

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

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

Héctor Reyes-Bonilla⁺

Gabriela Cruz-Piñón⁺⁺

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

Recibido en mayo de 1999; aceptado en junio de 2000

RESUMEN

Los corales pétreos presentan características ecológicas distintivas que se reflejan en su habilidad para construir arrecifes (hermatípicos) o no (ahermatípicos). El objetivo de este trabajo fue sistematizar y analizar registros de literatura y museo de las especies ahermatípicas del occidente del país, para conocer sus principales patrones de distribución geográfica. Se encontraron 37 especies, pertenecientes a 25 géneros y 8 familias, riqueza en la costa occidental de América sólo comparable con la observada en las islas Galápagos y zonas adyacentes. La mayoría de los ahermatípicos tienen amplia distribución y la fauna mexicana está dominada por especies del Pacífico oriental (67%), cosmopolitas (16%) y del Indopacífico (8%). Estos porcentajes difieren notablemente de los registrados para corales hermatípicos (casi todos de origen Indopacífico) y pueden indicar que los procesos de extinción y recolonización por la cual pasaron los corales arrecifales luego del Pleistoceno no influyeron mucho en las especies de agua más profunda. Los análisis de ordenación evidenciaron que el área estudiada está dividida en tres partes: la costa oeste de la península de Baja California (23° a 32°N), el Golfo de California (23° a 31°N) y el Pacífico tropical mexicano (14° a 22°N), arreglo semejante al presentado por muchos grupos típicos de aguas someras. Se encontró una correlación positiva entre la riqueza de especies y la temperatura superficial promedio, y negativa entre la riqueza de especies, la latitud y el ámbito anual de fluctuación de la temperatura, lo cual explica por qué hubo mayor riqueza específica en el sur del Pacífico mexicano que en el resto de las zonas analizadas.

Palabras clave: corales ahermatípicos, corales azooxantelados, Scleractinia, México, Pacífico oriental.

⁺ Dirección actual: University of Miami, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Division of Marine Biology and Fisheries, 4600 Rickenbacker Causeway, Miami, FL 33149, USA; E-mail: hreyes@rsmas.miami.edu.

⁺⁺ Dirección actual: El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Ecología Acuática, carretera Chetumal-Bacalar Km 2, Zona Industrial No. 2, Apartado postal 424, Chetumal, C.P. 77049, Quintana Roo, México.

ABSTRACT

Stony corals have distinct ecological characteristics that are reflected in their ability to build reefs (hermatypic) or not (ahermatypic). The objective of this work was to systematize and analyze the literature and museum records of ahermatypic species of the west coast of Mexico, in order to determine their main patterns of geographical distribution. A total of 37 species were found, consisting of 25 genera and 8 families, a richness on the west coast of America comparable only to that found on the Galapagos Islands and adjacent zones. Most ahermatypic corals have a wide distribution and the Mexican fauna is dominated by eastern Pacific (67%), cosmopolitan (14%) and Indo-Pacific (8%) species. These percentages are noticeably different from the ones recorded for hermatypic corals (almost all of Indo-Pacific origin), and may indicate that the processes of extinction and recolonization undergone by the reef corals after the Pleistocene did not influence the coral species of deeper waters as much. Ordination analyses revealed that the study area is divided into three parts: the west coast of the Baja California peninsula (23° to 32°N), the Gulf of California (23° to 31°N) and the tropical Mexican Pacific (14° to 22°N), a similar arrangement to that shown by other typical shallow-water groups. A positive correlation between species richness and mean sea surface temperature was found, as well as negative correlations among species richness, latitude and the annual surface temperature range, which explains why there was a higher species richness in the southern Mexican Pacific than in the rest of the zones analyzed.

Key words: ahermatypic corals, azooxanthellate corals, Scleractinia, Mexico, eastern Pacific.

INTRODUCCIÓN

Los corales pétreos, pertenecientes al Orden Scleractinia Bourne, 1900, son un grupo monofilético que, sin embargo, se caracteriza por presentar dos variedades ecológicas muy diferentes entre sí. Existen los corales de aguas someras, hermatípicos o zooxantelados, que son reconocidos por formar grandes estructuras arrecifales en los trópicos y, secundariamente, por su asociación simbiótica con dinoflagelados llamados zooxantelas, los que translocan nutrientes a los pólipos coralinos y los ayudan a depositar carbonato de calcio en grandes cantidades (Veron, 1995). Además de ellos, hay especies que no construyen arrecifes y que se asocian facultativamente con las zooxantelas o definitivamente son independientes de ellas, llamados corales ahermatípicos o azooxantelados (Wells, 1956; Schuhmacher y Zibrowius, 1985). Estos corales generalmente no requieren de la luz solar para sobrevivir, sino que capturan plancton como alimento, y gracias a tales

INTRODUCTION

Stony corals of the Order Scleractinia Bourne, 1900, are monophyletic, but present two very different ecological varieties. There are shallow-water corals, hermatypic or zooxanthellate, that are known for the large reefs they form in the tropics and, incidentally, for their symbiotic association with dinoflagellates, called zooxanthellae, which transport nutrients to the coralline polyps and help them deposit large amounts of calcium carbonate (Veron, 1995). The other species, called ahermatypic or azooxanthellate corals, do not build reefs and associate facultatively with zooxanthellae or are completely independent of them (Wells, 1956; Schuhmacher and Zibrowius, 1985). These corals generally do not require sunlight to survive, but rather capture plankton for food and, therefore, can inhabit much greater depths (more than 6000 m) and latitudes as high as the polar regions (Bythell, 1986; Cairns, 1982, 1994).

características pueden habitar a mucha mayor profundidad (hasta más de 6000 m) y en latitudes tan altas como los círculos polares (Bythell, 1986; Cairns, 1982, 1994).

La literatura sobre corales ahermatípicos es limitada debido a la dificultad que representa el obtener y observar a estos organismos en su medio natural (Fricke y Hottinger, 1983). Sin embargo, el uso de buceo autónomo, de barcos oceanográficos y de sumergibles ha permitido incrementar nuestro conocimiento acerca de este grupo en las últimas décadas (Cairns, 1994). Una de las zonas donde la fauna de corales ahermatípicos está mejor caracterizada es el Pacífico oriental (Verrill, 1870; Durham, 1947; Cairns, 1991), y en particular existen varios trabajos que se han llevado a cabo en el Pacífico mexicano o hacen referencia directa al área. Estas últimas han presentado registros de nuevas especies, inventarios faunísticos locales y regionales, revisiones taxonómicas y claves de identificación (Verrill, 1868, 1870; Durham, 1947, 1966; Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959; Parker, 1964; Wells, 1982, 1988; Wilson, 1990, 1996; Cairns, 1994; Bautista-Romero *et al.*, 1994; Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a, b; Cruz-Piñón y Reyes-Bonilla, 1999). Por otro lado, recientemente se han elaborado algunos estudios acerca de la biogeografía y ecología de este tipo de corales en México, pero se limitan a la publicación de ampliaciones de ámbitos de distribución geográfica de algunas especies y observaciones generales (Horta-Puga y Carricart-Ganivet, 1993; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a); hasta el momento no se ha realizado un trabajo que integre la información referente a la distribución del grupo en México, ni se ha analizado la influencia de factores oceanográficos sobre su distribución.

Por todo lo anterior, vemos que es necesario recabar los datos existentes sobre las comunidades de corales ahermatípicos del occidente de México y organizarlos para llevar a cabo

The literature on ahermatypic corals is scarce, due to the difficulty of obtaining and observing these organisms in their natural habitat (Fricke and Hottinger, 1983). However, the availability of scuba gear, oceanographic ships and submarines has helped to contribute to our knowledge of this group in the last decades (Cairns, 1994). The eastern Pacific is one of the areas for which ahermatypic corals are better described (Verrill, 1870; Durham, 1947; Cairns, 1991). There are many works that have been conducted in the Mexican Pacific or make a direct reference to the area. These works present records of new species, local and regional faunistic checklists, taxonomic revisions and identification keys (Verrill, 1868, 1870; Durham, 1947, 1966; Durham and Barnard, 1952; Squires, 1959; Parker, 1964; Wells, 1982, 1988; Wilson, 1990, 1996; Cairns, 1994; Bautista-Romero *et al.*, 1994; Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a, b; Cruz-Piñón and Reyes-Bonilla, 1999). There are some recent studies on the biogeography and ecology of this coral in Mexico, but they only report extensions of geographic distribution of some species and general observations (Horta-Puga and Carricart-Ganivet, 1993; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a). To date, no study has been conducted that integrates information on the distribution of this group in Mexico or analyzes the influence of oceanographic factors on its distribution.

For these reasons, we felt it was necessary to gather data on the ahermatypic coral communities of western Mexico and organize them in order to carry out a review that reflects the available records, and with these analyze the patterns of geographic distribution of the species in order to increase our knowledge of this group.

una revisión en la que se contemplen los registros disponibles y con ellos se puedan analizar los patrones de distribución geográfica de las especies, como un medio para incrementar el conocimiento sobre este grupo.

MÉTODOS

Obtención de la información

Los datos sobre la distribución geográfica de las especies de corales ahermatípicos que se utilizaron para este trabajo fueron obtenidos de tres fuentes: recopilación exhaustiva de la literatura correspondiente a los corales ahermatípicos del Pacífico mexicano, revisión de materiales en instituciones de México y los Estados Unidos (siendo las más importantes los museos de Historia Natural de Los Angeles; de Paleontología de la Universidad de California, Berkeley; de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur; y la Colección Allan Hancock, Los Angeles), y consulta con especialistas del Instituto Smithsonian, Washington, D.C., y de la Universidad de Miami. Esta información fue depurada y arreglada ya que en la literatura y las colecciones aparecen nombres que actualmente se consideran taxonómicamente inválidos. Para homogeneizar la nomenclatura se tomaron como base las clasificaciones y sinonimias propuestas por Squires (1959), Wells (1983) y Cairns (1991, 1994). Por último, se anotaron los registros de las especies en secciones de 2° de latitud, iniciando con los 14°N y terminando en los 33°N, con el fin de cubrir totalmente la costa oeste de México (fig.1). La mayoría de las especies no presentaba registro continuo en el área de estudio; en estos casos, se extrapolaba su presencia con base en los puntos extremos de ocurrencia. Esta estrategia puede llegar a sobrestimar la verdadera área de distribución de un taxón (Brown *et al.*, 1996); sin embargo, ha sido la más usada

METHODS

Collection of data

The data on the geographic distribution of the ahermatypic coral species used in this study were obtained from three sources: an exhaustive recompilation of the literature on the ahermatypic corals of the Mexican Pacific, a review of materials from Mexican and American institutions (the most important were the Natural History Museum of Los Angeles County; the Museum of Paleontology of the University of California, Berkeley; the Natural History Museum of the Universidad Autónoma de Baja California Sur; and the Allan Hancock Collection, Los Angeles), and consultations with specialists from the Smithsonian Institution, Washington, D.C., and the University of Miami. This information was sorted and classified because in the literature and collections there are names that are now considered taxonomically invalid. In order to homogenize the nomenclature, the classifications and synonymies proposed by Squires (1959), Wells (1983) and Cairns (1991, 1994) were used. Lastly, records of the species were noted in sections of two degrees of latitude, starting at 14°N and ending at 33°N, in order to cover the entire west coast of Mexico (fig. 1). Most of the species do not present a continuous record in the study area; in these cases, their presence was extrapolated based on their extreme points of occurrence. This strategy can overestimate the true area of distribution of a taxon (Brown *et al.*, 1996); however, it was followed in this study because it is widely used in the analysis of distribution patterns of species that are difficult to access, pelagic or deep-water organisms (Okolodov and Dodge, 1996; Gibbons, 1997; Blackburn and Gaston, 1998).

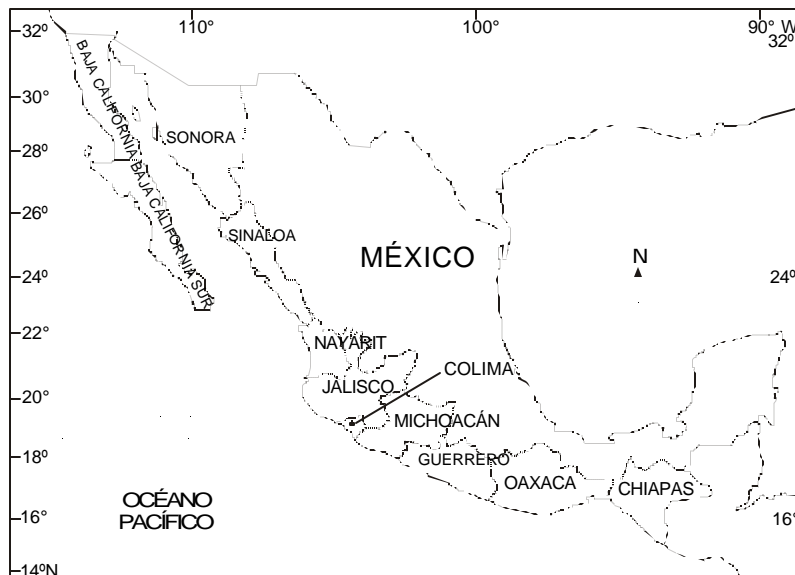


Figura 1. Mapa de la costa del Pacífico mexicano; se indican las divisiones geográficas seguidas en el trabajo.

Figure 1. Map of the Mexican Pacific coast; the geographical divisions are indicated.

cuando se analizan los patrones de distribución de especies de difícil acceso, organismos pelágicos o de agua profunda (Okolodov y Dodge, 1996; Gibbons, 1997; Blackburn y Gaston, 1998), razón por la que fue seguida en este estudio.

Análisis

Una vez conocida la distribución de las especies en el Pacífico mexicano por cada par de grados de latitud, las localidades se condensaron en una nueva matriz producida a partir del índice de disimilitud de distancia euclidiana. Los datos fueron relacionados mediante un dendrograma de agrupamiento de tipo Q , construido con la técnica de ligamiento promedio no ponderado UPGMA (Krebs, 1989), con el fin de detectar arreglos geográficos particulares de las especies y la posición de posibles

Analysis

Once the distribution of the species for every two degrees of latitude in the Mexican Pacific was established, the sites were condensed in a new matrix produced with the index of dissimilarity of Euclidean distance. The data were correlated with a Q -mode cluster dendrogram with the unweighted pair group method using arithmetic averages (UPGMA) (Krebs, 1989), in order to detect particular geographic arrangements of the species and the position of possible biogeographic filters. Complementary to this, the faunal rate of change of the ahermatypic corals was estimated for the coastal zone of the Mexican Pacific using the beta diversity index of Wilson and Shmida (1984), which takes values of zero (no change in the qualitative composition of the species between two zones compared) to one

filtros biogeográficos. Como complemento de este punto, se estimó la tasa de cambio faunístico de los corales ahermatípicos a lo largo de la zona costera del Pacífico mexicano utilizando el índice de diversidad beta de Wilson y Shmida (1984), el cual toma valores de cero (ningún cambio en la composición cualitativa de especies entre dos zonas bajo comparación) hasta uno (modificación total de la fauna). También se trazó un dendrograma de tipo *R* usando la matriz original y el índice de distancia euclidiana, con el fin de buscar agrupaciones que definieran las especies representativas de cada subregión del Pacífico mexicano. Por último, para detectar si existía algún patrón que relacionara la riqueza de especies, géneros y familias de los corales con algunos factores oceanográficos en el área de estudio, se aplicaron correlaciones paramétricas tomando en cuenta todos los puntos de muestreo (pares de grados de latitud). Este análisis fue posible dado que las variables de respuesta se comportaron de manera normal, según la prueba de Kolmogorov-Smirnov para bondad de ajuste de datos continuos (Zar, 1999). Los factores que fueron incluidos en las correlaciones fueron la temperatura superficial, la máxima, la mínima, el promedio anual y el ámbito de temperatura (diferencia entre la más alta y la más baja), que se registraron en la zona costera dentro de cada par de grados de latitud. Esta información se consultó en un atlas de temperaturas del Golfo de California (Robinson, 1973), en cartas de temperatura promedio del Pacífico tropical (Levitus y Boyer, 1994) y en el CD-ROM COADS de la Agencia Oceanográfica y Atmosférica de los Estados Unidos (NOAA).

RESULTADOS

Se encontraron 37 especies de corales ahermatípicos en el Pacífico mexicano, pertenecientes a 25 géneros y 8 familias (tabla 1). La mayoría de las especies tienen amplia

(total modification of the fauna). An *R*-mode dendrogram was also made using the original matrix and the index of Euclidean distance in order to determine the groups that define the representative species of each subregion of the Mexican Pacific. Lastly, in order to detect any pattern that related the species richness, genera and families of the corals to oceanographic factors in the study area, parametric correlations were applied taking into account all the sampling points (pairs of degrees of latitude). This analysis was possible since the response variables were normal according the Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit with continuous data (Zar, 1999). The factors included in the correlations were maximum, minimum and yearly average surface temperature, and the range of temperature (difference between the highest and lowest) recorded for the coastal zone within each pair of degrees of latitude. This information was taken from an atlas of temperatures of the Gulf of California (Robinson, 1973), average temperature charts of the tropical Pacific (Levitus and Boyer, 1994) and the COADS CD-ROM of the National Oceanographic and Atmospheric Agency (NOAA) of the United States.

RESULTS

A total of 37 species of ahermatypic corals were found in the Mexican Pacific, pertaining to 25 genera and 8 families (table 1). Most of the species are widely distributed along the west coast of America and even inhabit the Indo-Pacific or Atlantic oceans, such as *Heterocyathus aequicostatus* or *Madracis pharensis*, respectively. There are also two endemic species (*Astrangia californica* and *Ceratotrochus franciscana*) that are exclusive inhabitants of the Gulf of California. It should be noted that even though *Crispatotrochus foxi* is endemic to the 32°–33°N section, it does not inhabit Mexico, only the United States. In

distribución en la costa occidental de América, e incluso llegan a habitar en el Indopacífico o el Atlántico, como *Heterocyathus aequicostatus* o *Madracis pharensis*, respectivamente, aunque también existen dos endémicas (*Astrangia californica* y *Ceratotrochus franciscana*), ambas habitantes exclusivas del Golfo de California. Cabe señalar que aunque *Crispatotrochus foxi* es endémica de la sección latitudinal 32°–33°N, no habita en México, sólo en los Estados Unidos. Desde el punto de vista de la afinidad biogeográfica, en la costa oeste mexicana dominan las especies originadas en el Pacífico oriental (25 en total; 67.6%), seguidas por las cosmopolitas (6; 16.2%), las colonizadoras del Indopacífico (3; 8.1%) y, por último, las circuntropicales y las provenientes del Atlántico (en cada caso una especie; 2.7%).

El dendrograma de agrupamiento tipo *Q* (fig. 2) mostró dos grupos bien definidos de similitud cualitativa entre zonas, cada uno subdividido a su vez en partes. El primer grupo incluye a todas las localidades del Golfo de California y presenta una división interna en dos: la zona sur del golfo (22° a 25°N) y la zona central (26° a 29°N), habiendo una porción atípica, la norte (30° a 31°N). El segundo grupo mayor también tiene dos secciones: el Pacífico tropical mexicano (14° a 21°N), y la península de Baja California, subdividida en dos (22° a 25°N y 26° a 31°N) y con una zona separada de las demás (32° a 33°N). Por su parte, el índice de diversidad beta evidenció que la tasa de cambio cualitativo de la fauna de corales ahermatípicos del Pacífico mexicano es baja (promedio de 0.128 ± 0.039), pero que existen valores altos cerca de la desembocadura del Río Colorado, en la zona de las grandes islas (Golfo de California), la costa noroeste de Baja California, la entrada del golfo y la Bahía de Banderas (figs. 1, 3).

El dendrograma de agrupamiento de tipo *R* mostró un arreglo complejo, con siete grupos

en términos de biogeográfica afinidad, las especies dominantes en la costa oeste de México son las de la costa este del Pacífico (25 en total; 67.6%), seguidas por especies cosmopolitas (6; 16.2%), colonizadoras del Indo-Pacífico (3; 8.1%) y especies circuntropicales y atlánticas (una especie en cada caso; 2.7%).

El dendrograma de tipo *Q* (fig. 2) mostró dos grupos bien definidos de similitud cualitativa entre zonas; a su vez, cada uno está subdividido en partes. El primer grupo incluye todos los sitios del Golfo de California y está subdividido en dos partes: el sur del golfo (22° a 25°N) y el golfo central (26° a 29°N); el golfo norte (30° a 31°N) es atípico. El segundo grupo más grande también tiene dos secciones: el Pacífico tropical mexicano (14° a 21°N) y la península de Baja California, subdividida en dos partes (22° a 25°N y 26° a 31°N) y otra zona separada de las demás (32° a 33°N). El índice de diversidad beta mostró que la tasa de cambio cualitativo de los corales ahermatípicos del Pacífico mexicano es baja (promedio de 0.128 ± 0.039), pero que hay valores altos cerca de la desembocadura del río Colorado, en la zona de las grandes islas (Golfo de California), en la costa noroeste de Baja California, en la entrada al golfo y en la Bahía de Banderas (figs. 1, 3).

El dendrograma de tipo *R* mostró un arreglo complejo, con siete grupos de especies que caracterizan diferentes porciones de la costa mexicana del Pacífico (tabla 2). Se observó que 12 especies habitan sólo una de las tres grandes regiones biogeográficas de la costa oeste del país (Golfo de California, costa del Pacífico de Baja California o el Pacífico tropical). Un número similar de especies (11) co-ocurre en el Pacífico tropical mexicano y el Golfo de California, mientras que un tercer grupo ocurre desde el margen occidental de la península de Baja California hasta el sur de México, sin entrar al golfo (ocho taxones). Sólo cinco especies habitan simultáneamente las regiones, y sólo una vive

Tabla 1. Distribución geográfica y batimétrica (en México y en la región del Pacífico oriental, incluyendo las islas Aleutianas, EUA) de las 37 especies de corales ahermatípicos del Pacífico mexicano. BC: límite de distribución en la costa occidental de la península de Baja California; GC: límite de distribución en el Golfo de California. (*) La especie no habita en México pero se incluyó en la tabla y los análisis porque aparece en los 33°N, complemento de la sección 32°-33°N. (**) La especie no ha sido registrada en México pero habita tanto al norte como al sur de la región estudiada.

Table 1. Geographic distribution and bathymetry (in Mexico and the eastern Pacific region, including the Aleutian Islands, USA) of the 37 ahermatypic coral species of the Mexican Pacific. BC: distribution limit on the western coast of the peninsula of Baja California; GC: distribution limit in the Gulf of California. (*) The species does not occur in Mexico but was included in the table and analyses because it is found at 33°N, part of section 32°-33°N. (**) The species has not been recorded in Mexico but is found both to the north and south of the region studied.

Especie	Ámbito de profundidad (m)	Límites de distribución en el Pacífico mexicano (°N)	Ámbito de distribución latitudinal en el Pacífico oriental	Afinidad biogeográfica
Familia Pocilloporidae Gray, 1842				
<i>Madracis pharensis</i> (Heller, 1868)	30 a 343	14° a 24° BC 22° a 23° GC	0°N a 24°N	Atlántico
Familia Fungiacyathiidae Chevalier, 1987				
<i>Fungiacyathus marenzelleri</i> (Vaughan, 1906)	2999 a 6328	14° a 32° BC	12°S a 46°N	Cosmopolita
Familia Micrabaciidae Vaughan, 1905				
<i>Leptopenus discus</i> Mosley, 1881	3599 a 4820	31° a 32° BC	31°N a 56°N	Cosmopolita
Familia Rhizangiidae D'Orbigny, 1851				
<i>Astrangia browni</i> Palmer, 1928	0 a 7	14° a 16°	0°N a 16°N	Pacífico oriental
<i>Astrangia californica</i> Durham y Barnard, 1952	0 a 29	28°	28°N	Endémica

Tabla 1 (Cont.)

Especie	Ámbito de profundidad (m)	Límites de distribución en el Pacífico mexicano (°N)	Ámbito de distribución latitudinal en el Pacífico oriental	Afinidad biogeográfica
<i>Astrangia costata</i> Verrill, 1866	8 a 31	14° a 25° GC	8°N a 25°N	Pacífico oriental
<i>Astrangia dentata</i> Verrill, 1866	0 a 15	14° a 24° GC	6°N a 24°N	Pacífico oriental
<i>Astrangia haimeii</i> Verrill, 1866	0 a 72	14° a 32° BC 22° a 31° GC	3°S a 36°N	Pacífico oriental
<i>Astrangia tangolaensis</i> , Durham, 1947	0 a 10	14° a 15°	6°N a 15°N	Pacífico oriental
<i>Coenangia conferta</i> Verrill, 1870	9 a 84	14° a 29° GC	6°N a 29°N	Pacífico oriental
<i>Oulangia bradleyi</i> Verrill, 1866	4 a 63	14° a 19°	0°N a 19°N	Pacífico oriental
Familia Oculinidae Gray, 1847				
<i>Madrepora oculata</i> Linnaeus, 1758 (*)	15 a 1500	32° BC	14°N a 32°N	Cosmopolita
<i>Oculina profunda</i> Cairns, 1991 (**)	119 a 742	14° a 32° BC	0°N a 38°N	Pacífico oriental
Familia Caryophylliidae Gray, 1847				
<i>Caryophyllia ataskensis</i> Vaughan, 1941 (*)	72 a 290	32° BC	32°N a 60°N	Pacífico oriental
<i>Caryophyllia arnoldi</i> Vaughan, 1900	78 a 205	32° BC	32°N a 52°N	Pacífico oriental
<i>Caryophyllia diomedea</i> Marenzeller, 1904	55 a 2086	14° a 31° BC	0°N a 31°N	Pacífico oriental
<i>Ceratrotrochus franciscana</i> Durham y Barnard, 1952	77 a 80	24° a 28° GC	24°N a 28°N	Endémica

Tabla 1 (Cont.)

Especie	Ámbito de profundidad (m)	Límites de distribución en el Pacífico mexicano (°N)	Ámbito de distribución latitudinal en el Pacífico oriental	Afinidad biogeográfica
<i>Coenocyathus bowersi</i> Vaughan, 1906	9 a 302	14° a 32° BC 22° a 29° GC	6°N a 36°N	Pacífico oriental
<i>Crispatotrochus foxi</i> (Durham y Barnard, 1952) (*)	81 a 272	33°	33°N	Endémica de los Estados Unidos
<i>Desmophyllum dianthus</i> (Esper, 1794)	33 a 1097	14° a 32° BC 22° a 29° GC	0°N a 49°N	Cosmopolita
<i>Heterocyathus aequicostatus</i> Milne-Edwards y Haime, 1848	36 a 106	20° a 30° GC	20°N a 30°N	Indopacífico
<i>Labyrinthocyathus quaylei</i> (Durham, 1947) (*)	36 a 350	32° BC	32°N a 36°N	Pacífico oriental
<i>Lophelia pertusa</i> (Linnaeus, 1758)	82 a 488	14° a 32° BC	0°N a 46°N	Cosmopolita
<i>Paracyathus humilis</i> Verrill, 1870	23 a 104	14° a 18°	0°N a 18°N	Pacífico oriental
<i>Paracyathus stearnsii</i> Verrill, 1869	20 a 144	27° a 32° BC 25° a 29° GC	25°N a 53°N	Pacífico oriental
<i>Phyllangia consagensis</i> (Durham y Barnard, 1952)	0 a 82	14° a 31° GC 22° a 24° BC	0°N a 31°N	Pacífico oriental
<i>Phyllangia dispersa</i> Verrill, 1864	0 a 12	14° a 25° GC	8°N a 25°N	Pacífico oriental
<i>Sphenotrochus hancocki</i> (Durham y Barnard, 1952)	18 a 275	14° a 23° GC	0°N a 23°N	Pacífico oriental

Tabla 1 (Cont.)

Especie	Ámbito de profundidad (m)	Límites de distribución en el Pacífico mexicano (°N)	Ámbito de distribución latitudinal en el Pacífico oriental	Afinidad biogeográfica
Familia Flabellidae Bourne, 1900				
<i>Javania caillieti</i> (Duchassaing y Michelotti, 1864 *)	86 a 2165	14° a 32° BC	48°S a 52°N	Cosmopolita
<i>Polynyces montereyensis</i> (Durham, 1947)	69 a 212	14° a 32° BC	4°S a 37°N	Pacífico oriental
Familia Dendrophylliidae Gray, 1847				
<i>Balanophyllia elegans</i> Verrill, 1864	0 a 600	29° a 32° BC	29°N a 50°N	Pacífico oriental
<i>Balanophyllia cedrosensis</i> Durham, 1947	54 a 119	14° a 28° BC 22° a 28° GC	0°N a 28°N	Pacífico oriental
<i>Cladopsammia eguchii</i> (Wells, 1982)	1 a 85	14° a 24° GC	0°N a 24°N	Indopacífico
<i>Dendrophyllia californica</i> Durham, 1947	42 a 250	14° a 32° BC	5°N a 32°N	Pacífico oriental
<i>Dendrophyllia oldroydae</i> Oldroyd, 1924	99 a 460	14° a 32° BC 22° a 29° GC	0°N a 40°N	Pacífico oriental
<i>Endopachys grayi</i> Milne-Edwards y Haime, 1848	18 a 658	14° a 26° GC	0°N a 26°N	Indopacífico
<i>Tabastraea coccinea</i> Lesson, 1829	0 a 109	14° a 26° GC	0°N a 26°N	Circuntropical

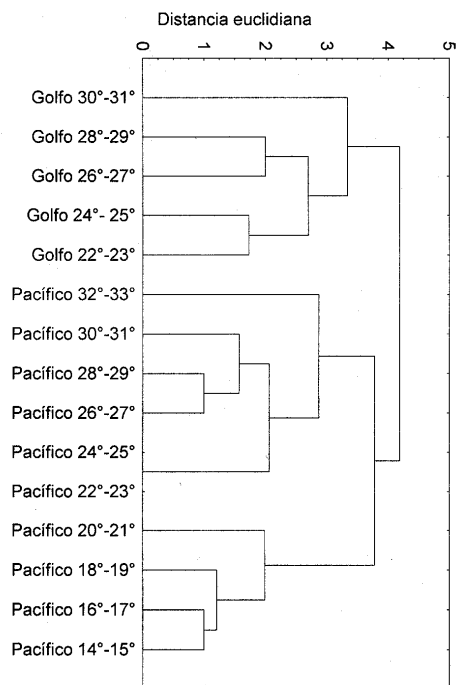


Figura 2. Dendrograma de agrupamiento tipo *Q* para las comunidades de corales ahermatípicos del Pacífico mexicano.

Figure 2. *Q*-mode cluster dendrogram for the ahermatypic coral communities of the Mexican Pacific.

de especies que caracterizan distintas porciones de la costa del Pacífico mexicano (tabla 2). Se observó que 12 especies habitan exclusivamente en alguna de las tres regiones biogeográficas mayores de la costa occidental del país (el Golfo de California, el Pacífico de Baja California o el Pacífico tropical). Un número semejante de especies (11) ocupa en común el Pacífico tropical mexicano y el Golfo de California, mientras que un tercer grupo se distribuye desde el margen oeste de la península de Baja California hasta el sur de México, sin entrar al golfo (ocho *taxa*). Apenas cinco especies habitan en todas las regiones simultáneamente, y sólo una vive tanto en el golfo como en el Pacífico de la península

in the gulf and on the Pacific side of the peninsula (*Paracyathus stearnsii*), indicating a disjunct distribution.

The average species richness found per pair of degrees of latitude was 16.93 ± 1.65 species, which decreases almost uniformly northwards in the Gulf of California, tropical Pacific and west coast of Baja California (fig. 4). The frequency distribution of the specific richness per pair of degrees of latitude showed normality (Kolmogorov-Smirnov test; $KS = 0.166$; $P = 0.79$), and ANOVA showed significant differences in the comparison of the richness of the above three regions ($F_{2,12} = 9.078$; $P = 0.004$). According to Tukey's *a posteriori* test, the number of species per latitudinal

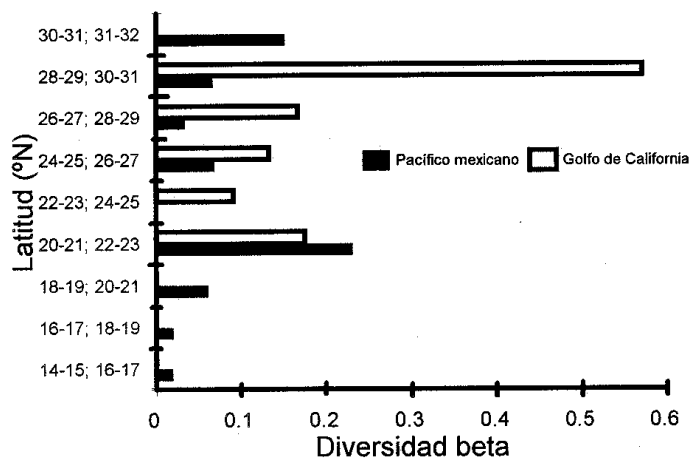


Figura 3. Valores de diversidad beta calculados a partir de la semejanza cualitativa en la fauna coralina encontrada en pares de grados adyacentes en la costa del Pacífico mexicano.
Figure 3. Beta diversity values calculated from the qualitative similarity of the coral fauna found per pair of degrees on the Mexican Pacific coast.

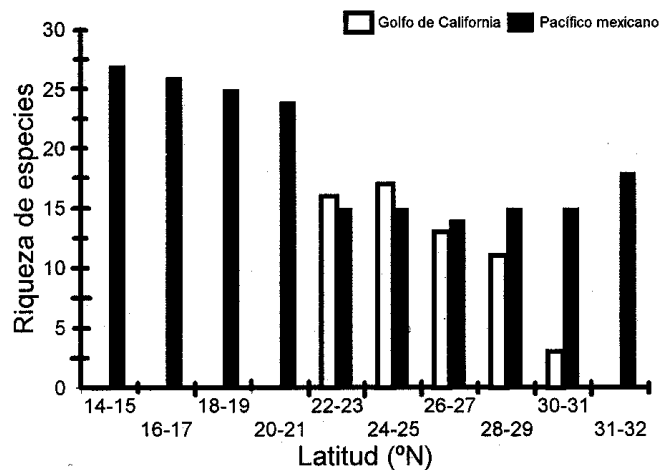


Figura 4. Riqueza específica de corales ahermatípicos en el Pacífico mexicano, arreglada por pares de grados de latitud.
Figure 4. Specific richness of ahermatypic corals of the Mexican Pacific, arranged per pair of degrees of latitude.

Tabla 2. Especies de corales ahermatípicos características de las distintas regiones del Pacífico mexicano, según los resultados del dendrograma de agrupamiento tipo *R*.

Table 2. Characteristic ahermatypic coralline species of the different regions of the Mexican Pacific, according to the results of the *R*-mode cluster dendrogram.

Región	Especies
Costa oeste de la península de Baja California (23°N a 32°N)	<i>Leptopenus discus</i> , <i>Caryophyllia alaskensis</i> , <i>C. arnoldi</i> , <i>Crispatotrochus foxi</i> , <i>Labyrinthocyathus quaylei</i> , <i>Balanophyllia elegans</i>
Pacífico tropical (14°N a 22°N)	<i>Astrangia browni</i> , <i>A. tangolaensis</i> , <i>Oulangia bradleyi</i> , <i>Paracyathus humilis</i>
Golfo de California (23°N a 31°N)	<i>Astrangia californica</i> , <i>Ceratotrochus franciscana</i>
Costa oeste de Baja California/ Golfo de California	<i>Paracyathus stearnsii</i>
Costa oeste de Baja California/ Pacífico tropical	<i>Fungiacyathus marenzelleri</i> , <i>Oculina profunda</i> , <i>Madrepora oculata</i> , <i>Caryophyllia diomedea</i> , <i>Lophelia pertusa</i> , <i>Javania cailleti</i> , <i>Polymyces montereyensis</i> , <i>Dendrophyllia californica</i>
Golfo de California/Pacífico tropical	<i>Madracis pharensis</i> , <i>Astrangia costata</i> , <i>A. dentata</i> , <i>Coenangia conferta</i> , <i>Heterocyathus aequicostatus</i> , <i>Phyllangia dispersa</i> , <i>P. consagensis</i> , <i>Sphenotrochus hancocki</i> , <i>Cladopsammia eguchii</i> , <i>Endopachys grayi</i> , <i>Tubastraea coccinea</i>
Todas las regiones	<i>Astrangia haimei</i> , <i>Coenocyathus bowersi</i> , <i>Desmophyllum dianthus</i> , <i>Balanophyllia cedrosensis</i> , <i>Dendrophyllia oldroydae</i>

(*Paracyathusstearnsii*), indicando en su caso una distribución disyunta.

La riqueza promedio de especies encontrada por par de grados de latitud fue de 16.93 ± 1.65 especies y ésta disminuye casi monótonicamente en dirección al norte, patrón observado tanto en el Golfo de California como en el Pacífico tropical y en la costa occidental de Baja California (fig. 4). La distribución de frecuencias de la riqueza específica por pares de grados de latitud presentó normalidad (prueba Kolmogorov-Smirnov: $KS = 0.166$; $P = 0.79$), y un ANOVA demostró diferencias

section in the tropical Pacific (23.40 ± 2.16) was greater than that found in the other areas, and there were no statistical discrepancies in the richness on the Pacific coast of Baja California (15.40 ± 0.68) and in the Gulf of California (12.00 ± 2.49).

The correlation matrix between species richness, genera and families, and latitude and surface temperature (table 3) showed that, in general, the richness (at any taxonomic level) tended to decrease northwards, in cold waters and at sites with surface temperatures that fluctuate greatly throughout the year, whereas

significativas al comparar la riqueza de las tres regiones arriba citadas ($F_{2,12} = 9.078$; $P = 0.004$). Según la prueba *a posteriori* de Tukey, el número de especies por segmento latitudinal en el Pacífico tropical (23.40 ± 2.16) fue mayor al encontrado en las demás áreas, y no hubo discrepancias estadísticas en la riqueza del Pacífico de Baja California (15.40 ± 0.68) y la del Golfo de California (12.00 ± 2.49).

La matriz de correlación entre la riqueza de especies, géneros y familias para con la latitud y la temperatura superficial (tabla 3) mostró que, en general, la riqueza (a cualquier nivel taxonómico) tendió a disminuir en dirección al norte, en aguas frías y en sitios con temperaturas superficiales muy fluctuantes a lo largo del año, mientras que en contraste se vio incrementada en lugares cálidos o donde la temperatura más baja durante el año no alcanzara niveles extremos.

DISCUSIÓN

Los resultados de la recopilación realizada indican que la riqueza de especies de corales ahermatípicos del Pacífico mexicano (37 en total; tabla 1) es mayor que la presentada en trabajos previos, donde no se hablaba de un número mayor que 30 (Verrill, 1870; Durham, 1947, 1966; Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959). Tal incremento en el número de especies registradas es reflejo de la mayor cantidad de estudios realizados sobre este grupo en la costa occidental del Continente Americano en las últimas dos décadas (e.g., Bythell, 1986; Wells, 1983; Cairns, 1991, 1994; Cruz-Piñón y Reyes-Bonilla, 1999), donde se han descubierto nuevas especies y se han afinado los ámbitos de distribución de muchas otras que habitan en la región. La cifra aquí presentada para el litoral mexicano es notablemente alta, sólo excedida por la observada en las islas Galápagos y zonas continentales adyacentes en Colombia y Panamá, donde se han registrado

it increased in warm areas or where the lowest temperature during the year did not reach extreme levels.

DISCUSSION

The results of the compilation done indicate that the species richness of ahermatypic corals of the Mexican Pacific (37 in total; table 1) is higher than that presented in previous works where the number was not greater than 30 (Verrill, 1870; Durham, 1947, 1966; Durham and Barnard, 1952; Squires, 1959). This increase in the number of species recorded reflects the greater number of studies conducted on this group on the west coast of the American Continent in the last two decades (e.g., Bythell, 1986; Wells, 1983; Cairns, 1991, 1994; Cruz-Piñón and Reyes-Bonilla, 1999), where new species have been discovered and the distribution ranges of many others that inhabit the region have been redefined. The number presented here for the Mexican littoral is notably high, and is exceeded only by that observed for the Galapagos Islands and adjacent continental areas of Colombia and Panama, where more than 40 species have been recorded (Wells, 1983; Prah, 1987; Cairns, 1991; Cruz-Piñón, 1999). This high diversity may occur because Mexico is in a contact zone between two of the most important marine biogeographic provinces of the eastern Pacific: the Panamic and Californian (Brusca and Wallerstein, 1979; Laguna, 1990; Bernard *et al.*, 1991) in addition to the occurrence of endemic species in the Gulf of California.

A review of the biogeographic affinity of the ahermatypic corals of western Mexico showed that most of them were representative of the eastern Pacific, with few colonizers of the Indo-Pacific or other regions (table 1). These faunistic proportions differ greatly from those observed for reef corals of the Mexican coast, where colonizers from the Indo-Pacific

Tabla 3. Correlaciones entre los valores de riqueza de corales ahermatípicos del Pacífico mexicano (a diversos niveles taxonómicos) y algunos factores oceanográficos, analizados por par de grados de latitud. NS = correlación no significativa.

Table 3. Correlations between the values of ahermatypic coral richness of the Mexican Pacific (at different taxonomic levels) and some oceanographic factors analyzed per pair of degrees of latitude. NS=nonsignificant correlation.

	Latitud	Temperatura promedio (°C)	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Ámbito de temperatura (°C)
Riqueza de especies	$r = -0.788$ $P = 0.001$	$r = 0.605$ $P = 0.017$	$r = 0.180$ $P = 0.521$ NS	$r = 0.848$ $P < 0.001$	$r = -0.771$ $P = 0.001$
Riqueza de géneros	$r = -0.737$ $P = 0.002$	$r = 0.523$ $P = 0.045$	$r = 0.091$ $P = 0.747$ NS	$r = 0.792$ $P < 0.001$	$r = -0.799$ $P < 0.001$
Riqueza de familias	$r = -0.391$ $P = 0.149$ NS	$r = 0.024$ $P = 0.931$ NS	$r = -0.431$ $P = 0.109$ NS	$r = 0.428$ $P = 0.111$ NS	$r = -0.925$ $P < 0.001$

más de 40 especies (Wells, 1983; Prahl, 1987; Cairns, 1991; Cruz-Piñón, 1999). Tan alta diversidad debe ser el resultado de que en México se encuentra una zona de contacto entre dos de las provincias biogeográficas marinas más importantes en el Pacífico oriental: la Panámica y la Californiana (Brusca y Wallerstein, 1979; Laguna, 1990; Bernard *et al.*, 1991), además de la presencia de especies endémicas en el Golfo de California.

Revisando la afinidad biogeográfica de los corales ahermatípicos del oeste de México, vemos que en su mayoría fueron representativos del Pacífico oriental, habiendo pocos colonizadores del Indopacífico o de otra región (tabla 1). Estas proporciones faunísticas difieren notablemente de las observadas para corales arrecifales de la costa mexicana, donde los dominantes son los colonizadores del Indopacífico, y no existen especies endémicas, atlánticas o cosmopolitas (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Si se acepta la hipótesis de que la ausencia de corales hermatípicos endémicos y atlánticos en el occidente de América se debe a su virtual extinción local ocurrida

dominate and there are no endemic, Atlantic or cosmopolitan species (Reyes-Bonilla and López-Pérez, 1998). If we accept the hypothesis that the absence of endemic and Atlantic hermatypic corals in western America is due to the virtual local extinction that occurred during the glaciations of the Pleistocene (caused by the decrease in temperature and loss of a large part of the continental shelf), and that the present dominance of taxa from the Indo-Pacific occurred after a process of post-Pleistocene colonization from the west (Dana, 1976; Cortés, 1986; Glynn, 1997), then it can be deduced that in the case of the ahermatypic corals, these events of extinction and/or posterior colonization did not occur, or at least not with the same intensity. This idea is supported by the fact that the latter can withstand low temperatures, which permits them to live at great depths and high latitudes (table 1; Bythell, 1986; Cairns, 1982, 1994; Kozloff, 1987). On the other hand, the recent colonization from the western Pacific, even though it occurs (table 1), is hindered by the short free-living period of the hermatypic

durante las glaciaciones del Pleistoceno (causada por la baja de la temperatura y la pérdida de una gran parte de la plataforma continental), y que la dominancia actual de *taxa* del Indo-pacífico se dio luego de un proceso de colonización postpleistocénica proveniente del oeste (Dana, 1976; Cortés, 1986; Glynn, 1997), entonces se deduce que en el caso de los ahermatípicos, tales eventos de extinción y/o colonización posterior no se llevaron a cabo, o al menos no con tal intensidad. La idea se ve apoyada por el hecho de que estos últimos soportan bien las bajas temperaturas, lo que les permite vivir en grandes profundidades y altas latitudes (tabla 1; Bythell, 1986; Cairns, 1982, 1994; Kozloff, 1987). Por otra parte, la colonización reciente proveniente del Pacífico occidental, aunque de hecho ocurre (tabla 1), se ve obstaculizada por el corto tiempo de vida libre en la columna de agua de las plánulas de los ahermatípicos, que rara vez llega a ser mayor que un mes (Fadlallah, 1983), y porque la distancia normal de dispersión de las larvas de este tipo de corales no es mayor que algunos cientos de metros (Harrison y Wallace, 1992). Esta misma situación ayuda a explicar el por qué la mayoría de las especies registradas en el presente estudio habitan sólo en una de las tres regiones principales de la costa oeste de México (tabla 2).

Dentro del Pacífico mexicano, la zona con mayor riqueza de ahermatípicos fue el Pacífico tropical (14° a 21°N), seguida de la costa oeste de Baja California y el Golfo de California (figs. 1, 4); en estos últimos sitios no hubo diferencia significativa en el número de especies por par de grados de latitud. Considerando que los coeficientes de correlación indicaron que en sitios de latitudes bajas y donde la temperatura es alta y constante en el año tiende a presentarse el mayor número de especies (tabla 2), puede explicarse el patrón encontrado por el análisis de varianza, ya que todas las condiciones que favorecen la riqueza se

planulae in the water column, which rarely is more than one month (Fadlallah, 1983), and because the normal distance of dispersion of the larvae of this type of corals is not more than a few hundred meters (Harrison and Wallace, 1992). This situation helps to explain why most of the species recorded in this study inhabit only one of the three main regions of the west coast of Mexico (table 2).

Within the Mexican Pacific, the zone with the highest richness of ahermatypic corals was the tropical Pacific (14°–21°N), followed by the west coast of Baja California and the Gulf of California (figs. 1, 4), where there was no significant difference in the number of species per pair of degrees of latitude. The correlation coefficients indicate that the highest number of species tends to occur at low latitudes and where the temperature is high and constant during the year (table 2). This can be explained with the pattern found with the ANOVA, since all the conditions that favor the richness occur on the southern coast of the Mexican Pacific. On the other hand, even though the mean surface temperature on the western margin of Baja California is lower than that of the Gulf of California, in the Sea of Cortés there are higher fluctuations in this factor, especially north of 26°N (Robinson, 1973; Levitus and Boyer, 1994). It can be said that this “balance” has helped maintain the similar richness levels in both regions.

The beta diversity index showed that along the Mexican Pacific, the rate of qualitative change is relatively stable; however, there are some peaks on the northwest coast of Baja California and in the northern and southern Gulf of California (figs. 1, 3). The extreme values of this index have been used to indicate barriers or filters for the passage of species between geographic regions (Reyes-Bonilla and López-Pérez, 1998), and in this study they coincide with the borders shown in the *Q*-mode cluster dendrogram, which divided the

presentan en la costa sur del Pacífico mexicano. Por otra parte, aunque en el margen occidental de Baja California la temperatura superficial promedio es menor que en el Golfo de California, en el Mar de Cortés existen mayores fluctuaciones de este factor, especialmente al norte de los 26°N (Robinson, 1973; Levitus y Boyer, 1994). Puede decirse que este "balance" ha ayudado a mantener la riqueza de especies ahermatípicas a niveles semejantes en ambas regiones.

El índice de diversidad beta mostró que a lo largo de la costa del Pacífico mexicano, la tasa de cambio cualitativo es relativamente estable; sin embargo, se presentan algunos picos en la costa noroeste de Baja California y al norte y sur del Golfo de California (figs. 1, 3). Los valores extremos de este índice se han usado como indicativos de barreras o filtros para el paso de especies entre regiones geográficas (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), y en el presente estudio son coincidentes con las fronteras señaladas en el dendrograma de agrupamiento tipo Q , el cual dividió al Pacífico mexicano en tres grandes zonas (fig. 2). Este arreglo biogeográfico es ya clásico y se ha observado en múltiples *taxa* marinos (Soule, 1960; Brusca y Wallerstein, 1979; Maluf, 1988; Wickstein, 1989; Laguna, 1990; Bernard *et al.*, 1991; Hendrickx, 1993; Roy *et al.*, 1994). Lo relevante en este caso es la demostración de que un taxón que llega a habitar aguas muy profundas (los corales ahermatípicos) sigue el mismo patrón que el de grupos típicos de aguas someras. Es decir, nuestros resultados, junto con los de Jablonski y Valentine (1981) para moluscos y de Wickstein (1989) para crustáceos decápodos, son los primeros indicativos de que las condiciones oceánicas que determinan la posición de las provincias biogeográficas de la costa occidental de América se manifiestan quizá con la misma efectividad sobre especies que habitan sobre y por debajo de la plataforma continental.

Mexican Pacific into three large zones (fig. 2). This biogeographic arrangement is well established and has been observed for many marine taxa (Soule, 1960; Brusca and Wallerstein, 1979; Maluf, 1988; Wickstein, 1989; Laguna, 1990; Bernard *et al.*, 1991; Hendrickx, 1993; Roy *et al.*, 1994). A relevant point in this study is the demonstration that a taxon that can inhabit very deep waters (ahermatypic corals) follows the same pattern as that of typical, shallow-water groups. That is, our results, together with those of Jablonski and Valentine (1981) for mollusks and of Wickstein (1989) for decapod crustaceans, are the first to indicate that the oceanic conditions that determine the position of the biogeographic provinces of the west coast of America can be just as effective for species that occur above and below the continental shelf.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Stephen D. Cairns (Smithsonian Institution, Washington, D.C.) for his help in obtaining the literature and sorting the taxonomic list used in this study and his corrections to the manuscript, as well as James Ketchum, Jorge García (UABCS) and three anonymous reviewers for their comments that helped to improve the manuscript.

English translation by Jennifer Davis.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo de Stephen D. Cairns (Smithsonian Institution, Washington, D.C.) en la fase de obtención de literatura y la depuración del listado taxonómico base de este trabajo, así como sus correcciones al manuscrito. James Ketchum, Jorge García (UABCS) y tres árbitros anónimos revisaron el manuscrito e hicieron acertados comentarios que elevaron su calidad.

REFERENCIAS

- Bautista-Romero, J., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, D. y Lluch-Cota, S. (1994). Aspectos generales de la fauna marina. En: A. Ortega-Rubio y A. Castellanos-Vera (eds.), La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. Publ. Espec. 8, CIBNOR, La Paz, pp. 247–275.
- Bernard, F.R., McKinnell, S.M. and Jamieson, G.S. (1991). Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the eastern Pacific Ocean. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 112: 1–60.
- Blackburn, T.M and Gaston, K.J. (1998). Some methodological issues in macroecology. *Am. Nat.*, 151: 68–83.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. and Kaufman, D.M. (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 597–623.
- Busca, R.C. and Wallerstein, B.R. (1979). Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bull. Biol. Soc. Washington*, 3: 67–105.
- Bythell, J.C. (1986). A guide to the identification of the living corals (Scleractinia) of southern California. *Occas. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 16: 1–40.
- Cairns, S.D. (1982). Antarctic and Subantarctic Scleractinia. *Biology of the Antarctic seas. XI. Antarctic Res. Ser.*, 34: 1–74.
- Cairns, S.D. (1991). A revision of the ahermatypic Scleractinia of the Galapagos and Cocos Islands. *Smithson. Contrib. Zool.*, 504: 1–44.
- Cairns, S.D. (1994). Scleractinia of the temperate North Pacific. *Smithson. Contrib. Zool.*, 557: 1–150.
- Cortés, J. (1986). Biogeografía de corales hermatípicos: El Istmo Centro Americano. *Anales Inst. Cienc. Mar Limnol., UNAM*, 13: 297–304.
- Cruz-Piñón, G. (1999). Biogeografía de los corales ahermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico oriental. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 110 pp.
- Cruz-Piñón, G. y Reyes-Bonilla, H. (1999). Corales ahermatípicos del Pacífico tropical mexicano (Guerrero, Oaxaca y Chiapas). *Ciencia y Mar*, 3(7): 39–46.
- Dana, T.F. (1976). Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.*, 33: 355–374.
- Durham, J.W. (1947). Corals from the Gulf of California and the North Pacific coast of America. *Geol. Soc. America Mem.*, 20: 1–68.
- Durham, J.W. (1966). Coelenterates, especially stony corals, from the Galapagos and Cocos Islands. In: R.L. Bowman (ed.), *The Galapagos. Proc. Symposium of the Galapagos International Scientific Project*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 123–135.
- 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.
- Fadlallah, Y.H. (1983). Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. A review. *Coral Reefs*, 2: 129–150.
- Fricke, H.W. and Hottinger, L. (1983). Coral bioherms below the euphotic zone in the Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 113–117.
- Gibbons, M.J. (1997). Pelagic biogeography of the southern Atlantic Ocean. *Mar. Biol.*, 129: 757–768.
- Glynn, P.W. (1997). Eastern Pacific reef coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. *Proc. 8th International Coral Reef Symp.*, 1: 371–378.
- Harrison, P.L. and Wallace, C.C. (1992). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Z. Dubinsky (ed.), *Ecosystems of the World 25. Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp. 133–207.
- Hendrickx, M.E. (1993). Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional de Bioiversidad y CIQRO, México*, pp. 271–318.
- Horta-Puga, G. y Carricart-Ganivet, J.P. (1993). Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México*, pp. 66–80.

- Jablonski, D. and Valentine, J.W. (1981). Onshore-offshore gradients in recent eastern Pacific shelf faunas and their paleobiogeographic significance. Proc. 2nd International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, 1: 441-453.
- Kozloff, E.N. (1987). Marine Invertebrates of the Pacific Northwest. Univ. Washington Press, Seattle, 511 pp.
- Krebs, C.J. (1989). Ecological Methodology. Harper-Collins, New York, 654 pp.
- Laguna, J. (1990). Shore barnacles (Cirripedia, Thoracica) and a revision of the provincialism and transition zone in the tropical eastern Pacific. Bull. Mar. Sci., 46: 406-424.
- Levitus, S. and Boyer, T.P. (1994). World Ocean Atlas 1994. Vol. 4: Temperature. NOAA Atlas NESDIS 4. NOAA, Washington, D.C., 120pp.
- Leyte-Morales, G.E. (1997). La colección de corales de la Universidad del Mar. Ciencia y Mar, 1(3): 3-16.
- Maluf, L.Y. (1988). Composition and distribution of the central eastern Pacific echinoderms. Tech. Rep. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., 2: 1-241.
- Okolodov, Y.B. and Dodge, J.D. (1996). Biodiversity and biogeography of planktonic dinoflagellates in the Arctic Ocean. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 202: 19-27.
- Parker, R.H. (1964). Zoogeography and ecology of some macro-invertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope off Mexico. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening, 126: 1-178.
- Prahl, H. von (1987). Corales ahermatípicos colectados en el Pacífico colombiano. Rev. Biol. Trop., 35: 227-232.
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, A. (1998). Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. Ciencias Marinas, 24: 211-224.
- Reyes-Bonilla, H., Pérez-Vivar, T.L. y Ketchum, J.T. (1997a). Nuevos registros del coral ahermatípico *Tubastrea coccinea* Lesson, 1829 (Scleractinia: Dendrophyllidae) en el Pacífico de México. Rev. Invest. Cient. UABCS, Ser. Ciencias del Mar, 8: 31-34.
- Reyes-Bonilla, H., Sinsal-Duarte, F. y Arizpe-Covarrubias, O. (1997b). Gorgonias y corales pétreos (Anthozoa: Gorgonacea y Scleractinia) de Cabo Pulmo, México. Rev. Biol. Trop., 45: 1439-1443.
- Robinson, M.K. (1973). Atlas of monthly mean sea surface temperatures in the Gulf of California, Mexico. San Diego Soc. Nat. Hist. Mem., 5: 1-97.
- Roy, K., Jablonsky, D. and Valentine, J.W. (1994). Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for "Rappoport's rule". Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 91: 8871-8874.
- Schuhmacher, H. and Zibrowius, H. (1985). What is hermatypic? Coral Reefs, 4: 1-9.
- Soule, J.D. (1960). The distribution and affinities of the littoral marine Bryozoa (Ectoprocta). Syst. Zool., 9: 100-104.
- Squires, D.F. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 118: 371-431.
- Veron, J.E.N. (1995). Corals in Space and Time: Biogeography and Evolution of the Scleractinia. Comstock/Cornell, Ithaca, 320 pp.
- Verrill, A.E. (1868). Review of the corals and polyps of the west coast of America. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci., 1: 337-558.
- Verrill, A.E. (1870). On the geographical distribution of the polyps of the west coast of America. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci., 1: 558-567.
- Wells, J.W. (1956). Scleractinia. In: R.C. Moore (ed.), Treatise of Invertebrate Paleontology. Part F. Univ. Kansas Press, Lawrence, pp. 328-443.
- Wells, J.W. (1982). Notes on Indo-Pacific scleractinian corals. Part 9. New corals from the Galapagos Islands. Pacific Sci., 36: 211-219.
- Wells, J.W. (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos. In: P.W. Glynn and G.M. Wellington (eds.), Corals and Coral Reefs of the Galapagos Islands. Univ. California Press, Berkeley, pp. 213-295.
- Wells, S.M. (ed.) (1988). Coral Reefs of the World. Vol. 1. Atlantic and Eastern Pacific. IUCN, Cambridge, 373 pp.
- Wickstein, M.K. (1989). Ranges of offshore decapod crustaceans in the eastern Pacific Ocean. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist., 21: 291-316.

- Wilson, E.C. (1990). The tropical colonial stony coral *Tubastrea coccinea* at Cabo San Lucas, Mexico. Proc. Southern California Acad. Sci., 89: 137–138.
- Wilson, E.C. (1996). Stony corals from Rocas Alijos. In: R.W. Schmieder (ed.), Rocas Alijos. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp.263–268.
- Wilson, M.V. and Shmida, A. (1984). Measuring beta diversity with presence-absence data. J. Ecol., 72: 1055–1064.
- Zar, J.H. (1999). Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 663 + 267 pp.