

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS ARRECIFES CORALINOS DE NAYARIT, PACÍFICO DE MÉXICO

COMMUNITY STRUCTURE AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE CORAL REEFS OF NAYARIT, MEXICAN PACIFIC

José D. Carriquiry*⁺
Héctor Reyes-Bonilla**

División de Geoquímica Ambiental
Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453

Ensenada, Baja California, México
* E-mail: jdcarriq@bahia.ens.uabc.mx

Recibido en enero de 1996; aceptado en marzo de 1997

RESUMEN

Aunque gran parte de los arrecifes y comunidades coralinas del Pacífico oriental han sido bien estudiados, aún existe un notable desconocimiento sobre la ocurrencia, distribución y composición faunística de aquellos que se encuentran en la costa occidental de México. Aunado al problema anterior, el margen costero de esta región está siendo objeto de grandes modificaciones antropogénicas que pueden afectar de manera irreversible a las comunidades coralinas locales. El presente trabajo tiene como objetivo el de describir la estructura y distribución de los principales arrecifes y comunidades coralinas de la región costera en el estado de Nayarit (20-21°N). Los resultados del estudio indican que estas zonas presentan una alta riqueza específica y una zonación clara, pero baja diversidad y uniformidad, principalmente debido a la dominancia de *Pocillopora damicornis* (L.) en las localidades. Debido a los efectos conjuntos de la pequeña área de plataforma continental colonizable por corales, la relativamente baja transparencia del agua y la presencia de una termoclina muy somera, todos los arrecifes observados en el sur de Nayarit son angostos, del tipo de franja. Las barreras fisiográficas e hidrológicas en la región, como las desembocaduras de ríos y amplias marismas al norte, y el efecto de las surgencias al sur, dan lugar a una distribución disjunta de las zonas de desarrollo arrecifal en la costa de Nayarit, limitándose a una sección de costa rocosa de unos 130 km de longitud.

Palabras clave: arrecifes, corales, ecología, Nayarit, Pacífico mexicano.

ABSTRACT

Although most of the reefs and coral communities of the eastern Pacific have been well studied, there is still great ignorance regarding the occurrence, distribution and faunistic composition of those on the western coast of Mexico. Moreover, the coastal margin of this region is being subjected to great

⁺ Dirección actual: Geosciences Research Division, Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, 9500 Gilman Drive, La Jolla, CA 92093-0220, USA.

^{**} Dirección actual: Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, apartado postal 19-B, La Paz, Baja California Sur, CP 23080, México.
E-mail: hreyes@calafia.uabcs.mx.

anthropogenic modifications that may irreversibly affect the local coral communities. The present study has the objective of describing the structure and distribution of the main coral reefs and coral communities in the coastal region of the state of Nayarit (20-21°N). The results indicate that these zones are characterized by a high specific richness and a clear zonation, but with low diversity and uniformity, principally due to the dominance of *Pocillopora damicornis* (L.) in these localities. Because of the combined effects of the small continental shelf area that can be colonized by corals, the relatively low water transparency and the presence of a very shallow thermocline, all the coral reefs observed in southern Nayarit are narrow fringing reefs. The physiographic and hydrologic barriers in the region, such as river mouths and ample marsh areas to the north, and upwelling effects in the south, give place to a disjunct distribution of the zones of coral reef development on the Nayarit coast, limiting their distribution to a rocky coastal section of about 130 km in length.

Key words: reefs, corals, ecology, Nayarit, Mexican Pacific.

INTRODUCCIÓN

El avance en el conocimiento sobre la distribución y desarrollo de comunidades y arrecifes coralinos en la costa Pacífica mexicana se ha dado, de manera más significativa, en los últimos 10 años (e.g., Reyes-Bonilla, 1992, 1993a). No obstante, existe una amplia zona de esta región cuya ocurrencia, composición y distribución de corales y arrecifes coralinos es aún desconocida. El conocimiento detallado de las características ecológicas de los arrecifes y comunidades coralinas es importante y necesario para la identificación oportuna de los síntomas de disfuncionalidad que se presentan en estos ecosistemas como respuesta a disturbios naturales y antropogénicos (Dustan y Halas, 1987). Para ello, la descripción cualitativa y cuantitativa de la estructura de la comunidad coralina es esencial (Dodge *et al.*, 1982). A pesar de que estudios de este tipo son muy escasos en esta región, éstos han permitido actualizar algunas de las concepciones ya inválidas, como aquella que consideraba al Golfo de California como la zona de mayor desarrollo de comunidades coralinas en el Pacífico mexicano (e.g., Durham, 1947; Squires, 1959). Hoy día se tiene documentada la existencia de zonas arrecifales importantes en las costas de Oaxaca (15°N) (Leyte-Morales, en prensa; Glynn y Leyte-Morales, en prensa) y en las Islas Revillagigedo (18°N) (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Ketchum y Reyes-Bonilla, en prensa). Sin embargo, una gran franja de la costa occidental de México permanece aún sin ser descrita, teniéndose sólo algunos reportes preliminares y/o comentarios aislados sobre la abundancia u

INTRODUCTION

Significant advances have been made in the knowledge of the distribution and development of coral communities and reefs of the Mexican Pacific coast in the last 10 years (e.g., Reyes-Bonilla, 1992, 1993a). However, there is a wide area of this region for which the occurrence, composition and distribution of corals and coral reefs are still not known. The detailed knowledge of the ecological characteristics of the reefs and coral communities is important and necessary for the timely identification of symptoms of disfunction that appear in these ecosystems as a result of natural and anthropogenic disturbances (Dustan and Halas, 1987). For this, the qualitative and quantitative description of the coral community structure is essential (Dodge *et al.*, 1982). Even though there are few such studies for the region, it has been possible to update some conceptions that are now invalid, like the one that considered the Gulf of California to be the area with the greatest development of coral communities in the Mexican Pacific (e.g., Durham, 1947; Squires, 1959). Important reef zones have been documented for the coasts of Oaxaca (15°N) (Leyte-Morales, in press; Glynn and Leyte-Morales, in press) and for the Revillagigedo Islands (18°N) (Reyes-Bonilla and Carriquiry, 1994; Ketchum and Reyes-Bonilla, in press). However, a large strip of the west coast of Mexico has still not been described; there are only a few preliminary reports and/or isolated comments on the abundance or occurrence of certain coral species (Durham and Barnard, 1952; Brand *et al.*, 1958; Salcedo-Martínez *et al.*, 1988).

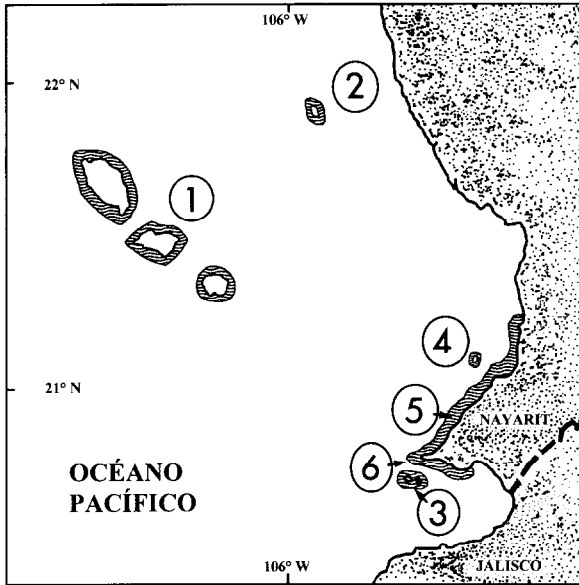


Figura 1. Comunidades coralinas de la costa de Nayarit y localización de las zonas de estudio. (1) Islas Mariás, (2) Isla Isabel, (3) Islas Marietas, (4) Isla Jaltemba, (5) Careyeros y Corral del Risco, (6) Punta Mita.

Figure 1. Coral communities along the coast of Nayarit and locations of the study areas. (1) Mariás Islands, (2) Isabel Island, (3) Marietas Islands, (4) Jaltemba Island, (5) Careyeros and Corral del Risco, (6) Punta Mita.

ocurrencia de ciertas especies de coral (Durham y Barnard, 1952; Brand *et al.*, 1958; Salcedo-Martínez *et al.*, 1988).

El estado de Nayarit presenta, particularmente en su región sur, zonas donde el desarrollo coralino es importante (fig. 1). A pesar de su relativa importancia, son pocos los antecedentes al respecto. En el primer registro sobre corales de este estado se mencionó la presencia de *Pocillopora capitata* Verrill, 1864 en Isla Isabel (Durham y Barnard, 1952). Squires (1959) presentó un listado de nueve especies (dos ahermatípicas y otra taxonómicamente inválida) para las Islas Mariás, y describió una especie (*Porites baueri* Squires, 1959), la cual a la fecha es considerada como endémica (Horta-Puga y Carricart-Ganivet, 1993). Posteriormente, Greenfield *et al.* (1970) mencionaron la

The state of Nayarit has areas of important coral development, especially in the southern region (fig. 1). Despite its relative importance, there is little information in this respect. The first record of corals in this state mentioned the occurrence of *Pocillopora capitata* Verrill, 1864 at Isabel Island (Durham and Barnard, 1952). Squires (1959) published a list of nine species (two ahermatypic and another taxonomically invalid) for the Mariás Islands and described one species (*Porites baueri* Squires, 1959) that is still considered endemic (Horta-Puga and Carricart-Ganivet, 1993). Greenfield *et al.* (1970) mentioned the existence of a coral reef at Jaltemba Island, but did not give any indication regarding its species composition and community structure. Other authors have recorded the presence of fossilized corals in

existencia del arrecife coralino de la Isla Jaltemba, sin dar indicación alguna sobre la composición de especies y la estructura de la comunidad que lo conforman. Otros autores registraron la presencia de corales fósiles en depósitos del Plioceno de la Isla María Madre (Jordan y Hertlein, 1926; Hertlein y Emerson, 1959).

El conocimiento detallado de las comunidades de coral del sur de Nayarit es clave, ya que la zona costera está siendo objeto de grandes modificaciones debido a la construcción de desarrollos turísticos de gran escala. Tales obras tienden a afectar irreversiblemente a las comunidades biológicas de la zona debido a los cambios generados sobre la calidad del agua, la topografía del suelo, la erosión y el aporte de sedimentos y sustancias xenobióticas al ambiente, las cuales, como consecuencia, incrementan la incidencia de disturbios sobre las comunidades coralinas.

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer las características generales de los arrecifes y comunidades coralinas del margen costero del estado de Nayarit, analizando la composición comunitaria de algunos de los más importantes y llevando a cabo una revisión sobre las especies que constituyen las formaciones coralinas de esta zona.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El sur del estado de Nayarit tiene un clima húmedo, con una precipitación promedio de 1,200 mm al año, siendo mayor en el verano debido a la influencia de ciclones y tormentas tropicales (SPP, 1981; Reguero y García-Cubas, 1989). La plataforma continental de la región es notablemente angosta debido a su cercanía con la porción norte de la Trinchera Mesoamericana (Lugo, 1986). El fondo oceánico en la zona está cubierto por arenas con parches de arena limosa, especialmente alrededor de las Islas Marias (Parker, 1964; Reguero y García-Cubas, 1989). En la costa, el régimen de mareas es mixto semidiurno, con amplitudes máximas de 1.1 m (Curry *et al.*, 1969).

La circulación oceánica en la zona es muy variable, tanto estacional como interanualmente,

Pliocene deposits at María Madre Island (Jordan and Hertlein, 1926; Hertlein and Emerson, 1959).

The detailed description of the coral communities of southern Nayarit is essential, since the coastal zone is being greatly modified by the construction of large-scale tourist developments. These developments tend to irreversibly affect the biological communities of the area due to the changes generated in the water quality, bottom topography, sediment erosion and transport and xenobiotic substances, which consequently increase the incidence of disturbances on the coral communities.

The objective of this work is to provide the general characteristics of the coral reefs and communities found along the coast of the state of Nayarit, analyzing the community composition of some of the most important ones and reviewing the species that make up the coral formations of this area.

METHODS

Study area

The southern region of Nayarit has a wet climate, with an average annual rainfall of 1,200 mm, which is greater in summer due to the influence of cyclones and tropical storms (SPP, 1981; Reguero and García-Cubas, 1989). The continental shelf of the region is noticeably narrow, due to its proximity to the northern portion of the Middle America Trench (Lugo, 1986). The ocean floor is covered with sand and patches of silty sand, especially around the Marias Islands (Parker, 1964; Reguero and García-Cubas, 1989). Along the coast, the tidal regime is mixed semidiurnal, with maximum amplitudes of 1.1 m (Curry *et al.*, 1969).

The oceanic circulation of the area varies greatly both seasonally and annually, since it is close to the zone of convergence of three important current systems (and/or water masses): the California Current, which is cold, has low salinity and flows southward; the Costa Rica Coastal Current, which is warm and flows northward; and water from the Gulf of California, which is warm and dense and is transported southward. These three currents converge at

debido a que cerca de ahí convergen tres sistemas de corrientes (y/o masas de agua) importantes: la Corriente de California, la cual es fría y de baja salinidad y fluye en dirección sur; la Corriente Costera de Costa Rica, cálida, que fluye hacia el norte; y el agua del Golfo de California, cálida y densa, que es transportada al sur. Estas tres corrientes convergen en un punto para unirse a la Corriente Norecuatorial (Wyrcki, 1965a). Aun bajo este esquema complejo, se puede establecer, en general, que en esta región el agua superficial se mueve en dirección norte y noroeste durante el verano y otoño (de junio a noviembre) y hacia el sur y suroeste durante el resto del año.

El promedio mensual de la temperatura oceánica superficial varía de 23.3 a 30.0°C en el año, con los valores extremos en marzo y septiembre, respectivamente (Robinson, 1973). En invierno y primavera hay descensos marcados de la temperatura en la zona, llegando hasta los 20°C en superficie, causadas principalmente por surgencias que se presentan en la Bahía de Banderas (Roden y Groves, 1959; Griffiths, 1968). Las surgencias ocasionan también que la termoclina verdadera aparezca normalmente a profundidades tan someras como de 40 a 60 m, e inclusive llegue hasta los 20 m, haciendo que la capa de mezcla se sitúe en la zona a los 30 m de profundidad en promedio (Wyrcki, 1965b; Griffiths, 1968; Fiedler, 1992). Lo anterior demuestra que las temperaturas existentes entre los 0 y los 20 m de profundidad son adecuadas para la supervivencia y el desarrollo de arrecifes coralinos en la zona.

La productividad orgánica integrada en la zona es relativamente baja durante el invierno (1.4 mg C/m²/d), pero se eleva significativamente en verano y otoño hasta 38.8 mg C/m²/d (Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego, 1986). Por otra parte, la concentración local de zooplankton es la más alta registrada cerca de la boca del golfo (hasta 200 mg zooplankton/1,000 m³), especialmente alrededor de las Islas Marias (Griffiths, 1968).

La transparencia del agua es alta en la zona oceánica, ya que la materia orgánica particulada no excede niveles de 1 mg/L en superficie. En contraste, la concentración de sólidos totales en suspensión en la costa llega a ser de 10 a

one point to join the North Equatorial Current (Wyrcki, 1965a). Even under this complex arrangement, it can be established that the surface water of this area generally flows in a north-northwest direction from summer to autumn (June to November) and towards the south-southwest during the rest of the year.

The mean monthly sea surface temperature varies from 23.3 to 30.0°C throughout the year, with the extreme temperatures occurring in March and September, respectively (Robinson, 1973). In winter and spring, there are marked decreases in temperature in the area, reaching 20°C at the surface, principally due to the upwelling that occurs in Banderas Bay (Roden and Groves, 1959; Griffiths, 1968). This upwelling also causes the true thermocline to normally appear at shallow depths, such as 40 to 60 m and even 20 m, placing the mixed layer at an average depth of 30 m (Wyrcki, 1965b; Griffiths, 1968; Fiedler, 1992). This shows that the existing temperatures between 0 and 20 m depth are appropriate for the survival and development of coral reefs in the area.

The integrated organic productivity of the area is relatively low (1.4 mg C/m²/d) during winter, but it increases significantly in summer and autumn to 38.8 mg C/m²/d (Gaxiola-Castro and Álvarez-Borrego, 1986). On the other hand, the local concentration of zooplankton is the highest reported for the mouth of the gulf (up to 200 mg zooplankton/1,000 m³), especially around the Marias Islands (Griffiths, 1968).

Water transparency is high in the oceanic region, since the particulate organic matter does not exceed levels of 1 mg/L at the surface. In contrast, the concentration of total suspended solids along the coast reaches 10 to 14 mg/L in autumn, values similar to those of the upper gulf (González-Farías *et al.*, 1986). This increase is principally due to the effects of pluvial precipitation and fluvial discharges into the coastal zone.

Field work

Three reefs were visited in July 1991 (considered such by the presence of well-cemented coral structures), located close to the

14 mg/L en otoño; cifras similares a las que se presentan en el alto golfo (González-Farías *et al.*, 1986). Este aumento se debe principalmente a los efectos de la precipitación pluvial y a las descargas fluviales a la zona costera.

Trabajo de campo

En julio de 1991 se visitaron tres arrecifes (considerados como tales por la presencia de estructuras coralinas bien cementadas), localizados cerca de la punta norte de Bahía de Banderas: Careyeros, Corral del Risco y Punta Mita (fig. 1). En las primeras dos localidades se estimó el porcentaje de cobertura coralina total y la de cada especie, por medio de tres transectos de línea de 50 m de largo tendidos en dirección perpendicular a la playa, iniciando desde el n.m.m. y atravesando todo el ancho del arrecife. Este método fue aplicado con la finalidad de poder detectar alguna zonación, y porque en sitios de poca cobertura y riqueza de especies, el transecto lineal de menos de 50 m tiende a subestimar la presencia y abundancia de especies de corales raros (Mundy, 1990). Los transectos se realizaron con una cinta métrica de fibra de vidrio (graduada cada milímetro), tomándose la medición al centímetro más próximo. Con los valores estimados de cobertura se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de uniformidad de Pielou (J') (Pielou, 1975). Luego, con la finalidad de comparar los valores de H' entre las dos localidades, se aplicó la prueba de Hutcheson (Hutcheson, 1970). En Punta Mita sólo se estimó la cobertura total.

Además de las estimaciones de los transectos, se realizó un listado de las especies de coral encontradas a partir de una búsqueda intensiva mediante buceo autónomo y libre. Las identificaciones de campo se hicieron siguiendo los criterios de Veron y Pichon (1976), Wells (1983) y Veron (1986). Ejemplares de la mayoría de las especies fueron depositados en la colección de referencia de la División de Geoquímica Ambiental del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California (UABC), en Ensenada, BC, y en el Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), en La Paz, BCS.

northern point of Banderas Bay: Careyeros, Corral del Risco and Punta Mita (fig. 1). At the first two sites, the percentage of total coral cover and that of each species was estimated using three 50-m-long transects, placed perpendicular to the shore, starting at the MSL and covering the entire width of the reef. This method was used to detect any zonation, and because at sites with poor cover and species richness, a linear transect shorter than 50 m tends to underestimate the presence and abundance of rare coral species (Mundy, 1990). The transects were made using a fiberglass metric measuring tape, with measurements to the nearest centimeter. The estimated cover values were used to calculate the Shannon-Wiener diversity index (H') and Pielou's index of uniformity (J') (Pielou, 1975). Hutcheson's test (Hutcheson, 1970) was then applied to compare the H' values between the two sites. At Punta Mita, only total cover was measured.

In addition to the estimates of the transects, a list was compiled of the coral species found in an intensive search made with SCUBA and skin diving. The identifications made in the field followed the criteria of Veron and Pichon (1976), Wells (1983) and Veron (1986). Samples of most of the species were deposited in the reference collection of the División de Geoquímica Ambiental of the Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California (UABC), in Ensenada, BC, and in the Museo de Historia Natural of the Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), in La Paz, BCS.

To complement the data of this visit, observations made at Jaltamba Island, the Marietas Islands and La Cruz de Huanacastle by the second author in 1987 were included, as well as information from the collection and the Museo de Historia Natural of the UABCS.

RESULTS

Community structure

The occurrence of nine hermatypic coral species was recorded for the entire study area (table 1); however, only five of them were found in the transects made. The coral cover of the area was high (38.7% average); the

Para complementar los datos de esta visita, se incluyeron las observaciones realizadas en 1987 en la Isla Jaltemba, las Islas Marietas y La Cruz de Huanacastle por el segundo autor, junto con información proveniente de la colección y el Museo de Historia Natural de la UABCS.

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

Se documentó la presencia de nueve especies de corales hermatípicos para toda el área estudiada (tabla 1); sin embargo, sólo cinco de ellas fueron encontradas dentro de los transectos realizados. La cobertura de coral de la zona fue alta (promedio de 38.7%), siendo la especie dominante *Pocillopora damicornis*, la cual representó el 85% de la cobertura coralina relativa (tabla 2). Las especies de este género se encontraron constituyendo la mayor parte de la estructura arrecifal en todas las localidades estudiadas, incluyendo a las visitadas pero no muestreadas.

Comparativamente, la cobertura coralina en Careyeros fue mayor que la de Corral del Risco (tabla 2); sin embargo, las diferencias no resultaron ser significativas ($t_{0.05,5} = 0.17$; $P > 0.05$). De manera similar, los valores de H' tampoco variaron entre ambas zonas ($t_{0.05,3} = 1.17$; $P > 0.05$). Estos resultados, aunque deben tomarse con cautela debido al bajo tamaño muestral, permiten afirmar que los arrecifes estudiados son semejantes desde el punto de vista cuantitativo, aunque cualitativamente haya una mayor variación.

Descripción de las zonas

Tanto en Careyeros como en Corral del Risco y Punta Mita, se observó el desarrollo de arrecifes en franja de entre 30 y 70 m de ancho, con un espesor de 1 a 3 m, extendiéndose desde el nivel medio de mareas hasta 15 m de profundidad. Su estructura general corresponde a la observada normalmente en los arrecifes coralinos situados desde la boca del Golfo de California hasta América Central; i.e., presentan una zonación clara, con especies del

dominant species was *Pocillopora damicornis*, with 85% of the relative coral cover (table 2). The species of this genus constituted most of the reef structure in all the sites studied, including those visited but not sampled.

Comparatively, the coral cover at Careyeros was greater than that at Corral del Risco (table 2); however, the differences were not significant ($t_{0.05,5} = 0.17$; $P > 0.05$). Similarly, the H' values did not vary between the areas ($t_{0.05,3} = 1.17$; $P > 0.05$). Even though these results should be taken with care because of the small sample size, they do confirm that the reefs studied are quantitatively similar, though there is greater qualitative variation.

Description of the areas

The development of fringing reefs was observed at Careyeros, Corral del Risco and Punta Mita. They were between 30 and 70 m wide and from 1 to 3 m thick, extending from the mean tide level to a depth of 15 m. Their general structure corresponds to that normally observed in coral reefs from the mouth of the Gulf of California to Central America; i.e., there is a clear zonation, with species of the genus *Pocillopora* forming the reef structure at mainly shallow depths (<15 m) (fig. 2). The massive corals (genera *Porites* and *Pavona*) occur in small colonies (between 0.3 and 0.7 m high and 0.4 to 0.6 m maximum diameter), especially in areas that are exposed during low tide, but also in the deepest section along the reef border. Species of the genus *Psammocora* commonly occur in areas 2 to 5 m deep, forming small patches or isolated colonies between 20 and 50 cm maximum diameter. The formation of micro-atolls of *Porites* was also observed on the reef flat, with diameters up to 0.7 m.

DISCUSSION

Geographic distribution of the coral zones of Nayarit

A preliminary evaluation of the existing coral communities at the Marietas Islands, Jaltemba Island and La Cruz de Huanacastle was

Tabla 1. Elenco sistemático de los corales hermatípicos del sur del estado de Nayarit. Se anotan en negritas las localidades donde han sido registrados. (1) Careyeros/Punta Mita; (2) Islas Marietas; (3) Islas Marias (Squires, 1959); (4) Isla Jaltemba; (5) Isla Isabel; (6) La Cruz de Huanacaxtle.

Table 1. Systematic list of the hermatypic corals of southern Nayarit. The numbers in bold indicate the sites where they have been recorded. (1) Careyeros/Punta Mita; (2) Marietas Islands; (3) Marias Islands (Squires, 1959); (4) Jaltemba Island; (5) Isabel Island; (6) La Cruz de Huanacaxtle.

Phylum Cnidaria Hatschek, 1888

Clase Anthozoa Ehrenberg, 1834

Orden Scleractinia Bourne, 1900

Familia Pocilloporidae Gray, 1842

Género *Pocillopora* Lamarck, 1818

Pocillopora capitata Verrill, 1864 (1, 2, 4, 5, 6)

Pocillopora damicornis (Linneo, 1758) (1, 2, 4, 6)

Pocillopora meandrina Dana, 1846 (1, 2, 3, 4, 6)

Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander, 1786) (1, 2, 3, 4, 5, 6)

Familia Poritidae Gray, 1842

Género *Porites* Link, 1801

Porites baueri Squires, 1959 (3)

Porites lobata Dana, 1846 (1)

Porites panamensis Verrill, 1866 (1, 2, 3, 4, 6)

Familia Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943

Género *Psammocora* Dana, 1846

Psammocora stellata (Verrill, 1866) (1, 3)

Psammocora superficialis Gardiner, 1898 (1)

Familia Agariciidae Gray, 1847

Género *Pavona* Lamarck, 1801

Pavona gigantea Verrill, 1869 (1, 2, 4, 6)

Familia Fungiidae Dana, 1846

Género *Fungia* Lamarck, 1801

Fungia curvata (Hoeksema, 1989) (3)

Fungia distorta Michelin, 1842 (3)

Nota: Las especies *F. curvata* y *F. distorta* fueron identificadas por Squires (1959) como *Cycloseris elegans* y *C. mexicana*, respectivamente. De la misma forma, el autor incluye a *Pocillopora elegans* Dana en su listado, pero el nombre específico es considerado como sinónimo menor de *P. verrucosa* (Veron y Pichon, 1976).

género *Pocillopora* formando la estructura arrecifal, principalmente a profundidades someras (<15 m) (fig. 2). Los corales masivos (géneros *Porites* y *Pavona*) se presentaron en forma de colonias pequeñas (entre 0.3 y 0.7 m de altura y de 0.4 a 0.6 m de diámetro máximo), especialmente en áreas que quedaban descubiertas en marea baja, pero también en la sección más profunda, en el borde arrecifal. Las especies del género *Psammocora* se presentaron

conducted in 1987. The coral formations found had characteristics and dimensions very similar to those described above: fringing reefs or coral patches made up mainly of *Pocillopora* spp., and the occasional occurrence of colonies of *Pavona* and *Porites*, in both shallow and deep areas. Even though the species richness of these three areas was identical (six taxa, table 2), both the coral cover and thickness of the reef structure at Jaltemba were greater than those

Tabla 2. Porcentaje de cobertura de coral en dos arrecifes costeros de Nayarit. Cada número del 1 al 6 indica un transecto de 50 m². El índice de diversidad de Shannon-Wiener se calculó en base *e*.

Table 2. Percent coral cover in two coastal reefs of Nayarit. Each number from 1 to 6 indicates a 50 m² transect. The Shannon-Wiener diversity index was calculated in base *e*.

Especie	Careyeros			Corral del Risco			Promedio (DE)	
	1	2	3	4	5	6		
<i>Porites panamensis</i>	1.0	0.9		2.2	0.7	0.6	0.9	(0.7)
<i>Pocillopora damicornis</i>	0.1	29.0	100	21.3	8.3	39.7	33.1	(35.7)
<i>Pocillopora verrucosa</i>				2.0	14.3	3.9	3.4	(5.6)
<i>Pocillopora meandrina</i>		3.1			4.8		1.3	(2.1)
<i>Psammocora stellata</i>						0.2	0.03	(0.1)
Cobertura total	1.1	33.1	100	30.3	23.4	44.4	38.7	(33.2)
<i>H'</i>	0.3	0.4	0.0	0.6	1.1	0.4	0.6	
<i>J'</i>	0.4	0.4	0.0	0.5	0.8	0.3	0.3	

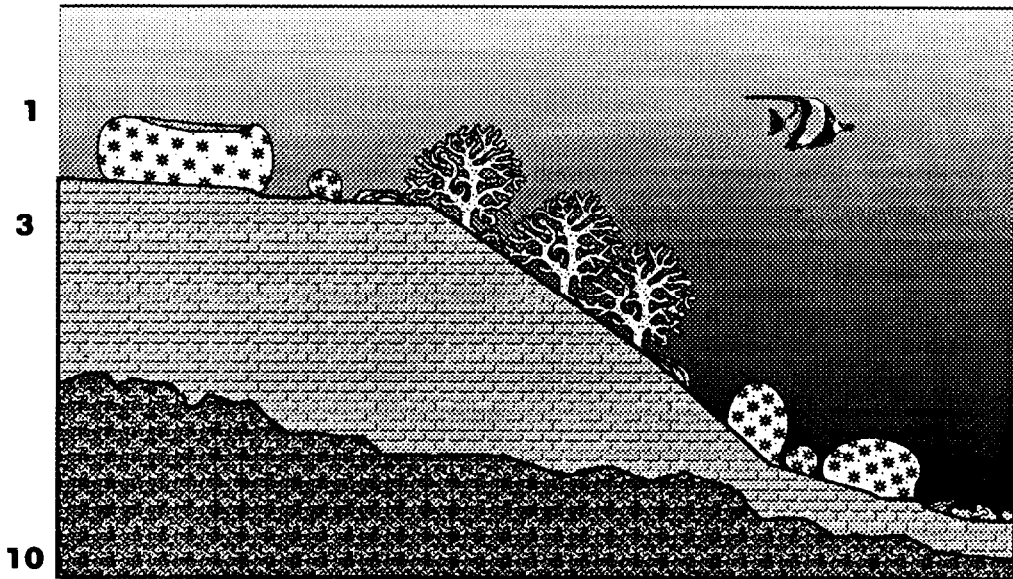


Figura 2. Patrón de zonación idealizado de los arrecifes estudiados al sur de Nayarit. El eje vertical denota la profundidad en metros (exageración vertical).

Figure 2. Idealized zonation pattern of the reefs studied in southern Nayarit. The vertical axis shows the depth in meters (vertical exaggeration).

comúnmente en zonas de 2 a 5 m de profundidad, formando pequeños parches o colonias aisladas de entre 20 y 50 cm de diámetro máximo. También se observó la formación de microatolones de *Porites* en la planicie arrecifal, con diámetros que alcanzaban hasta 0.7 m.

DISCUSIÓN

Distribución geográfica de las zonas coralinas de Nayarit

Durante 1987, las Islas Marietas, Isla Jaltemba y La Cruz de Huanacastle fueron visitadas con el fin de realizar una evaluación preliminar de las comunidades coralinas existentes. Las formaciones coralinas encontradas presentaban características y dimensiones muy similares a las antes descritas: arrecifes de franja o parches coralinos constituidos principalmente por *Pocillopora* spp., con eventual presencia de colonias de *Pavona* y *Porites*, tanto en las zonas someras como en las profundas. Aunque la riqueza de especies para estas tres localidades resultó ser idéntica (seis taxa, tabla 2), tanto la cobertura de coral como el espesor de la estructura arrecifal en Jaltemba fueron superiores a los observados en Punta Mita (en 1991), por lo que se podría considerar que el primero es un arrecife mejor desarrollado. En La Cruz de Huanacastle la abundancia de coral fue baja y las formaciones no se elevaban suficientemente sobre el fondo como para que pudieran ser considerados arrecifes verdaderos.

Conjuntando todos los registros se puede establecer que las zonas coralinas de mayor relevancia en el estado de Nayarit se encuentran confinadas a una área, delimitada por los 21°53' y 20°45'N y 106°42' y 105°16'O, cubriendo una franja de costa de aproximadamente 130 km de largo. Los límites de la distribución geográfica de esta zona están controlados en buena medida por las características ambientales de esta franja costera. Al norte de la Bahía de Jaltemba se inicia una gran extensión de costas arenosas, marismas, esteros y desembocaduras de ríos, los cuales representan barreras para la colonización coralina.

observed at Punta Mita (in 1991), which is why Jaltemba may be considered a better-developed reef. At La Cruz de Huanacastle, the coral abundance was low and the formations did not rise well enough above the bottom for them to be considered true reefs.

By combining all the records, it can be established that the most relevant coral zones of Nayarit are confined to an area, delimited between 21°53' and 20°45'N and 106°42' and 105°16'W, covering a coastal strip approximately 130 km long. The limits of the geographic distribution of this area are controlled, in large part, by the environmental characteristics of this coastal strip. North of Jaltemba Bay there is a large area of sandy beaches, marshes, estuaries and river mouths, all of which represent barriers for coral colonization. Likewise, the environmental conditions south of this area are also unfavorable for coral development, due to the effects of upwelling in Banderas Bay, the input of fresh water from the rivers (especially the Ameca River, with a discharge of up to $3,600 \times 10^6$ m³/year; Curray *et al.*, 1969; INEGI, 1988) and the beginning of another section of sandy coastline that extends along the states of Jalisco, Colima and Michoacán (20°N to 18°N). The above explains the distribution and confinement of these coral communities in a well-delimited area along the coast of Nayarit.

Ecological aspects

The species richness of hermatypic corals found in southern Nayarit is high (12 species, table 1). In the Mexican Pacific, only at Bahía de La Paz (24°N), Cabo Pulmo (23°N) and the Revillagigedo Islands (18°N) are the levels of richness comparable or greater (Reyes-Bonilla, 1993a; Reyes-Bonilla and Carriquiry, 1994). It is possible that the number and type of species found are due to the convergence of different ocean currents off Nayarit that carry larvae (and adults on floating objects) from two important geographical regions: the Gulf of California and the southern eastern Pacific. This influence is shown by the occurrence of species such as *Pocillopora capitata* or *Porites panamensis*

De manera similar, al sur de esta área las condiciones ambientales tampoco son favorables para el desarrollo coralino, debido al efecto de las surgencias en Bahía de Banderas, la influencia de agua dulce proveniente de los ríos (especialmente del Río Ameca, con una descarga de hasta $3,600 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$; Curray *et al.*, 1969; INEGI, 1988), y el inicio de otra sección de costa arenosa que ocupa la mayor parte de las costas de Jalisco, Colima y Michoacán (20°N a 18°N). Lo anterior explica la distribución y el confinamiento de estas comunidades coralinas de la costa de Nayarit a una área bien delimitada.

Aspectos ecológicos

La riqueza de especies de corales hermatípicos encontrada en el sur de Nayarit es alta (12 especies, tabla 1). En el Pacífico mexicano, sólo en Bahía de La Paz (24°N), Cabo Pulmo (23°N) y las Islas Revillagigedo (18°N) se conocen niveles de riqueza comparables o mayores (Reyes-Bonilla, 1993a; Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994). Posiblemente, el número y tipo de especies encontradas se deba a que frente a Nayarit convergen distintas corrientes oceánicas que pueden acarrear larvas (y adultos en objetos flotantes) desde dos importantes regiones geográficas: el Golfo de California y el sur del Pacífico oriental. Tal influencia se evidencia por la presencia de especies como *Pocillopora capitata* o *Porites panamensis* (abundantes en el golfo) y *Porites lobata* y *Psammocora superficialis* (que habitan en las Islas Revillagigedo y el Pacífico tropical central). Este proceso debe de ser lento, ya que la producción de plánulas por los corales del Pacífico oriental se lleva a cabo sólo durante algunos meses del año, o bien no suele ser muy exitoso (Glynn *et al.*, 1991, 1994, 1996).

Por la cobertura de coral encontrada (>35%), se puede considerar que ésta es una de las zonas arrecifales más importantes del Pacífico oriental (tabla 3), originada en buena medida por la presencia de abundante sustrato firme (consolidado) para su colonización y estabilidad estructural. También influye la capacidad de colonización de sustratos blandos

(abundant in the gulf) and *Porites lobata* and *Psammocora superficialis* (that inhabit the Revillagigedo Islands and the tropical central Pacific). This process is slow, since the production of planules by corals of the eastern Pacific only occurs during some months of the year and sometimes not very successfully (Glynn *et al.*, 1991, 1994, 1996).

From the coral cover observed (>35%) it can be considered that this is one of the most important reef zones of the eastern Pacific (table 3), due in large part to the abundant firm substrate (consolidated) that promotes colonization and structural stability. Their ability to colonize is also influenced by the soft intra-reef bottoms that have fragments of colonies of *Pocillopora* spp. (Highsmith, 1982) and by the relative stability of the ocean temperature conditions in the area (Robinson, 1973; Fiedler, 1992).

An unexpected finding was the almost absolute predominance of *Pocillopora damicornis* in the reefs of southern Nayarit (table 2). This species is of secondary importance in the Gulf of California and around the Revillagigedo Islands (Reyes-Bonilla, 1993a), although at lower latitudes it can present almost absolute predominance (Guzmán and Cortés, 1993).

The presence of *P. damicornis* determines the existence of a clear zonation in the region that is very similar to that found in reefs of Central America. The difference in the spatial distribution of the species (that provides for zonation) has been explained as a consequence of the competitive advantage of *Pocillopora* over the other genera, the effect of light and the behavior of fish of the family Pomacentridae, which destroy the live tissue of the massive coral to expand their territory to the area of the colony affected (Porter, 1974; Wellington, 1980, 1982). To date, there is not enough quantitative information to estimate the effect of these factors on the reefs of southern Nayarit. However, the zonation does indicate a certain maturity of the system, since the patterns observed are present only after interaction between the species occurs for a sufficient amount time. This state of community succession occurs if the denso-independent mortality

Tabla 3. Cobertura coralina de los arrecifes del Pacífico oriental. Sólo se consideraron los datos obtenidos luego del fenómeno de Oscilación Sureña de El Niño de 1982-83 y aquellos sitios donde la cobertura excediera el 30% del sustrato. Referencias: (1) von Prah *et al.*, 1988; (2) Guzmán y Robertson, 1989; (3) Cortés, 1990; (4) Glynn, 1990; (5) Guzmán y López, 1991; (6) Guzmán *et al.*, 1991; (7) Robinson y Thomson, 1992; (8) Reyes-Bonilla, 1993c; (9) Glynn *et al.*, 1996; (10) Vargas-Ángel, 1996; (11) Bárcenas *et al.*, en prensa; (12) este estudio. Nótese que los valores reportados en metros lineales se obtuvieron del levantamiento de transectos de línea, mientras que los expresados en metros cuadrados fueron obtenidos de transectos de banda.

Table 3. Coral cover of reefs of the eastern Pacific. Only data obtained after the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation event and those sites where the cover exceeded 30% of the bottom were considered. References: (1) von Prah *et al.*, 1988; (2) Guzmán and Robertson, 1989; (3) Cortés, 1990; (4) Glynn, 1990; (5) Guzmán and López, 1991; (6) Guzmán *et al.*, 1991; (7) Robinson and Thomson, 1992; (8) Reyes-Bonilla, 1993c; (9) Glynn *et al.*, 1996; (10) Vargas-Ángel, 1996; (11) Bárcenas *et al.*, in press; (12) this study. Note that the values reported in linear meters were obtained from the line transect survey, whereas those expressed in square meters were obtained from band transects.

Localidad (latitud)	Año	Cobertura promedio	Área muestreada	Ref.
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1987	43.0	400 m	1
Isla Saboga, Panamá (8°37'N)	1987	39.5	60 m	2
Isla Señorita, Panamá (8°30'N)	1987	49.5	50 m	2
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1987-88	48.5	4,800 m	2
Punta El Bajo, Costa Rica (8°40'N)	1989	45.9	100 m ²	3
Isla Secas, Panamá (7°51'N)	1985	45.3	6 m ²	4
Isla Uva, Panamá (7°48'N)	1985	63.4	20 m ²	4
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1989	49.9	1,496 m	5
Isla Iguana, Panamá (7°38'N)	1989	30.6	2,220 m	6
Cabo Pulmo, México (23°25'N)	1991	73.9	50 m ²	7
Cabo Pulmo, México (23°25'N)	1991	30.1	1,050 m ²	8
Punta Mita, México (20°45'N)	1991	38.7	300 m	12
Isla Clipperton, Francia (10°18'N)	1994	53.2	28 m ²	9
Ensenada de Utria, Colombia (6°04'N)	1988-89	13.9	1,360 m ²	10
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1992	56.3	120 m ²	11
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1993	70.1	180 m ²	11
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1996	56.8	570 m ²	11

intraarrecifales que tienen los fragmentos de colonias de *Pocillopora* spp. (Highsmith, 1982) y la relativa estabilidad en las condiciones de temperatura oceánica en la zona (Robinson, 1973; Fiedler, 1992).

Un hallazgo inesperado fue la dominancia casi absoluta de *Pocillopora damicornis* en los arrecifes del sur de Nayarit (tabla 2). En el Golfo de California y las Islas Revillagigedo, esta especie ocupa un lugar secundario en importancia (Reyes-Bonilla, 1993a), aunque en latitudes más bajas también puede llegar a dominar de manera casi absoluta (Guzmán y Cortés, 1993).

La presencia de *P. damicornis* determina la existencia de una zonación clara en la región, la cual es muy similar a la encontrada en arrecifes de América Central. La diferencia en la distribución espacial de las especies (que da lugar a la zonación) se ha explicado como una consecuencia de la ventaja competitiva de *Pocillopora* sobre los otros géneros, así como de la influencia de la luz y la acción de los peces de la familia Pomacentridae, quienes destruyen el tejido vivo de los corales masivos para ampliar luego sus territorios al área de la colonia afectada (Porter, 1974; Wellington, 1980, 1982). De momento, no existe información cuantitativa suficiente como para estimar el efecto de esos factores en los arrecifes del sur de Nayarit. Sin embargo, la discusión puede enfocarse al hecho de que la zonación indica una cierta madurez del sistema ya que los patrones observados se presentan, solamente, luego de que las interacciones entre las especies han sido llevadas a cabo durante un tiempo suficiente. Tal estado de sucesión comunitaria se presentará si los factores de mortalidad denso-independiente (huracanes, sedimento, etc.) son secundarios a los biológicos en la zona de estudio y, por lo tanto, sólo donde el ambiente es relativamente "estable". En ambientes arrecifales, es notorio que la falta de perturbaciones propicie el desarrollo de fenómenos ecológicos como el de la exclusión competitiva, cuya consecuencia es de que la diversidad de la zona tienda a disminuir en vez de aumentar (Karlson y Hurd, 1993).

La situación encontrada en los arrecifes de Nayarit corresponde al escenario anterior. En la

factors (hurricanes, sediment, etc.) are secondary to the biological factors in the study area and, thus, only where the environment is relatively "stable". It should be noted that the lack of disturbances in reef environments aids the development of ecological phenomena, such as competitive exclusion, the consequence of which is that the diversity of the area tends to decrease instead of increase (Karlson and Hurd, 1993).

The situation observed in the reefs of Nayarit corresponds to the above scenario. There is little interannual variation in the oceanographic factors in the area, and the incidence of cyclones in a 100-km radius around Punta Mita is very low (CGSNI, 1979). These characteristics permit the species that best competes or disperses itself along the bottom (*P. damicornis*) to monopolize the space, thus reducing the richness and uniformity (J') of the system. Using the H' values calculated for Nayarit, we could question this hypothesis, since they are close to the mean observed for reefs of the American Pacific (table 4). However, this simple comparison should be taken with care, since H' is a one-dimensional index that should only be analyzed directly if the two communities have the same species richness or if the variance of the estimator is known (Hutchinson, 1970; Pielou, 1975).

Another general pattern observed in this study was that all the reefs of Nayarit (insular or coastal) are fringing. This common form is probably the result of many circumstances. First, the continental shelf of the area is very narrow, resulting in depths greater than 100 m at distances relatively close to the coastline and, consequently, the conditions of temperature and light impede the survival of the corals. On the other hand, the low water transparency in the area of influence of the coastal zone noticeably decreases the amount of available light for the metabolism of the symbiotic zooxanthellae of the hermatypic species. This situation is particularly important for species of the genus *Pocillopora*. For example, *P. damicornis*, the most important coral in Nayarit, requires light intensities of at least 30% of incident light at the surface to survive (Titlyanov and Latypov, 1991). Considering that along the western side

Tabla 4. Valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de uniformidad de Pielou (J') calculados en arrecifes del Pacífico oriental. N = número de transectos realizados. Todos los valores de H' fueron estandarizados en base e y sólo se consideraron los datos obtenidos posteriormente a 1982-83. Referencias: (1) Guzmán *et al.*, 1987; (2) Guzmán y Cortés, 1989; (3) Glynn, 1990; (4) Guzmán y Cortés, 1992; (5) Cortés, 1990; (6) Reyes-Bonilla, 1993c; (7) Glynn *et al.*, 1996; (8) Vargas-Ángel, 1996; (9) Bárcenas *et al.*, en prensa; (10) este trabajo. En todos los casos se emplearon transectos de línea de 10 m de largo, excepto en Golfo Dulce, Costa Rica, en Cabo Pulmo, México, y en Isla Clipperton, Francia, donde se usaron transectos de banda de 10 y 50 m de largo, utilizando cuadrantes de 1 m².

Table 4. Values of the Shannon-Wiener diversity index (H') and Pielou's uniformity index (J') calculated for reefs of the eastern Pacific. N = number of transects made. All the H' values were standardized in base e and only data obtained after 1982-83 were considered. References: (1) Guzmán *et al.*, 1987; (2) Guzmán and Cortés, 1989; (3) Glynn, 1990; (4) Guzmán and Cortés, 1992; (5) Cortés, 1990; (6) Reyes-Bonilla, 1993c; (7) Glynn *et al.*, 1996; (8) Vargas-Ángel, 1996; (9) Bárcenas *et al.*, in press; (10) this study. In all cases, 10-m long transects were used, except in Golfo Dulce, Costa Rica, Cabo Pulmo, Mexico, and Clipperton Island, France, where 10- and 50-m-long band transects were used, using 1 m² quadrants.

Localidad (latitud)	Año	H'	J'	N	Ref.
Isla del Caño, Costa Rica (8°43'N)	1984	0.37	4	---	1
Isla del Caño, Costa Rica (8°43'N)	1985	0.53	0.77	54	2
Isla del Caño, Costa Rica (8°43'N)	1985	0.56	0.57	99	2
Isla del Caño, Costa Rica (8°43'N)	1985	0.52	0.47	51	2
Isla Uva, Panamá (7°48'N)	1985	0.14	0.19	10	3
Isla Secas, Panamá (7°51'N)	1985	0.09	0.12	10	3
Isla Cocos, Costa Rica (5°33'N)	1987	0.34	---	72	4
Isla Cocos, Costa Rica (5°33'N)	1987	0.26	---	80	4
Isla Cocos, Costa Rica (5°33'N)	1987	0.24	---	147	4
Golfo Dulce, Costa Rica (8°30'N)	1988	0.27	0.25	3	5
Golfo Dulce, Costa Rica (8°30'N)	1988	0.46	0.67	2	5
Golfo Dulce, Costa Rica (8°30'N)	1988	0.82	0.59	4	5
Cabo Pulmo, México (23°25'N)	1991	0.43	0.78	21	6
Isla Clipperton, Francia (10°18'N)	1994	0.58	0.32	28	7
Ensenada de Utria, Colombia (6°04'N)	1988-89	0-1.6	0-0.8	136	8
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1992	0.65	0.64	12	9
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1993	0.68	0.77	18	9
Isla Gorgona, Colombia (2°58'N)	1996	0.55	0.62	57	9
Punta Mita, México (20°45'N)	1991	0.55	0.34	6	10

zona existe relativamente poca variación inter-anual en los factores oceanográficos y la incidencia de ciclones en un radio de 100 km alrededor de Punta Mita es muy baja (CGSNI, 1979). Tales características permiten que la especie que mejor compite o se dispersa sobre el fondo (*P. damicornis*), monopolice el espacio y, con esto, la riqueza y la uniformidad (J') del sistema se ven reducidas. Con los valores de H' calculados para Nayarit, se podría cuestionar esta hipótesis debido a que éstos están cerca de la mediana encontrada para los arrecifes del Pacífico de América (tabla 4). Sin embargo, esta comparación simple debe ser tomada con reservas, puesto que H' es un índice adimensional, que sólo debe ser analizado directamente si las dos comunidades tienen igual riqueza de especies o si se conoce la varianza del estimador (Hutcheson, 1970; Pielou, 1975).

Otro patrón general encontrado en el presente estudio fue el de que todos los arrecifes de Nayarit (insulares o costeros) son de franja. Esta conformación común es probablemente el resultado de varias circunstancias. En primer lugar, la plataforma continental en la zona es muy angosta, dando como consecuencia de que se alcancen profundidades mayores a los 100 m a distancias relativamente cercanas a la línea de costa y, por consiguiente, las condiciones de temperatura e iluminación impiden la supervivencia de los corales. Por otra parte, la baja transparencia del agua en el área de influencia de la zona costera disminuye notablemente la cantidad de luz disponible para el metabolismo de las zooxantelas simbiotas de las especies hermatípicas. Esta situación es particularmente importante en el caso de las especies del género *Pocillopora*. Por ejemplo, *P. damicornis*, el coral más importante en Nayarit, necesita intensidades luminosas de al menos el 30% de la luz incidente en la superficie para sobrevivir (Titlyanov y Latypov, 1991). Tomando en cuenta que en el lado oeste de la boca del Golfo de California (donde la transparencia del agua es mayor que la de la zona de estudio) la tasa de extinción de la luz con la profundidad es tal que a 14 m se pierde el 70% de la luz recibida (Bustillos-Guzmán y Lechuga-Deveze, 1989), es de esperarse que la influencia de las surgencias y los ríos den lugar a que en Nayarit, *P.*

of the mouth of the Gulf of California (where water transparency is greater than that of the study area) the light extinction rate with depth is such that at 14 m, 70% of the light received is lost (Bustillos-Guzmán and Lechuga-Deveze, 1989), it can be expected that the influence of upwelling and of rivers in Nayarit cause *P. damicornis* to have physiological limitations for inhabiting depths greater than 10 m. This translates into the virtual nonexistence of important reef structures below this depth, even though there are wide rocky zones that could be colonized.

Together with the light factor, ocean temperature may also determine the depth at which the corals can inhabit the coast of Nayarit. In the area off Punta Mita, the minimum depth of the true thermocline varies annually between 15 and 20 m, and below this, the temperature decreases to 20°C during almost four months (Robinson, 1973; Fiedler, 1992). This gradient, added to the low temperatures, affects the coral species, limiting reef development to only the shallow depths in this region.

During the field work, there was no evidence of massive mortality of the corals (e.g., relatively large areas of dead coral covered with filamentous and crustose algae) during recent periods, nor anomalous abundances of bioeroders, such as polychaetes or bivalves or corallivorous species like *Aronthron* or *Acanthaster*. Even though the visual inspection of the reefs did not allow us to identify recent mortalities in the area, it is important to consider the possible occurrence of these events through time. For example, in the last 15 years, mortalities (from severe to slight) have been recorded for reef zones through much of the tropical eastern Pacific (Glynn, 1990; Reyes-Bonilla, 1993b), including the coastal reefs of Central America (Carriquiry *et al.*, 1988, 1994; Scott *et al.*, 1988; Guzmán *et al.*, 1990; etc.), caused by an increase in sea surface temperature during El Niño-Southern Oscillation (ENSO) events. Under this premise, and following the classification of ENSO events according to their intensity (Quinn *et al.*, 1987), the thermal anomalies recorded for the coastal zone of Nayarit during the most intense El Niño periods (i.e., 1957-58, 1972-73 and 1982-83)

damicornis tenga limitaciones fisiológicas para habitar a más de 10 m de profundidad. Esto se traduce en la virtual inexistencia de estructuras arrecifales importantes por debajo de esa profundidad, aun existiendo amplias zonas rocosas potencialmente colonizables.

Junto con el factor luz, probablemente la temperatura oceánica también determine la profundidad a la que los corales de la costa de Nayarit puedan habitar. En la zona adyacente a Punta Mita, la profundidad mínima de la termoclina verdadera varía anualmente entre los 15 y 20 m, y por debajo de la misma, la temperatura disminuye hasta 20°C durante casi cuatro meses (Robinson, 1973; Fiedler, 1992). Este gradiente, aunado a las bajas temperaturas, afecta a las especies coralinas, limitando el desarrollo arrecifal sólo a las profundidades someras de esta región.

Durante el trabajo de campo no se detectó evidencia alguna de mortandad masiva de corales (e.g., áreas relativamente grandes de coral muerto, recubierto por algas filamentosas y costosas) en periodos recientes, ni abundancias anómalas de bioerosionadores, tales como poliquetos o bivalvos, o de coralívoros como *Arothron* o *Acanthaster*. Aunque la inspección visual de los arrecifes no nos permitió identificar mortalidades recientes en la zona, es importante considerar la potencial ocurrencia de estos eventos a través del tiempo. Por ejemplo, en los últimos 15 años se han registrado mortalidades (desde severas hasta ligeras) en las zonas arrecifales de gran parte del Pacífico tropical oriental (Glynn, 1990; Reyes-Bonilla, 1993b), incluyendo los arrecifes costeros de Centro América (Carriquiry *et al.*, 1988, 1994; Scott *et al.*, 1988; Guzmán *et al.*, 1990; etc), causadas por la elevación de la temperatura oceánica superficial durante eventos del fenómeno de El Niño y la Oscilación del Sur (eventos ENSO, por sus siglas en inglés). Bajo esta premisa, y siguiendo la clasificación de eventos ENSO de acuerdo con su intensidad (Quinn *et al.*, 1987), se analizaron las anomalías térmicas registradas en la zona costera de Nayarit durante los periodos en que el fenómeno de El Niño ha sido más intenso (i.e., 1957-58, 1972-73 y 1982-83). En la fig. 3 se puede observar que sólo en 5 de los 63 meses acumulados para esos años, la

were analyzed. It can be observed in fig. 3 that in only 5 of the 63 months accumulated in these years, the thermal anomaly exceeded 1.5°C. This indicates that, even though the corals might have been exposed to thermal disturbances, since it is known that corals live very close to their upper thermal tolerance limit (Jokiel and Coles, 1990), their exposure to these conditions was not sufficiently long (many months) nor that intense (reaching anomalies of 3 to 4°C above the average sea surface temperature), as has been observed in different parts of the tropical eastern Pacific (Glynn *et al.*, 1988) where El Niño events have had catastrophic effects.

The fact that important oceanographic alterations, such as El Niño events, do not appear to have significantly affected the development of the coral communities of Nayarit during the past decades, is because the intensity of these events was buffered by other oceanographic factors, such as the mixing of water masses of different salinities and temperatures, the influence of the cold California Current and the upwelling off Banderas Bay, which together attenuate the effects of the ENSO events.

CONCLUSIONS

The coral communities of Punta Mita, Nayarit, have a high specific richness and a clear zonation, but low diversity and uniformity. This is principally due to the predominance of *Pocillopora damicornis*. The coastal physiography and oceanography of this region (particularly from the upwelling zones) cause the coral communities of the state of Nayarit to present a disjunct distribution and to be confined to a insular section and rocky coast some 130 km long. The study area with reef development is characterized by: (1) a small area of continental shelf inhabitable by corals, (2) low water transparency and (3) the presence of a very shallow thermocline; all of which are conditioning factors for the development of shallow fringing reef structures. The reefs of Nayarit do not appear to have been affected by ENSO events of the past decades, possibly because of the attenuation of the thermal anomalies in the zone by the mixing of colder

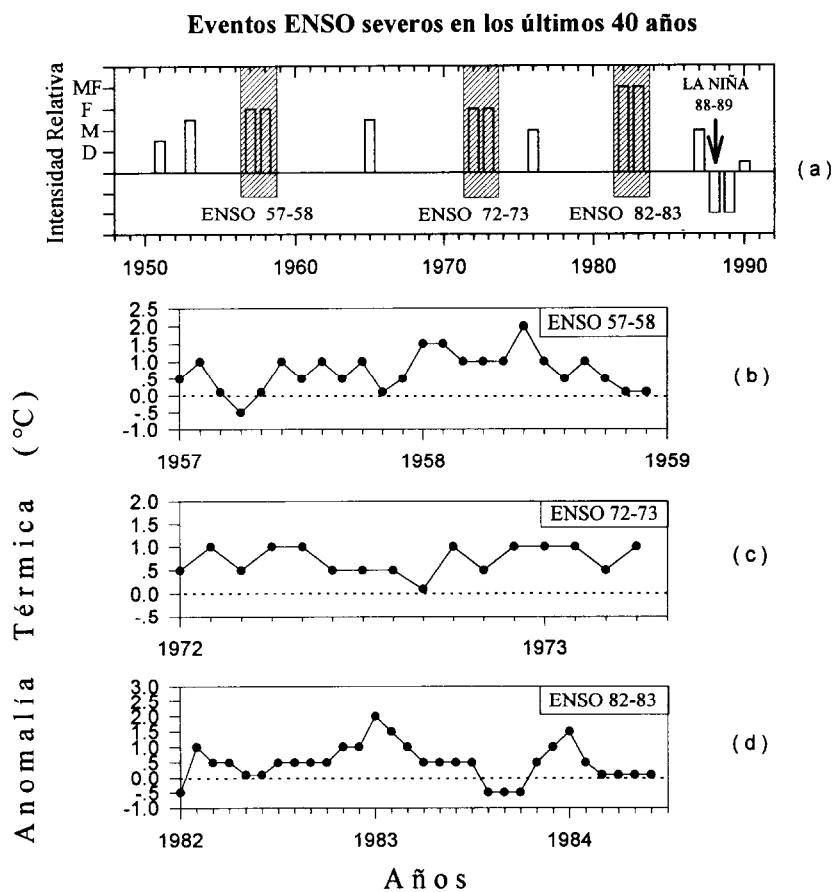


Figura 3. Características térmicas de los años en que el fenómeno de El Niño ha sido más intenso en la región. En la fig. 3a se presentan todos los eventos ENSO ocurridos desde 1950, siguiendo la clasificación de Quinn *et al.* (1987): D = débil, M = moderado, F = fuerte, MF = muy fuerte. Las anomalías térmicas de los eventos ENSO de mayor intensidad (sombreados en fig. 3a) se presentan de forma detallada en las figs. 3b-d. Nótese también la inclusión de la anomalía del evento de La Niña 1988-89 (fig. 3a), que se caracterizó por ser el episodio de enfriamiento oceánico más intenso en los últimos 50 años (World Meteorological Organization, 1992). Datos de Renner (1963), Miller y Laurs (1975) y NOAA (1982-83).

Figure 3. Thermal characteristics of the years in which the El Niño events have been the most intense in the region. Figure 3a shows all the ENSO events since 1950, following the classification of Quinn *et al.* (1987): D = weak, M = moderate, F = strong, MF = very strong. The thermal anomalies of the greater-intensity ENSO events (shaded in fig. 3a) are shown in detail in figs. 3b-d. Also note the inclusion of the anomaly of the 1988-89 La Niña event (fig. 3a), which was characterized as the most intense episode of ocean cooling in the last 50 years (World Meteorological Organization, 1992). Data from Renner (1963), Miller and Laurs (1975) and NOAA (1982-83).

anomalía térmica excedió los 1.5°C. Lo anterior indica que, aunque los corales pueden haber estado expuestos a perturbaciones térmicas, pues es conocido que los corales viven muy cerca de su límite superior de tolerancia térmica (Jokiel y Coles, 1990), la exposición a estas condiciones no fue lo suficientemente larga (de varios meses), ni tan intensa (que alcanzara anomalías de 3 a 4°C por encima de la temperatura oceánica superficial promedio), como se ha observado en diversas localidades del Pacífico tropical oriental (Glynn *et al.*, 1988) donde los eventos de El Niño han tenido efectos catastróficos.

El hecho de que alteraciones oceanográficas importantes, como las del fenómeno de El Niño, no parezcan haber afectado significativamente el desarrollo de las comunidades de coral de Nayarit en las últimas décadas, se debe probablemente a que la intensidad de estos eventos sea amortiguada por otros factores oceanográficos, tales como la mezcla de masas de agua de diferentes salinidades y temperaturas, la influencia de la corriente fría de California y los eventos de surgencia de la Bahía de Banderas, los que, en conjunto, atenúan los efectos de los eventos ENSO.

CONCLUSIONES

Las comunidades coralinas de la zona de Punta Mita, Nayarit, presentan alta riqueza específica y una zonación clara, pero con diversidad y uniformidad baja. Este patrón es causado principalmente por la predominancia de *Pocillopora damicornis*. La fisiografía y oceanografía costera de esta región (en particular por las zonas de surgencias) dan lugar a que las comunidades de coral del estado de Nayarit presenten una distribución disjunta y están circunscritas a una sección insular y de costa rocosa, de unos 130 km de largo. La región estudiada con desarrollo arrecifal se caracteriza por: (1) una pequeña superficie de plataforma continental habitable por corales, (2) baja transparencia del agua y (3) la presencia de la termoclina muy somera; factores que son condicionantes para el desarrollo de estructuras arrecifales someras en franja. Los arrecifes de Nayarit no parecen haber sido afectados por los eventos ENSO de las últimas décadas, debido

waters from the upwelling in Banderas Bay and from the California Current.

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was funded by a grant to the first author, No. 4033 "Características geoquímicas del fenómeno del Niño", from the UABC. Special thanks to Amílcar L. Cupul-Magaña, who provided logistical support during the study; his good disposition and willingness made the field work enjoyable and efficient. Some of the ideas presented here were discussed with Salvador Lluch C. (CIBNOR, La Paz). The 1987 visit to the reefs of Jaltemba was supported and suggested by Jesús Guémez to Héctor Reyes-Bonilla. Special thanks to Roxana Rico (FCM, UABC), Julio Villaescusa (IIO, UABC), Edgardo Ochoa and Oscar Arizpe (UABCS) for their invaluable comments and suggestions. Lastly, we wish to thank the three anonymous referees for their suggestions and comments that improved this study.

English translation by Jennifer Davis.

posiblemente a la atenuación de las anomalías térmicas en la zona por la mezcla con aguas más frías provenientes de las surgencias en Bahía Banderas y de la Corriente de California.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se desarrolló con el apoyo de la UABC, a través del financiamiento del proyecto No. 4033 "Características geoquímicas del fenómeno del Niño" al primer autor. Se agradece muy especialmente a Amílcar L. Cupul-Magaña, quien permanentemente brindó asistencia logística durante el estudio; su buena actitud y disponibilidad hicieron el trabajo de campo muy agradable y eficiente. Parte de las ideas aquí presentadas fueron discutidas con Salvador Lluch C. (CIBNOR, La Paz). La visita de 1987 a los arrecifes de Jaltemba fue apoyada y sugerida por Jesús Guémez a Héctor Reyes-Bonilla. Se agradece especialmente a Roxana Rico (FCM, UABC), a Julio Villaescusa (IIO, UABC), a Edgardo Ochoa y Oscar Arizpe (UABCS) sus

valiosos comentarios y sugerencias al trabajo. Por último, deseamos agradecer las sugerencias y comentarios hechos por tres revisores anónimos, quienes indudablemente contribuyeron a mejorar este trabajo.

REFERENCIAS

- Bárceñas, C.E., Bejarano, A.C. and Jiménez, J.M. Temporal variation in the coral reef structure of Gorgona Island, Colombia. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama (in press).
- Brand, D.D., Guzmán-Rivas, P. and González-Pérez, A. (1958). Coastal studies of southwest Mexico. Dept. Geog. Univ. of Texas, Austin, 200 pp.
- Bustillos-Guzmán, J. y Lechuga-Deveze, C.H. (1989). Relación disco de Secchi versus irradiación escalar cuántica en la costa occidental de Baja California y Golfo de California. Ciencias Marinas, 15(1): 39-46.
- Carriquiry, J.D., Risk, M.J. and Schwarcz, H.P. (1988). Timing and temperature record from stable isotopes of the 1982-83 El Niño warming event in eastern Pacific corals. *Palaos*, 3: 359-364.
- Carriquiry, J.D., Risk, M.J. and Schwarcz, H.P. (1994). Stable isotope geochemistry of corals from Costa Rica as proxy indicator of the El Niño/Southern Oscillation (ENSO). *Geochim. Cosmochim. Acta*, 58: 335-351.
- CGSNI (1979). Atlas de Huracanes en el Océano Pacífico y en el Océano Atlántico, Coord. Gral. Sist. Nac. Inform., SPP, México, 49 pp.
- Cortés, J. (1990). The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.*, 344: 1-37.
- Curry, J.R., Emmel, F.J. y Crampton, P.J.S. (1969). Holocene history of a strand plain, lagoonal coast, Nayarit, Mexico. En: A. Ayala-Castañares (ed.), *Lagunas Costeras: un simposio*. Mem. Simp. Int. Lag. Cost., UNAM, México, pp. 63-100.
- Dodge, R.E., Logan, A. and Antonius, A. (1982). Quantitative reef assessment studies in Bermuda: a comparison of methods and preliminary results. *Bull. Mar. Sci.*, 32: 745-760.
- Durham, J.W. (1947). Corals from the Gulf of California and the north Pacific coast of America. *Geol. Soc. Am. Mem.*, 20: 1-68.
- Durham, J.W. and Barnard, J.L. (1952). Stony corals of the eastern Pacific collected by the *Velero III* and *Velero IV*. *Allan Hancock Pac. Exp.*, 16: 1-110.
- Dustan, P. and Halas, J.C. (1987). Changes in the reef-coral community of Carysfort Reef, Key Largo, Florida: 1974 to 1982. *Coral Reefs*, 6: 91-106.
- Fiedler, P.C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. *NOAA Tech. Rep.*, 109: 1-65.
- Gaxiola-Castro, G. y Álvarez-Borrego, S. (1986). Producción primaria del Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas*, 12(3): 216-233.
- 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 Oceanographic Ser. 52, Amsterdam, pp. 55-126.
- Glynn, P.W. and Leyte-Morales, G.E. Coral reefs of Huatulco, Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* (in press).
- Glynn, P.W., Cortés, J., Guzmán, H.M. and Richmond, R.H. (1988). El Niño (1982-83). Associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp., 3: 237-243.
- Glynn, P.W., Gossman, N.J., Eakin, C.M., Cortés, J., Smith, D.B. and Guzmán, H.M. (1991). Recent coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and the Galapagos Islands (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.*, 109: 355-368.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Cortés, J., Gossman, N.J., Guzmán, H.M., del Rosano, J.J. and Feingold, J.S. (1994). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar. Biol.*, 118: 191-208.

- Glynn, P.W., Colley, S.B., Gossman, N.J., Black, K., Cortés, J. and Maté, J.L. (1996). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). III. Agaricidae. *Mar. Biol.*, 125: 579-601.
- Glynn, P.W., Veron, J.E.N. and Wellington G.M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): Oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15: 71-99.
- González-Farías, F., Hernández-Garza, M. y Flores-Verduzco, F. (1986). Variación estacional del detritus en diversos ecosistemas del Golfo de California. En: L.E. Calderón-Aguilera (ed.), *Mem. I Interc. Acad. Invest. Mar de Cortés, CICTUS, Hermosillo*, pp. 133-148.
- Greenfield, D.W., Hensley, D., Wiley, J.W. and Ross, S.T. (1970). The Isla Jaltemba coral formation and its zoogeographic significance. *Copeia*, 1: 181-182.
- Griffiths, R.C. (1968). Physical, chemical and biological oceanography at the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. *US Fish. Wildl. Ser. Spec. Sci. Rep., Fisheries*, 573: 1-47.
- Guzmán, H.M. and Cortés, J. (1989). Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *PSZNI Mar. Ecol.*, 10: 23-41.
- Guzmán, H.M. and Robertson, D.R. (1989). Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 121-131.
- Guzmán H.M. and Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica): coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.*, 40: 309-324.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 535-557.
- Guzmán, H.M. and López, J.D. (1991). Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 39: 203-206.
- Guzmán, H.M., Cortés, J., Richmond, R.H. y Glynn, P.W. (1987). Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 35: 325-332.
- Guzmán, H.M., Cortés, J., Glynn, P.W. and Richmond, R.H. (1990). Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 60: 299-303.
- Guzmán, H.M., Robertson, D.R. y Díaz, M.L. (1991). Distribución y abundancia de corales en el arrecife del Refugio de Isla Iguana, Pacífico de Panamá. *Rev. Biol. Trop.*, 39: 225-231.
- Hertlein, L.G. and Emerson, W.K. (1959). Pliocene and Pleistocene mega-fossils from the Tres Marias Islands. *Am. Mus. Nov.*, 1940: 1-15.
- Highsmith, R.C. (1982). Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2: 202-226.
- 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. CONABIO/CIQRO, Chetumal*, pp. 66-80.
- Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theoret. Biol.*, 29: 151-154.
- INEGI (1988). *Jalisco en Síntesis. Inst. Nal. de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México*, 57 pp.
- Jokiel P.L. and Coles, S.L. (1990). Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs*, 8: 155-162.
- Jordan, E.K. and Hertlein, L.G. (1926). A Pliocene fauna from María Madre Island, Mexico. *Proc. Calif. Acad. Sci. 4th Ser.*, 15: 209-217.
- Karlson, R. and Hurd, L. (1993). Disturbance, coral reef communities and changing ecological paradigms. *Coral Reefs*, 12: 117-125.
- Ketchum, J.T. and Reyes-Bonilla, H. Biogeography of hermatypic corals of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Abstr. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama (in press)*.
- Leyte-Morales, G.E. The coral communities of Oaxaca, Mexico. *Abstr. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama (in press)*.

- Lugo, J.H. (1986). Morfoestructuras del fondo oceánico mexicano. Bol. Inst. Geogr., UNAM, 15: 9-40.
- Miller, F.R. y Lours, R.M. (1975). El Niño de 1972-73 en el Océano Pacífico oriental tropical. Bull. Interam. Trop. Tuna Comm., 16: 403-448.
- Mundy, C.M. (1990). Field and laboratory investigations of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*. The crown-of-thorns study. Australian Institute of Marine Sciences, Tec. Publ., 42 pp.
- NOAA (1982-83). Oceanographic Monthly Magazine (Jan. 1982-Dec. 1983). National Oceanographic and Atmospheric Agency publication.
- Parker, R.H. (1964). Zoogeography and ecology of some macroinvertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope off Mexico. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. Bd., 126: 1-178.
- Pielou, E.C. (1975). Ecological Diversity. John Wiley, New York, 165 pp.
- Porter, J.W. (1974). Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. Science, 186: 543-545.
- Prahl, H.V., Escobar, J.C. y Peña, E.J. (1988). Diversidad de especies de un arrecife de coral de la Isla de Gorgona, Pacífico colombiano. Mem. Sem. Nac. Cienc. del Mar, Bogotá, pp. 571-577.
- Quinn, W.H., Neal, V.T. and de Mayolo, S.E.A. (1987). El Niño occurrences over the past four and a half centuries. J. Geophys. Res., 92: 14449-14461.
- Reguero, M. y García-Cubas, A. (1989). Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: sistemática y ecología (cuatro cruceros oceanográficos). An. Inst. Cienc. Mar Limnol., UNAM, 16: 33-58.
- Renner, J.A. (1963). Sea surface temperature monthly average and anomaly charts, eastern tropical Pacific Ocean, 1947-1958. US Fish. Wildl. Ser. Spec. Sci. Rep., Fisheries, 442: 1-57.
- Reyes-Bonilla, H. (1992). New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California with a historical and biogeographical discussion. J. Nat. Hist., 26: 1163-1175.
- Reyes-Bonilla, H. (1993a). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México, CONABIO/CIQRO, Chetumal, pp. 207-222.
- Reyes-Bonilla, H. (1993b). The 1987 coral reef bleaching at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, Mexico. Bull. Mar. Sci., 52: 832-837.
- Reyes-Bonilla, H. (1993c). Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, México, 169 pp.
- Reyes-Bonilla, H. and Carriquiry, J.D. (1994). Range of extension of *Psammocora superficialis* (Scleractinia: Thamnasteriidae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Colima, Mexico. Rev. Biol. Trop., 42: 383-384.
- Robinson, J.A. and Thomson, D.A. (1992). Status of the Pulmo coral reefs in the Gulf of California. Environ. Conserv., 19: 261-264.
- Robinson, M.K. (1973). Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. San Diego Soc. Nat. Hist. Mem., 5: 1-90.
- Roden, G.I. and Groves, G.W. (1959). Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. J. Mar. Res., 18: 10-35.
- Salcedo-Martínez, S., Green, G., Gamboa-Contreras, A. y Gómez, P. (1988). Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. An. Inst. Cienc. Mar Limnol., UNAM, 15: 73-96.
- Scott, P.J.B., Risk, M.J. and Carriquiry, J.D. (1988). El Niño, bioerosion and the survival of eastern Pacific coral reefs. Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp., Townsville, Australia, 2: 517-520.
- SPP (1981). Atlas Nacional del Medio Físico. SPP, México, 209 pp.

- Squires, D.F. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 118: 367-432.
- Titlyanov, E.A. and Latypov, Y.V. (1991). Light-dependence in scleractinian distribution in the sublittoral zone of south China. *Coral Reefs*, 10: 133-138.
- Vargas-Ángel, B. (1996). Distribution and community structure of the reef corals of Ensenada de Utria, Pacific coast of Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 44: 627-635.
- Veron, J.E.N. (1986). Corals of Australia and the Indo-Pacific. Angus and Robertson Publ., Townsville, Australia, 580 pp.
- Veron, J.E.N. and Pichon, M. (1976). Scleractinia of eastern Australia. Part 1. *Thamnasteriidae*, *Astrocoeniidae*, *Pocilloporidae*. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monog. Ser.*, 1: 1-56.
- Wellington, G.M. (1980). Reversal of digestive interactions between Pacific reef corals: mediation by sweeper tentacles. *Oecologia*, 47: 340-343.
- Wellington, G.M. (1982). Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol. Monog.*, 52: 223-241.
- Wells, J.W. (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galapagos Islands. In: P.W. Glynn and G.M. Wellington (eds.), *Corals and Coral Reefs of the Galapagos Islands*. University of California Press, Berkeley, pp. 209-292.
- World Meteorological Organization (1992). *The Global Climate System. Climate System Monitoring*. UNEP. Dec. 1988 to May 1991.
- Wyrтки, K. (1965a). Surface currents of the eastern Pacific Ocean. *Bull. Interam. Trop. Tuna Comm.*, 9: 279-303.
- Wyrтки, K. (1965b). The annual and semi-annual variation of the sea surface temperature in the north Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 307-313.