

Reclutamiento de *Porites* (Scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997–98 en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano

Recruitment of *Porites* (Scleractinia) on artificial substrate in reefs affected by the 1997–98 El Niño in Banderas Bay, Mexican Pacific

Pedro Medina-Rosas^{1,2}
 José D. Carriquiry²
 Amílcar L. Cupul-Magaña¹

¹ Departamento de Ciencias, Centro Universitario de la Costa
 Universidad de Guadalajara
 Av. Universidad de Guadalajara #203
 Delegación Ixtapa
 Puerto Vallarta, CP 48280, Jalisco, México

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

Recibido en noviembre de 2003; aceptado en junio de 2004

Resumen

Los arrecifes de coral del Pacífico mexicano fueron severamente dañados por el calentamiento del agua ocasionado por el evento El Niño 1997–98. En Bahía de Banderas, la mortalidad alcanzó 97% de cobertura de coral en algunos arrecifes, y las colonias sobrevivientes estuvieron expuestas a temperaturas subletales. El presente estudio de reclutamiento coralino se llevó a cabo con el objetivo de estimar la recuperación y repoblamiento de los corales escleractinios en esta región del Pacífico mexicano. Después del evento El Niño se utilizaron losas de barro para monitorear la fijación de los propágulos larvales de coral en nueve arrecifes de Jalisco y Nayarit (México). El estudio se realizó desde diciembre de 1998 hasta julio de 1999, y se encontraron nueve ejemplares de *Porites* fijados sobre el sustrato artificial de dos localidades. Este hallazgo representa el primer registro de este género y el mayor número de ejemplares encontrados en un estudio de reclutamiento con sustrato artificial en el Pacífico oriental tropical. Las localidades donde se hallaron los reclutas de coral presentan características que comprueban que los arrecifes del área de estudio no dependen totalmente de la llegada de propágulos originados en otras regiones del Pacífico. Asimismo, se demuestra que los corales mantienen su actividad reproductiva a pesar de las perturbaciones. De acuerdo con las circunstancias, la reproducción sexual es una alternativa efectiva para el repoblamiento de los arrecifes de la costa mexicana.

Palabras clave: reclutamiento coralino, *Porites*, sustrato artificial, arrecifes del Pacífico mexicano, El Niño.

Abstract

Mexican Pacific coral reefs were severely damaged by the sea surface warming observed during the 1997–98 El Niño. In Banderas Bay, massive coral mortality was as high as 97%, and the surviving colonies were exposed to sublethal temperatures and thermal stress. In this coral recruitment study we attempted to estimate the recovery and potential repopulation of corals in the Mexican Pacific. After the El Niño event, we used terracotta tiles to monitor the settlement of coral larval propagules at nine reefs in the region. The recruitment study took place from December 1998 to July 1999. Settlements of nine specimens of *Porites* were recorded at two localities. This is the first settlement record for this coral genus in the eastern tropical Pacific and the one with the largest number of specimens recruited during a study involving artificial substrate. The results indicate that these reefs do not totally depend on the arrival of allocthonous coral propagules from other regions of the tropical Pacific to maintain their development. This study also shows that corals maintain their reproductive activity despite the environmental disturbances. Therefore, sexual reproduction of reef corals of this region provides an effective alternative for the recovery of Mexican Pacific coral reefs.

Key words: coral recruitment, *Porites*, artificial substrate, Mexican Pacific reefs, El Niño.

Introducción

Los corales formadores de arrecifes pueden sufrir los efectos de perturbaciones de acuerdo con su intensidad y escala temporal o espacial. Esta variación tiene importantes consecuencias en la biología de cada especie, así como en el proceso de sucesión ecológica como parte de la recuperación de la comunidad arrecifal después de un impacto (Connell *et al.*, 1997; Hughes *et al.*, 1999).

Hasta antes del evento El Niño 1997–98 los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, en el Pacífico mexicano (fig. 1), se caracterizaban por la dominancia de colonias ramificadas del género *Pocillopora* Lamarck 1816, con algunas colonias pequeñas de corales masivos e incrustantes de los géneros *Porites* Link, 1807 y *Pavona* Lamarck, 1801 (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Medina-Rosas y Cupul-Magaña, 2001–2002). En junio de 1997 inició el mayor aumento anormal en la temperatura superficial del agua que se había registrado en las costas del Pacífico mexicano. Al final del verano, el calentamiento provocó la mortalidad masiva (96%) de los corales pétreos en varias localidades de esta región. Particularmente, las colonias de *Pocillopora* resultaron ser las más afectadas por el blanqueamiento y la mortalidad por este fenómeno (~100%). En contraste, las colonias de *Porites* sufrieron una mortalidad significativamente menor (~30%) (Carriquiry *et al.*, 2001; Reyes-Bonilla *et al.*, 2002).

El presente trabajo se realizó en los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, donde los corales sufrieron los efectos de la exposición a niveles subletales de temperatura del agua (Carriquiry *et al.*, 2001), con la finalidad de inferir la capacidad potencial de repoblamiento después de una mortalidad severa en la que la capacidad reproductiva de los corales sobrevivientes pudiera haber sido afectada por la exposición a altas temperaturas.

El estudio de los corales fijados en sustrato artificial mediante experimentos *in situ* permite estimar la llegada de propágulos de acuerdo con las características de las especies presentes, su condición y su madurez sexual. Cada especie de coral presenta diferentes formas de desarrollo, por lo que es necesario considerar las diversas opciones de reproducción en cada una, tanto de forma sexual como asexual, así como el posible origen de los propágulos para tratar de estimar su recuperación y repoblamiento.

Los estudios experimentales sobre reclutamiento coralino en el Pacífico oriental tropical únicamente se habían realizado en Centroamérica, particularmente en Panamá (Birkeland, 1977; Wellington, 1982; Richmond, 1985) y Costa Rica (Guzmán, 1986). De estos estudios, sólo en uno (Birkeland, 1977) se encontraron dos reclutas fijados (dos ejemplares de *Pocillopora*, originados sexualmente). También, en la misma localidad se encontraron colonias que fueron originadas por la expulsión de pólipos (*polyp bail-out*; Sammarco, 1982), una forma de reproducción asexual (Richmond, 1985). Todos estos

Introduction

Reef-forming corals experience the effects of disturbances depending on their intensity and temporal or spatial scale. This variation has important consequences on the biology of each species and on the ecological succession process as part of the reef community's recovery after an impact (Connell *et al.*, 1997; Hughes *et al.*, 1999).

Prior to the 1997–98 El Niño event, the coral reefs of Jalisco and Nayarit, in the Mexican Pacific (fig. 1), were dominated by branched colonies of the genus *Pocillopora* Lamarck 1816, with some small colonies of massive and incrusting corals of the genus *Porites* Link, 1807 and *Pavona* Lamarck, 1801 (Carriquiry and Reyes-Bonilla, 1997; Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Medina-Rosas and Cupul-Magaña, 2001–2002). The onset in June 1997 of the most abnormal increase in surface water temperature ever recorded on the Pacific coast of Mexico resulted in mass mortality (96%) of the reef-building corals in several locations of this region by the end of the summer. The



Figura 1. Mapa de Jalisco y Nayarit, en el Pacífico mexicano, y ubicación de las nueve localidades.

Figure 1. Map of Jalisco and Nayarit, in the Mexican Pacific, and location of the nine sites.

1. Guayabitos. 2. Careyeros. 3. Paraíso Escondido. 4. Islas Marietas. 5. Los Arcos. 6. Caletitas. 7. Chimo. 8. Chamela. 9. Tenacatita.

estudios fueron realizados en una sola localidad y el material utilizado como sustrato artificial fue el plástico principalmente. Su duración fue entre ocho meses y cinco años.

En estudios más recientes sobre la biología reproductiva de los corales se observaron reclutas en las costas del Pacífico centroamericano, principalmente en Panamá (Glynn *et al.*, 1991, 1994, 1996, 2000). Otro tipo de estudios realizados en México, y afines a la temática del presente trabajo, han hecho estimaciones sobre la edad de reclutas (*Pavona* en Oaxaca; Glynn y Leyte, 1997), por lo que este trabajo representa el primer reporte experimental de reclutamiento de corales para el Pacífico mexicano.

Materiales y métodos

El monitoreo del reclutamiento de corales se realizó mediante la colocación en el fondo marino de ocho estructuras de malla de alambre (120 × 50 cm) dobladas (ambos lados inclinados a 45°), cada una con cuatro losas de barro (17 × 17 cm) sujetas a ellas (English *et al.*, 1997; Harriot y Fisk, 1987). Las estructuras fueron fijadas al piso arrecifal mediante estacas metálicas, a dos profundidades diferentes (mayores a 3 m y menores a 14 m), de nueve localidades con arrecifes de la costa de Jalisco y Nayarit (21°02' a 19°16' N y 105°36' a 104°52' W; tabla 1, fig. 1), en el Pacífico mexicano.

Las estructuras fueron colocadas en diciembre de 1998, y se retiraron en julio de 1999. Las losas fueron lavadas con una solución clorada para eliminar la materia orgánica. En el laboratorio, mediante un microscopio estereoscópico, se buscaron los corales fijados en ambos lados de las losas, considerados como microhábitats diferentes. La identificación estuvo basada en bibliografía (English *et al.*, 1997) y la comparación con colonias adultas. La tasa de reclutamiento coralino se calculó como reclutas fijados por m² por unidad de tiempo. Se hicieron pruebas estadísticas no paramétricas (Zar, 1999) para determinar las diferencias entre los microhábitats, profundidades y localidades.

Resultados y discusión

Se encontraron nueve reclutas (<1 mm; fig. 2) del género *Porites* fijados sobre losas en los arrecifes de Chimo (20°28' N, 105°36' W, al sur de Bahía de Banderas, Jalisco) y de Tenacatita (19°16' N, 104°52' W, localidad más al sur del área de estudio). No hubo diferencias estadísticas significativas en el número de reclutas hallados en los diferentes microhábitats (losas en sitio somero de Tenacatita; Mann-Whitney: $\alpha = 0.05$, 15, 15, $P > 0.3$) y profundidades (Tenacatita; Mann-Whitney: $\alpha = 0.05$, 11, 15, $P > 1$) en las localidades. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas (Mann-Whitney: $\alpha = 0.05$, 32, 26, $P < 0.033$) entre las localidades, probablemente debido a las características geomorfológicas (pendiente del fondo y tipo de fondo) y biológicas (cobertura y riqueza coralina) de cada una. La tasa de reclutamiento coralino fue de 1.08

Pocillopora colonies proved to be the most affected by the bleaching and mortality caused by this phenomenon (~100%). In contrast, the *Porites* colonies experienced significantly less mortality (~30%) (Carriquiry *et al.*, 2001; Reyes-Bonilla *et al.*, 2002).

The present study on the coral reefs of Jalisco and Nayarit exposed to sublethal water temperatures (Carriquiry *et al.*, 2001) aimed to determine the potential repopulation after such a severe mortality, which may have affected the reproductive capacity of the surviving corals after exposure to high temperatures.

By studying coral recruitment on artificial substrates through *in situ* experiments it is possible to estimate the arrival of propagules based on the characteristics of the species, their condition and their sexual maturity. Each coral species presents diverse forms of development, so it is necessary to consider the different reproduction options in each one, both sexual and asexual, as well as the possible origin of the propagules to try to determine their recovery and repopulation.

Experimental studies on coral recruitment in the tropical eastern Pacific had only been conducted in Central America: Panama (Birkeland, 1977; Wellington, 1982; Richmond, 1985) and Costa Rica (Guzmán, 1986). In only one of these studies (Birkeland, 1977) were two settled *Pocillopora* recruits found, which had been sexually originated. At that same site, colonies were also found that had been formed by polyp bail-out (Sammarco, 1982), a form of asexual reproduction (Richmond, 1985). All these studies, lasting from eight months to five years, were carried out at the same locality and the material used as artificial substrate was primarily plastic.

In more recent surveys on the reproductive biology of corals, recruits were observed on the Pacific coast of Central America, mainly Panama (Glynn *et al.*, 1991, 1994, 1996, 2000). In a different type of study conducted in Mexico dealing with the subject at hand, the age of recruits (*Pavona* in Oaxaca) was estimated (Glynn and Leyte, 1997). The present work, therefore, represents the first experimental report of coral recruitment for the Mexican Pacific.

Materials and methods

Coral recruitment was monitored by placing eight folded (each side bent 45°) wire-mesh structures (120 × 50 cm) on the sea bottom. Each structure had four terracotta settlement tiles (17 × 17 cm) secured to it (English *et al.*, 1997; Harriot and Fisk, 1987). The structures were attached to the reef floor by metal stakes, at two different depths (above 3 m and below 14 m), in nine localities on the coast of Jalisco and Nayarit (21°02'–19°16' N, 105°36'–104°52' W), in the Mexican Pacific (table 1, fig. 1).

The structures were placed in December 1998 and removed in July 1999. The tiles were washed with a chlorinated solution to remove organic matter. In the laboratory, a stereoscopic microscope was used to detect corals settled on both sides of the tiles, considered different microhabitats. Identification was

Tabla 1. Datos de cada localidad del área de estudio: coordenadas, profundidad de los sitios en los que se colocaron las estructuras con losas en cada localidad, y profundidad máxima (la del arrecife y/o hasta donde existían corales en el arrecife).

Table 1. Data for each locality in the study area: coordinates, depth at which the structures with settlement tiles were placed and maximum depth (that of the reef and/or until the reef corals occurred).

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

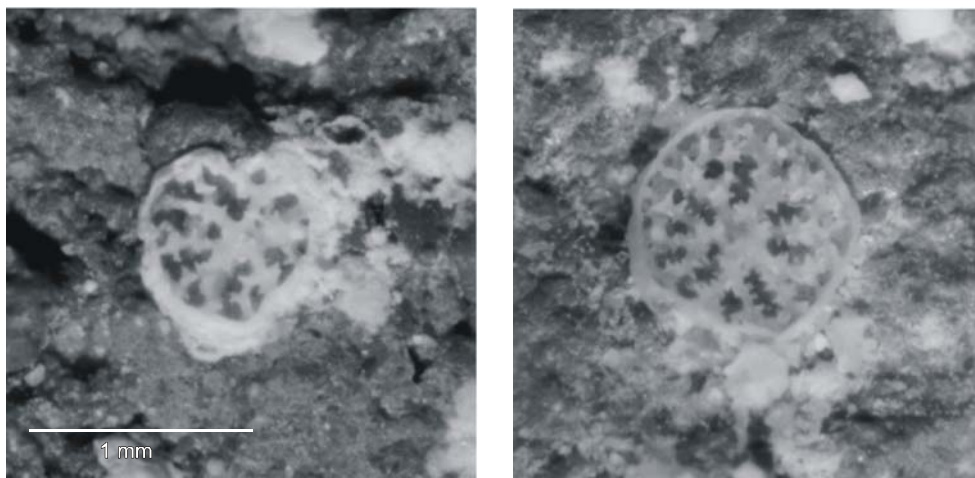


Figura 2. Imágenes en microscopio estereoscopio de reclutas fijados sobre las losas artificiales. *Porites*. Izquierda: Tenacatita. Derecha: Chimo.
Figure 2. Stereoscope microscope images of recruits settled on terracotta tiles. *Porites*. Left: Tenacatita. Right: Chimo.

corales m⁻² en seis meses en Chimo (dos ejemplares en 32 losas) y 4.66 en Tenacatita (siete ejemplares en 26 losas).

Este hallazgo representa el primer registro de reclutas de *Porites* y el mayor número de ejemplares originados por reproducción sexual fijados en un estudio con sustrato artificial en el Pacífico oriental tropical. También, puede significar que los arrecifes de la región no dependen totalmente de la llegada de propágulos desde lugares lejanos del Pacífico (e.g., Glynn *et al.*, 1994), y que a pesar de sufrir los efectos del evento El Niño y las temperaturas subletales, las colonias sobrevivientes fueron capaces de reproducirse sexualmente y los propágulos lograron dispersarse a nuevas localidades. Además, en la región se han observado fragmentos coralinos, principalmente de especies de *Pocillopora*, que inician su crecimiento, por lo que las posibilidades de repoblamiento pudieran

based on bibliography (English *et al.*, 1997) and the comparison of adult colonies. Coral recruitment rate was calculated as recruits per square meter per unit of time. Nonparametric statistical tests (Zar, 1999) were applied to determine differences among microhabitats, depths and localities.

Results and discussion

Nine recruits (<1 mm; fig. 2) of the genus *Porites* were found on the settlement tiles from the reefs at Chimo (20°28' N, 105°36' W; south of Banderas Bay, Jalisco) and Tenacatita (19°16' N, 104°52' W; southernmost locality of the study area). There were no significant statistical differences in the number of recruits found for the different microhabitats (tiles from the shallow site of Tenacatita; Mann-Whitney:

incrementarse. El hecho de haber observado exclusivamente ejemplares de *Porites* en las losas puede reflejar que las colonias de *Pocillopora* se reprodujeron principalmente mediante esta forma asexual.

Una de las desventajas de los estudios sobre reclutamiento coralino es la dificultad para identificar a los reclutas debido a su tamaño pequeño (<1 mm; English *et al.*, 1997), por lo que en la mayoría de los estudios se llega al nivel taxonómico de Familia. Para la identificación de los reclutas del género *Porites*, representados en esta región por *P. panamensis* Verrill, 1866 y *P. lobata* Dana, 1846, hay que considerar las diferencias morfológicas y biológicas de cada fase del ciclo de vida (larva, recluta, juvenil y colonia adulta), y las condiciones oceánicas. Ambas especies son predominantemente gonocóricas (Glynn *et al.*, 1994) y se considera que las colonias de *Porites* tienen patrones similares de reproducción sexual en todo el Pacífico, donde su abundancia puede estar relacionada con el éxito relativo del reclutamiento sexual y la fragmentación (Kojis y Quinn, 1981). *Porites panamensis* libera plánulas zooxanteladas y sus colonias adultas son pequeñas (Glynn *et al.*, 1994); en el área de estudio es la especie que presenta el mayor número de colonias. En cambio, *P. lobata*, que posiblemente presenta fertilización externa de los gametos, alcanza un mayor tamaño en las colonias adultas y se distribuye ampliamente en el Pacífico oriental ecuatorial (Glynn *et al.*, 1994) aunque su cobertura en los arrecifes de Jalisco y Nayarit es muy baja (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997).

Los corales encontrados pueden corroborar el fenómeno de dispersión de corales en la región, ya que las pocas colonias locales no habrían sido capaces de reproducirse por su pequeño tamaño (Glynn *et al.*, 1994) y condición después del blanqueamiento (Carriquiry *et al.*, 2001), en el caso de Chimo; y en Tenacatita, la cobertura de las colonias adultas está dominada absolutamente por *Pocillopora*, por lo que hay más probabilidades de que los propágulos hayan llegado de otra localidad. Al considerar la escala temporal y espacial del estudio, el tiempo de vida de las larvas y la distancia a recorrer entre arrecifes con la corriente a favor (e.g., Fisk y Harriott, 1990; Roberts, 1997; Miller y Mundy, 2003), se calcula que las larvas pudieron llegar de localidades cercanas (decenas de kilómetros) donde recientemente se han observado evidencias reproductivas en las colonias como las Islas Marietas (Vizcaíno-Ochoa *et al.*, 2002) o las Islas Marías, Nayarit.

La inestabilidad térmica en la región pudiera haber afectado a las colonias coralinas que sobrevivieron a las perturbaciones, aunque este factor en conjunto con la actividad reproductiva de las especies estudiadas en el Pacífico oriental no tienen una relación clara (Glynn *et al.*, 2000). Durante muestreos recientes en campo se han observado numerosos reclutas de *Porites* fijados en el sustrato natural, en la mayoría de las localidades de Bahía de Banderas. Esto implica que la llegada y fijación de propágulos no se ha interrumpido, incluso después de perturbaciones que han impactado la región (e.g. los recientes eventos El Niño y el huracán Kenna en

$\alpha = .05$, 15, 15, $P > 0.3$) and depths (Tenacatita; Mann-Whitney: $\alpha = 0.05$, 11, 15, $P > 1$) at the sites. Nevertheless, significant differences (Mann-Whitney: $\alpha = 0.05$, 32, 26, $P < 0.033$) were found among localities, probably because of the geomorphological (bottom slope and type) and biological (coral cover and richness) characteristics of each one. Coral recruitment rate was 1.08 and 4.66 corals m^{-2} in six months at Chimo (two specimens on 32 tiles) and Tenacatita (six specimens on 26 tiles), respectively.

This result represents the first record of *Porites* recruits and the highest number of settled specimens originated by sexual reproduction in an experiment with artificial substrate in the tropical eastern Pacific. It can also denote that the reefs from the region do not depend entirely on the arrival of propagules from distant Pacific locations (e.g., Glynn *et al.*, 1994) and that, despite being subject to the sublethal temperatures produced by the El Niño event, the surviving colonies were able to sexually reproduce and the propagules managed to disperse to new localities. Moreover, coral fragments have been observed in the region, mainly of *Pocillopora* species, which are beginning to grow, the possibility of repopulation thus increasing. The fact that only *Porites* specimens were observed on the tiles could be an indication that the *Pocillopora* colonies primarily reproduced by this asexual form.

One of the disadvantages of coral recruitment experiments is the difficulty of identifying the recruits because of their small size (<1 mm; English *et al.*, 1997), so in most studies specimens are identified to the taxonomic level of family. For the identification of recruits of the genus *Porites*, represented in this region by *P. panamensis* Verrill, 1866, and *P. lobata* Dana, 1846, it is necessary to consider the morphological and biological differences in each phase of the life cycle (larva, recruit, juvenile and adult colony), as well as the oceanic conditions. Both species are predominantly gonochoric (Glynn *et al.*, 1994) and *Porites* colonies apparently present similar sexual reproduction patterns throughout the Pacific, where their abundance may be related to the relative success of sexual recruitment and fragmentation (Kojis and Quinn, 1981). *Porites panamensis* releases zooxanthellate planulae and its adult colonies are small (Glynn *et al.*, 1994); in the study area, it is the species that has the highest number of colonies. In turn, *P. lobata*, which possibly presents external fertilization of gametes, attains a larger size in adult colonies and is widely distributed in the equatorial eastern Pacific (Glynn *et al.*, 1994), but its reef cover in Jalisco and Nayarit is very low (Carriquiry and Reyes-Bonilla, 1997).

The corals found can corroborate the phenomenon of coral dispersion in the region, since the few local colonies may not have been able to reproduce because of their small size (Glynn *et al.*, 1994) and condition after bleaching (Carriquiry *et al.*, 2001), in the case of Chimo. In Tenacatita, the cover of adult colonies is completely dominated by *Pocillopora*, so there is greater probability that the propagules arrived from another locality. Considering the temporal and spatial scale of this

octubre de 2002), contrario a otras localidades donde las larvas fueron abortadas o su número disminuyó dramáticamente por perturbaciones ambientales (Jokiel y Guinther, 1978).

Debido a que los mecanismos que tienen influencia en la abundancia y condición de los corales (vida y competencia larval, circulación oceánica y desarrollo hasta colonia adulta) operan en diferentes escalas de tiempo y espacio, se requiere continuar con estudios de diferente duración (periodos cortos y largos) para poder integrar las distintas perspectivas y condiciones del ambiente en los arrecifes de esta región.

El repoblamiento de los arrecifes del Pacífico Mexicano podría no ser tan lento si se considera que se ha calculado que los arrecifes de América Central, donde murió 50 a 100% de los corales (Glynn, 1990; Glynn *et al.*, 1988), necesitarán entre cien y doscientos años para tener un desarrollo similar al que existía antes de la mortalidad (Cortés, 1997). La cantidad de reclutas encontrados en el presente trabajo y los observados sobre el sustrato natural en muestreos posteriores fueron mayores a lo observado en esos arrecifes, aunque esta situación no garantiza la recuperación del arrecife. Si el calentamiento global causa incrementos repetidos y/o prolongados de la temperatura, comparables a los últimos eventos El Niño, entonces la recuperación en los arrecifes podría ser más lenta y la frecuencia de las mortalidades severas de corales hermatípicos por blanqueamiento pudiera ser más alta. Esto provocaría el aumento en la abundancia relativa de depredadores y bioerosionadores, lo que conduce a una destrucción más rápida de las estructuras arrecifales y a la reducción de la capacidad de recuperación del arrecife (Richmond, 1990; Glynn, 1990).

Pocos arrecifes del Pacífico oriental tropical están en relativamente buenas condiciones y los eventos de blanqueamiento seguirán amenazándolos en el futuro próximo (Cortés, 1997; Kramer *et al.*, 2000). En México, el que algunos arrecifes se encuentran en áreas protegidas no significa que estén mejor conservados. El reclutamiento coralino a través de la llegada de propágulos de colonias de la misma región podría asegurar el repoblamiento de los arrecifes, incluso donde ya no estaban presentes algunas especies. Entender estos procesos facilitará la caracterización de los patrones de reproducción y desarrollo en los arrecifes (e.g., Connell *et al.*, 1997). Es por eso que se requieren más estudios sobre la biología y ecología de las distintas etapas de vida de los corales, para integrar e implementar esta información en programas de recuperación enmarcados en las diferentes escalas en y entre arrecifes.

Agradecimientos

Al CONACYT por el apoyo 117687 para la Maestría en Ciencias en Oceanografía Costera en la UABC del primer autor. El trabajo fue parcialmente financiado por el Centro Universitario de la Costa, de la Universidad de Guadalajara, a través del proyecto "Estructura y reclutamiento en las comunidades coralinas de la costa sur de Jalisco, Bahía de Banderas y sur de Nayarit".

study, the larval life span and the distance that has to be covered between reefs in the direction of the current (e.g., Fisk and Harriott, 1990; Roberts, 1997; Miller and Mundy, 2003), larvae could have arrived from nearby localities (tens of kilometers), where evidence of reproduction has recently been found in some colonies, such as those from the Marietas (Vizcaíno-Ochoa *et al.*, 2002) and Mariás islands, Nayarit.

The thermal instability of the region may have affected the coral colonies that survived the disturbance, though there is no clear relation between this factor and the reproductive activity of the species studied in the eastern Pacific (Glynn *et al.*, 2000). Recent field surveys have revealed numerous *Porites* recruits settled on natural substrate, primarily at sites in Banderas Bay, indicating that the arrival and settlement of propagules has not been interrupted even after recent disturbances in the region (e.g., recent El Niño events and Hurricane Kenna in October 2002). At other localities, however, the number of larvae decreased significantly or they were aborted due to environmental disturbances (Jokiel and Guinther, 1978).

Since the mechanisms that influence coral abundance and condition (life and larval competence, oceanic circulation and development to adult colony) operate on different temporal and spatial scales, further studies of different duration (long and short periods) are necessary to be able to integrate the different perspectives and conditions of the reef environment in this region.

Repopulation of the Mexican Pacific reefs may not be that slow, considering that it has been calculated that the reefs of Central America, where 50–100% of the corals died (Glynn, 1990; Glynn *et al.*, 1988), will need from 100 to 200 years to attain a development similar the one that existed before mortality occurred (Cortés, 1997). The number of recruits found in this work and observed on natural substrate in subsequent surveys was higher than that recorded for those reefs, though this situation does not guarantee reef recovery. If global warming causes repeated and/or prolonged increases in temperature, comparable to those produced by the last El Niño events, then the recovery of the reefs may be slower and the frequency of severe mortalities of hermatypic corals as a result of bleaching could be higher. This would lead to an increase in the relative abundance of predators and bioeroders, resulting in a faster destruction of the reef structures and diminishing the capacity for reef recovery (Richmond, 1990; Glynn, 1990).

Few reefs of the eastern tropical Pacific are in relatively good condition and bleaching events will continue to threaten them in the near future (Cortés, 1997; Kramer *et al.*, 2000). In Mexico, some reefs are located in protected areas, but this does not mean that they are better preserved. Coral recruitment through the arrival of propagules from colonies of the same region could assure the repopulation of the reefs, even where some species were no longer present. Understanding these processes will facilitate the characterization of the patterns of reproduction and development in the reefs (e.g., Connell *et al.*, 1997). That is why more studies are required on the biology

Referencias

- Birkeland, C. (1977). The importance of biomass accumulation in early stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp.*, Miami, pp. 15–21.
- Carriquiry, J.D. y Reyes-Bonilla, H. (1997). Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Cienc. Mar.*, 23(2): 227–248.
- Carriquiry, J.D., Cupul-Magaña, A.L., Rodríguez-Zaragoza, F., and Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bull. Mar. Sci.*, 69(1): 237–249.
- Connell, J.H., Hughes, T.P. and Wallace, C.D. (1997). A 30-year study of coral abundance, recruitment and disturbance at several scales in space and time. *Ecol. Monogr.*, 67(4): 461–488.
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16S: S39–S46.
- Cupul-Magaña, A.L., Aranda, O.S., Medina-Rosas, P. y Vizcaíno, V. (2000). Comunidades coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Mexicoa*, 2(1): 15–22.
- English, S., Wilkinson, C. and Baker, V. (eds) (1997). *Survey Manual for Tropical Marine Resources*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 368 pp.
- Fisk, D.A. and Harriott, V.J. (1990). Spatial and temporal variation in coral recruitment on the Great Barrier Reef: Implications for dispersal hypotheses. *Mar. Biol.*, 107: 485–490.
- Glynn, P.W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the Tropical Eastern Pacific. In: P.W. Glynn (ed.), *Global Ecological Consequences of the 1982–83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Oceanography Series, Elsevier Press, Amsterdam, 52, pp. 55–126.
- Glynn, P.W. and Leyte, G.E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West México: Reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1033–1047.
- Glynn, P.W., Cortés, J., Guzmán, H.M. and Richmond, R.H. (1988). El Niño 1982–83 associated coral mortality and relationships to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, Townsville, 3: 237–243.
- Glynn, P.W., Gassmann, N.J., Eakin, C.M., Cortés, J., Smith, D.B. and Guzmán, H.M. (1991). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.*, 109: 355–368.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Cortes, J., Gassmann, N.J., Guzmán, H.M., Del Rosario, J.B. and Feingold, J.L. (1994). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador). II. Poritidae. *Mar. Biol.*, 118: 191–208.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Gassmann, N.J., Black, K., Cortés, J. and Maté, J.L. (1996). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Island (Ecuador). III. Agariciidae. *Mar. Biol.*, 125: 579–601.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Ting, J.H., Maté, J.L. and Guzmán, H.M. (2000). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador). IV. Agariciidae, recruitment and recovery of *Pavona varians* and *Pavona* sp. *Mar. Biol.*, 136: 785–805.
- Guzmán, H.M. (1986). Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica, y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica, 179 pp.
- Harriott, V.J. and Fisk, D.A. (1987). A comparison of settlement plate types for experiments on the recruitment of scleractinian corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 201–208.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Dinsdale, E.A., Moltschaniwinskyj, N.A., Pratchett, M.S., Tanner, J.E. and Willis, B.L. (1999). Patterns of and ecology of the different life stages of corals, to integrate and implement this information in recovery programs on different scales and among reefs.

Acknowledgements

The M.Sc. studies at UABC of the first author were supported by a CONACYT scholarship (No. 117687). This work was partially funded by the Coastal University Center of the University of Guadalajara, through the project “Estructura y reclutamiento en las comunidades coralinas de la costa sur de Jalisco, Bahía de Banderas y sur de Nayarit”.

English translation by Christine Harris.

recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature*, 397: 59–63.

Jokiel, P.L. and Guinther, E.B. (1978). Effects of temperature on reproduction of the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. *Bull. Mar. Sci.*, 28: 786–789.

Kojis, B.L. and N.J. Quinn. (1981). Aspects of sexual reproduction and larval development in the shallow water hermatypic coral, *Goniastrea australensis* (Edwards and Haime, 1857). *Bull. Mar. Sci.*, 31(3): 558–573.

Kramer, P., Kramer, P.R., Arias-Gonzalez, E. and Mcfield, M. (2000). Status of coral reefs of northern Central America: Mexico, Belize, Guatemala, Honduras, Nicaragua and El Salvador. In: C. Wilkinson (ed.), *Status of Coral Reefs of the World: 2000*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 363 pp.

Medina-Rosas, P. y Cupul-Magaña, A. (2001–2002). Los corales del área protegida Los Arcos: Sobrevivir a impactos humanos y naturales. *Mexico*, 3(1–2): 86–91.

Miller, K. and Mundy, C. (2003). Rapid settlement in broadcast spawning corals: Implications for larval dispersal. *Coral Reefs*, 22: 99–166.

Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J.D., Leyte-Morales, G.E. and Cupul-Magaña, A.L. (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997–1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21: 368–372.

Richmond, R. (1985). Variations in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific. *Proc. Fifth Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, 6: 101–106.

Richmond, R.H. (1990). The effects of the El Niño/Southern Oscillation on the dispersal of corals and other marine organisms. In: P.W. Glynn (ed.), *Global Ecological Consequences of the 1982–83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Oceanography Series, Elsevier Press, Amsterdam, 52, pp. 127–140.

Roberts, C.M. (1997). Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science*, 278: 1454–1457.

Sammarco, P.W. (1982). Polyp bail-out: An escape response to environmental stress and a new means of reproduction in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22: 181–185.

Vizcaíno-Ochoa, V., Chi-Barragán, G., Tapia-Vázquez, O., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. y Carpizo-Ituarte, E. (2002). Biología reproductiva de tres especies de corales formadores de arrecifes en el Pacífico Mexicano. *Memorias XIII Congreso Nacional de Oceanografía*, Puerto Vallarta, México, 116.

Wellington, G.M. (1982). Depth zonation of corals in the Gulf of Panamá: Control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol. Monogr.*, 52(3): 223–241.

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 663 pp.