic aspects and geographic distribution of the species. Previous reports indicated that the corals were mainly restricted to the Gulf of California, even though their existence had been documented for Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca and the Revillagigedo Islands (Durham and Barnard, 1952; Brand *et al.*, 1958; Greenfield *et al.*, 1970; Salcedo-Martínez *et al.*, 1988). It was generally accepted that few species (less than 15) inhabited Mexican coasts and that there were no true reefs (Anonymous, 1988). However, more recent and detailed studies of these areas indicate that the number of coral formations, species richness and complexity of these biological systems have been greatly underestimated (Brusca and Thomson, 1975; Reyes-Bonilla, 1993) and, therefore, need to be reevaluated.

The purpose of this study is to provide some of this information. It includes the complete list of hermatypic coral species, analyzes the levels of species richness and describes their general patterns of geographic distribution in the Mexican Pacific.

METHODS

Collection of data

The data on the geographic distribution of hermatypic coral species of the Mexican Pacific were obtained from three sources: field work, review of the literature and consultations with specialists. The field work comprises information obtained from trips to more than 30 coral zones of the region (fig. 1), between 1986 and 1996. An extensive review of the published information was made, after it had been sorted and classified because many names in the

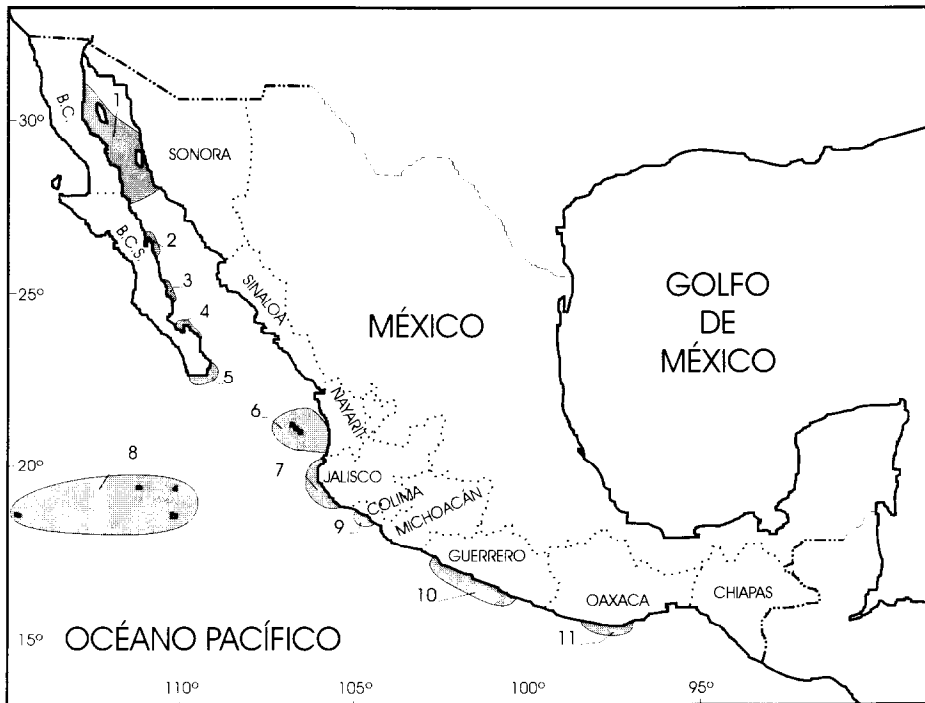


Figura 1. Mapa de la costa del Pacífico mexicano, señalando las zonas coralinas más importantes de la región. Clave: 1. Norte a centro del Golfo de California (30° a 27°N); 2. Bahía Concepción a Isla Coronados (26°N); 3. Isla del Carmen, Loreto y Bahía Agua Verde (25°N); 4. Isla San José, La Paz e Isla Cerralvo (24°N); 5. Cabo Pulmo a Cabo San Lucas (23°N); 6. Isla Jaltemba a Punta Mita; Isla Isabel a islas Mariás (20°N); 7. Bahía de Banderas a Bahía de Tenacatita (19°N); 8. Islas Revillagigedo (18°N); 9. Manzanillo (18°N); 10. Zihuatanejo a Acapulco (18° a 16°N); 11. Puerto Escondido a Huatulco (16° a 15°N).

Figure 1. Map of the Mexican Pacific coast, indicating the most important coralline areas of the region. Key: 1. Northern to central Gulf of California (30° to 27°N); 2. Concepción Bay to Coronados Island (26°N); 3. Carmen Island, Loreto and Agua Verde Bay (25°N); 4. San José Island, La Paz and Cerralvo Island (24°N); 5. Cabo Pulmo to Cabo San Lucas (23°N); 6. Jaltemba Island to Punta Mita; Isabel Island to Mariás Islands (20°N); 7. Banderas Bay to Tenacatita Bay (19°N); 8. Revillagigedo Islands (18°N); 9. Manzanillo (18°N); 10. Zihuatanejo to Acapulco (18° to 16°N); 11. Puerto Escondido to Huatulco (16° to 15°N).

Pacífico mexicano se obtuvieron de tres fuentes principales: trabajo de campo, revisión de la literatura y consultas con especialistas. En el primer caso, se conjuntó la información generada en visitas a más de 30 zonas coralinas de la región (fig. 1), llevadas a cabo entre 1986 y 1996. Posteriormente, se hizo una revisión exhaustiva de los datos publicados al respecto,

literature are now considered taxonomically invalid. The classifications of Wells (1983), Reyes-Bonilla (1992) and Glynn (1997) were used to standardize the nomenclature. Lastly, specialists from different institutions of Mexico, the United States and Australia were consulted to further sort and complete the local lists of the species so as to more precisely

realizándose una previa depuración y arreglo de la información, ya que en la literatura aparecen varios nombres que en la actualidad se consideran como taxonómicamente inválidos. Para homogeneizar la nomenclatura, se tomaron como bases las clasificaciones de Wells (1983), Reyes-Bonilla (1992) y Glynn (1997). Además, se hicieron consultas a especialistas de varias instituciones de México, Estados Unidos y Australia, con el fin de depurar y completar los listados locales de las especies y para precisar más detalladamente sus distribuciones geográficas en México.

Análisis

Una vez conocida la distribución de las especies en las diferentes zonas, se desarrolló una matriz de similitud entre localidades usando el índice de Jaccard. Posteriormente, los datos fueron relacionados mediante un dendrograma de agrupamiento, construido con la técnica de ligamiento promedio no ponderado UPGMA (Krebs, 1989).

Para estimar la tasa de cambio faunístico a lo largo de la zona costera del Pacífico mexicano, se empleó el índice de diversidad beta de Wilson y Shmida (1984), el cual señala la tasa de cambio cualitativo de especies a lo largo de un gradiente ecológico cualquiera, que en este caso fue la latitud. En el análisis se excluyeron las islas Revillagigedo, ya que el gradiente de condiciones oceanográficas de la costa (el cual fue la base conceptual para la comparación), pierde importancia en islas oceánicas que están muy alejadas del litoral. Por último, para detectar si existía algún patrón entre la riqueza de especies y algunos factores físicos de la región, se aplicaron correlaciones no paramétricas para todos los sitios de muestreo (coeficiente de Spearman; Zar, 1996). Los factores puestos a prueba fueron el área de la plataforma continental, el promedio anual de la temperatura superficial oceánica (entre 1958 y 1990) y la latitud. Cabe señalar que no se usaron análisis paramétricos, debido a que los datos no cumplieron los requisitos de normalidad ni homogeneidad de varianzas y, además, se trataba de variables cualitativas y cuantitativas (Zar, 1996). La información del área de plataforma se

indicate their geographic distribution in Mexico.

Analysis

Once the distribution of the species from the different areas was obtained, Jaccard's index was used to develop a similarity matrix among sites. The data were then correlated in a cluster dendrogram, with the unweighted pair group method using arithmetic averages (UPGMA) (Krebs, 1989).

The beta diversity index of Wilson and Shmida (1984) was used to estimate the faunal rate of change along the coastal zone of the Mexican Pacific; this indicates the qualitative rate of change of species along any ecological gradient, which in this case was latitude. The Revillagigedo Islands were excluded from the analysis, since the oceanographic-condition gradient (which was the conceptual base for the comparison) loses importance in ocean islands that are far from the littoral.

Nonparametric correlations (Spearman coefficient; Zar, 1996) were applied to all the sample sites to detect any patterns between species richness and some physical factors of the area. The factors tested were the area of the continental shelf, the average annual sea surface temperature (between 1958 and 1990) and latitude. It should be noted that parametric analyses were not used, since the data did not meet the requirements of normality nor homogeneity of variance, and they also contained qualitative and quantitative variables (Zar, 1996). Bathymetric maps from SPP (1982) were used to obtain information on the area of the shelf, which was calculated with Wise and Schopf's (1981) method. The temperature averages were obtained from the compact disc version of the Comprehensive Ocean Atmosphere Data Sets (COADS), using quadrants of 1° of latitude per side, centered on each coastal zone where coralline communities were recorded.

RESULTS

In the Mexican Pacific, 23 species of hermatypic corals, pertaining to six genera were recorded, most of which inhabit both the

consultó en las cartas batimétricas de SPP (1982) y se obtuvo a partir del método de Wise y Schopf (1981), mientras que los promedios de temperatura se tomaron de la base de datos para disco compacto Comprehensive Ocean Atmosphere Data Sets (COADS), a partir de cuadrantes de 1° de latitud de lado, centrados en cada zona costera donde fueron registradas comunidades coralinas.

RESULTADOS

En el Pacífico mexicano se han registrado 23 especies de corales hermatípicos, pertenecientes a seis géneros; la mayoría de los taxa habitan tanto en el Pacífico americano como en el Indopacífico (tabla 1). La zona de las islas Revillagigedo y Nayarit son las que presentaron la mayor riqueza de especies en el área de estudio (18 y 12 taxa, respectivamente). Se detectaron dos especies endémicas (*Porites sverdrupi* Durham, 1947 y *P. baueri* Squires, 1959), ambas habitando el Golfo de California o zonas aledañas. Además de ellas, otras ocho (todas colonizadoras del Indopacífico) muestran distribuciones restringidas, es decir, sólo han sido observadas en una o dos localidades de la costa mexicana (tabla 1), particularmente en las islas Revillagigedo o Oaxaca.

El dendrograma de agrupamiento mostró la presencia de dos grupos biogeográficos mayores en el Pacífico mexicano: la zona central y norte del Golfo de California, y el resto de la región. A su vez, esta porción quedó dividida en el Pacífico tropical (Colima, Jalisco y Guerrero) y el Golfo de California y áreas cercanas, incluyendo Oaxaca como sitio atípico (fig. 2). Por otro lado, la diversidad beta indicó que la tasa de cambio cualitativo entre localidades adyacentes fue relativamente alta (promedio de 0.28) y varió poco en la región (fig. 3). Los valores más altos se alcanzaron en Colima (18°N), Guerrero (17°N) y Oaxaca (15°N), y los más bajos en el sur del golfo.

Los análisis de correlación evidenciaron que, de manera general, el número de especies de corales en el Pacífico mexicano no estuvo relacionado significativamente con la latitud ($R_s = -0.26$; $P > 0.05$; $n = 11$), la temperatura superficial oceánica promedio ($R_s = 0.12$;

American and Indo-Pacific (table 1). The Revillagigedo Islands and Nayarit present the greatest species richness in the study area (18 and 12 taxa, respectively). Two endemic species were detected (*Porites sverdrupi* Durham, 1947 and *P. baueri* Squires, 1959), both inhabiting the Gulf of California or neighboring areas. In addition to these two, eight other species (all colonizers from the Indo-Pacific) show restricted distributions, i.e., they have been observed in only one or two locations along the Mexican coast (table 1), particularly the Revillagigedo Islands or Oaxaca.

The cluster dendrogram revealed the presence of two large biogeographic groups in the Mexican Pacific: the central and northern Gulf of California, and the rest of the region, which, in turn, was divided into the tropical Pacific (Colima, Jalisco and Guerrero) and the Gulf of California and neighboring areas, including Oaxaca as an atypical site (fig. 2). The beta diversity indicated that the qualitative rate of change between adjacent sites was relatively high (an average of 0.28) and varied little in the region (fig. 3). The highest values occurred in Colima (18°N), Guerrero (17°N) and Oaxaca (15°N), and the lowest in the southern gulf.

The correlation analysis showed that the number of coral species in the Mexican Pacific was, in general, not significantly correlated to latitude ($R_s = -0.26$; $P > 0.05$; $n = 11$), average sea surface temperature ($R_s = 0.12$, $P > 0.05$; $n = 11$) or shelf area ($R_s = -0.38$; $P > 0.05$; $n = 11$). This indicates that the number of coral species that inhabit a particular area is relatively independent of the physical factors considered here and that, in this sense, there are no obvious large-scale distribution patterns for the scleractinians of western Mexico.

DISCUSSION

The species richness of corals here recorded (23 taxa; table 1) is much greater than that presented in previous studies for the Mexican Pacific, which reported fewer than 15 species (Verrill, 1870; Durham, 1947; Durham and Barnard, 1952; Squires, 1959; Glynn and Wellington, 1983; Reyes-Bonilla, 1993; Hodgson, 1995). This difference is mainly due

$P > 0.05$; $n = 11$) o el área de plataforma ($R_s = -0.38$; $P > 0.05$; $n = 11$). Esto indica que el número de especies coralinas que habita una zona en particular es relativamente independiente de los factores físicos aquí considerados y que bajo esta perspectiva, no hay patrones obvios de distribución a gran escala en los scleractinios del occidente de México.

DISCUSIÓN

La riqueza de especies de corales aquí registrada (23 taxa; tabla 1) es mucho mayor que la presentada en cualquiera de las recopilaciones previas sobre el Pacífico mexicano, las cuales mencionaban menos de 15 especies (Verrill, 1870; Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959; Glynn y Wellington, 1983; Reyes-Bonilla, 1993; Hodgson, 1995). La diferencia se debe principalmente a los recientes hallazgos de especies del Indopacífico en las islas Revillagigedo y Oaxaca (Leyte-Morales, 1995a, 1996; Glynn *et al.*, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997).

A nivel regional, la zona de Costa Rica y Panamá era reconocida como la de mayor riqueza específica coralina en el Pacífico oriental, al presentar 23 y 21 especies, respectivamente (Guzmán y Cortés, 1993; Veron, 1995; López-Pérez, 1996). Los resultados del presente trabajo mostraron que el número total de especies en México es tan alto como el de aquellos países. No obstante, la diferencia en el área de plataforma entre ambos sitios (siendo mucho mayor la de México) remarca la conclusión de otros autores en el sentido de que en América Central se presentan las condiciones más adecuadas para el desarrollo coralino, dentro del Pacífico oriental (Glynn y Wellington, 1983; Cortés, 1997; Glynn, 1997).

De las especies registradas en México, cerca del 50% presenta una distribución geográfica muy restringida al ocupar sólo de una a tres de las áreas estudiadas (tabla 1). En su mayoría, tales taxa no son endémicos sino colonizadores recientes desde el Indopacífico y aún ocupan áreas limitadas en el país (principalmente insulares). En adición, sus abundancias locales

to recent reports of Indo-Pacific species at the Revillagigedo Islands and Oaxaca (Leyte-Morales, 1995a, 1996; Glynn *et al.*, 1996; Ketchum and Reyes-Bonilla, 1997; Glynn and Leyte-Morales, 1997).

At a regional level, Costa Rica and Panama were recognized as having the greatest specific coralline richness in the eastern Pacific, with 23 and 21 species, respectively (Guzmán and Cortés, 1993; Veron, 1995; López-Pérez, 1996). The results of this study show that the total number of species in Mexico is just as high as in those countries. However, the difference in shelf area between them (that of Mexico is much greater) emphasizes the conclusion of other authors in the sense that, within the eastern Pacific, Central America has the most appropriate conditions for coral development (Glynn and Wellington, 1983; Cortés, 1997; Glynn, 1997).

Of the species recorded for Mexico, close to 50% have a restricted geographic distribution, occupying only between one and three of the areas studied (table 1). Most of these taxa are not endemic, but rather are recent colonizers from the Indo-Pacific, and still occupy limited areas in the country (mainly islands). Furthermore, their local abundances are low (Reyes-Bonilla, 1993; Ketchum and Reyes-Bonilla, 1997; Glynn and Leyte-Morales, 1997), which, from an ecological standpoint, indicates that these species are of little importance to the reef communities of the Mexican Pacific. Corals of limited distribution inhabit in particular the Revillagigedo Islands and Oaxaca (table 1), possibly because these areas serve as routes to Mexico for species from other biogeographic regions (López-Pérez, 1996; Ketchum and Reyes-Bonilla, 1997). In both areas, the small population size of these species makes them susceptible to local extinctions (Stanley, 1987). These types of events are common in marginal zones of coralline development world-wide (Veron, 1995) and are particularly well documented for the eastern Pacific (Guzmán and Cortés, 1993; Glynn, 1994). It is very probable that the list of species from western Mexico presented here will be modified within a relatively short time-period

Tabla 1. Distribución geográfica de los corales hermatípicos del Pacífico mexicano. La clave de las zonas se presenta en la figura 1. (*) Taxa colonizadores del Indopacífico.

Table 1. Geographic distribution of the hermatypic corals of the Mexican Pacific. The key to the zones is presented in figure 1. (*) Colonizing taxa from the Indo-Pacific.

Especies	Zona											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Pocillopora capitata</i> Verrill, 1864			X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. damicornis</i> (Linnaeus, 1758) (*)			X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. eydouxi</i> Milne Edwards y Haime, 1860 (*)								X			X	
<i>P. meandrina</i> Dana, 1846 (*)			X	X	X	X	X	X			X	
<i>P. verrucosa</i> (Ellis y Solander, 1786) (*)		X	X	X	X	X		X	X		X	
<i>Porites australiensis</i> Vaughan, 1918 (*)								X				
<i>P. baueri</i> Squires, 1959						X						
<i>P. lichen</i> Dana, 1846 (*)								X				
<i>P. lobata</i> Dana, 1846 (*)						X	X	X	X			
<i>P. lutea</i> Milne Edwards y Haime, 1860 (*)								X				
<i>P. panamensis</i> Verrill, 1866	X	X	X	X	X	X		X		X	X	
<i>P. sverdrupi</i> Durham, 1947	X	X	X									
<i>Psammocora brighami</i> Vaughan, 1907 (*)				X	X							
<i>P. stellata</i> (Verrill, 1868) (*)				X	X	X		X				
<i>P. superficialis</i> Gardiner, 1898 (*)						X	X	X				
<i>Pavona clavus</i> (Dana, 1846) (*)				X	X		X	X	X		X	
<i>P. gigantea</i> Verrill, 1869		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. maldivensis</i> (Gardiner, 1905) (*)								X				
<i>P. minuta</i> Wells, 1954 (*)								X				
<i>P. varians</i> Verrill, 1864 (*)								X			X	
<i>Gardineroseris planulata</i> Dana, 1846 (*)												X
<i>Fungia curvata</i> Hoeksema, 1989 (*)			X	X	X	X		X				
<i>F. distorta</i> Michelin, 1842 (*)			X	X	X	X						
Total	2	4	9	11	11	12	7	18	6	4	10	

son bajas (Reyes-Bonilla, 1993; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997), lo que señala que desde el punto de vista ecológico, esas especies pueden ser consideradas como poco importantes en las comunidades arrecifales del Pacífico mexicano. Los corales de distribución limitada habitan en particular las islas Revillagigedo y Oaxaca (tabla 1), posiblemente debido a que tales sitios representan las dos vías de entrada a México de especies provenientes de otras regiones biogeográficas (López-Pérez, 1996; Ketchum y

(decades), mainly due to the constant local colonization and extinction ("extirpation"). Considering that around 30% of the species recorded for the Mexican Pacific may disappear because of their small population size, and that at the same time an undetermined number may be colonizing these coasts, it is possible that the coralline communities of the region are in a state of faunal disequilibrium (*sensu* McArthur and Wilson, 1963), and that they have still not reached a stable level of specific richness (Cornell, 1993).

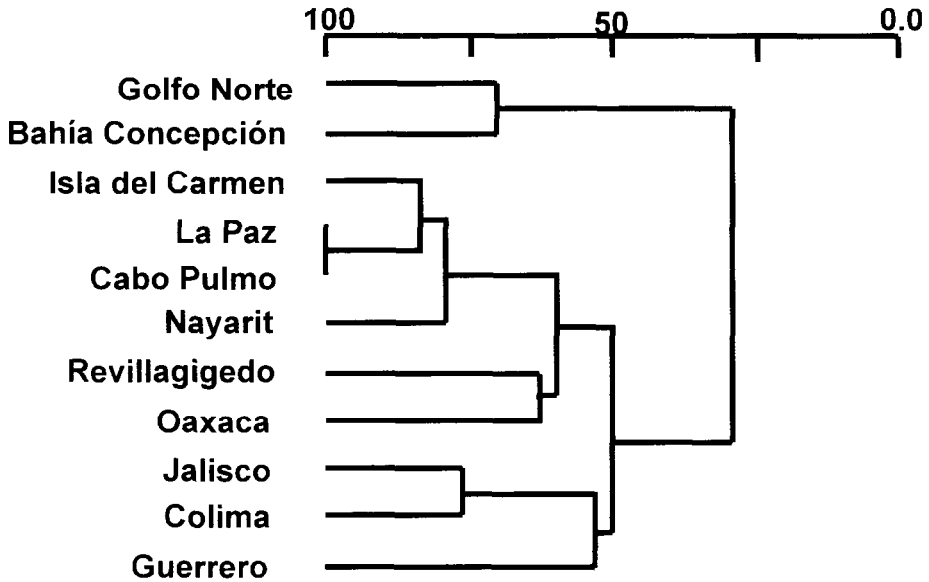


Figura 2. Dendrograma de agrupamiento de las comunidades coralinas del Pacífico mexicano.
Figure 2. Cluster dendrogram of the coral communities of the Mexican Pacific.

Reyes-Bonilla, 1997). En ambos lugares, el pequeño tamaño poblacional de esas especies hace que estén propensas a sufrir extinciones locales (Stanley, 1987). Eventos de este tipo son comunes en zonas marginales de desarrollo coralino a nivel mundial (Veron, 1995) y han sido particularmente bien documentados en el Pacífico oriental (Guzmán y Cortés, 1993; Glynn, 1994). Por ello, es muy probable que el listado de especies del occidente de México aquí presentado tienda a modificarse en escalas de tiempo relativamente cortas (décadas), debido principalmente a la constante colonización y extinción ("extirpación") local. Considerando que alrededor del 30% de las especies registradas en el Pacífico mexicano pueden estar propensas a desaparecer por su pequeño tamaño poblacional, mientras que al mismo tiempo un número no determinado puede estar colonizando estas costas, es posible que las comunidades coralinas de la región se encuentren en un estado de desequilibrio faunístico (*sensu* McArthur y Wilson, 1963), donde aún no debe haberse alcanzado un nivel estable de riqueza específica (Cornell, 1993).

The dendrogram (fig. 2) shows that there is relative faunal homogeneity with regard to the corals of the Mexican Pacific, except in the northern Gulf of California. This difference appears because only two species of *Porites* inhabit the head of the gulf, and they are well adapted to extreme annual changes in salinity, sea surface temperature, water transparency, etc. (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1993).

The other divisions of the dendrogram (fig. 2) correspond to two traditionally-recognized zoogeographic provinces (Brusca and Wallerstein, 1979): the Cortezian (from the central gulf to Nayarit) and the Mexican (from Jalisco to Guerrero). The Revillagigedo Islands and Oaxaca form a separate group. A general analysis of the coral communities of the tropical eastern Pacific (López-Pérez, 1996) revealed that these areas are qualitatively more similar to those found on the coasts of Central and South America (from Costa Rica to Ecuador). This great similarity is due to the common occurrence of several colonizing species from the Indo-Pacific that do not inhabit the rest of the tropical Mexican Pacific or the Gulf of

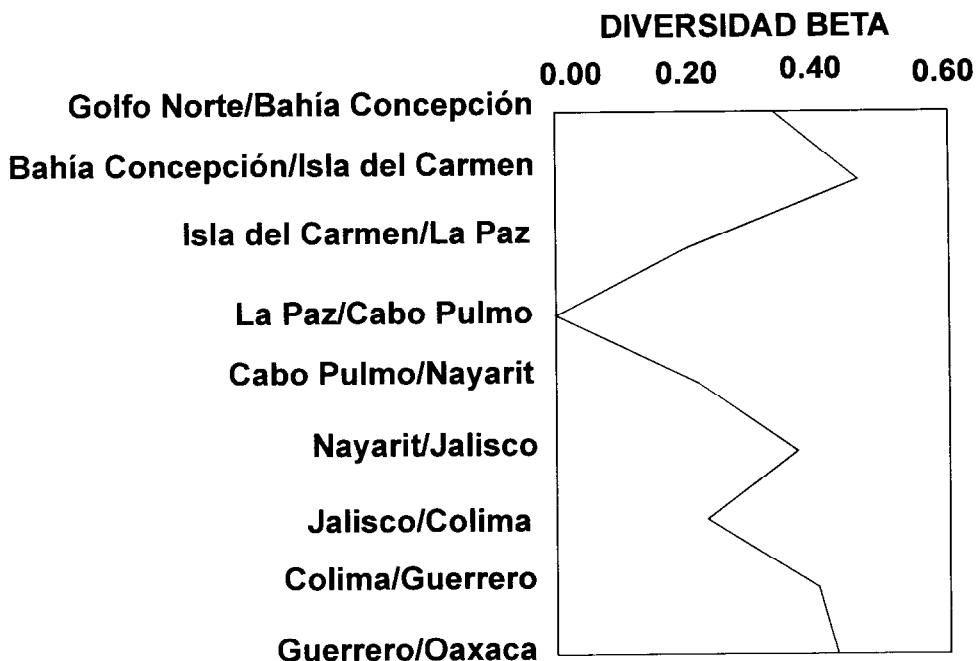


Figura 3. Valores del índice de diversidad beta calculados a partir de la semejanza cualitativa en la fauna coralina encontrada en localidades adyacentes de la costa del Pacífico mexicano.

Figure 3. Values of the beta diversity index calculated from the qualitative similarity of the coralline fauna found in areas off the Mexican Pacific coast.

El dendrograma de agrupamiento (fig. 2) mostró que en el Pacífico mexicano existe una relativa homogeneidad faunística en relación con los corales, exceptuando la zona norte del Golfo de California. Esta diferencia se debe a que en la cabecera del golfo habitan sólo dos especies de *Porites*, las cuales están bien adaptadas a soportar cambios anuales extremos en la salinidad, la temperatura superficial oceánica, la transparencia del agua, etc. (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1993).

Las otras divisiones del dendrograma (fig. 2) corresponden a dos provincias zoogeográficas tradicionalmente reconocidas (Brusca y Wallerstein, 1979): la Corteziana (del centro del golfo a Nayarit) y la Mexicana (de Jalisco a Guerrero). La región de las islas Revillagigedo junto con Oaxaca forma un grupo separado del resto. Un análisis general de las comunidades coralinas del Pacífico oriental tropical

California, such as: *Pocillopora eydouxi*, *Gardineroseris planulata*, *Psammocora superficialis*, *Pavona maldivensis* and *P. varians* (Leyte-Morales, 1996; Ketchum and Reyes-Bonilla, 1997; Glynn and Leyte-Morales, 1997) (table 1).

The beta diversity index indicated that the qualitative rate of change is relatively stable along the Mexican Pacific coast, with only one marked decrease close to the mouth of the Gulf of California (fig. 3). The area encompassing the states of Colima (18°N), Guerrero (17°N) and Oaxaca (15°N) presents the highest values of the index, primarily due to the different types of species in each area, the occurrence of some species from Central America that have colonized southern Mexico, and the presence of barriers that restrict the transport and development of coralline larvae, such as the large strip of sandy coasts that separate each coralline

(López-Pérez, 1996) mostró que tales localidades son cualitativamente más afines a aquellas que se encuentran en las costas de América Central y del Sur (de Costa Rica a Ecuador). La mayor semejanza se debe a la presencia común de varias especies colonizadoras del Indopacífico, las cuales no habitan en el resto del Pacífico tropical mexicano o en el Golfo de California, como por ejemplo: *Pocillopora eydouxi*, *Gardineroseris planulata*, *Psammocora superficialis*, *Pavona maldivensis* y *P. varians* (Leyte-Morales, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997) (tabla 1).

El índice de diversidad beta mostró que a lo largo de la costa del Pacífico mexicano la tasa de cambio cualitativo es relativamente estable, apareciendo sólo una disminución marcada cerca de la boca del Golfo de California (fig. 3). La región que abarca los estados de Colima (18°N), Guerrero (17°N) y Oaxaca (15°N) posee los valores más altos del índice, lo cual se debe primordialmente a la diferencia en el tipo de especies en cada localidad y a la ya mencionada presencia de algunas especies que han colonizado el sur de México desde América Central, y a la presencia de filtros que restringen el transporte y establecimiento de larvas coralinas, tales como la gran franja de costas arenosas que separa cada zona coralina (Reyes-Bonilla, 1993; Hendrickx, 1995). Sin embargo, no puede hablarse de la existencia de una verdadera barrera biogeográfica para el grupo en el Pacífico tropical mexicano, ya que muchas especies habitan simultáneamente ambos lados de esta región e incluso parecen haber colonizado el sur, hasta Panamá, luego de la mortalidad coralina masiva causada por el evento de El Niño de 1982–83 (Glynn, 1994, 1997).

La falta de significancia en el análisis de correlación entre el número de especies y la latitud, la temperatura superficial oceánica y el área de plataforma, es algo fuera de lo común, ya que esos factores son los más utilizados para explicar los patrones de distribución geográfica de los corales del Atlántico e Indopacífico (Veron y Minchin, 1992; Veron, 1995). La carencia de relación indica que, como se dijo, la fauna de corales del Pacífico mexicano presenta

zone (Reyes-Bonilla, 1993; Hendrickx, 1995). However, there is no real biogeographic barrier for the species of the tropical Mexican Pacific, since many of them simultaneously inhabit both sides of this region, and apparently have colonized the southern region, reaching Panama, after the massive coralline mortality caused by the 1982–83 El Niño event (Glynn, 1994, 1997).

The lack of significant correlation between the number of species and latitude, sea surface temperature and shelf area is unusual, since these are the factors most often used to describe the geographic distribution patterns of corals from the Atlantic and Indo-Pacific (Veron and Minchin, 1992; Veron, 1995). This lack of correlation indicates that the coral fauna of the Mexican Pacific is highly dynamic, in part as a result of local extinctions ("extirpations") and the colonizations that are occurring; e.g., the disappearance of *Porites sverdrupi* from the southern Gulf of California and Mariás Islands (Reyes-Bonilla, 1993), the arrival of *P. lutea* to Nayarit and Jalisco, as well as the arrival of Indo-Pacific species to the Revillagigedo Islands (Reyes-Bonilla *et al.*, in press). The fact that these species are entering through two different routes (Ketchum and Reyes-Bonilla, 1997) and that this process, geologically speaking, is relatively recent (Colgan, 1990; López-Pérez, 1996), disrupts the "normal" gradients of richness and may hinder the expected development of the processes of community succession and species arrangement, because of their adaptation to different ecological gradients.

In conclusion, the coral fauna of western Mexico consists of 23 species, which ranks this region among those of greatest richness in the tropical eastern Pacific. In general, the species form faunistic units that conform to the recognized provincial patterns in the region; however, there is no evidence of real biogeographic barriers for the group in the tropical Mexican Pacific. The events of local extinction (potential and factual), caused by the limited distribution of some species, and the sources and frequency of transpacific colonization may alter the normal processes of community

una alta dinámica, causada en parte por las extinciones locales ("extirpaciones") y las colonizaciones que se están llevando a cabo; e.g., la desaparición de *Porites sverdrupi* del sur del Golfo de California e islas Mariás (Reyes-Bonilla, 1993), la entrada de *P. lutea* a Nayarit y Jalisco, además de la llegada de especies del Indopacífico a las islas Revillagigedo (Reyes-Bonilla *et al.*, en prensa). El hecho de que la llegada de las especies se está conduciendo por dos rutas diferentes (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997) y lo reciente de este proceso, geológicamente hablando (Colgan, 1990; López-Pérez, 1996), perturba los gradientes "normales" de riqueza y debe dificultar el establecimiento esperado de los procesos de sucesión comunitaria y arreglo de las especies, como resultado de su adaptación a distintos gradientes ecológicos.

En conclusión, la fauna coralina del occidente de México consta de 23 especies, por lo que la región está entre las de mayor riqueza en el Pacífico oriental tropical. De manera general, las especies forman unidades faunísticas que se apegan a los patrones provinciales reconocidos en la región; sin embargo, no hay evidencia de verdaderas barreras biogeográficas para el grupo en el Pacífico tropical mexicano. Los eventos de extinción local (potenciales y factuales), causados por lo limitado de la distribución de algunas especies, y las fuentes y frecuencia de colonización transpacífica, deben alterar los procesos normales de sucesión comunitaria, haciendo actualmente al Pacífico mexicano una zona inestable desde el punto de vista de la fauna coralina.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con la colaboración de un gran número de personas de varias instituciones de investigación y educación superior de México. En particular, agradecemos el apoyo logístico para el trabajo de campo otorgado por O. Arizpe (UABCS, La Paz), L.E. Calderón (CICESE, Ensenada), J.D. Carriquiry (UABC, Ensenada) y G. Leyte (Universidad del Mar, Puerto Ángel); los comentarios sobre el manuscrito de tres revisores anónimos; y el apoyo otorgado por CONABIO (FB342/H337/96).

succession, making the Mexican Pacific an unstable zone for coralline fauna.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many people from several research institutions and universities in Mexico helped with this study. We thank O. Arizpe (UABCS, La Paz), L.E. Calderón (CICESE, Ensenada), J.D. Carriquiry (UABC, Ensenada) and G. Leyte (Universidad del Mar, Puerto Ángel) for logistical support during the field work; three anonymous reviewers for their comments on the manuscript; and CONABIO for financial support (FB342/H337/96).

English translation by Jennifer Davis.

REFERENCIAS

- Anónimo (1988). Coral Reefs of the World. Vol. 1. Atlantic and Eastern Pacific. IUCN Publications, Cambridge, 373 pp.
- Brand, D.D., Guzmán-Rivas, P. and González-Pérez, A. (1958). Coastal Studies of Southwest Mexico. Department of Geography, University of Texas, Austin, 205 pp.
- Brusca, R.C. and Thomson, D.A. (1975). Pulmo reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 2(2): 37-53.
- Brusca, R.C. and Wallerstein, B.R. (1979). Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific with a review of shallow-water zoogeography for the region. *Bull. Biol. Soc. Washington*, 3: 67-105.
- Carriquiry, J.D. y Reyes-Bonilla, H. (1997). Comunidades coralinas de la costa de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 23: 227-248.
- Colgan, M.W. (1990). El Niño and the history of eastern Pacific reef building. In: P.W. Glynn (ed.), *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Oceanographic Ser. 52, Amsterdam, pp. 183-232.
- Cornell, H.V. (1993). Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: R.R. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 243-252.

- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. Proc. 8th International Coral Reef Symp., Panama, 1: 429-434.
- Durham, J.W. (1947). Corals from the Gulf of California and the north Pacific coast of America. Geol. Soc. America Mem., 20: 1-69.
- Durham, J.W. and Barnard, J.L. (1952). Stony corals of the eastern Pacific collected by the Velero III and Velero IV. Allan Hancock Pacific Exped., 16: 1-110.
- Glynn, P.W. (1994). State of the coral reefs in the Galapagos Islands: natural versus anthropogenic impacts. Mar. Pollut. Bull., 29: 131-140.
- Glynn, P.W. (1997). Eastern Pacific reef coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. Proc. 8th International Coral Reef Symp., Panama, 1: 371-378.
- Glynn, P.W. and Wellington, G.M. (1983). Corals and coral reefs of the Galapagos Islands. Univ. California Press, Berkeley, 330 pp.
- Glynn, P.W. and Leyte-Morales, G.E. (1997). Coral reefs of Huatulco, west Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. Rev. Biol. Trop., 45: 1033-1048.
- Glynn, P.W., Veron, J.E.N. and Wellington, G.M. (1996). Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. Coral Reefs, 15: 71-99.
- Greenfield, D.M., Hensley, D., Wiley, J.W. and Ross, S.T. (1970). The Isla Jaltemba coral formation and its zoogeographical significance. Copeia, 1: 180-181.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico oriental: revisión y perspectivas. Rev. Biol. Trop., 41: 535-557.
- Hendrickx, M. (1995). Introducción. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Vol. 1. Plantas e invertebrados. FAO, Roma, pp. 1-7.
- Hodgson, G. (1995). Corales pétreos marinos. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Vol. 1. Plantas e invertebrados. FAO, Roma, pp. 83-99.
- Ketchum, J.T. and Reyes-Bonilla, H. (1997). Biogeography of hermatypic corals of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. Proc. 8th International Coral Reef Symp., Panama, 1: 471-476.
- Krebs, C.J. (1989). Ecological Methodology. Harper-Collins, New York, 654 pp.
- Leyte-Morales, G.E. (1995a). Primer registro de *Gardineroseris planulata* (Dana, 1846) (Anthozoa: Scleractinia) en México. Resúmenes XIII Congreso Nacional de Zoología, UMSNH, Morelia, pp. 162-163.
- Leyte-Morales, G.E. (1995b). Zonas coralinas de la costa de Oaxaca. Resúmenes XIII Congreso Nacional de Zoología, UMSNH, Morelia, pp. 68-69.
- Leyte-Morales, G.E. (1996). The coral communities of Oaxaca, Mexico. Abstracts 8th International Coral Reef Symp., Panama, p. 117.
- López-Pérez, A. (1996). Biogeografía histórica de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico oriental tropical. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 144 pp.
- López-Urriarte, E. y Pérez-Vivar, T.L. (1995). Corales (Scleractinia) de las costas de Jalisco y Colima. Resultados preliminares. Resúmenes XIII Congreso Nacional de Zoología, UMSNH, Morelia, p. 71.
- McArthur, R.H. and Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular biogeography. Evolution, 17: 373-387.
- Palmer, R.H. (1928). Fossils and recent corals and coral reefs of western Mexico. Proc. Am. Philosophical Soc., Philadelphia, 67: 21-37.
- Reyes-Bonilla, H. (1992). New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, with an historical and biogeographical discussion. J. Nat. Hist., 26: 1163-1175.
- Reyes-Bonilla, H. (1993). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos del Pacífico de México. En: S.J. Salazar Vallejo y N.E. González (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México, CONABIO/ CIQRO, Chetumal, pp. 202-227.
- Reyes-Bonilla, H. and Carriquiry, J.D. (1994). Range extension of *Psammodora superficialis* (Scleractinia: Thamnasteriidae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Rev. Biol. Trop., 42: 383-384.
- Reyes-Bonilla, H., Pérez-Vivar, T.L. y Ketchum-Mejía, J. Distribución y aspectos ecológicos de *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico de México. Rev. Biol. Trop., 45 (en prensa).
- Salcedo-Martínez, S., Green, G., Gamboa-Contreras, A. y Gómez, P. (1988). Inventario de macroalgas

- y macroinvertebrados béticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales Inst. Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 15: 73–96.
- SPP (1982). Cartas batimétricas CB-002, CB-005, CB-006, CB-007, CB-008. Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- Squires, D.F. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 118: 370–431.
- Stanley, S.M. (1987). *Extinction*. W.H. Freeman, New York, 242 pp.
- Veron, J.E.N. (1995). *Corals in Space and Time*. Comstock/Cornell, Ithaca, 321 pp.
- Veron, J.E.N. and Minchin, P.R. (1992). Correlations between sea surface temperature, circulation patterns and the distribution of hermatypic corals of Japan. *Cont. Shelf Res.*, 12: 835–857.
- Verrill, A.E. (1870). Geographical distribution of the polyps and corals of the west coast of America. *Trans. Connecticut Acad. Arts and Sciences*, 1: 558–567.
- Wells, J.W. (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galapagos Islands. In: P.W. Glynn and G.M. Wellington (eds.), *Corals and Coral Reefs of the Galapagos Islands*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 212–295.
- Wilson, M.V. and Shmida, A. (1984). Measuring with beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72: 1055–1064.
- Wise, K.P. and Schopf, T.J.M. (1981). Was marine faunal diversity in the Pleistocene affected by changes in sea level? *Paleobiology*, 7: 394–399.
- Zar, J.L. (1996). *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall, New Jersey, 945 pp.

APÉNDICE 1: Referencias más importantes por región o estado
APPENDIX 1: Most important references by region or state

Localidad	Referencia
Golfo de California	Verrill, 1870; Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1992, 1993
Islas Marías y Nayarit	Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959; Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997
Jalisco	Durham y Barnard, 1952; López-Urriarte y Pérez-Vivar, 1995
Islas Revillagigedo y Colima	Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; López-Urriarte y Pérez-Vivar, 1995; Glynn <i>et al.</i> , 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997
Michoacán	Brand <i>et al.</i> , 1958
Guerrero	Verrill, 1870; Salcedo Martínez <i>et al.</i> , 1988
Oaxaca	Palmer, 1928; Leyte-Morales 1995a, b, 1996; Glynn y Leyte-Morales, 1997
General	Verrill, 1870; Durham y Barnard, 1952; Reyes-Bonilla, 1993; Glynn, 1997