# CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA.

DIVISION DE OCEANOLOGIA.

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA.

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD, INFLUENCIA DE LA DEPREDACION Y
BIOLOGIA POBLACIONAL DE CORALES HERMATIPICOS EN EL ARRECIFE
DE CABO PULMO, BAJA CALIFORNIA SUR.

### TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

HECTOR REYES BONILLA.

Ensenada, Baja California, México. Febrero de 1993.

### DEDICATORIA

A mis padres, simplemente.

A Dinorah, mi faro en la distancia y a todas las mujeres que han permitido que crucemos caminos. Solo ustedes me han mostrado todo lo que puedo llegar a ser y le han dado realidad a mi vivir, con mi nacimiento, mi felicidad y mi dolor.

A México, mi patria inasible, soberbia y maravillosa. Y a su gente, que con su frescura e irreverencia sigue siendo mi inspiración cotidiana.

A mis amigos, porque valen oro y más.

Y finalmente, al Pulmo, donde he conocido de la vida y he visto de cerca a mi muerte.

Los reportes de los biólogos son la medida, no de la ciencia, sino de los hombres mismos.

John Steinbeck

Como guerrero, debes tener un sitio de tu predilección, donde eventos portentosos dejaron su huella, donde has presenciado maravillas, donde se te han revelado secretos. Aquí, en tu última danza dirás de tu lucha, de las batallas que has ganado y de las que has perdido, dirás de la alegría y desconcierto al encontrarte con el conocimiento. El sol brillará sobre tí, el viento será suave y dulce. Al final, mirarás hacia el sol y entonces, tu Muerte apuntará al sur. Hacia la inmensidad.

Don Juan Matus.

Enter, stranger, at your riske. Here there be tygers.

Ray Bradbury.

### **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo es el resultado de mi segundo intento para cristalizar una idea que surgió de la sorpresa y fascinación intelectual y emotiva que recibí desde la primera vez que bucee en el arrecife, por allá de Mayo de 1986. Desde mi primer intento fallido, el estudio del Pulmo se convirtió en un reto, el cual, gracias a la colaboración de muchas personas, he superado.

Seis investigadores realizaron la poco envidiable tarea de revisar y aportar sugerencias para mejorar un manuscrito que, al principio, era digno de entrar en una galería de la teratología en el escrito científico. Con sus casi heróicos esfuerzos, lograron transformarlo en algo al menos comprensible, por lo que estoy en total deuda con todos y cada uno de ellos. Gracias al Dr. José Carriquiry Beltrán, al Dr. Francisco Correa Sandoval, al M. en C. Luis Delgado Argote, al Dr. Jorge de la Rosa Vélez y al M. en C. Vicente Ferreira Bartrina. En línea aparte quiero agradecer a mi director de tesis, el Dr. Luis E. Calderón Aguilera, quien, sin conocerme, me tomó de alumno y desde el principio tuvo fé en mi capacidad. Gracias por confiar y apoyar una investigación que en su planteo inicial sonaba descabellada (acorde a su autor).

La colaboración de la gente en la ciudad de La Paz, B.C.S., fué crucial. Los compañeros bentólogos y el equipo de lancheros de la Universidad Autónoma de Baja California Sur me ofrecieron todo su apoyo y les estoy sinceramente agradecido. Sobre todo, al M. en C. Oscar Arizpe Covarrubias, líder del grupo. Un ¡loor!, a mis amigos y B. M's., Eleuterio Martínez Olguín, Gabriela Anaya Reyna, José Luis Arreola Robles, Carmiña Alva Fernández y Julio García Alcántara, quienes me auxiliaron en la obtención de los datos, a veces, en condiciones ambientales no precisamente idóneas, por lo que les agradezco las molestias tomadas. Quiero agradecer particularmente a otro futuro biólogo y buen compa, Gerardo Grabet Vallarta, quien realizó las tinciones de coral en Bahía de La Paz, permitió que usara su información y así, rescató casi todo un objetivo de mi tesis. El B. M. Sergio F. Flores Ramírez colaboró con el aspecto logístico y de campo y ha sido un excelente crítico de mi trabajo y un gran amigo, tanto en La Paz como en Ensenada. Gracías, Iceman.

El B. M. y gran amigo José Rolando Bastida Zavala, varias veces fué mi hospedero en La Paz y le agradezco las gentilezas y su ecuanimidad ante los inconvenientes de mi presencia. El B. M. Silverio López López (mi quasicarnal) y su familia permitieron que empleara su casa como bodega y de diversas otras formas en repetidas ocasiones y les debo mucho más que lo que puedo plasmar en papel.

La Bahía de Cabo Pulmo es la casa de muchas personas que nos han tendido la mano en todo momento y nos han enseñado a conocer verdaderamente el arrecife, más allá de las palabras y los números. A todos ellos les estoy en deuda permanente, porque el Pulmo es mi primer amor científico. En especial, muchísimas gracias a Don Juan y Don Ricardo Castro, quienes con su experiencia y bonhomía han sido nuestros guías en el mundito apasionante del arrecife.

En Pulmo he logrado experiencias de todo tipo, todas inolvidables, pero algunas invaluables. Entre estas últimas, me dió la oportunidad de conocer a alguien que, a pesar de la distancia, ha sido muy importante, con quien he aprendido miles de cosas y gracias a quien he tenido la oportunidad de dar y recibir cariño, requisito de primera necesidad para vivir como Dios manda. Gracias a la M. en C. María Dinorah Herrero Perezrul, mi güera, por todo.

Mis mejores ratos en esta bella ciudad de Ensenada, compartiendo cotorreos y angustias estudiantiles, los he pasado con mis compañeros estudiantes de C.I.C.E.S.E.. Gracias en especial a mis amigos de generación, los M. en C. Martha Román Rodríguez, Raquel Hidalgo González, Carmen Paniagua Chávez, Irene González Leonardo, Juan Gabriel Díaz Uribe y Martín Pérez Peña. Además de ellos, hay muchas otras personas con quienes he convivido en la institución, que tienen diferentes ocupaciones, grados y formaciones profesionales y a las que agradezco sinceramente los múltiples granitos de arena que han aportado para reafirmar mi optimismo y el convencimiento de que los jóvenes de mente estamos cambiando este país. Desafortunadamente, escribir todos sus nombres es poco práctico. Inclúyase usted, por favor.

En Ensenada y en La Paz ha tenido la suerte de convivir (por más de una década) con una persona a quien quiero y admiro tremendamente por su valor, su entereza, su enorme calidez, por haberme otorgado su amistad irrestricta y a la cual espero nunca fallar. Gracias a la M. en C. María del Carmen Rodríguez Medrano, por las experiencias que hemos tenido al crecer juntos.

La excruciante labor que se necesitó para editar un trabajo de más de 150 páginas, recibió el apoyo invaluable del Ocean. Juan Carlos Burgueño y de Norma Fuentes Domínguez, secretaria de la Dirección Académica de C.I.C.E.S.E., quien amablemente permitió que tuviera acceso libre a su máquina e impresora para trabajar.

Apesar de todo, los miembros de mi familia (papá, hermanos y cuñadas) siguen creyendo que soy buen niño. Lo mínimo que puedo hacer para agradecer su amabilidad es ser como soy. Una nota especial aquí para mis sobrinas, que han sido para mí un claro ejemplo de que el juego cromosómico XX es una de las cosas más preciosas que la evolución ha creado. Las quiero muchísimo.

El C.O.N.A.C.Y.T. me seleccionó como becario y me hizo llegar (aunque no siempre con la celeridad supuesta), el aporte económico que la gente trabajadora del país ha dado para que yo y todos los otros becarios y usuarios del sistema federal de educación (desde bebitos de guardería hasta doctores en filosofía), intentemos cumplir nuestra responsabilidad histórica y tratemos de mejorar las cosas. Gracias.

RESUMEN de la tesis de Héctor Reyes Bonilla, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en OCEANOLOGIA, con especialidad en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Febrero de 1993.

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD, INFLUENCIA DE LA DEPREDACION Y BIOLOGIA POBLACIONAL DE CORALES HERMATIPICOS EN EL ARRECIFE DE CABO PULMO, BAJA GAINFORNIA SUR.

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera.

Director de tesis.

El arrecife de Cabo Pulmo es el más septentrional en el Pacífico oriental tropical y el único registrado en el Golfo de California. Por su tamaño y alta cobertura coralina, es el arrecife más importante de la región Panámica. Los objetivos de la investigación fueron: Describir la estructura de la comunidad coralina, determinar la influencia de tres depredadores sobre ella (el erizo regular Eucidaris thouarsii Valenciennes, el asteroideo Acanthaster planci (L.) y el pez tetraodontido Arothron meleagris (Bloch y Schneider)) y estimar los parámetros poblacionales básicos de tres especies coralinas dominantes (Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander), Porites panamensis Verrill y Pavona gigantea Verrill).

La comunidad coralina está constituída por 10 especies pertenecientes a 5 géneros (Pocillopora, Porites, Pavona, Psammocora y Fungia). Pocillopora verrucosa es la especie dominante. El arrecife cubre el 30% del fondo de la bahía de Cabo Pulmo, entre profundidades de 0 a 18 m. El centro de la bahía presenta el mayor desarrollo de la estructura arrecifal, debido a la baja sedimentación, a la abundancia de sustrato disponible para el crecimiento coralino y posiblemente, a que en esa zona se estableció la zona coralina, posteriormente a las glaciaciones del Pleistoceno. No se detectó una zonación definida ni diferencias significativas en los índices de diversidad, uniformidad o riqueza de especies. En Cabo Pulmo existe una comunidad coralina homogénea desde el punto de vista biótico.

La abundancia poblacional de las tres especies de depredadores estudiados fué baja, por lo que su efecto y su importancia para determinar la estructura de la comunidad es mínima. Comparativamente, los factores abióticos (luz y profundidad) tienen más influencia sobre el desarrollo coralino.

De las tres especies estudiadas a nivel poblacional, *Porites panamensis* fué la más abundante (en número de colonias) y la que tuvo mayores tasas de mortalidad y natalidad, seguida de *Pocillopora verrucosa* y *Pavona gigantea*. El tamaño poblacional efectivo estimado para las tres especies, señala que potencialmente todas deben presentar una alta variabilidad genética. Las colonias más viejas de *P. panamensis* y *P. gigantea* tienen mayor éxito reproductivo individual, ya que poseen mayor superficie y pueden producir un alto número de gametos.

### CONTENIDO

	<u>Página</u>
I INTRODUCCION	1
I.1 Presentación	1
I.2 Antecedentes	6
I.3 Objetivos	14
II METODOLOGIA	15
II.1 Area de estudio	15
II.2 Análisis comunitario	22
H.3 Depredadores	25
II.4 Análisis poblacional	26
III RESULTADOS	32
III.1 Análisis comunitario	32
III.1.1 Sistemática	32
III.1.2 Riqueza de especies	34
III.1.3 Cobertura coralina total	38
III.1.4 Análisis de diversidad y uniformidad	<b>3</b> 9
III.1.4.1 Diversidad	39
III.1.4.2 Uniformidad	43
III.1.5 Análisis por grupos funcionales	44
III.1.5.1 Corales ramificados	44
HI.1.5.2 Corales masivos	45
III.1.6 Cobertura por género	46
III.1.6.1 Género Psammocora	46
III.1.6.2 Género Pocillopora	47
III.1.6.3 Género Porites	48
III 1 6 A Cánara Payana	40

# CONTENIDO (Continuación)

	<u>Página</u>
III.1.7 Cobertura por especie	50
III.1.7.1 Psammocora (S.) brighami	50
III.1.7.2 Psammocora (S) stellata	51
III.1.7.3 Pocillopora capitata	52
III.1.7.4 Pocillopora damicornis	53
III.1.7.5 Pocillopora meandrina	54
III.1.7.6 Pocillopora verrucosa	55
III.1.7.7 Porites panamensis	56
III.1.7.8 Pavona clivosa	57
III.1.7.9 Pavona gigantea	58
III.1.8 Cobertura relativa	59
III.2 Depredadores	60
III.2.1 Eucidaris thouarsii	60
III.2.2 Arothron meleagris	61
III.2.3 Acanthaster planci III.3 Análisis funcional III.4 Análisis poblacional	62
	63
	67
III.4.1 Estructura de tallas	67
III.4.2 Estructura de edades y parámetros demográficos relacionados	71
IV DISCUSIONES	81
IV.1 Estructura de la comunidad	81
IV.1.1 Parámetros comunitarios	81
IV.1.1.1 Riqueza de especies	81
IV.1.1.2 Cobertura coralina total	85
IV.1.1.3 Diversidad y uniformidad	93
IV.1.2 Análisis por especie	99
r Til Til	

# CONTENIDO (Continuación)

	<u>Página</u>
IV.2 Depredadores	109
IV.2.1 Eucidaris thouarsii	109
IV.2.2 Acanthaster planci	115
IV.2.3 Arothron meleagris	121
IV.3 Estructura poblacional	127
V CONCLUSIONES	141
LITERATURA CITADA	143

## LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Especies de corales escleractínidos registradas en el arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S. (1941-1992).	12
II	Elenco sistemático de los corales escleractínidos encontrados en el arrecife de Cabo Pulmo.	33
Ш	Correlaciones lineales significativas ( $P \le 0.10$ ), relacionando parejas de los siguientes factores: abundancia de especies de coral, abundancia de depredadores y parámetros físicos.	64
IV	Correlaciones lineales significativas (P ≤ 0.10), relacionando parejas de los siguientes factores: índices de descripción de la comunidad coralina, abundancia de depredadores y parámetros físicos.	65
V	Correlaciones lineales significativas (P ≤ 0.10), relacionando parejas de los siguientes factores: abundancia de los géneros coralinos, abundancia de depredadores y parámetros físicos.	65
VI	Correlaciones lineales significativas (P ≤ 0.10), relacionando parejas de los siguientes factores: abundancia de grupos funcionales coralinos, abundancia de depredadores y parámetros físicos.	66
VII	Estadísticos descriptivos de diferentes dimensiones de colonias de <i>Porites panamensis</i> , <i>Pavona gigantea</i> y <i>Pocillopora verrucosa</i> .	68
VIII	Coeficientes de determinación lineal calculados a partir de pares de ejes de crecimiento de colonias de <i>Porites panamensis</i> , <i>Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa</i> .	69
IX	Estimación de la densidad poblacional de <i>Porites</i> panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa en el arrecife de Cabo Pulmo.	70
X	Estimación del reclutamiento anual de <i>Porites</i> panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa en el arrecife de Cabo Pulmo.	74
XI	Estimación del número y la proporción de reclutas de Porites panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa que alcanzan la edad reproductiva (3 años) en el arrecife de Cabo Pulmo.	76
XII	Estimación del número total de colonias de <i>Porites</i> panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa que se reproducen anualmente por hectárea en el arrecife de Cabo Pulmo.	76
XIII	Estimación de la probabilidad de reproducción exitosa por grupo de edad para <i>Porites panamensis</i> en el arrecife de Cabo Pulmo	78

### LISTA DE TABLAS (Continuación)

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
XIV	Estimación de la probabilidad de reproducción exitosa por grupo de edad para <i>Pavona gigantea</i> en el arrecife de Cabo Pulmo.	79
XV	Riqueza de especies registradas en comunidades coralinas del Pacífico oriental.	84
XVI	Cobertura coralina viva promedio registrada en comunidades coralinas del Pacífico oriental desde 1984.	86
XVII	Estimación de la tasa anual de depositación de carbonato de calcio por los corales y del crecimiento vertical de la estructura arrecifal en Cabo Pulmo.	90
XVIII	Valores promedio del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') (calculados en base 10) y de uniformidad de Pielou (J') registrados en comunidades coralinas del Pacífico oriental.	96
XIX	Abundancia (ind/m²) de Eucidaris thouarsii registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental.	114
XX	Abundancia de <i>Acanthaster planci</i> registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental.	119
XXI	Abundancia de Arothron meleagris registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental.	125
XXII	Estimación del tamaño poblacional efectivo (Ne) de las tres especies de coral estudiadas en el arrecife de Cabo Pulmo.	131

### LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Localización del área de estudio.	16
2	Batimetría de la Bahía de Cabo Pulmo.	18
3	Promedio de número de especies por secciones del arrecife.	34
4	Dendrogramas de asociación de estaciones, obtenidos para cada barra arrecifal a partir del índice de Sorensen.	36
5	Dendrograma de asociación general obtenido a partir del índice de Sorensen, incluyendo todas las estaciones muestreadas en el arrecife.	37
6	Cobertura coralina total promedio por secciones del arrecife.	38
7	Valores promedio del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') por secciones del arrecife.	39
8	Dendrogramas de asociación de estaciones, obtenidos para cada barra arrecifal a partir del índice de Horn.	41
9	Dendrograma de asociación general obtenido a partir del índice de Horn, incluyendo todas las estaciones muestreadas en el arrecife.	42
10	Valores promedio del índice de uniformidad de Pielou (J') por secciones del arrecife.	43
11	Abundancia promedio de corales ramificados por secciones del arrecife.	44
12	Abundancia promedio de corales masivos por secciones del arrecife.	45
13	Abundancia promedio de <i>Psammocora</i> spp. por secciones del arrecife.	46
14	Abundancia promedio de <i>Pocillopora</i> spp. por secciones del arrecife.	47
15	Abundancia promedio de <i>Pavona</i> spp. por secciones del arrecife.	49
16	Abundancia promedio de <i>Psammocora (S.) brighami</i> por secciones del arrecife.	50
17	Abundancia promedio de <i>Psammocora (S.) stellata</i> por secciones del arrecife.	51
18	Abundancia promedio de Pocillopora capitata por secciones del arrecife	52

# LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
19	Abundancia promedio de <i>Pocillopora damicornis</i> por secciones del arrecife.	53
20	Abundancia promedio de <i>Pocillopora meandrina</i> por secciones del arrecife.	54
21	Abundancia promedio de <i>Pocillopora verrucosa</i> por secciones del arrecife.	55
22	Abundancia promedio de <i>Porites panamensis</i> por secciones del arrecife.	56
23	Abundancia promedio de <i>Pavona clivosa</i> por secciones del arrecife.	57
24	Abundancia promedio de <i>Pavona gigantea</i> por secciones del arrecife.	58
25	Cobertura relativa de las especies de coral censadas en el arrecife.	59
26	Abundancia promedio de <i>Eucidaris thouarsii</i> por secciones del arrecife.	60
27	Abundancia promedio de Arothron meleagris por secciones del arrecife.	61
28	Histogramas de tallas de las especies de corales estudiadas.	72
29	Curvas de porcentaje de sobrevivencia en las cohortes de las especies de corales estudiadas, durante sus primeros 10 años.	73
30	Curvas de probabilidad de reproducción exitosa de	80

# ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD, INFLUENCIA DE LA DEPREDACION Y BIOLOGIA POBLACIONAL DE CORALES HERMATIPICOS EN EL ARRECIFE DE CABO PULMO, BAJA CALIFORNIA SUR.

### **I INTRODUCCION**

### I.1 Presentación

En México, la investigación sobre los organismos marinos ha sido enfocada fundamentalmente a la taxonomía y biogeografía de las especies, por lo que en la actualidad hay firmes conocimientos sobre la identidad y riqueza animal y vegetal que existe en los litorales de la República (e.g. Correa Sandoval, 1991). Con respecto a las comunidades coralinas, el trabajo se ha concentrado en la costa del Golfo de México y el Caribe, donde se han descrito y caracterizado más de 20 comunidades arrecifales (Castañares y Soto, 1982).

La investigación sobre corales hermatípicos (constructores de arrecifes) del Pacífico Oriental Tropical comenzó con las descripciones de varias especies de la región (Verrill, 1868). En el siglo XX se han publicado excelentes monografías y trabajos breves sobre el tema (Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959; Glynn y Wellington, 1983, entre las más importantes), a partir de los cuales se tiene un listado muy completo de las especies y su distribución en la región. Esta abarca desde el Golfo de California y Bahía Magdalena (en la costa occidental de la península de Baja California) hasta Ecuador, pero no

es continua. Hay secciones de costa arenosa donde no hay comunidades coralinas, principalmente entre Jalisco y el norte de Guerrero y entre Chiapas (México) y Nicaragua (Glynn y Wellington, 1983). Además, existen tres zonas importantes de surgencias, donde la influencia del agua fría y la alta turbidez estacional han evitado el desarrollo coralino: el Golfo de Panamá (Panamá), el Golfo de Papagayo (Costa Rica) y el Golfo de Tehuantepec (México) (Roden, 1964; Glynn y Wellington, 1983).

La arena y las surgencias son barreras biogeográficas que causan diferencias importantes en las especies que constituyen las comunidades coralinas recientes en México, América Central y América del Sur. Las comunidades centro y sudamericanas están formadas básicamente por especies colonizadoras del Indo Pacífico, no hay especies endémicas y las especies dominantes son *Pocillopora damicornis* (L.) y *Porites lobata* Dana (Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a; Cortés, 1990). En México, casi la mitad de las especies registradas son exclusivas de América. Hay dos especies endémicas (*Porites sverdrupi* Durham y *P. baueri* Squires) y la especie dominante es *Pocillopora verrucosa* (Ellis y Solander) (Squires, 1959; Reyes Bonilla, en prensa a).

Hasta hace diez años, las comunidades coralinas de América Central tenían la mayor cobertura viva en el Pacífico Oriental Tropical (Glynn y Wellington, 1983). En 1982 y 1983, esta situación cambió, cuando la región fué escenario del evento de Oscilación Sureña de El Niño de mayor intensidad en este siglo (Carriquiry et al., 1988). El fenómeno oceanográfico causó mortalidades masivas de corales en toda América Central (Guzmán et al., 1987; Glynn, 1988b, 1990; Glynn et al., 1988). La falta del alimento preferido no disminuyó las poblaciones de las especies depredadoras de coral, por lo que ahora su consumo es proporcionalmente

mayor (Guzmán y Robertson, 1989; Glynn, 1990). Además, la bioerosión de la estructura arrecifal se ha incrementado sustancialmente (Glynn, 1988a, 1990), por lo que las estructuras arrecifales de América Central están en peligro de desaparecer (Glynn, 1990). No hay dato alguno que indique qué ocurrió en las comunidades coralinas de México durante 1982-83.

La depredación es la interacción biológica más estudiada en los corales del Pacífico de América. Se conocen más de 20 especies de vertebrados e invertebrados que llegan a incluír a los escleractínidos en su dieta en mayor o menor proporción (Glynn, 1982). Los investigadores que trabajan en países de América Central, han propuesto que la depredación es la presión selectiva más importante para delinear la estructura actual de las comunidades de corales hermatípicos (Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a). Tal opinión se conserva en la actualidad, aún en presencia de las alteraciones catastróficas que los eventos oceanográficos han causado a esas comunidades, tanto en la actualidad como en el pasado (Dana, 1975).

En México, solo se ha estimado la abundancia y el efecto de un depredador coralino: el asteroideo Acanthaster planci (L.). Los trabajos al respecto son pocos y en todos los casos, se ha calculado únicamente el consumo neto. Estos datos solo presentan la mitad del escenario, ya que es necesario conocer también la producción de tejido o carbonato coralino para lograr una imagen clara del balance depredador/presa. Además, es deseable el lograr estimaciones de los efectos de otras especies sobre las comunidades de coral, tanto para fines descriptivos como comparativos.

Exceptuando los análisis de abundancia, existe poca información sobre la biología poblacional de los corales del Pacífico oriental. Se ha remarcado la importancia de estos

estudios para los esfuerzos de protección y manejo de zonas coralinas, debido a que la tasa de recuperación de las comunidades en conjunto, depende en mucho de la dinámica poblacional de cada especie (Brown y Howard, 1985).

La mayoría de los estudios sobre tasas de mortalidad y reclutamiento coralino han sido realizados siguiendo poblaciones por intervalos de tiempo de hasta 10 años (Hughes, 1984; Hughes y Jackson, 1985; Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1988). Desde el punto de vista científico, este enfoque parece ser el más apropiado para abordar el problema, pero en América Latina no es el idóneo, ya que no se tiene la infraestructura, los recursos o el tiempo para realizar el trabajo necesario, debido a las presiones del desarrollo de la sociedad. Un estudio de impacto ambiental, la piedra angular de la legislación "ecológica" mexicana, rara vez se completa en menos de 2 años, sobre todo porque se lleva a cabo solo bajo la presión de que el sitio en cuestión va a ser utilizado y explotado de algún modo (Calderón Aguilera, 1992). En virtud de la necesidad de tener datos poblacionales disponibles para ayudar en la toma de decisiones, se está obligado a buscar técnicas alternativas que arrojen información confiable y puedan aplicarse inmediatamente.

En la costa del Pacífico de México, el arrecife de Cabo Pulmo es la zona con mayor abundancia de corales hermatípicos que se ha estudiado. Representa el arrecife más septentrional del Pacífico oriental. Es uno de los más grandes en superficie y tiene una alta cobertura de coral vivo (Brusca y Thomson, 1975; Arizpe y Alvarez, 1987). Es reconocido como un puente biogeográfico, donde pueden encontrarse faunas de tres provincias biogeográficas diferentes (la Panámica, la Californiana y la Corteziana, sensu Brusca y Wallerstein, 1979), además de elementos provenientes de la región del Indo Pacífico y hasta

conespecíficos con el Océano Atlántico (Villarreal Cavazos, 1988). Además, el Pulmo puede ser uno de los arrecifes más viejos del Pacífico oriental. Se han encontrado en la playa fósiles no transportados, de especies que aún habitan el arrecife y que están fechados con carbono 14 entre 25,000 y 140,000 años (Squires, 1959; Muhs *et al.*, en prensa).

El argumento unificador del presente trabajo es el de realizar, en lo posible, un análisis holístico y heurístico de la comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo, a partir de algunos de los elementos bióticos y abióticos que la constituyen y afectan. Para ese fin, se empleó una mezcla de técnicas tradicionales y novedosas y una visión que trató de evitar la dependencia exclusiva de las explicaciones inmediatas. El desarrollo de un arrecife coralino (y de cualquier otra comunidad viviente) representa un conjunto de interacciones positivas y negativas que interactúan en intervalos de tiempo y espacio muy variados y no es un proceso determinístico, sino que está fuertemente influenciado por factores como la evolución o la tectónica, ambos, históricos por definición.

### I.2 Antecedentes

Pocas publicaciones han hecho referencia directa a la estructura o composición de la fauna coralina del arrecife de Cabo Pulmo (Steinbeck y Ricketts, 1941; Squires, 1959; Brusca y Thomson, 1975; Brusca, 1980; Reyes Bonilla, en prensa a, b). El resto de la información es anecdotal o está en proceso de publicación.

Desde principios de siglo, los portulanos de la región sur de la península mostraban la bahía de Cabo Pulmo como una zona de arrecifes, no apta para la navegación costera (Sr. Juan Castro, com. pers., 1990). La bahía era conocida localmente, porque ahí se llevaba a cabo la explotación comercial de ostras perlíferas (*Pinctada mazatlanica* Sowerby) y por su alta producción pesquera (Squires, 1959; Sr. Juan Castro, com. pers., 1990). En la primera visita de carácter científico a Cabo Pulmo, se describió el arrecife y se presentaron datos sobre la historia natural de las especies de corales (Steinbeck y Ricketts, 1941). Se estimó que el arrecife tenía 1,800 m de longitud y 3 a 10 m de ancho y que estaba formado principalmente por *Pocillopora capitata* Verrill. En años subsecuentes se hicieron menciones de Cabo Pulmo en algunas publicaciones importantes, pero no se visitó el lugar (Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952).

Squires (1959) cartografió de manera general la zona arrecifal de Cabo Pulmo. Su mapa muestra que el coral se distribuye en una serie de 8 barras arregladas en dirección aproximadamente noreste. Debido a la falta de estructuras arrecifales bien desarrolladas, se afirmó que el Pulmo es un arrecife joven, aunque dataciones con carbono 14 de bivalvos y corales fósiles extraídos en la playa, arrojaron edades de 25,000 ± 700 años. En la publicación

se señaló que la comunidad coralina presentaba una zonación más o menos constante, con *Pocillopora* dominando las zonas someras y *Pavona* y *Porites*, más abundantes en agua profunda.

Brusca y Thomson (1975) redescribieron el arrecife, remarcaron las conclusiones de Squires en relación a su juventud y número de barras constituyentes, anotaron que el coral está creciendo sobre roca ígnea y presentaron el primer elenco sistemático de las especies de algas, invertebrados y peces que habitan en el arrecife. Brusca (1980) aportó nueva información sobre la historia natural de varias especies de corales del Pacífico oriental y señaló la importancia de las comunidades coralinas del Golfo (principalmente Cabo Pulmo) y la necesidad de su conservación.

De 1980 a la fecha se han hecho repetidas menciones de Cabo Pulmo en publicaciones referentes a comunidades coralinas del Pacífico oriental (Glynny Wellington, 1983; Anónimo, 1988; Wilson, 1988, 1990a; 1991; Guzmány Cortés, 1989a; Williams Jr. y Bunkley-Williams, 1990; Reyes Bonilla, 1990), pero todas citan los trabajos de Squires, el de Brusca y Thomson y comunicaciones personales, al ser la única información ampliamente disponible. Circunscribiéndose a los trabajos publicados, se podría concluír que hay un desconocimiento casi total del arrecife, pero el auténtico panorama es otro.

Desde 1987, el número de estudios sobre la fauna y la flora del arrecife se han visto significativamente incrementados, aunque los resultados no han recibido suficiente difusión. Arizpe y Alvarez (1987) fueron los primeros que realizaron un análisis numérico de la abundancia y distribución de las especies de corales pétreos que habitan el arrecife. Los datos

se obtuvieron a partir de transectos de banda de 100 m de largo y uno de ancho. Los autores tuvieron dificultades para diferenciar a las especies en el campo y cayeron en varias sinonimias, pero confirmaron que *Pocillopora* era el género coralino dominante.

Arizpe et al. (1988a) mostraron los patrones generales de la abundancia y distribución de varias especies de macroinvertebrados bentónicos en el arrecife y dieron especial importancia a los cuidarios, artrópodos, equinodermos y moluscos. En total, se registra la existencia de 154 especies de invertebrados en el arrecife.

Bermúdez Almada y Villarreal Cavazos (1988) presentaron una parte de la investigación realizada por el segundo autor como parte de su tesis de Licenciatura (Villarreal Cavazos, 1988). El estudio mostró los patrones de abundancia, diversidad y distribución de más de 50 especies de peces que habitan en el arrecife, además de una revisión bibliográfica extensiva. La comunidad ictiológica de Cabo Pulmo consta de 226 especies y está dominada en riqueza por los peces carnívoros, pero en abundancia de individuos, por los omnívoros y hervíboros. Muchas de las especies de peces encontradas en Cabo Pulmo son originarias del Indo Pacífico y el arrecife representa la zona más septentrional del Pacífico oriental donde se distribuyen, posiblemente porque están adaptadas de alguna manera al ambiente coralino, casi inexistente a mayores latitudes.

En 1987 se observó un blanqueo coralino en Cabo Pulmo, en el cual, el único género afectado fué *Pocillopora*. El blanqueo (pérdida masiva de zooxantelas) comenzó en Agosto y concluyó en Noviembre y fué causado probablemente por la elevada temperatura superficial del mar. La mortalidad resultante fue del 10% de la población total de *Pocillopora* spp. y se

planteó la posibilidad de que esas especies fueran afectadas porque deben tener algún tipo de adaptación local a las bajas temperaturas que prevalecen en invierno en la boca del Golfo (Reyes Bonilla, 1988, en prensa b).

Se conocen datos de la tasa de crecimiento de *Porites panamensis* Verrill (identificado como *P. californica*), *Pocillopora verrucosa* (Ellis y Solander) (identificado como *P. elegans*) y *Pavona gigantea* Verrill para el año de 1987, obtenidos en base a las bandas anuales de crecimiento de las especies (Hernández Cortés, 1988). Las tasas de crecimiento de las tres especies en ese año fueron menores a las de años anteriores, pero la diferencia no fué significativa. Para *P.* verrucosa, la tasa de crecimiento calculada fué inferior a la registrada para la especie en Panamá y se concluyó que las colonias muestreadas habían sido afectadas en su desarrollo por el blanqueo de 1987.

Luego del trabajo de Brusca y Thomson (1975) solo ha habido otro estudio sobre la fauna de macroinvertebrados asociados a las cabezas de *Pocillopora verrucosa* (identificada como *P. elegans*) en Cabo Pulmo (Bastida Zavala *et al.*, 1988). El objetivo principal de la investigación fué hacer una lista de especies asociadas. Los crustáceos decápodos fueron el grupo con mayor riqueza específica, seguido por los poliquetos, gasterópodos y bivalvos.

Recientemente, la información sobre el número y la identidad de las especies de coral que se han encontrado en el Golfo fué puesta a punto (Reyes Bonilla, 1990). En el trabajo se presentó una descripción muy somera del arrecife de Cabo Pulmo y a partir del mismo se publicaron varios nuevos registros de especies coralinas para la zona (Reyes Bonilla, en prensa a).

Solo existe un estudio que consideró al arrecife como una estructura física sujeta a procesos destructivos naturales y artificiales (Reyes Bonilla y Hernández Cortés, 1990). Se hizo una estimación de la erosión que 6 especies de peces y 4 de erizos producen en la estructura arrecifal y la que genera la actividad humana. Se usaron datos de censos de las especies en cuestión y se extrapoló su efecto a partir de tasas de erosión previamente publicadas. Para lograr una comparación, en 7 transectos de 50 m² cada uno, se estimó el porcentaje de cobertura de fragmentos de coral cuyo origen fuera antropogénico (principalmente arrastres de ancla). Los resultados indican que, a corto plazo, la erosión causada el hombre es mayor a la natural casi en un orden de magnitud.

La importancia científica y la belleza escénica de Cabo Pulmo han llamado la atención y hay interés en preservar la zona. Desafortunadamente, a la fecha el arrecife sigue sin protección oficial (Anónimo, 1988; Anaya Reyna y Arizpe Covarrubias, 1992b). Para resaltar la importancia de esta localidad y para darla a conocer mejor a nivel nacional, se han presentado varios trabajos exponiendo las condiciones biológicas y socioeconómicas actuales de la zona. En general, se han dado descripciones cualitativas y propuestas de métodos de aprovechamiento racional del arrecife, ya que a la fecha sigue siendo sitio de explotación pesquera (Almenara et al., 1990; Reyes Bonilla, 1991; Anaya Reyna y Arizpe Covarrubias, 1992a, b).

Sinsel Duarte (1991) aportó datos generales sobre la taxonomía y la estructura de la comunidad de corales blandos (Scleractinia: Octocorallia) que habitan en Cabo Pulmo. En el arrecife existen 9 especies de gorgónidos y *Pacifigorgia adamsii* Verrill es la más abundante. A estos organismos se les encuentra con mayor frecuencia en las áreas expuestas del arrecife.

Bastida Zavala (1991, en prensa) ha continuado con el estudio de los poliquetos que habitan en Cabo Pulmo. Sus trabajos muestran que la riqueza de especies de este Phylum en la zona, es de las más altas registradas en todo el Golfo de California. En las publicaciones se dan fundamentalmente listados sistemáticos e información biogeográfica.

Almenara Roldán et al. (1992) presentaron los resultados de los censos de peces que llevaron a cabo en 1990 en el arrecife. El título del trabajo no es muy indicativo del contenido, pero los datos son interesantes. En general, los autores llegaron a conclusiones muy similares a las de Villarreal Cavazos (1988).

Los foraminíferos bentónicos recientes del arrecife fueron estudiados por Martínez Olguín et al. (1992). Registraron 45 especies, dos terceras partes de las mismas, características de zonas arrecifales. Calcularon varios índices descriptivos de la comunidad y propusieron que ésta se divide en dos: especies de agua somera (0 a -10 m) y de agua profunda (10 o más metros de profundidad).

La única investigación registrada sobre plancton en el arrecife, se realizó a las afueras de la Bahía de Cabo Pulmo y su objetivo fué comparar la abundancia de zooplancton en superficie, días antes y durante el eclipse de Julio de 1991, por medio de arrastres llevados a cabo cada dos horas (González Yoval et al., 1992). Se detectó un incremento del zooplancton durante el eclipse, pero el aumento no alcanzó los niveles normales encontrados en los muestreos nocturnos. Los grupos más abundantes fueron los quetognatos, amfípodos, copépodos y decápodos.

Especies de corales escleractínidos registradas en el arrecife de Cabo Pulmo, Tabla I. B.C.S. (1941-1992)

ESPECIE		REFERENCIA							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pocillopora capitata	X							X	X
Porites porosa Pocillopora damicornis	X	X						X	X
Pocillopora elegans		X		X	X	X		Λ	Λ
Pocillopora verrucosa Porites californica		X		v	v	v		X	X
Pavona gigantea Pavona clivosa		X X X X		X X X	X X X	X X		X X	X X
Tubastraea aurea		X		/	Λ.			/ <b>X</b>	21.
Psammocora sp. Tubastraea tenuilamellosa Cycloseris sp.			X	X	X X	X			
Tubastraea coccinea Psammocora stellata							X	X	X X
Psammocora brighami Porites panamensis								X X	X X
Pocillopora meandrina Madracis sp.								X	X X
TOTAL	2	7	(*)	5	6	4	(*)	8	11

### **REFERENCIAS:**

- 1) Steinbeck y Ricketts, 1941 2) Squires, 1959 3) Barham et al., 1973 (\*) 4) Brusca y Thomson, 1975 5) Brusca, 1980

- 6) Arizpe y Alvarez, 1987 7) Wilson, 1990b (\*) 8) Reyes Bonilla, en prensa a
- 9) Presente trabajo
- (\*) Publicación referida a registro único.

### NOTAS PARA LA TABLA I.

- Porites porosa es considerado sinónimo de P. californica (Durham, 1947) y a su vez ambas son sinónimos de P. panamensis (Wells, 1983).
- *Tubastraea aurea* fué considerado sinónimo de *T. tenuilamellosa* (Brusca y Thomson, 1975) y actualmente ambas son tomadas como sinónimos de *T. coccinea* (Wells, 1983).
- Psammocora sp. y Cycloseris sp. no fueron identificadas a nivel de especie en los registros originales y no existen especímenes colectados, de modo que no es posible asignar la posición taxonómica correcta de tales registros. Cycloseris actualmente es considerado un subgénero del género Fungia y los nombres de las especies conocidas en el Golfo de California han sido cambiados. C. mexicana es ahora sinónimo de F. distorta y C. elegans es sinónimo de F. curvata (Hoeksema, 1989).
- Las colonias de *Madracis* sp. pueden pertenecer a la especie nominal *M. pharensis* (Heller, 1808), pero hasta el momento no hay seguridad.
- Pocillopora capitata y P. meandrina fueron tomadas como sinónimos de P. elegans y P. verrucosa, respectivamente (Squires, 1959). Luego, P. capitata, P. meandrina y P. verrucosa fueron consideradas como sinónimos de P. elegans (Brusca y Thomson, 1975; Brusca, 1980). Recientemente las tres especies han sido reconsideradas como taxonómicamente válidas y P. elegans tomada como sinónimo de P. verrucosa (Veron y Pichon, 1976; Veron, 1986; Reyes Bonilla, 1990), pero aún no hay acuerdo real en el status de la mayoría de especies del género Pocillopora (Wells, 1983).

### I.3 Objetivos

- 1) Describir la estructura general de la comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S., utilizando criterios cuantitativos.
- 2) Censar las poblaciones de las tres principales especies depredadoras de coral que habitan la zona y correlacionar sus abundancias con las condiciones de la comunidad coralina.
- 3) Obtener información básica sobre aspectos poblacionales de tres especies coralinas de importancia en el arrecife, a partir del análisis de su estructura de tallas y edades.

### II METODOLOGIA

### II.1 Area de estudio

El arrecife de Cabo Pulmo está situado en los 23° 25' Latitud Norte y los 109° 25' Longitud Oeste, en la costa oriental del estado de Baja California Sur. Está enclavado en la Bahía de Cabo Pulmo, la cual dá nombre al arrecife (Fig. 1).

Existen mediciones puntuales de temperatura, oxígeno disuelto, pH, nutrientes, dirección de la corriente y transparencia del agua en la bahía. El perfil batimétrico detallado aún está en proceso, pero existe uno general (Shepard, 1950) (Fig. 2). No hay datos sobre el régimen de mareas local, el tipo de playa, etc. Para suplir un poco la carencia de información, en el presente capítulo se presenta un resumen de las observaciones realizadas en 6 años de visitas al arrecife y de los datos publicados sobre las condiciones oceanográficas y geológicas generales de la boca del Golfo de California.

La bahía es continuación de una planicie costera que se extiende hacia tierra dentro. La parte central de la playa está caracterizada por la presencia de dunas de varios metros de altura, los cuales separan la playa (situada varios metros por debajo) del resto de la planicie costera. Los montículos arenosos están formados por arena gruesa y fina, que con frecuencia incluye organismos (principalmente bivalvos). De estos depósitos se han extraído la mayoría de los fósiles identificados y fechados del arrecife. En la zona sur de la playa afloran paredes graníticas de varios metros de altura. El granito se extiende hacia el mar y forma la base del arrecife. No se observaron fallas geológicas en la bahía, lo cual hace pensar que es tectónicamente muy estable, al igual que toda la región al sur de la falla de La Paz (Sirkin et al., 1990).

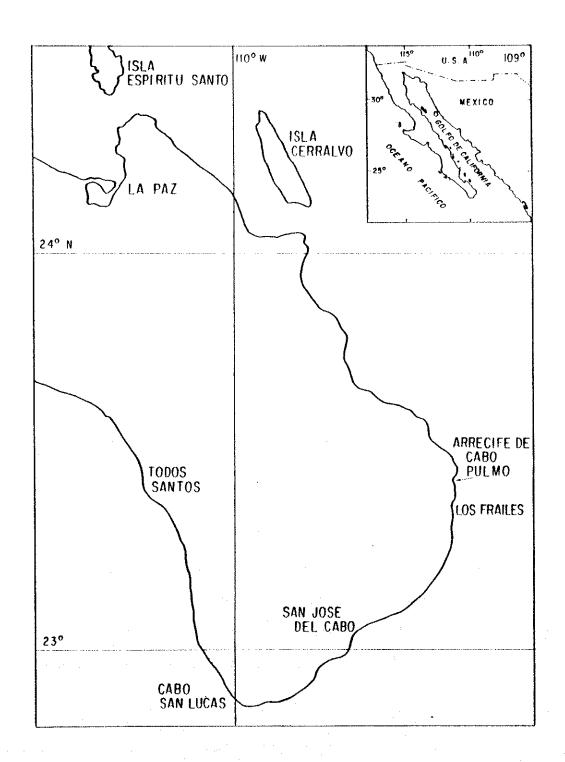


Figura 1. Localización del área de estudio.

El piso cercano a la costa es principalmente granítico, pero pueden encontrarse secciones de arenisca bien consolidada, constituída de arenas de grano grueso y granos de cuarzo cementados por carbonato de calcio. La profundidad aumenta gradualmente hasta aproximadamente un kilómetro de distancia de la playa, donde aparece una pared con caída de entre 2 y 5 m, según la zona. Esta sección del arrecife es conocida localmente como "Los Cantiles". La pared del acantilado presenta cuevas y salientes y es una zona de gran diversidad animal. La base de la pared es totalmente arenosa. A una distancia menor de 3 km de la playa, la profundidad es superior a los 500 m porque la bahía está situada en una zona donde la plataforma continental es casi inexistente.

Con relación a la oceanografía del arrecife, la temperatura más baja registrada fué de 17° C (Febrero de 1988) y la más alta, de 31° C (Septiembre de 1987). En primavera se detecta casi siempre una termoclina en la zona norte del arrecife y a una profundidad variable pero menor a -10 m. En verano, otoño e invierno, la temperatura de la columna de agua entre 0 y 30 m de profundidad es muy similar. En la zona oceánica frente al arrecife, la temperatura varía entre los 19 y 30 grados centígrados durante el año (Squires, 1959; Robinson, 1973; Fiedler, 1992), pero en la bahía puede alcanzar niveles extremos por causas locales, como la influencia de surgencias provenientes del cañón de Los Frailes, situado menos de 2 km al sur (E.C. Wilson, Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, com. pers., 1991). La frecuencia de este tipo de eventos es desconocida.

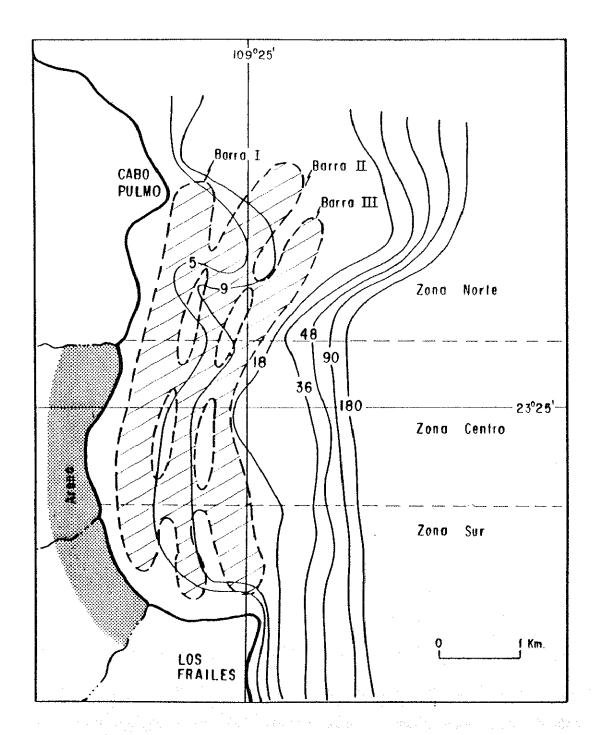


Figura 2. Batimetría de la Bahía de Cabo Pulmo (en metros; tomada de Shepard, 1950). Se muestra la posición aproximada del arrecife y las subdivisiones empleadas en el estudio (barras y zonas).

En la bahía se han determinado salinidades de hasta 38 ppm (González Yoval et al., 1992), pero valores mayores a 35 ppm no son comunes en verano y otoño, cuando ciclones y tormentas tropicales traen lluvia al sur de la península. Hay tres arroyos temporales. El situado más al norte alcanza una profundidad de 1 m y una anchura de 4 m. El agua que llega almar está llena de sedimento terrígeno, ramas de árbol, etc. y forma una lengua de dimensiones variables (según el aporte de lluvia), la cual flota sobre el arrecife y luego deja de ser detectable, debido a la mezcla.

El agua de Iluvia normalmente se dispersa hacia el norte siguiendo la dirección de la corriente predominante en verano y otoño. Durante invierno y primavera, la corriente lleva dirección al sur. Es decir, el patrón general de corrientes coincide con el registrado en la boca del Golfo (Roden, 1964; Alvarez Borrego, 1983). En Cabo Pulmo se dan fuertes corrientes de marea que acarrean sedimentos desde la playa y al parecer lo depositan en su mayoría cerca del inicio de la zona coralina. Estas corrientes son diferentes a las de las zonas alejadas a la costa y su acción cambia la morfología de la playa. En invierno y verano, cuando las mareas logran mayor amplitud, la playa está compuesta de cantos rodados o arena de grano grueso. En primavera y otoño, debido a la menor fuerza de las corrientes costeras, la playa está formada de arena relativamente fina, con cuarzo y minerales férricos y abundantes fragmentos de conchas y coral. Esta arena cubre casi totalmente a los cantos y es idéntica a la que se puede encontrar en las playas de la región sur de la península de Baja California.

Las corrientes de la bahía muestran a veces una cierta estratificación y la dirección del movimiento del agua puede invertirse a -10 m. Cuando eso ocurre, también es detectable una

diferencia en la temperatura de las diferentes corrientes. Se ha observado la presencia de foraminíferos pelágicos en sedimentos colectados entre -3 y -20 m, lo que sugiere la entrada de agua oceánica a la bahía (Martínez Olguín et al., 1992).

Las observaciones sobre aspectos tales como productividad, nutrientes, etc. son escasas. Es común ver zonas de tapetes de algas filamentosas totalmente cubiertas de burbujas cuando la luz es intensa, lo que evidencía la producción de oxígeno y la fijación de carbono fotosintético por las algas (Hatcher, 1988). Los tapetes tambien fijan nitrógeno a tasas muy altas (Larkum, 1983). Las lluvias y las ocasionales surgencias deben aportar nutrientes al arrecife desde tierra y aguas profundas, pero por el momento no hay estimaciones. Un indicador indirecto de que la productividad oceánica en el arrecife debe ser baja, es la virtual ausencia de organismos filtradores como esponjas o bivalvos (Arizpe *et al.*, 1988a; Birkeland, 1988).

A pesar de que no existen buenas fotografías aéreas del arrecife, a partir de las disponibles, de fotos tomadas de cerros cercanos y de las observaciones directas, se sabe que el arrecife de Cabo Pulmo es un arrecife de franja. Su estructura no consiste de verdaderas barras coralinas independientes, como se planteó originalmente (Steinbeck y Ricketts, 1941; Squires, 1959; Brusca y Thomson, 1975), sino que es una sola unidad que se intercomunica y cubre desde la playa hasta la zona de cantiles. Las "barras" son secciones alargadas del cuerpo principal del arrecife, separadas entre sí por franjas de arena de distinta anchura, que pueden estar colonizadas ocasionalmente por colonias de *Pocillopora* Lamarck y de *Fungia* Lamarck.

El arrecife se orienta noreste- suroeste y ocupa preferentemente el fondo granítico. La zona arrecifal está más desarrollada a profundidades de 0 a 15 m. Entre -15 y -35 m es común encontrar colonias aisladas de coral, sobre todo si el sustrato es rocoso, pero éstas no alcanzan elevaciones superiores a un metro desde su base.

La zona sur de la bahía es muy somera. Pueden observarse microatolones de *Porites* Link, con la parte superior cubierta de balanos y algas, lo que señala que esas colonias están expuestas al aire en ciertas épocas del año. Las colonias masivas predominan, pero no forman una estructura común. Frente a Punta Los Frailes existen grandes peñascos de granito desgajados de la pared, los cuales están colonizados principalmente por *Pavona* Lamarck. A menos de 500 metros fuera de la punta, el fondo se hace muy profundo y el crecimiento de coral cesa.

La zona norte es donde las franjas de coral muestran mayor separación entre ellas. El sustrato rocoso es escaso. Las colonias coralinas masivas crecen separadas y alcanzan grandes tallas. Las ramificadas forman franjas monoespecíficas de varios metros de longitud. El Cabo Pulmo marca el final de la estructura arrecifal y el inicio de una gran zona arenosa que se extiende unos 40 km al norte, donde existen "islas rocosas en un mar de arena" que presentan corales esporádicamente (Srs. Juan y Ricardo Castro, com. pers.).

Frente a la zona central del arrecife está el macizo coralino más desarrollado de la bahía. La cobertura de coral alcanza el 100% del sustrato y un grosor de 1.5 m de crecimiento continuo. El macizo cubre varias hectáreas y su cobertura va disminuyendo en relación inversa a la profundidad y hacia los extremos de la bahía.

### II.2 Análisis comunitario

El trabajo de campo se realizó durante siete visitas al arrecife de Cabo Pulmo, espaciadas a intervalos variables entre los meses de Abril de 1991 y Marzo de 1992.

Para el análisis de la estructura de la comunidad de corales, se cuantificó la abundancia de cada una de las especies, a partir de una serie de 21 transectos de banda. Cada transecto se recorrió utilizando buceo autónomo y tuvo 50 m de longitud y 1 m de ancho, lográndose un total de 1,050 m² revisados en el estudio. En cada metro cuadrado se estimó el porcentaje del área cubierta por cada especie de coral. Los transectos se tendieron paralelos a la línea de costa y siguiendo en lo posible la isobata. En la superficie se anotó la localización aproximada del transecto (también llamado estación), su profundidad, la temperatura del agua, y la lectura del disco de Secchi. De manera operativa, el arrecife fué dividido en tres zonas (Norte, Centro y Sur) y tres "barras" (I, II y III) (Fig. 2). Se realizaron 3 transectos en la zona sur y dos en las zonas central y norte de las tres barras. La identificación de las especies de coral se hizo segun los criterios de Wells (1983), Veron y Pichon (1976) y Veron (1986). Los valores de abundancia de las especies fueron agrupados para un posterior análisis, a nivel de género y de grupo funcional (Jackson, 1979). Los grupos funcionales definidos fueron los de corales masivos (géneros *Porites y Pavona*) y corales ramificados (géneros *Psammocora* y *Pocillopora*).

Con los datos de abundancia de las especies, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el de uniformidad de Pielou (J') (Pielou, 1977) y se obtuvieron dos índices de similitud entre pares de estaciones; el de Sorensen (cualitativo) y el de Horn (cuantitativo). El índice de Sorensen (Brower y Zar, 1984) considera la presencia común de

especies en un par de localidades, sin dar atención a sus abundancias. Alcanza valores entre 0 y 1, significando diferencia o identidad cualitativa total entre estaciones. El índice de similitud de Horn (Horn, 1966) toma en cuenta la abundancia e identidad de cada especie y se basa en el índice de diversidad de Shannon- Wiener. También toma valores de 0 a 1, los que representan desde total diferencia en el tipo y abundancia de especies hasta identidad total en ambos factores.

A partir de los valores de los índices (210 en total), se obtuvieron dendrogramas de asociación de estaciones, por barra y en todo el arrecife, con la técnica de ligamiento promedio no ponderada UPGMA (Sneath y Sokal, 1973).

El porcentaje de luz incidente a diferentes profundidades, se estimó al considerar que 2.5 veces la profundidad de desaparición del disco de Secchi representa un porcentaje de iluminación del 1% (Nienhuis, 1984). Como la extinción de la luz en el mar sigue una relación exponencial negativa, se obtuvo una ecuación con base en ese modelo. Sus límites fueron 0 m y 100% de luz y "x" m y 1% de luz, donde x es 2.5 multiplicado por la profundidad de desaparición del disco. De la ecuación, se estimó el porcentaje de luz incidente a la profundidad deseada.

Para el análisis estadístico de los resultados se emplearon análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, modelo II (completamente aleatorizado), con interacción, calculados con el paquete estadístico STATGRAPHICS. Los tratamientos fueron las zonas y las barras del arrecife. El límite de significancia se estableció con un error alfa de 0.05. Si el ANOVA señalaba diferencias significativas entre los factores, se aplicó la prueba *a posteriori* de Tukey (Day y Quinn, 1989) para especificar el origen de las diferencias. Como inicialmente ninguna

de las colecciones de datos mostraba normalidad, se aplicaron dos tipos de transformaciones. Para datos porcentuales (abundancia de las especies, géneros y grupos funcionales de coral, incidencia de luz, cobertura coralina total, uniformidad) se empleó la transformación arc sen ((x)<sup>1/2</sup>). Para conteos (abundancia de depredadores, riqueza de especies) se aplicó la transformación(X+0.5)<sup>1/2</sup>(Sokal y Rohlf, 1981). Luego de las transformaciones, se comprobó la homogeneidad de varianzas de los datos con la prueba de Bartlett y con pruebas de normalidad a partir de comparaciones con ji- cuadrada (Sokal y Rohlf, 1981). En el caso del índice de diversidad de Shannon-Wiener, las comparaciones entre barras y zonas se realizaron con el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984), ya que los valores del índice no siguen ninguna distribución estadística.

### II.3 Depredadores

En el estudio se censaron las poblaciones de tres especies de depredadores de coral que habitan el arrecife de Cabo Pulmo: el erizo *Eucidaris thouarsii* Valenciennes, el asteroideo *Acanthaster planci* (L.) y el pez *Arothron meleagris* (Bloch y Schneider).

La densidad poblacional de *Eucidaris thouarsii* se estimó utilizando los mismos transectos de  $50 \times 1$  m descritos en la sección anterior. Se revisaron  $1,050 \text{ m}^2$  de área arrecifal. *Arothron meleagris y Acanthaster planci* son especies de mayor movilidad, por lo que se utilizó la técnica de transectos de banda de  $50 \times 20$  m. Cada transecto era recorrido por un par de buzos que nadaban paralelamente y cubrían independientemente un área de  $50 \times 10$  m. La revisión simultánea de áreas adyacentes evitó la sobreestimación de la abundancia de los organismos que cruzaran la línea del transecto. Se realizaron 21 transectos (uno por estación) y se cubrió un área total de  $21,000 \text{ m}^2$  para cada especie.

El grado de relación entre los factores bióticos y abióticos considerados en este estudio se analizó con el índice de correlación producto- momento de Pearson (incluído en el paquete STATGRAPHICS) y fué aplicado a datos transformados. En el caso de la comparación del índice de diversidad de Shannon- Weaver con otros factores, se utilizó el índice de correlación de Spearman, el cual es de libre distribución (Zar, 1984).

### II.4 Análisis poblacional

Se hizo una estimación de los parámetros poblacionales básicos de tres especies de coral: Porites panamensis Verrill, Pavona gigantea Verrill y Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander).

El primer paso fué obtener mediciones de tres ejes de crecimiento de las colonias individuales de las especies. Cada medida se hizo con una precisión de ± 1 cm. Se midieron 132 colonias de *Porites panamensis*, 96 colonias de *Pocillopora verrucosa* y 87 colonias de *Pavona gigantea*, totalizando 315 colonias. De cada una setomó la altura máxima, el diámetro máximo ("diámetro 1") y el diámetro ortogonal a las otros dos ejes considerados ("diámetro 2"). A partir de estos tres ejes y dado que *P. panamensis* y *P. gigantea* son corales masivos, se calculó la superficie total de las colonias tomándolas como si fueran rectángulos. A la superficie total se le restó el área basal para obtener una estimación de la superficie de tejido vivo de cada colonia ("superficie neta"). *P. verrucosa* fué excluída de esta serie de cálculos por ser una especie de crecimiento ramificado, en la cual no es confiable una estimación de la superficie colonial considerada como un sólido. En esta especie se realizó la medición de la sección de tejido vivo en promedio en las ramificaciones de las colonias, con la misma precisión que el resto de medidas.

Los ejes de crecimiento, las superficies estimadas y la longitud de la sección viva presentaban normalidad por lo que se obtuvieron directamente ecuaciones de regresión e índices de correlación paramétricos entre todos los pares de variables. La comparación se hizo utilizando un modelo lineal, puesto que las colonias de organismos modulares no se ven afectadas por la relación superficie-volumen (Jackson, 1979; Buss, 1988).

Se trató de estimar la tasa de crecimiento anual de las tres especies en el arrecife, pero esta parte del trabajo sufrió de complicaciones, porque las colonias marcadas en Cabo Pulmo se perdieron luego de una serie de ciclones y tormentas tropicales que llegaron a la península durante 1991. En virtud de ello, se utilizaron datos de colonias marcadas en la Bahía de La Paz, B.C.S., a 80 km al norte de Cabo Pulmo y datos de tasas de crecimiento de las especies obtenidos previamente en el arrecife (Hernández Cortés, 1988).

La tasa de crecimiento de *Pocillopora verrucosa* y de *Porites panamensis* se estimó en Bahía de La Paz por medio del marcaje de 14 y 6 colonias de cada especie (respectivamente) con el colorante vital Rojo de Alizarina (Lamberts, 1978). Bajo el agua, cada colonia se introdujo en una bolsa de plástico que llevaba amarrado en una esquina, suficiente colorante en polvo para alcanzar una concentración de 15 mg de alizarina por litro de agua de mar al ser liberado. La bolsa se aseguró de la base del coral para que el colorante no escapara o se diluyera en extremo, se liberó la alizarina y el especímen se dejó reposar durante 24 horas. La tinción del esqueleto calcáreo se produce paralela a la depositación de nuevo carbonato por el coral durante el día, de modo que la tinción se realizó en la mañana. Al día siguiente se liberó la colonia y se marcó externamente para luego ser recuperada. El marcaje inicial se hizo en Marzo de 1992. Todas las colonias de P. panamensis y 8 de P. verrucosa se levantaron en Mayo de 1992 (70 días después). Las restantes colonias de Pocillopora fueron colectadas en Agosto de 1992, quedando marcadas por 140 días en total. Los corales recuperados fueron limpiados de tejido vivo con chorros de agua a presión y las ramas coralinas se midieron con un vernier y a una precisión de 1 mm desde la línea de marcado (claramente detectable como una banda de color rosa) hasta la punta de la rama.

La tasa de crecimiento anual se obtuvo al dividir la longitud del carbonato depositado desde la marca, entre el número de días transcurridos hasta la extracción del coral y extrapolando a un año. Se realizaron histogramas de frecuencia de tallas de las colonias de cada especie para estimar la edad de cada colonia, dividiendo su altura entre la tasa de crecimiento calculada.

La población total de colonias por hectárea para las tres especies, se obtuvo dividiendo el "área basal tipo" de las colonias entre el área promedio por metro cuadrado que la especie ocupa en el arrecife (deducida de los valores de cobertura obtenidos en los transectos) y multiplicando por 10,000. El "area basal tipo" es una estimación que resulta de multiplicar el promedio del diámetro máximo de las colonias por el promedio del diámetro dos. Esta medida fué utilizada en vez del promedio de las áreas basales de cada colonia, debido a que ésta última estimación estaba notablemente sesgada por unos cuántos valores extremadamente grandes.

El tamaño poblacional efectivo (Ne) se calculó para cada especie según la fórmula de Maynard Smith (1989). Este índice provee de una estimación gruesa del grado de variabilidad genética de la población en base al número de individuos de la misma y a su proporción de sexos. El cálculo se realiza en base a la Ecuación 1.

$$\frac{1}{Ne} = \frac{1}{4} \left( \frac{1}{M} + \frac{1}{F} \right) \tag{1}$$

Donde: Ne = Tamaño efectivo de la población.

M = Número de machos en edad reproductiva.

F = Número de hembras en edad reproductiva.

La tasa de mortalidad, reclutamiento y la duración promedio de la cohorte (generación) de las tres especies, se calculó a partir de la aplicación del modelo de Grigg (1984; Ross, 1984). Este modelo se basa en tres premisas. La primera es que los corales se reproducen una vez al año. La segunda es que la tasa de mortalidad es constante en cada intervalo de edad y la tercera es que los corales siguen una curva de sobrevivencia del tipo III. Esta curva especifica que la mortalidad juvenil es mucho más alta que la de los adultos y que sigue un modelo logarítmico. El modelo queda resumido en la Ecuación 2.

$$ln Y = A + b(ln X)$$
(2)

Donde: Y = Número de individuos en el intervalo de edad.

X = Años.

A = Ordenada al origen.

b = Pendiente de la recta (tasa de mortalidad).

Se asumió que la población total de las especies estaba en equilibrio, debido a que la cobertura coralina total en el arrecife no ha variado significativamente desde 1988 (datos no publicados). En el equilibrio, la tasa de mortalidad es igual a la tasa de reclutamiento en la cohorte. El reclutamiento anual se calculó multiplicando la tasa de mortalidad (b) por la población total estimada por hectárea de cada especie. Posteriormente, la duración de la cohorte (en años) se obtuvo del modelo, sustituyendo en "Y" el valor de 0.5, en "A", el reclutamiento anual y despejando "X". La duración de la cohorte es el equivalente del tiempo

de generación de las especies de coral (Potts, 1984). La estimación del número de colonias sobrevivientes en cada grupo de edad se hizo a partir del modelo obtenido para cada especie, sustituyendo en "A", el reclutamiento anual.

La determinación del éxito reproductivo por grupo de edad, se hizosolo sobre las especies de corales masivos, debido a que en ellas se puede obtener una estimación aceptable de la superficie de tejido vivo de las colonias. La técnica empleada es original y se describe adelante. Está inspirada en el trabajo de Potts *et al.* (1985).

Se consideró que el esfuerzo reproductivo de una colonia de coral masivo es directamente proporcional a su superficie neta, pues solo en ella se presentan los pólipos y cada pólipo fabrica productos sexuales de manera independiente. Se hizo la suposición de que los pólipos de todas las colonias producen el mismo número de gametos anualmente. Al sumar la superficie neta de todas las colonias medidas de cada especie, se estimó el total de tejido vivo y de la superficie neta de las colonias pertenecientes a cada grupo de edad, se calculó el porcentaje del tejido representado en cada grupo. Se obtuvo también una estimación del porcentaje del total de colonias incluídas en cada grupo de edad y se extrapoló este porcentaje hacia el total de colonias por hectárea de cada especie, calculado previamente.

Ya conocido el número total de colonias y de reclutas anuales por hectárea de cada especie, se multiplica el número total de reclutas por el porcentaje de tejido que representa cada grupo de edad. Así se sabe cuántos reclutas son producto del esfuerzo reproductivo de ese grupo de edad. Posteriormente, se divide el número de reclutas descendientes de ese grupo de edad, entre el número total de colonias del mismo. El resultado es el número de colonias

hijas producidas por cada colonia parental en ese grupo de edad. El inverso de este valor señala la probabilidad de que una colonia cualquiera de este grupo de edad deje descendencia en un año.

### III RESULTADOS

### III.1 Análisis comunitario

### III.1.1 Sistemática

En el trabajo de campo se encontraron nueve especies de corales hermatípicos y dos de corales ahermatípicos (*Tubastraea coccinea* y *Madracis* sp. cf. *M. pharensis*). El registro de *Madracis* sp. cf. *M. pharensis* es el primero para la especie en la costa continental del Pacífico de América. Los ejemplares se encontraron a - 5 y -16 m, en las secciones sur y central de la segunda y tercera barra, respectivamente.

Tabla II.

Elenco sistemático de los corales escleractínidos encontrados en el arrecife de Cabo Pulmo.

PHYLUM CNIDARIA Hatschek, 1888
CLASE ANTHOZOA Ehrenberg, 1834
SUBCLASE HEXACORALLIA Haeckel, 1896
ORDEN SCLERACTINIA Bourne, 1900
SUBORDEN ASTROCOENIINA Vaughan y Wells, 1943
FAMILIA THAMNASTERIIDAE Vaughan y Wells, 1943
GENERO Psammocora Dana, 1846
SUBGENERO Stephanaria Verrill, 1866
Psammocora (S.) brighami (Vaughan, 1907)
Psammocora (S.) stellata (Verrill, 1866)

FAMILIA POCILLOPORIDAE Gray, 1842 GENERO Pocillopora Lamarck, 1816 Pocillopora capitata Verrill, 1864 Pocillopora damicornis (Linneo, 1758) Pocillopora meandrina Dana, 1846 Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander, 1786)

GENERO Madracis Milne Edwards y Haime, 1849 Madracis sp. cf. M. pharensis (Heller, 1868)

SUBORDEN FUNGIINA Verrill, 1865 FAMILIA AGARICIIDAE Gray, 1847 GENERO Pavona Lamarck, 1801 Pavona clivosa Verrill, 1869 Pavona gigantea Verrill, 1869

FAMILIA PORITIDAE Gray, 1842 GENERO Porites Link, 1807 Porites panamensis Verrill, 1866

SUBORDEN DENDROPHYLLINA Vaughan y Welfs, 1943 FAMILIA DENDROPHYLLIIDAE Gray, 1847 GENERO Tubastraea Lesson, 1834. Tubastraea coccinea Lesson, 1834

### III.1.2 Riqueza de especies

El número de especies por transecto no varió mucho (promedio  $6.29 \pm 0.56$ , rango 4 - 9). Hay diferencia significativa en el número de especies por barra en el arrecife (F  $_{2,12}$ = 4.00. P= 0.05), pero el origen de la diferencia no se evidencía por la prueba de Tukey. No hay diferencia por zonas o efecto de interacción significativo (zona: F  $_{2,12}$ = 2.97. P= 0.09; interacción: F  $_{4,12}$ = 1.60. P= 0.24).

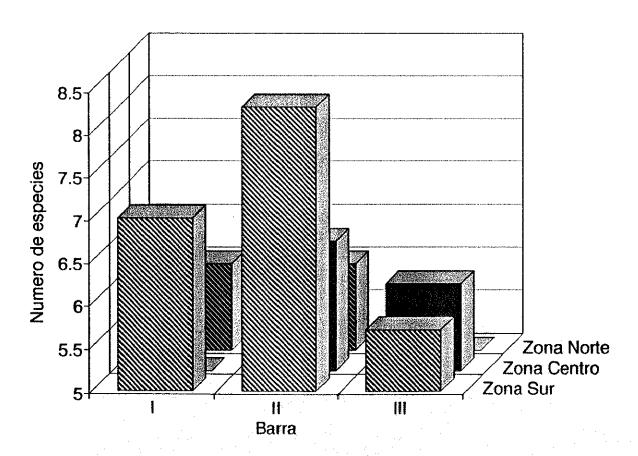


Figura 3. Promedio de número de especies por secciones del arrecife.

El análisis cualitativo por barras señala diferencias en el tipo de especies que habitan las secciones del arrecife. Para la barra I (Fig. 4a), el dendrograma de asociación muestra dos grupos y una estación separada. Los grupos están delimitados por la posición del muestreo, pues uno contiene las dos estaciones del norte de la bahía y el otro, las dos del centro. Las estaciones del sur quedaron incluídas en grupos diferentes, lo cual señala la variabilidad en el tipo de especies de la zona somera y protegida del arrecife. En la barra II (Fig. 4b), los grupos formados también se diferencían por su localización en el arrecife; uno consta de las tres estaciones de la sección sur y el otro, de las 4 estaciones restantes. En la barra III (Fig. 4c) se detectaron dos grupos y una estación aislada, pero no están acomodados siguiendo un patrón detectable por posición o profundidad.

En el dendrograma que contiene las 21 estaciones (Fig. 5), los grupos siguen un patrón de profundidad y/o localización. Uno de ellos está formado preferentemente por estaciones de agua profunda (de -6 a -18 m), situadas casi todas en la barra III. La sección sur de la barra II forma otro grupo y un tercero está constituído por las estaciones de la barra I y II norte y por la III centro. Las estaciones de la barra III norte están dispersas en el dendrograma, lo cual evidencía la heterogeneidad de la sección más arenosa del área de estudio.

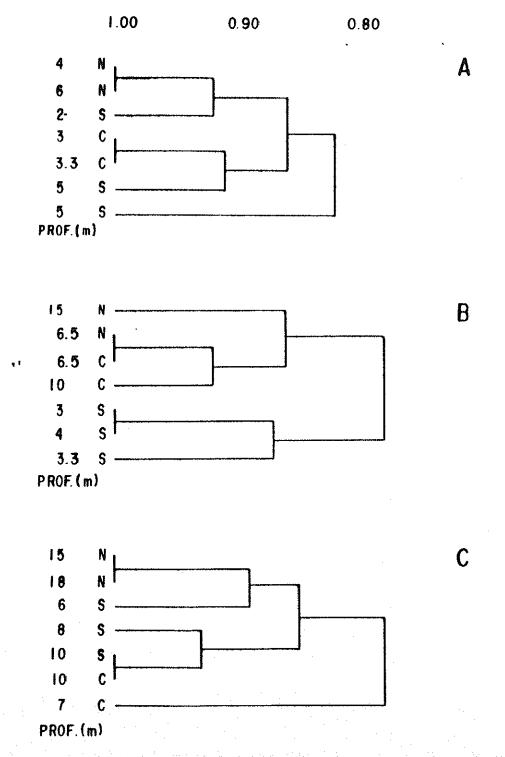


Figura 4. Dendrogramas de asociación de estaciones, obtenidos para cada barra arrecifal a partir del índice de Sorensen. A) Barra II; C) Barra III.

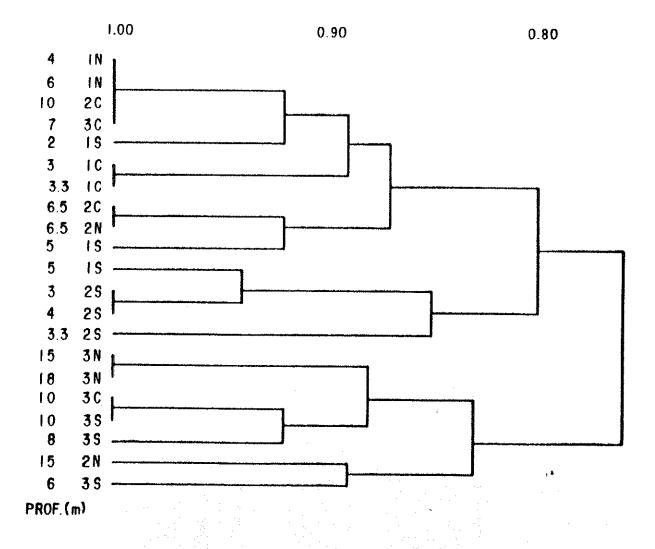


Figura 5. Dendrograma de asociación general obtenido a partir del índice de Sorensen, incluyendo todas las estaciones muestreadas en el arrecife.

### III.1.3 Cobertura coralina total

Los datos incluyen la abundancia conjunta de todas las especies hermatípicas de la rrecife. La cobertura total promedio es de  $30.11 \pm 6.47\%$  (rango 4.1 - 62.3). La cobertura en la barra I es significativamente mayor que en la III (F  $_{2,12}$ = 7.35. P= 0.01) y la de la zona centro es mayor que la de las otras dos (F  $_{2,12}$ = 12.94. P= 0.001). El efecto interacción no fué importante (F  $_{4,12}$ = 0.91. P= 0.49).

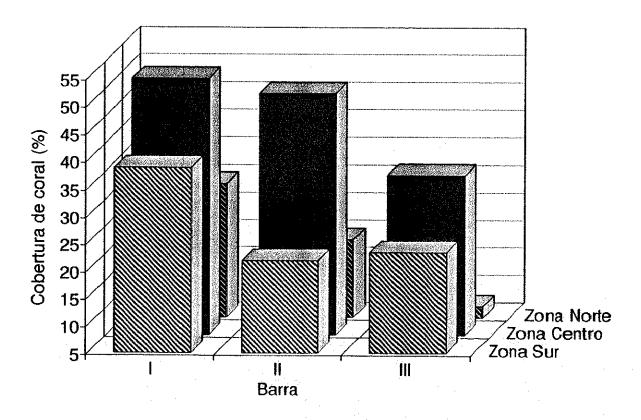


Figura 6. Cobertura coralina total promedio por secciones del arrecife.

# III.1.4 Análisis de diversidad y uniformidad

# III.1.4.1 Diversidad

Los índices de diversidad fueron calculados utilizando la base 10. Por las características adimensionales de H', los estadísticos descriptivos calculados no tienen sentido real (Pielou, 1975). Sin embargo, se mencionan y grafican para dar una idea de los niveles de variabilidad. El valor promedio de H' es de  $0.62 \pm 0.04$  (rango 0.40 - 0.82). No existe diferencia significativa de los valores de H' entre barras (H= 1.91; P= 0.39) o zonas (H= 2.16; P= 0.34).

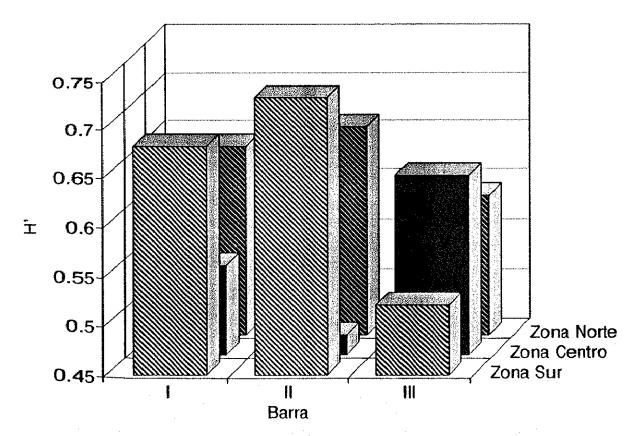


Figura 7. Valores promedio del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') por secciones del arrecife.

El dendrograma de la barra I, basado en el índice de Horn, presenta dos grupos que no siguen patrones obvios de agrupación por profundidad o zona del arrecife (Fig. 8a). En la barra III hay un arreglo más interpretable por zona, ya que estaciones del sur y centro tienden a agruparse. No hay patrón detectable con respecto a la profundidad (Fig. 8c). La barra II presenta una perfecta distribución de las estaciones arregladas por zonas (Fig. 8b). En el dendrograma de las 21 estaciones (Fig. 9) se observan tres grupos separados. Dos de ellos contienen a todas las estaciones de las secciones sur y centro de la barra I y a la sección central de la II y el otro grupo está integrado por el resto del arrecife.

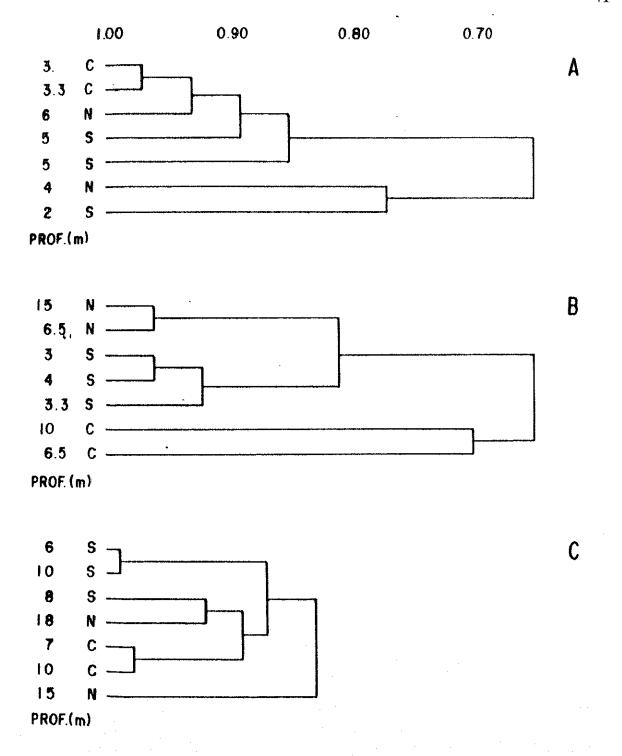


Figura 8. Dendrogramas de asociación de estaciones, obtenidos para cada barra arrecifal a partir del índice de Horn. A) Barra I; B) Barra II; C) Barra III.

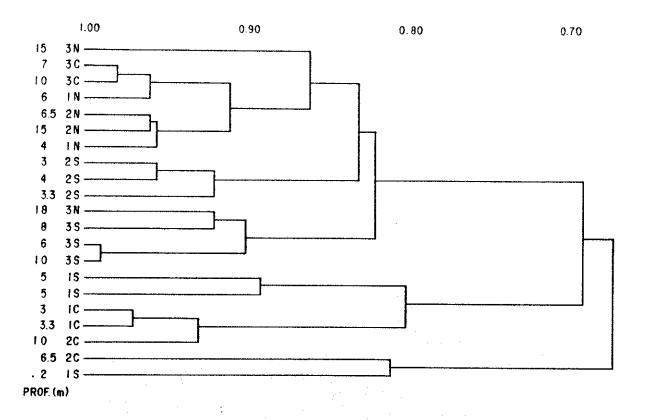


Figura 9. Dendrograma de asociación general obtenido a partir del índice de Horn, incluyendo todas las estaciones muestreadas en el arrecife.

### III.1.4.2 Uniformidad

Al igual que para el índice de diversidad, los estadísticos descriptivos aquí calculados solo se presentan para facilitar las comparaciones inmediatas. Los valores del índice de uniformidad (J') son altos (promedio  $0.78 \pm 0.04$ ; rango 0.53 - 0.92). No existe diferencia significativa entre barras (F  $_{2,12}$ = 0.79. P= 0.48), zonas (F  $_{2,12}$ = 1.23. P= 0.33) ni efecto de interacción (F  $_{4,12}$ = 2.58. P= 0.09) en el arrecife.

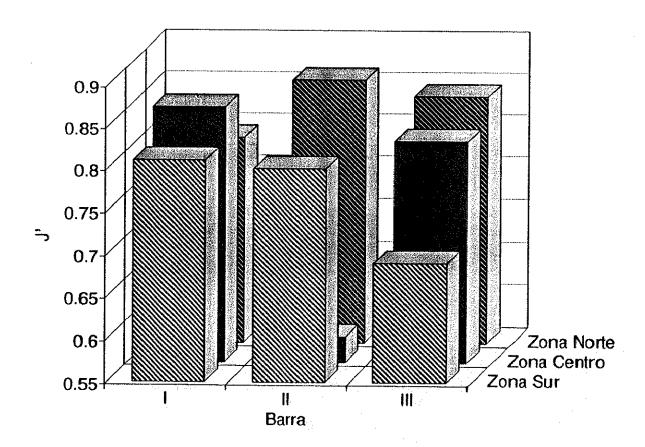


Figura 10. Valores promedio del índice de uniformidad de Pielou (J') por secciones del arrecife.

### III.1.5 Análisis por grupos funcionales

### III.1.5.1 Corales ramificados

Este grupo, que incluye 6 especies, es el más abundante en el arrecife (cobertura promedio  $22.00 \pm 7.03\%$ , rango 1.5 - 62.0). Su cobertura sobre el sustrato es mayor en la barra I que en la III (F  $_{2.12}$ = 9.17. P= 0.004) y en la zona centro que en el resto del arrecife (F  $_{2.12}$ = 15.93. P= 0.0004). El efecto de interacción no es importante (F  $_{4.12}$ = 1.00. P= 0.44).

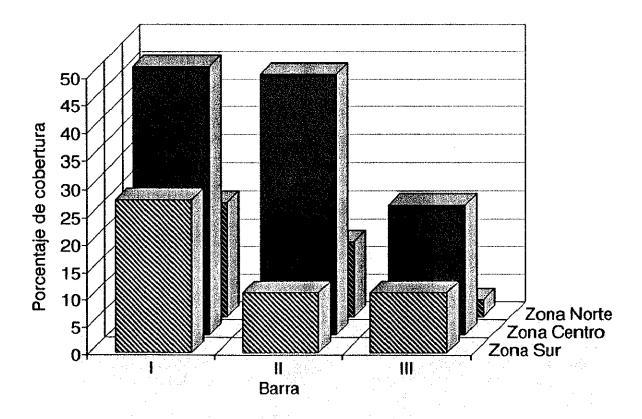


Figura 11. Abundancia promedio de corales ramificados por secciones del arrecife.

### III.1.5.2 Corales masivos

Los corales masivos incluyen a tres especies y son menos abundantes que los ramificados (cobertura promedio  $8.08 \pm 1.95\%$ , rango 1.7 - 17.1). No existe diferencia en la abundancia entre barras ( $F_{2,12}$ = 1.99. P= 0.18), pero sí la hay entre zonas ( $F_{2,12}$ = 10.79. P= 0.002), siendo la abundancia de masivos en el sur, mayor que en el resto del arrecife. El efecto de interacción también es significativo ( $F_{4,12}$ = 3.39. P=0.05) y separa a la barra II, centro, ya que la abundancia de corales masivos en aquella sección es menor a la encontrada en otras 5 secciones (barra I norte y sur, barra II, sur y barra III centro y sur).

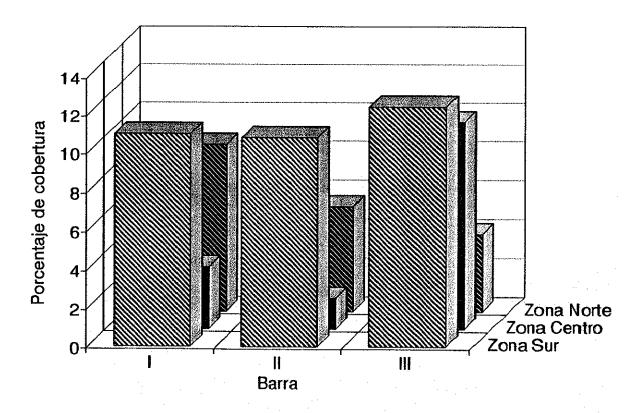


Figura 12. Abundancia promedio de corales masivos por secciones del arrecife.

## III.1.6 Cobertura por género

## III.1.6.1 Género Psammocora

Es el género menos abundante (cobertura promedio  $0.53 \pm 0.31\%$ , rango 0 - 2.3). No hay diferencia entre su abundancia por barras (F  $_{2,12}$ = 1.03. P= 0.39), zonas (F  $_{2,12}$ = 1.22. P= 0.33) o interacción (F  $_{4,12}$ = 0.77. P= 0.57).

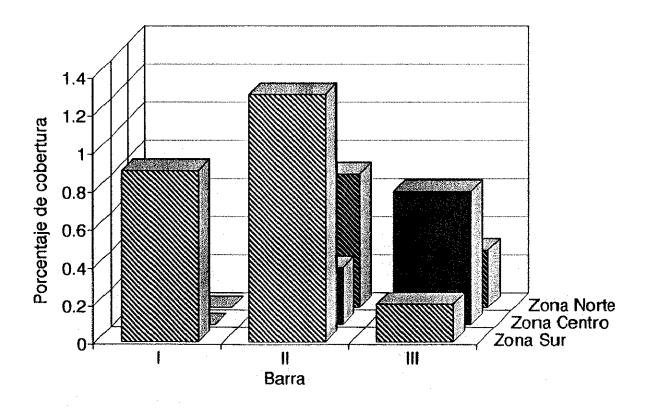


Figura 13. Abundancia promedio de *Psammocora* spp. por secciones del arrecife.

## III.1.6.2 Género Pocillopora

El género dominante en el arrecife (cobertura promedio  $21.50 \pm 7.04\%$ , rango 1.4 - 62.0). Presenta diferencias de abundancia significativas entre zonas (centro > sur y/o norte; F  $_{2.12}$ = 18.03. P= 0.0002) y barras (cobertura mayor en la I que en la III; F  $_{2.12}$ = 10.20. P= 0.003). No hay efecto de interacción importante (F  $_{4,12}$ = 1.26. P= 0.34).

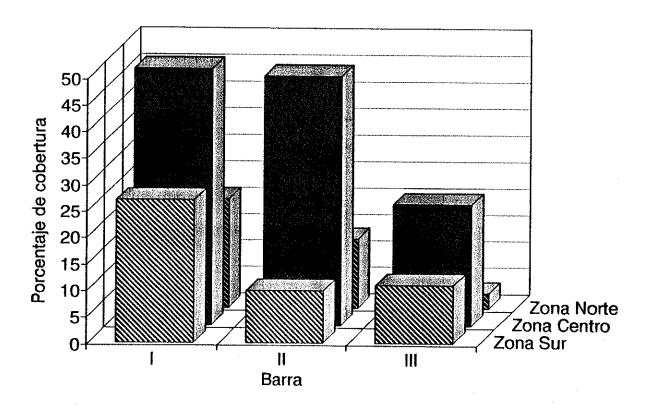


Figura 14. Abundancia promedio de Pocillopora spp. por secciones del arrecife.

## III.1.6.3 Género Porites

El género está representado por una sola especie (*P. panamensis*) y los datos y análisis realizados se presentarán en la sección específica para *P. panamensis*. Se encontraron diferencias significativas entre barras y zonas y se comprobaron efectos de interacción.

### III.1.6.4 Género Pavona

Género no muy abundante (cobertura promedio  $2.63 \pm 1.28\%$ , rango 0.0 - 11.7). No existe diferencia entre las abundancias por barra (F  $_{2.12}$ = 0.26. P= 0.78), zona (F  $_{2.12}$ = 1.67. P= 0.23) o interacción (F  $_{4.12}$ = 0.52. P= 0.72).

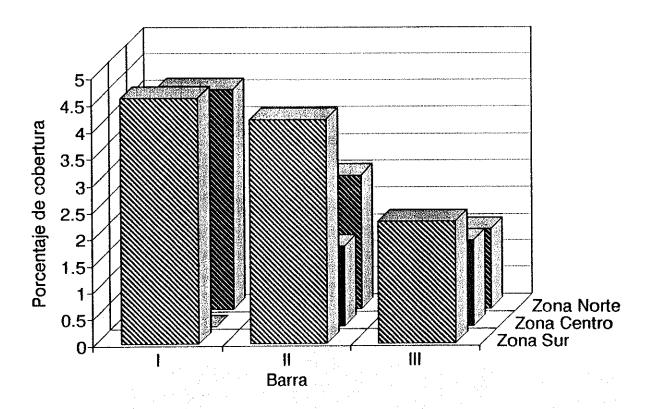


Figura 15. Abundancia promedio de Pavona spp. por secciones del arrecife.

### III.1.7 Cobertura por especie

## III.1.7.1 Psammocora (S.) brighami

Es la especie menos común. Apareció en el 19.1% de los transectos. Su abundancia es mínima (cobertura promedio  $0.13 \pm 0.07\%$ , rango 0 - 1.3). Existe diferencia significativa entre la cobertura de la zona sur y las otras dos (F  $_{2.12}$ = 8.85. P= 0.004) y la cobertura en la barra II es mayor que en la III (F  $_{2.12}$ = 6.98. P= 0.01). El efecto de interacción también es significativo, siendo la abundancia de P. brighami en la barra II sur, mayor a la del resto del arrecife (F  $_{4.12}$ = 4.66. P= 0.02).

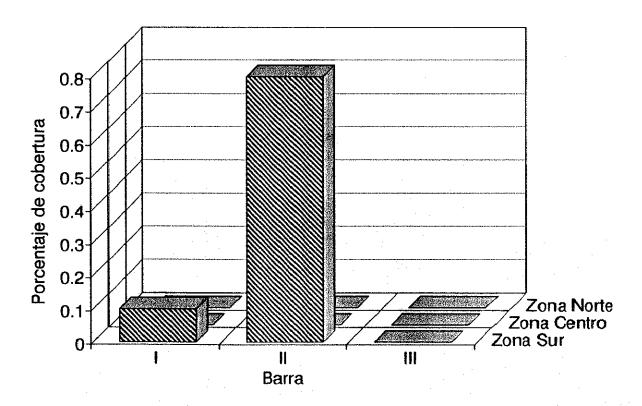


Figura 16. Abundancia promedio de Psammocora (S.) brighami por secciones del arrecife.

## III.1.7.2 Psammocora (S.) stellata

Se le encontró en el 52.4% de los transectos, siempre en abundancias bajas (cobertura promedio  $0.40 \pm 0.23\%$ , rango 0 - 1.8). No hay diferencia entre la cobertura por barra (F  $_{2,12}$ = 0.29. P= 0.75), zona (F  $_{2,12}$ = 0.33. P= 0.73) o efecto de interacción (F  $_{4,12}$ = 0.70. P= 0.61).

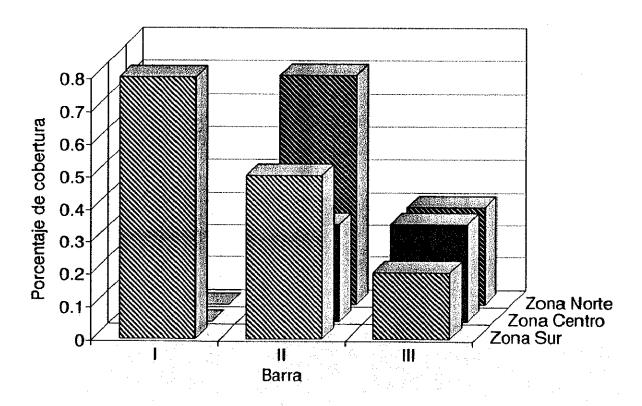


Figura 17. Abundancia promedio de Psammocora (S.) stellata por secciones del arrecife.

### III.1.7.3 Pocillopora capitata

Esta es una especie común en el arrecife (81% de las estaciones) y en todo el Golfo. Su abundancia en el Pulmo no es grande (cobertura promedio  $3.33 \pm 1.97\%$ , rango 0 - 14.3). Existe diferencia significativa en la abundancia por zonas (F  $_{2,12}$ = 3.96. P= 0.05), la cual no es evidenciada por la prueba de Tukey. La abundancia de la especie en la barra I es mayor que en la III (F  $_{2,12}$ = 4.89. P= 0.03). No hay efecto de interacción entre factores (F  $_{4,12}$ = 0.74. P= 0.81).

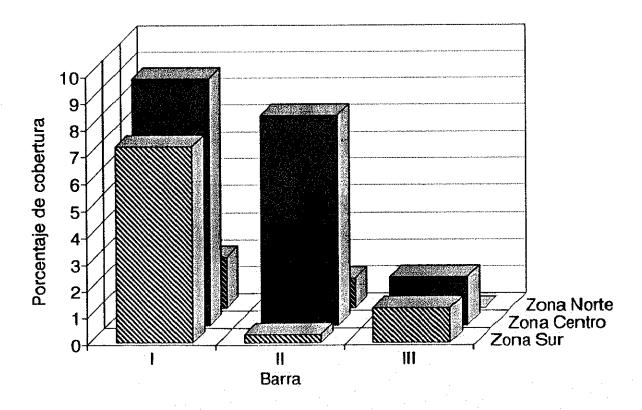


Figura 18. Abundancia promedio de Pocillopora capitata por secciones del arrecife.

## III.1.7.4 Pocillopora damicornis

Esta especie se presentó en el 66.7% de los transectos (cobertura promedio 1.25  $\pm$  1.04%, rango 0 - 10.5). No existe diferencia significativa en la abundancia entre zonas (F  $_{2,12}$ = 1.97. P= 0.18) ni efecto interacción de barras y zonas (F  $_{4,12}$ = 0.40. P= 0.81), pero la cobertura en la barra I es mayor a la de la III (F  $_{2,12}$ = 7.27. P= 0.01).

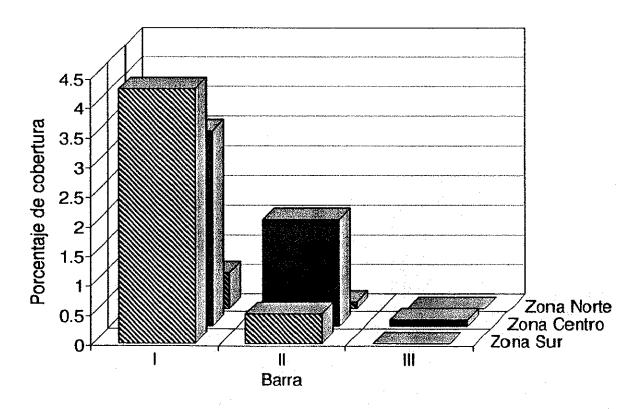


Figura 19. Abundancia promedio de Pocillopora damicornis por secciones del arrecife.

### III.1.7.5 Pocillopora meandrina

Apareció en los 21 transectos realizados y llega a ser la especie dominante en varios puntos del arrecife (cobertura promedio  $6.80 \pm 2.93\%$ , rango 0.4 - 28.4). No hay diferencias en la abundancia entre barras (F  $_{2,12}$ = 3.09. P= 0.08), ni efectos de interacción (F  $_{4,12}$ = 0.53. P= 0.72). La cobertura en la zona centro es mayor que en la sur (F  $_{2,12}$ = 7.26. P= 0.01).

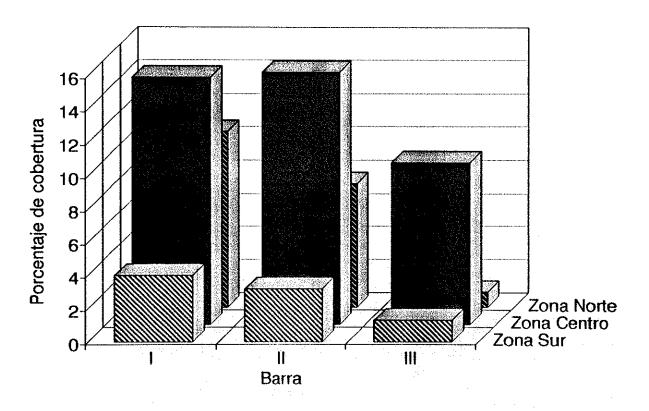


Figura 20. Abundancia promedio de Pocillopora meandrina por secciones del arrecife.

### III.1.7.6 Pocillopora verrucosa

Esta es la especie de coral dominante en el arrecife de Cabo Pulmo. Constituye la mayor parte de la estructura física arrecifal y apareció en todos los transectos (cobertura promedio  $10.12 \pm 2.99\%$ , rango 0.3 - 25.6). Existe diferencia significativa entre su abundancia por zonas (centro > sur y/o norte; F  $_{2,12}$ = 20.39. P= 0.0001) y la cobertura en la barra I es mayor que la de la barra III (F  $_{2,12}$ = 4.79. P= 0.03). El efecto de interacción es despreciable (F  $_{4,12}$ = 1.75. P= 0.21).

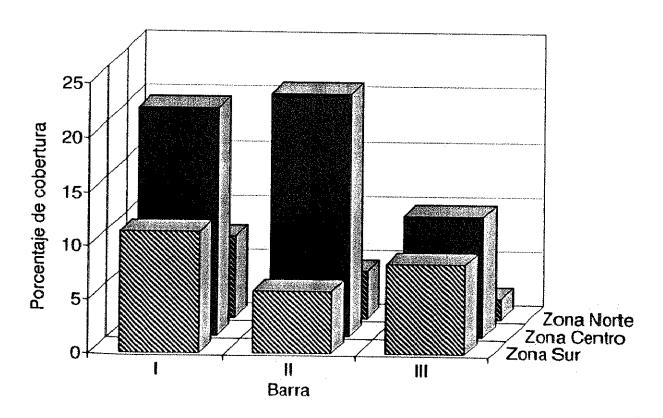


Figura 21. Abundancia promedio de Pocillopora verrucosa por secciones del arrecife.

### III.1.7.7 Porites panamensis

Representa el tercer lugar en abundancia de las especies (cobertura promedio 5.44  $\pm$  1.68%, rango 0.1 - 15.7) y se le encontró en todos los transectos. Se detectaron diferencias de abundancia entre barras (F  $_{2,12}$ = 4.34. P= 0.04), zonas (F  $_{2,12}$ = 4.67. P= 0.03) y efectos de interacción (F  $_{4,12}$ = 4.64. P= 0.04), pero en ningún caso la prueba de Tukey evidenció las diferencias individuales.

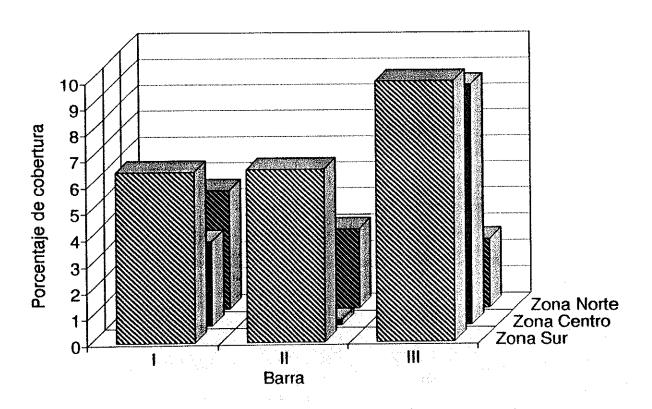


Figura 22. Abundancia promedio de Porites panamensis por secciones del arrecife.

## III.1.7.8 Pavona clivosa

Una especie rara en el arrecife (23.8% de los transectos; cobertura promedio  $0.60 \pm 0.90\%$ , rango 0 - 4.7). No se detectaron diferencias significativas de abundancia entre barras (F  $_{2.12}$ = 1.15. P= 0.35) o efectos de interacción (F  $_{4.12}$ = 0.77. P= 0.57), pero sí entre zonas (F  $_{2.12}$ = 5.13. P= 0.02), aunque las diferencias individuales no fueron mostradas en la prueba de Tukey.

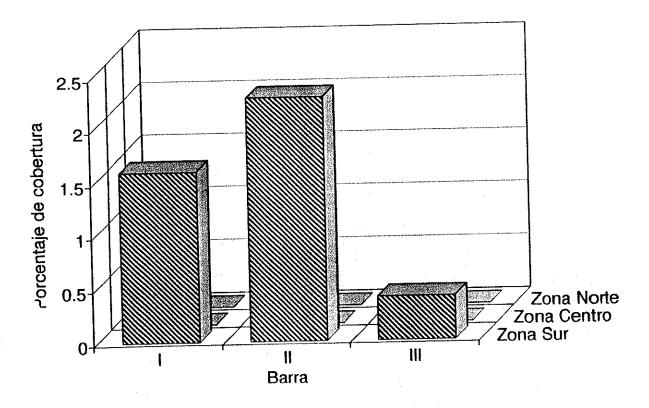


Figura 23. Abundancia promedio de Pavona clivosa por secciones del arrecife.

## III.1.7.9 Pavona gigantea

Una especie poco abundante, pero común en el arrecife. Se le encontró en 18 de los 21 transectos (cobertura promedio  $2.03 \pm 0.90\%$ , rango 0 - 7.6). No se detectaron diferencias entre zonas (F  $_{2.12}$ = 1.34. P= 0.30), barras (F  $_{2.12}$ = 0.09. P= 0.91) o efectos de interacción (F  $_{4.12}$ = 0.67. P= 0.62).

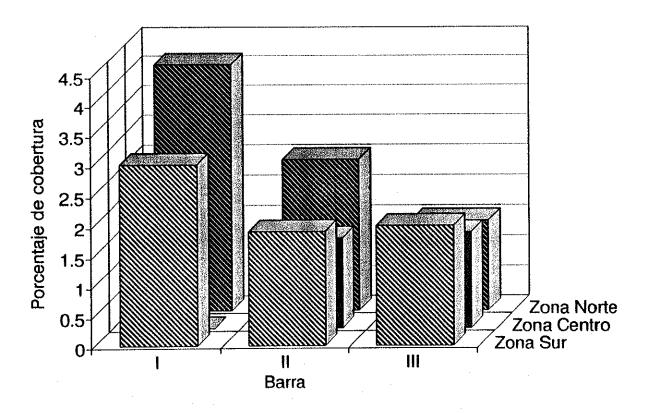


Figura 24. Abundancia promedio de Pavona gigantea por secciones del arrecife.

#### III.1.8 Cobertura relativa

Conjuntando los datos de la sección anterior, puede verse que dos especies (*Pocillopora* verrucosa y P. meandrina) constituyen el 56% de la cobertura total en el arrecife. Sumando la abundancia de Porites panamensis y Pocillopora capitata a las anteriores, se alcanza el 85% de la cobertura total. La comunidad coralina está dominada por pocas especies, en su mayoría del género Pocillopora.

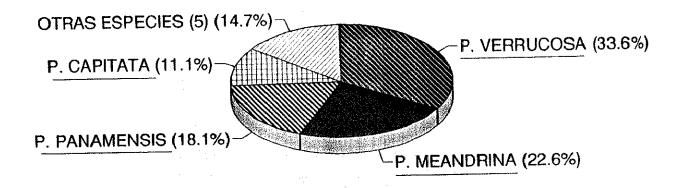


Figura 25. Cobertura relativa de las especies de coral censadas en el arrecife.

## III.2 Depredadores

## III.2.1 Eucidaris thouarsii

El erizo punta de lápiz es poco abundante en el arrecife de Cabo Pulmo (abundancia promedio  $8.29 \pm 3.28$  ind/50 m², rango 0 - 34). Esto representa un promedio de 1,660 ind/ha. No hay diferencia significativa en su abundancia por barras (F  $_{2,12}$ = 0.48. P= 0.63), zonas (F  $_{2,12}$ = 0.64. P= 0.54) o interacción (F  $_{4,12}$ = 2.28. P= 0.12).

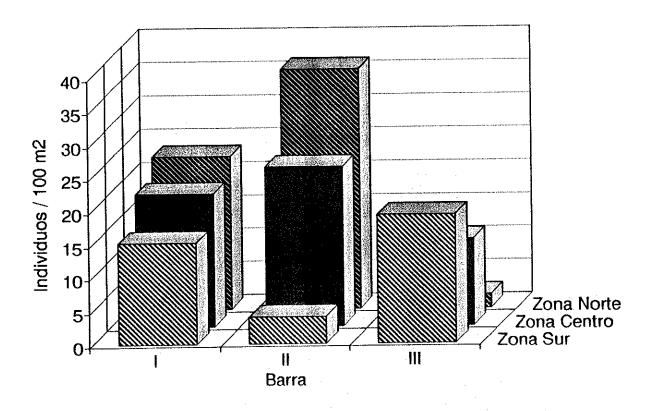


Figura 26. Abundancia promedio de Eucidaris thouarsii por secciones del arrecife.

## III.2.2 Arothron meleagris

El botete pinto tiene una población pequeña en el arrecife (abundancia promedio 3.90 peces  $\pm$  1.23 ind/1,000 m², rango 0 - 12). No hay diferencia significativa detectada entre barras (F  $_{2,12}$ = 1.73. P= 0.22), zonas (F  $_{2,12}$ = 3.41. P= 0.07) o efectos de interacción (F  $_{4,12}$ = 0.61. P= 0.67).

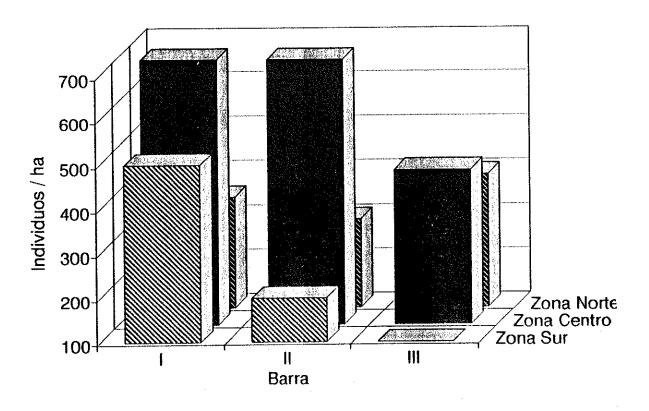


Figura 27. Abundancia promedio de Arothron meleagris por secciones del arrecife.

## III.2.3 Acanthaster planci

Ejemplares de la estrella corona de espinas fueron vistos solo en 4 ocasiones en los 21 transectos: uno en la barra I, sur (-5 m), uno en la barra I, centro (-3 m), uno en la barra III, sur (-8 m) y uno en la barra II, sur (-4 m). La escasez de registros haría inadecuado el uso de los análisis estadísticos, razón por la cual fueron omitidos. En general, la estrella se localizó principalmente en agua somera y en el sur de la bahía.

#### III.3 Análisis funcional

En esta sección se mencionarán los resultados sobre las correlaciones lineales calculadas entre todos los factores considerados en el estudio. No se compararon parejas de factores ligados entre sí (e. g. uniformidad y diversidad). Las correlaciones fueron obtenidas a partir de las variables transformadas y para la estimación de la significancia se tuvieron 19 grados de libertad. Se presentan únicamente las parejas de factores en cuya relación  $P \le 0.10$ , pero solo se consideran significativas si  $P \le 0.05$ . En todas las tablas, (\*)=  $0.10 \ge P > 0.05$ ; (\*\*)=  $0.05 \ge P > 0.01$ ; (\*\*\*)=  $P \le 0.01$ .

Para la primera serie (Tabla III), los factores empleados fueron: abundancia de las 9 especies de corales hermatípicos encontradas en el estudio (tomadas independientemente), abundancia de los tres depredadores (tomadas independientemente), profundidad y porcentaje de luz incidente en el transecto.

Para el segundo bloque de correlaciones (Tabla IV), se utilizaron los factores: cobertura coralina total, número de especies (riqueza), diversidad (H'), uniformidad (J'), los tres depredadores (independientemente), porcentaje de luz y profundidad del transecto. Como la diversidad es un índice adimensional, se utilizó el índice de correlación no paramétrico de Spearman.

El tercer grupo (Tabla V), incluyó a los 4 géneros trabajados, los depredadores, el porcentaje de luz incidente y la profundidad. Para *Porites*, los valores de las correlaciones se presentaron en la parte de *P. panamensis*, porque es la única especie del género en el arrecife.

En el último bloque (Tabla VI), se correlacionaron los grupos funcionales coralinos, los depredadores, la luz y la profundidad.

Tabla III. Correlaciones lineales significativas ( $P \le 0.10$ ), relacionando parejas de los siguientes factores: abundancia de especies de coral, abundancia de depredadores y parámetros físicos.

	r	P
Género <i>Pocillopora</i>		
P. damicornis / Profundidad	-0.48	**
/ Luz incidente	0.46	**
/ P. capitata	0.71	* * *
/P. verrucosa	0.50	**
P. capitata / P. meandrina	0.71	* * *
/ P. verrucosa	0.63	***
/ Pavona gigantea	-0.38	*
/ Arothron	0.46	**
P. meandrina / P. verrucosa	0.47	**
/ Pavona gigantea	-0.40	*
/ Arothron	0.66	* * *
P. verrucosa / Profundidad	-0.43	**
/ Luz incidente	0.38	*
/ Eucidaris	0.40	*
Género Porites P. panamensis / Arothron	-0.38	*
Género Pavona P. gigantea / P. clivosa	0.43	**
D 1 / / I was in addente	0.52	**
P. clivosa / Luz incidente	-0.44	水水
/ Profundidad	0.58	***
/ Psammocora brighami	·	
	$F_{\alpha}(t)$	
Género Psammocora P. stellata / P. brighami	0.37	*
P. brighami / Luz incidente	0.39	and the second of the second o
/ Profundidad	-0.37	*
/ Eucidaris	-0.39	*

Tabla IV. Correlaciones lineales significativas ( $P \le 0.10$ ), relacionando los siguientes factores: índices de descripción de la comunidad coralina, abundancia de depredadores y parámetros físicos.

	r	P
Cobertura total / Profundidad	- 0.44	**
/ Luz incidente	0.38	*
/ Arothron	0.41	*
Uniformidad / Acanthaster	0.47	**
Diversidad / Profundidad	- 0.29	*
/ Luz incidente	0.29	*
/ Acanthaster	0.60	***
/ Eucidaris	0.32	*
Riqueza / Profundidad	- 0,45	<b>非</b> *
/ Luz incidente	0.43	**

Tabla V. Correlaciones lineales significativas ( $P \le 0.10$ ), relacionando los siguientes factores: abundancia de los géneros coralinos, abundancia de depredadores y parámetros físicos. (%) P = 0.12.

	r	P
Pocillopora / Arothron / Eucidaris / Pavona	0.53 0.40 - 0.37	*** *
Porites / Arothron	- 0.38	* · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·
Pavona / Arothron	- 0.35	(%)
Psammocora   Eucidaris	- 0.41	*

Tabla VI. Correlaciones lineales significativas ( $P \le 0.10$ ), relacionando los siguientes factores: abundancia de grupos funcionales coralinos, abundancia de depredadores y parámetros físicos.

	r	P
Corales masivos / Arothron / C. ramificados	- 0.53 - 0.42	*** *
Corales ramificados / Arothron / Eucidaris	0.51 0.38	**

Es importante anotar que el realizar un análisis de regresión con fines predictivos arroja resultados muy poco representativos. Incluso la correlación de 0.71 (la más alta encontrada) resulta en un coeficiente de determinación de 0.50.

Los patrones generales más importantes detectados son:

- a) La falta de correlación lineal significativa entre la mayoría de los factores considerados.
  - b) El alto nivel de asociación positiva entre las especies de un mismo género.
- c) La falta de correlación entre la abundancia de los depredadores y la de la mayoría de las especies, géneros y grupos funcionales coralinos.
- d) La ausencia de correlaciones significativas entre la abundancia de los géneros *Pavona*,

  Porites y Psammocora y la de todos los factores considerados en este estudio.
  - e) La escasez de asociaciones negativas entre las abundancias de las especies coralinas.
- f) La asociación significativa de la luz y/o la profundidad con solo 4 especies de coral, siendo despreciable a nivel de género o grupo funcional.
- g) La ocurrencia de correlaciones altas entre los factores físicos y los descriptores comunitarios empleados (H', J', riqueza, cobertura de coral).

## III.4 Análisis poblacional

#### III.4.1 Estructura de tallas

Se midieron 315 colonias de las tres especies consideradas para el análisis poblacional. De los promedios calculados para cada dimensión de crecimiento y sus intervalos de confianza, se observa que las colonias de las tres especies crecen en formas irregulares (Tabla VII).

Las correlaciones lineales y los coeficientes de determinación calculados al relacionar los ejes de medición más importantes se muestran en la Tabla VIII. En la mayoría de los casos, las correlaciones y regresiones fueron significativas. No obstante, valores tan bajos de los coeficientes de determinación señalan la poca certidumbre que se tendría al tratar de estimar alguna de las dimensiones de una colonia a partir de otra dimensión de la misma. Las correlaciones más altas tienden a estar referidas a factores que están ligados, como la altura y la superficie neta. Aún así, las correlaciones significativas indican que el crecimiento de las colonias en diferentes direcciones no es totalmente anárquico y que existe algún tipo de control para el mismo.

Tabla VII. Estadísticos descriptivos de diferentes dimensiones de colonias de *Porites panamensis*, *Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa*. Unidades lineales en cm y unidades de superficie en cm<sup>2</sup>.

ESPECIE	N	DIMENSION	MEDIA (I.C. 95%)
P. panamensis	132	Altura	8.71 ± 0.85
1. panamenno	- <del></del>	Diam. 1	$13.70 \pm 1.20$
		Diam. 2	9.20 <u>+</u> 0.91
		Sup. neta	640.37 ± 116.70
		Area basal	$165.58 \pm 46.33$
		Area basal tipo	126.46
P. gigantea	87	Altura	$14.85 \pm 1.91$
		Diam. 1	29.64 ± 5.68
		Diam. 2	$12.82 \pm 1.94$
		Sup. neta	$2040.47 \pm 671.89$
		Area basal	547.31 ± 188.48
		Area basal tipo	379.95
			22.02 . 2.22
P. verrucosa	96	Altura	$22.02 \pm 3.22$
		Diam. 1	$35.25 \pm 4.42$
		Diam. 2	$22.04 \pm 1.96$
		Sec. viva	$11.05 \pm 1.21$
		Area basal	$942.81 \pm 206.75$
		Area basal tipo	776.98

Tabla VIII. Coeficientes de determinación lineal calculados a partir de pares de ejes de crecimiento de colonias de *Porites panamensis*, *Pavona gigantea* y *Pocillopora verrucosa*. (\*) denota falta de significancia de la ecuación de regresión obtenida de las variables.

ESPECIE	N	EJES	r <sup>2</sup>
P. panamensis	132	Altura / Diam. 1	0.45
1. punumenono	10-	Altura / Diam. 2	0.54
		Diam. 1 / Diam. 2	0.69
		Altura / Area basal	0.32
		Altura / Sup. neta	0.74
		Diam. 1 / Sup. neta	0.70
D. Samutan	87	Altura / Diam. 1	0.17*
P. gigantea	01	Altura / Diam. 2	0.17*
		Diam. 1 / Diam. 2	0.46
		Altura / Area basal	0.17*
		Altura / Sup. neta	0.45
		Diam. 1 / Sup. neta	0.70
P. verrucosa	96	Altura / Diam. 1	0.68
		Altura / Diam. 2	0.52
		Diam. 1. / Diam.2	0.60
	•	Altura / Sec. viva	0.25
	ė.	Altura / Area basal	0.69

Utilizando el estimador "tipo" del área basal y las abundancias de las tres especies del estudio, se realizó un cálculo del tamaño poblacional de cada una, dividiendo la cobertura promedio por metro cuadrado de la especie en el arrecife, entre el área basal "típica" de la colonia (Tabla IX).

Tabla IX. Estimación de la densidad poblacional de Porites panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa en el arrecife de Cabo Pulmo.

ESPECIE	AREA BASAL POR COLONIA (cm²/ind)	COBERTURA TOTAL (cm²/m²)	COLONIAS/m <sup>2</sup>
P. panamensis	126.46	544	4.30
P. gigantea	379.92	203	0.53
P. verrucosa	776.98	1,012	1.30

Extrapolando por hectárea y redondeando, las poblaciones estimadas por hectárea, son de 43,000 colonias de *Porites panamensis*, 5,300 de *Pavona gigantea* y 13,000 de *Pocillopora verrucosa*.

# III.4.2 Estructura de edades y parámetros demográficos relacionados

La estructura de tallas de las tres especies (basada en la altura de la colonia) se tomó como base para estimar la estructura de edades (Fig. 28a, b, c). Se consideró que la tasa de crecimiento de *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* es de 1 cm/año y la de *Pocillopora verrucosa* de 3 cm/año. La edad promedio de las colonias muestreadas de *Porites panamensis* es de 9 años, la de *Pavona gigantea* es de 15 años y la de *Pocillopora verrucosa*, de 7 años. Las colonias de mayor edad que fueron medidas durante el trabajo de campo tuvieron 29 años en *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa* y 53 años en *Pavona gigantea*.

Con los datos de frecuencia de edades se obtuvieron las ecuaciones del modelo de Grigg para las tres especies estudiadas (Ecuaciones 3 a 5). Las rectas resultantes de la aplicación del modelo, representan el mejor ajuste a los datos obtenidos y son significativas en todos los casos. Sus pendientes equivalen a la tasa de mortalidad anual de la población de cada especie.

Porites panamensis:

$$\ln Y = 3.163 - 0.125(X) \qquad r^2 = 0.88 \tag{3}$$

Pavona gigantea:

$$\ln Y = 2.083 - 0.053(X) \qquad r^2 = 0.64 \tag{4}$$

Pocillopora verrucosa:

$$ln Y = 1.847 - 0.083(X) r^2 = 0.56 (5)$$

Donde: Y = Número de individuos en un intervalo de edad.

X = Edad (en años).

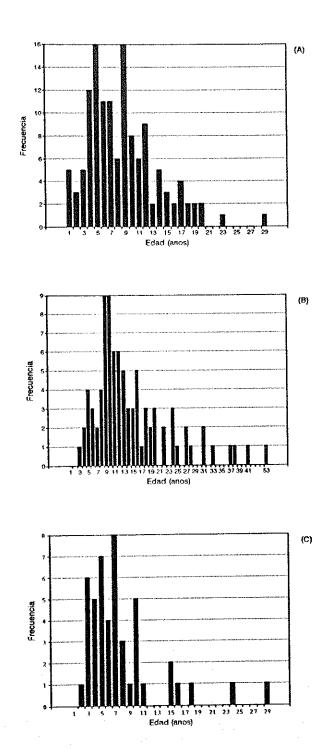


Figura 28. Histogramas de tallas de las especies de corales estudiadas. A) Porites panamensis; B) Pavona gigantea; C) Pocillopora verrucosa.

El efecto de las diferentes tasas de mortalidad en las poblaciones es notablemente importante. Según el modelo, a los 10 años de edad, más de la mitad de los individuos de una cohorte cualquiera de *Pavona gigantea* aún viven, por un 26% de los de *Porites panamensis* (Fig. 29).

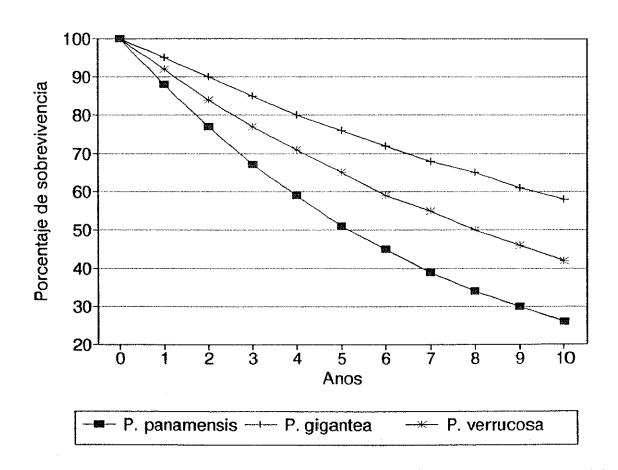


Figura 29. Curvas de porcentaje de sobrevivencia en las cohortes de las especies de corales estudiadas, durante sus primeros 10 años.

Se consideró que las poblaciones de las tres especies están en equilibrio y que sus tasas de mortalidad equivalen a las de natalidad. Bajo esta suposición, se estimó el reclutamiento anual de las especies del estudio, multiplicando sus tasas de natalidad por la población total estimada (Tabla X). El reclutamiento estimado para *Pavona gigantea* es mucho menor al de las otras dos especies.

Tabla X. Estimación del reclutamiento anual de Porites panamensis, Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa en el arrecife de Cabo Pulmo.

ESPECIE	TASA DE	ADULTOS	RECLUTAS
	NATALIDAD	(ind/ha)	(ind/ha)
P. panamensis	0.125	43,000	5,375
P. gigantea	0.053	5,300	280
P. verrucosa	0.083	13,000	1,080

Al utilizar el número de reclutas anuales por especie como estimación del número inicial de organismos en la cohorte, puede calcularse la duración promedio de la generación de cada especie. Esto se logra al sustituír el valor de la ordenada al origen en las ecuaciones 3, 4 y 5, por el logaritmo natural de la abundancia inicial de reclutas y conservando la pendiente

constante. Las cohortes de *Pavona gigantea* son las más longevas (120 años) seguidas de las de *Pocillopora verrucosa* (92 años) y *Porites panamensis* (74 años). De ahí se deduce que en un milenio se han presentado 14 generaciones de *P. panamensis*, 8 de *P. gigantea* y 11 de *P. verrucosa*.

Si se considera que tres años de edad es la edad de primera madurez de las especies de este estudio, puede estimarse del modelo el número de reclutas que han sobrevivido a esa edad y están en condiciones de dejar descendencia (Tabla XI) y el número total de colonias por hectárea que son potencialemente reproductivas (Tabla XII).

Tabla XI. Estimación del número y la proporción de reclutas de *Porites panamensis*, *Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa* que alcanzan la edad reproductiva (3 años) en el arrecife de Cabo Pulmo.

ESPECIE	RECLUTAS/ha/AÑO	RECLUTAS/ha (T=3) (% DE SUPERVIVENCIA)
P. panamensis	5,375	3,600 (67)
P. gigantea	280	239 (85)
P. verrucosa	1,080	833 (72)

Tabla XII. Estimación del número total de colonias de *Porites panamensis*, *Pavona gigantea* y *Pocillopora verrucosa* que se reproducen anualmente por hectárea en el arrecife de Cabo Pulmo.

ESPECIE N		N (0 A 2 AÑOS)	POBLACION	
			REPRODUCTORA	
P. panamensis	43,000	14,193	28,807	
P. gigantea	5,300	796	4,504	
P. verrucosa	13,000	2,990	10,010	

En los corales hermatípicos, el mejor predictor del éxito reproductivo es el número de módulos (pólipos, en este caso) que contenga el grupo (colonia), pues cada uno representa esfuerzo reproductivo en forma de gametos o plánulas. Por esto, la probabilidad de éxito reproductivo por grupos de edad se calculó en *Porites panamensis y Pavona gigantea* en base a la superficie "neta" colonial (superficie total de la colonia menos área basal). (Tabla XIII y XIV; Fig. 30a, b). La desproporción en la probabilidad de reproducción exitosa anual, entre colonias de distintas tallas, es evidente. Las colonias más viejas y de mayor superficie neta tienen más probabilidad anual de dejar descendencia que las pequeñas. No obstante, debido a que el número de colonias pequeñas es mayor, éstas tienen un aporte más importante en el total de reclutas de la población.

Las curvas de éxito reproductivo calculadas se ajustan bien a un modelo exponencial, basándose en los puntos medios de los intervalos de tallas (Ecuaciones 6 y 7). Los modelos tienen correlaciones altas y significativas, con 6 grados de libertad para *Porites panamensis* y 12 g.l. para *Pavona gigantea*.

Porites panamensis:

$$Y = 0.029 e^{(0.130 X)} r^2 = 0.93 (6)$$

Pavona gigantea:

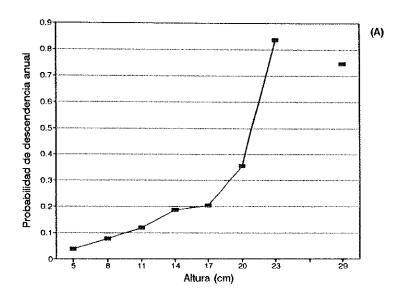
$$Y = 0.0088 e^{(0.081 X)} r^2 = 0.82 (7)$$

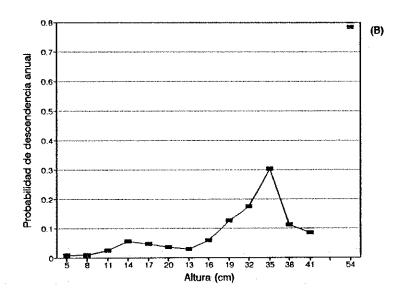
Donde: Y = Probabilidad de éxito reproductivo.

X = Talla (en centímetros).

Estimación de la probabilidad de reproducción exitosa por grupo de edad para Porites panamensis en el arrecife de Cabo Pulmo. (PROBABILIDAD) REPRODUCTIVO ANUAL **EXITO** 0.04 0.36 0.08 0.12 0.19 0.20 0.84 0.75 PRODUCIDOS RECLUTAS 3,600 828 496 175 285 501 693 427 195 Ξ REPRODUCTIVAS COLONIAS 28,800 6,503 3,715 1,394 7,664 6,967 2,091 233 Ξ REPRODUCTIVAS COLONIAS 100.0 26.6 22.6 12.9 **%** 24.2 REPRODUCTIVA SUPERFICIE 100.013.9 11.9 13.8 23.0 19.2 (%) Tabla XIII. 12-14 15-17 18-20 21-23 27-29 TALLA 9-11 8-9 (с<u>ш</u>)

Estimación de la probabilidad de reproducción exitosa por grupo de edad para Pavona gigantea en el arrecife de Cabo Pulmo. (PROBABILIDAD) REPRODUCTIVO EXITO ANUAL 0.79 0.02 0.06 0.05 0.04 0.03 0.06 0.13 0.18 0.30 0.11 0.09 **PRODUCIDOS** RECLUTAS 239  $\Xi$ REPRODUCTIVAS COLONIAS 4,500 1,242 465 413 104 207 155 104 52 104 52 52 REPRODUCTIVAS COLONIAS 1000 10.3 16.1 1.2 REPRODUCTIVA SUPERFICIE (%) Tabla XIV. 12-14 15-17 18-20 21-23 24-26 27-29 30-32 TALLA 36-38 33-35 39-41 (EE) 9.11 8-9





gura 30. Curvas de probabilidad de reproducción exitosa de las especies de corales estudiadas. A) Porites panamensis; B) Pavona gigantea.

#### IV DISCUSIONES

#### IV.1 Estructura de la comunidad

#### IV.1.1 Parámetros comunitarios

## IV.1.1.1 Riqueza de especies

En el arrecife de Cabo Pulmo, la riqueza (expresada en número de especies) varía significativamente entre las barras, según el análisis de varianza, pero tal diferencia no es detectada por la prueba *a posteriori* de Tukey. La discrepancia se debe a que los intervalos de confianza calculados para los promedios de número de especies en las tres barras, se interpolan en una pequeña sección que correspondería al 2% de la media muestreal. Son necesarios más transectos para aclarar la existencia de verdaderas diferencias significativas, sin embargo, es preferible apoyar la decisión del ANOVA y distinguir las diferencias entre barras por inspección. Los intervalos de confianza de las medias de las barras indican que el número de especies de la barra III es menor al de la II.

La diferencia en riqueza entre las barras indica que en el arrecife, el número de especies se incrementa levemente con la profundidad y/o distancia a la playa y luego llega a un mínimo. Este patrón es característico de las comunidades arrecifales en todo el mundo y se ha explicado de variadas formas, generalizando la resistencia fisiológica de las especies a factores físicos y biológicos (Sheppard, 1982; Huston, 1985). En Cabo Pulmo, el cambio en la riqueza parece ser una función de las resistencias individuales de las especies y se manifiesta estadísticamente porque hay pocas especies en el arrecife. *Pocillopora damicornis, Pavona clivosa y Psammocora brighami* casi no aparecen en la barra III. Tres especies representan el 33% del total, de modo que es explicable que la disminución en la riqueza con la profundidad sea

significativa.

El dendrograma de asociación que representa a la barra I, muestra que las estaciones de las zonas norte y centro son idénticas cualitativamente, mientras que las de la sur están dispersas, evidenciando la heterogeneidad de esa zona (Fig. 4a). La diferencia entre las zonas norte y centro se debe a que *Pavona gigantea* fué encontrada en el norte y no en el centro. La presencia de *Psammocora brighami*, *P. stellata y Pavona clivosa* separa la zona sur de las demás, pero como en cada estación se encontró un juego diferente de especies, éstas no constituyeron un grupo único.

En el dendrograma de la barra II (Fig. 4b) el arreglo por zonas fué más claro. En esta barra se encontró el promedio de especies más alto (7.1 por transecto). La zona sur promedió más de 8 especies por transecto (de un total de 9), lo cual determinó mayor semejanza cualitativa entre transectos y un grupo único en el dendrograma. En el otro grupo, una estación de la zona norte está separada debido a que ahí solo hubo 5 especies. Otras dos (de las zonas norte y centro) son idénticas en número e identidad de las especies encontradas y la última estación del grupo solo difiere de las anteriores en una especie, lo que explica su cercanía en el dendrograma.

La barra III (Fig. 4c) es donde menos especies se encontraron por transecto. La zona norte fué completamente homogénea debido a la presencia de solo 5 especies. Las otras dos zonas tienen abundancias específicas similares, pero los juegos de especies en cada estación fueron diferentes, con excepción de los transectos de las zonas centro y sur a -10 m. La estación de la zona centro a -7 m se separa debido a que es la única donde apareció *Pocillopora damicornis*.

El dendrograma general (Fig. 5) muestra que 14 de las 21 estaciones de muestreo son cualitativamente idénticas con relación a alguna otra, quedando 7 con un juego de especies único en el arrecife. Uno de los dos grupos generales del dendrograma está constituído casi totalmente de estaciones de la barra III. Debido a que el análisis tiende a remarcar semejanzas y a que las estaciones que forman el grupo menos numeroso son en general las de mayor profundidad, puede deducirse que algunas especies habitan preferentemente aguas someras y el resto se distribuyen en todo el arrecife. La ausencia de especies de agua somera explica los grupos únicos de la barra III. El subgrupo que contiene los transectos realizados al sur en la barra II y I se presentó debido a que esas 4 estaciones tienen el máximo de especies. El resto de los transectos realizados en el arrecife (10) son parecidos en su composición específica y se agrupan en consecuencia. La alta similitud cualitativa entre transectos señala la homogeneidad de la comunidad coralina de Cabo Pulmo, la cual es de esperarse dado que solo hay 9 especies.

El número total de especies que habitan el arrecife de Cabo Pulmo no difiere mucho del encontrado en otras comunidades del Pacífico oriental, antes y después de 1983 (Tabla XV), lo que indica que en las comunidades coralinas del Pacífico de América no es muy detectable el patrón de disminución de la riqueza de especies, en función inversa con el incremento de latitud (Rosen, 1981). No obstante la similitud en riqueza específica, las especies que forman las comunidades de coral de México y América Central son diferentes, lo que señala que el funcionamiento de los sistemas coralinos no es homogéneo en la región del Pacífico Oriental Tropical.

Riqueza de especies registradas en comunidades coralinas del Pacífico Tabla XV. oriental.

LOCALIDAD	ESPECIES	REFERENCIAS
	(N)	
Golfo de California, México (28 - 31° N)	1	1, 2
Bahía Concepción, México (27° N)	5	1, 2
Bahía de La Paz, México (24° N)	12	1, 2
Cabo Pulmo, México (23° N)	10	2, 3
Islas Revillagigedo, México (18° N)	11	4
Oaxaca y Guerrero, México (16 - 18° N)	11	1, 5, 6, 7
Costa Rica (8 - 11° N)	15	8, 9
Panamá (8 - 10° N)	12	10
Colombia (1 - 7° N)	14	10, 11
Islas Galápagos, Ecuador (0° N)	16	10
Isla de Pascua, Chile (28° S)	7	12

#### REFERENCIAS.

- Squires, 1959
   Reyes Bonilla, 1990
- 3) Presente trabajo4) Castellanos Avila et al., 1992
- 5) Palmer, 1928
  6) Comas Rodríguez y Pérez Rojas, 1990
  7) Salcedo Martínez et al., 1988
  8) Cortés y Murillo, 1985
  9) Cortes, 1990
  10) Charact Wellington, 1983

- 10) Glynn y Wellington, 1983 11) Von Prahl y Erhardt, 1985
- 12) Wells, 1972

#### IV.1.1.2 Cobertura coralina total

La cobertura coralina total del arrecife de Cabo Pulmo es actualmente una de las más altas en la región del Pacífico Oriental Tropical (Tabla XVI), pero es menor a la que se alcanzó en Panamá o Galápagos, antes de 1983 (Glynn et al., 1972; Glynn, 1976; Glynn y Wellington, 1983). Tomando en cuenta que hay extensas superficies cubiertas de coral en Oaxaca, Nayarit, el Golfo de California, las Revillagigedo, etc., y los efectos de El Niño de 1982-83, se puede afirmar que en este momento, el Pacífico mexicano es la zona de mayor desarrollo coralino en la costa occidental de América.

La cobertura de coral en la zona central del arrecife es mayor que en el resto. Esta sección presenta la mayor área de sustrato colonizable, es somera y es la que menos daño directo sufre por los aportes de agua dulce en las épocas de lluvias, debido a que los arroyos más importantes están alejados. Además, el patrón de corrientes tiende a alejar los sedimentos de esta zona, lo que incrementa la transparencia del agua y el aporte luminoso y energético para los corales (Rogers, 1990). Todo esto permite, tanto el reclutamiento como la sobrevivencia de los adultos y ayuda a explicar la mayor cobertura viva.

Tabla XVI. Cobertura coralina viva promedio registrada en comunidades coralinas del Pacífico oriental tropical desde 1984. (#) área no especificada. (\*) transectos lineales de 10 m.

LOCALIDAD	COBERTURA CORALINA (%)	AREA DE MUESTREO (m²)	REFERENCIA
Isla Uva, Panamá (1983) Isla Uva, Panamá (1984) Isla Uva, Panamá (1985)	13.3 15.4 17.5	(#) (#) (#)	Glynn, 1985a
Isla Contadora, Panamá (1984)	3.0	330	Wellington y Victor, 1985
Isla del Caño, Costa Rica (1984)	5.4	600	Guzmán et al., 1987
Isla Uva + Isla Secas, Panamá (1984)	4.1	40 + 120 m (*)	Glynn et al., 1988
Islas Taboga, Urabá, Saboga y Contadora, Panamá (1985)	5.9	20 + 120 m (*)	
Isla del Caño, Costa Rica (1984)	15.2	80 + 600 m (*)	
Islas Sta. Cruz, Onslow, Champion y Punta Espinosa, Galápagos, Ecuador (1985)	1.46	140 m (*)	
Isla Uva, Panamá (1986-88) Isla Secas, Panamá (1986-88) Isla Señorita, Panamá (1987) Isla Saboga, Panamá (1987) Isla Pacheca, Panamá (1987) Isla Chapera, Panamá (1987) Isla Contadora, Panamá (1987)	28.2 13.8 49.5 39.5 aprox. 1 aprox. 5 aprox. 15	850 m (*) 1,396 m (*) 50 m (*) 60 m (*) 30 m (*) 30 m (*)	Guzmán y Robertson, 1989
Isla del Caño, Costa Rica (1985)	3.8	2,100 (*)	
Isla del Caño, Costa Rica (1986-87)	4.3	1,060 (*)	
Isla Cocos, Costa Rica (1987) Isla Sta. Cruz, Galápagos, Ecuador (1987)	2.6 aprox. 1	1,470 m (*) (#)	
Isla Gorgona, Colombia (1987-88)	48.5	4,800 (*)	

Tabla XVI. Continuación...

Isla del Caño, Costa Rica,	6.94	540	Guzmán y Cortés, 1989a
plataforma arrecifal (1985)	0.54	340	Guziniii y Cortos, 25054
Isla del Caño, Costa Rica,	18.8	990	
pendiente arrecifal (1985)			
Ísla del Caño, Costa Rica,	17.9	510	
base arrecifal (1985)			
Isla del Caño, promedio (1985)	15.4	2,040	
,	0.00	440	Cortés, 1990
Punta Bejuco, Costa Rica	0.98 45.9	440 100	Corres, 1990
Punta El Bajo, Costa Rica	43.9	200	
Punta Islotes, Costa Rica	29.1	200	
Sándalo, Costa Rica	12.1	940	
Golfo Dulce, Costa Rica, promedio (1989)	12.1	<i>3</i> -40	
Isla Uva, Panamá, antes de la	23.3	80	Guzmán et al., 1990
marea roja (1985)			
Isla Uva, Panamá, despues de	22.1	80	
la marea roja (1985)		0.0	
Isla del Caño, Costa Rica,	30.4	80	
antes de la marea roja (1985)	12.2	00	
Isla del Caño, Costa Rica,	13.2	80	
despues de la marea roja			
(1985)			
Isla Uva, Panamá (1975-83)	6 a 30	100 m (*)	Glynn, 1990
Isla Uva, Panamá (1984-88)	0.6 a 3	100 m (*)	
Isla Uva, Panamá, plataforma	16.2	20	
arrecifal (1985)			
Isla Uva, Panàmá, talud	63.4	20	
arrecifal superior (1985)		•	
Isla Uva, Panamá, talud	3.3	20	
arrecifal inferior (1985)			
Isla Secas, Panamá,	19.3	6	
plataforma arrecifal (1985)			
Isla Secas, Panamá, talud	45.3	6	
arrecifal superior (1985)	4.0	6	
Isla Secas, Panamá, talud	4.2	0	
arrecifal inferior (1985)			
Isla Iguana, Panamá (1989)	30.6	2,220 (*)	Guzmán et al., 1991
1000年,1000年,中国第二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十二十	r Andrews	ren	Datos no publicados
Cabo Pulmo, México (1988)	49.0	650	
Cabo Pulmo, México (1991)	30.1	1,050	Presente trabajo

La mayor abundancia coralina en el centro de la bahía quizá no es únicamente un resultado de las condiciones actuales. Es posible que durante o después de la transgresión marina del Pleistoceno, el arrecife haya alcanzado su posición actual e iniciado su desarrollo en la zona central de la bahía, ya que ahí existe el sustrato adecuado para la fijación larval. Así, la cobertura es mayor y la estructura arrecifal está más desarrollada en el centro de la bahía, porque el coral lleva más tiempo de haberse establecido. La zona arrecifal debe haberse ido extendiendo, desde zonas de agua somera del centro, hacía los extremos de la bahía, por reclutamiento larval y gracias a la propensión a la fragmentación de los corales, sobre todo *Pocillopora*, pues los fragmentos pueden colonizar incluso sustrato arenoso (Highsmith, 1982). La forma alargada actual del arrecife (que le da el arreglo en "barras"), debe explicarse porque el movimiento de los fragmentos y larvas ha ido siguiendo la dirección de las corrientes y los vientos dominantes, como ocurre en otros arrecifes de franja (Weydert, 1975).

Para explicar por qué hay más coral en la barra I que en la III, se usan diferentes argumentos. La barra III está en la parte más profunda del arrecife, lo que dificulta el desarrollo del coral debido a la disminución en la penetración de la luz. Según las lecturas del disco de Secchi, en días claros (menos del 20% de nubosidad) la profundidad a la que llega el 1% de la luz es de 50 m. A los 12 m se recibe menos del 50% de la luz que toca la superficie. Si la luz no es suficiente, el crecimiento es lento y los corales quedan en desventaja competitiva contra otras especies de invertebrados incrustantes (Jackson y Hughes, 1985). Además, la actividad reproductiva es reducida potencialmente (Rinkevich, 1989). En verano y otoño, la nubosidad aumenta en la punta sur de la península (Sadler et al., 1976; Shideler, 1979) y posiblemente los corales que habitan a más de 10 m de profundidad se encuentren en una situación de stress metabólico, por lo que su abundancia disminuye.

Además de ser profunda, la zona norte de la barra III presenta poco crecimiento coralino debido a la alta sedimentación. Al parecer, las corrientes arrastran el sedimento hacia aquella barra, además de que el sustrato es predominantemente arenoso. El exceso de sedimentos afecta de diversas maneras a los corales, al disminuír la transparencia del agua, abrasionar el tejido de los adultos y obligarlos a realizar labores de limpieza que disminuyen la energía disponible para otros procesos. Además, las larvas se ven afectadas por enterramiento, tienen dificultades para el anclaje y posiblemente el sedimento oblitera la detección de pistas químicas necesarias para la fijación (Rogers, 1990; Wittenberg y Hunte, 1992).

Junto con el conocimiento de la abundancia de las especies, es importante estimar la tasa de depositación de carbonato de calcio por los corales. Esta medida aporta una buena aproximación de la velocidad de desarrollo arrecifal (Glynn, 1977) y se puede estimar con el método de Chave *et al.* (1972). El promedio de carbonato depositado (8 kg CaCO<sub>3</sub>/m²/año; Tabla XVII) está dentro de los valores registrados para zonas coralinas de latitudes altas o de zonas aisladas (Chave *et al.*, 1972; Grigg, 1981; Smith, 1983). Es notable que según la ecuación que Grigg (1981) presenta para modelar la depositación de carbonato en Hawaii, una zona a latitud de 23.5°, como Pulmo, deposita 7.96 kg CaCO<sub>3</sub>/m²/año. La similitud de valores es tan alta que posiblemente indique un patrón general en comunidades coralinas septentrionales.

Según Buddenmeier y Smith (1988), en zonas arrecifales, la depositación de 10 kg CaCO<sub>3</sub>/m²/año por los corales, equivale a un crecimiento vertical promedio de 7 mm/año. De esa estimación, se deduce que el arrecife de Cabo Pulmo crece 5.6 mm/año. Es atractivo el tratar de calcular la edad del arrecife de Cabo Pulmo por medio de la división de la extensión máxima de la estructura arrecifal (1.5 m) entre su tasa de crecimiento vertical (5.6 mm/año).

El arrecife tendría una edad de 270 años. Glynn y McIntyre (1977) utilizaron este sistema para estimar la edad de las comunidades coralinas de Panamá y sus cifras fueron muy inferiores a las arrojadas por dataciones con carbono 14. Esto demuestra que el espesor de la estructura de un arrecife no es un indicador adecuado de su edad.

Tabla XVII. Estimación de la tasa anual de depositación de carbonato de calcio por los corales y del crecimiento vertical de la estructura arrecifal en Cabo Pulmo. Los datos de la densidad de los corales se tomaron de Glynn (1977) y Hughes (1987) y las tasas de crecimiento de Guzmán y Cortés (1989b). Los datos de producción neta de carbonato se presentan en kg CaCO<sub>3</sub>/m²/año.

GENERO	DENSIDAD (gr/cm²)	CRECIMIENTO (mm/año)	COBERTURA (%)	PRODUCCION NETA
POCILLOPORA	1.0	17-39	22	4-9
PORITES	1.5	7-19	5	0.6-1.5
PAVONA	1.8	2-13	3	0.1-0.7
PSAMMOCORA	1.0	4-9	0.4	0.02-0.04
TOTAL				4.74-11.24
PROMEDIO				7.99

"Zonación" en arrecifes coralinos está referida a "un área donde las diferencias ecológicas... están señaladas por una o más especies dominantes" (Wells, 1954). Pocillopora

verrucosa es la especie más abundante, tanto en aguas profundas como someras del arrecife de Cabo Pulmo, lo que determina la carencia de una zonación clara en el mismo. Esta característica es importante, ya que Cabo Pulmo parece ser que es la única comunidad coralina importante en el Pacífico Oriental Tropical que no tiene zonación definida (Glynn et al., 1972; Birkeland et al., 1975; Glynn, 1976; Wellington, 1982a, b; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán et al., 1991; Cortés, 1990, 1992).

La zonación en América Central se ha explicado en base a las habilidades competitivas de *Pocillopora* (Porter, 1974; Maguire y Porter, 1977; Wellington, 1980), pero la evidencia fué inferencial o los experimentos conducidos fueron seguidos poco tiempo. La ausencia de zonación en Cabo Pulmo implicaría que la competencia no influencía de manera importante a la comunidad coralina. No hay datos de campo en Cabo Pulmo para aceptar o rechazar la hipótesis, pero hay que considerar que los resultados obtenidos en América Central deben verse con reservas, debido a la posible existencia de "redes competitivas" (Buss y Jackson, 1979), de errores en la asignación de los resultados de las interacciones entre especies (Chornesky, 1989) y de cambios en las jerarquías de dominancia de las especies en el tiempo (Lang y Chornesky, 1990), los cuales no fueron considerados en los estudios completados en el Pacífico de América.

Wellington (1982a) demostró que la interacción entre los peces de la Familia Pomacentridae y los corales era la causante de la zonación en Panamá. El trabajo se apoyó fundamentalmente en la mayor abundancia de los peces en agua somera. Villarreal Cavazos (1988) encontró que en Cabo Pulmo, la abundancia de pomacéntridos en las tres barras del arrecife no es significativamente diferente. Por esta causa, el escenario propuesto por

### Wellington es inaplicable.

La ausencia de zonación en Cabo Pulmo puede deberse a que la bahía es pequeña y potencialmente homogénea en condiciones oceánicas, además de que no hay una pendiente tan pronunciada en el fondo como la encontrada en islas, donde se encuentran la mayoría de las comunidades coralinas de importancia en América Central. Esta característica fisiográfica agudiza la zonación, al haber poco sustrato ocupable debido a la pendiente de las paredes y a la disminución de la cantidad de luz incidente a mayores profundidades (Porter, 1974; Dana, 1975; Glynn y Wellington, 1983).

# IV.1.1.3 Diversidad y uniformidad

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') no presentó diferencias por zona o barra en Pulmo (Fig. 7), remarcando la homogeneidad en composición de la estructura de la comunidad coralina en la bahía. La sección sur de la barra II tiene los valores de H' más altos y los de la barra II, centro son los más bajos. Esto se puede explicar al considerar que en la zona central de la barra II, el dominio en cobertura de *Pocillopora* spp. es grande y que en la barra II, sur se encontró un alto número de especies y una cobertura relativamente baja, por lo que la proporción de abundancia de cada especie era similar.

El índice de diversidad empleado solo tuvo asociación significativa con la abundancia de *Acanthaster* (Tabla IV). Este hallazgo se discute posteriormente. Las correlaciones indicaron también, que hay una tendencia a que H' vaya reduciéndose mientras la profundidad aumenta en Cabo Pulmo. La disminución de la diversidad con la profundidad es un patrón general en las comunidades coralinas del Pacifico Oriental Tropical (Porter, 1972b; Glynn, 1976; Glynn *et al.*, 1982; Guzmán y Cortés, 1989a), pero no es estadísticamente significativo. La miríada de factores incluídos en "profundidad", impide hacer más deducciones o comparaciones. Solo se debe anotar que el patrón descrito se cumple en el arrecife de Cabo Pulmo.

Los dendrogramas basados en el índice de Horn, muestran que en la barra I hay dos grupos separados que no siguen un arreglo aparente por profundidad o zona, a excepción de que la similitud mayor se encontró entre los transectos de la zona centro (Fig. 8a). El alto nivel de semejanza se debe a que las mismas 5 especies se encontraron en la zona central de

esa barra y sus abundancias específicas son similares. Las diferencias encontradas entre el transecto realizado a -4 m en la zona norte y el de -2 m en la sur, se deben a la gran abundancia de *Pavona gigantea*.

La barra II (Fig. 8b) muestra dos grupos mayores, uno de ellos claramente subdividido. Todos ellos están definidos por su localización en el arrecife. La zona central está separada de las demás en función a la dominancia en cobertura de los pocilopóridos. El número de especies encontrado y la abundancia de cada especie en las zonas norte y centro son similares, lo que explica la cercanía en el gráfico. La barra III (Fig. 8c) presenta una estructura más compleja y difícil de explicar, debido a que en cada transecto se encontraron abundancias variables de cinco especies y apariciones eventuales de otras dos. Curiosamente, la barra III presenta el nodo más lejano a un nivel de 0.83, lo que indica que como unidad, esta barra es la más homogénea, en lo que a diversidad se refiere, en Cabo Pulmo.

En el dendrograma general (Fig. 9), puede verse que, con excepción de los transectos realizados en la barra III, norte, el resto de secciones del arrecife forman subgrupos independientes o están arregladas en agrupaciones cercanas. Esto señala que aún si no hay diferencias significativas en la diversidad de las barras o zonas del arrecife, sí existen condiciones especiales en cada una de las secciones, las cuales determinan el tipo y la abundancia de las especies.

El valor de H' encontrado en la comunidad coralina de Pulmo es uno de los más altos registrados en el Pacífico oriental (Tabla XVIII). Los datos han sido obtenidos a partir de diferentes tamaños de muestra. Estas diferencias y los sesgos que H' presenta al cambiar el tamaño de muestra (Peet, 1974), impiden discutir más la relevancia de la observación. Si la

diferencia es biológicamente válida, puede interpretarse según la hipótesis de "disturbio intermedio" de Connell (1978). La diversidad coralina en Cabo Pulmo debe ser mayor debido a que existen agentes asociados a la alta latitud, los cuales evitan la monopolización de espacio por *Pocillopora* spp. y elevan indirectamente la diversidad en el sistema.

Los agentes referidos pueden ser principalmente los ciclones y tormentas tropicales y los cambios de temperatura. Fenómenos meteorológicos como ciclones o tormentas tropicales atraviesan en promedio 0.8 veces al año en un área de 100 km alrededor de la bahía de Cabo Pulmo (Anónimo, 1979) y son impredecibles. Los corales ramificados (dominantes) sufren daños cuando un meteoro impacta un arrecife de coral, debido a la elevada energía cinética de las olas (que rompen las ramas), por la abrasión del tejido por los sedimentos y porque los restos sufren mortalidad por enterramiento y depredación (Knowlton et al., 1981; Done, 1992). Los cambios de temperatura superficial oceánica también suelen ser severos e imprevistos en el Golfo de California. Sus efectos se manifiestan principalmente en *Pocillopora* spp.. Estos corales resultan ser muy afectados, tanto por las altas temperaturas, como se vió durante El Niño de 1986-87 (Reyes Bonilla, en prensa, b), como por las bajas, como se observa anualmente en la región de Los Cabos, B.C.S. (Wilson, 1990a).

Valores promedio del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') (calculados en base 10) y de uniformidad de Pielou (J'), registrados en comunidades coralinas del Pacífico oriental. En todos los casos, excepto el del presente estudio, los transectos fueron de línea y de 10 m de longitud. El valor de H' en las publicaciones previas a 1986, se calculó originalmente en base 2.

LOCALIDAD	H'	J'	REFERENCIA
LOCALIDAD			
Isla Uva, Panamá (1971) (n=5)	0.89	0.64	Porter, 1972a
Islas Secas, Panamá (1971) (n=5)	0.17	0.17	
Islas Contreras, Panamá (1970) (n=3)	0.98	0.64	Glynn, 1974a
Islas Contreras, Panamá (1971) (n=3)	0.94	0.72	•
Islas Contreras, Panamá (1972) (n=3)	0.77	0.51	
Islas Contreras, Panamá (1974) (n=3)	1.16	0.58	
Islas Secas, Panamá (1970) (n=4)	0.68	0.38	
Islas Secas, Panamá (1971) (n=4)	0.65	0.45	
Islas Secas, Panamá (1972) (n=4)	0.70	0.52	
Islas Secas, Panamá (1974) (n=4)	0.94	0.52	
Isla Uva, Panamá (1974) (n=7)	0.72	0.65	Glynn, 1976
Islas Secas, Panamá (1974-75) (n=7)	0.95	0.66	
Isla Gorgona, Colombia (1980) (n=7)	0.57	0.42	Glynn et al., 1982
Isla del Caño, Costa Rica, lado norte (1980) (n=2)	0.36	0.43	Guzmán Espinal, 1986
Isla del Caño, Costa Rica, lado este (1980)	1.02	0.81	
(n=2) Isla del Caño, Costa Rica, lado norte (1984)	0.23	0.50	
(n=4) Isla del Caño, Costa Rica, lado este (1984)	0.33	0.69	
(n=4) Isla del Caño, Costa Rica, lado sur (1984) (n=4)	0.76	0.59	

Tabla XVIII. Continuación...

Isla del Caño, Costa Rica, plataforma arrecifal (1985) (n=54)	0.53	0.77	Guzmán y Cortés, 1989a
Isla del Caño, Costa Rica, talud arrecifal (1985) (n=99)	0.56	0.57	
Isla del Caño, Costa Rica, base arrecifal (1985) (n=51)	0.52	0.47	
Punta Bejuco, Costa Rica (1989) (n=4)	0.27	0.25	Cortés, 1990
Punta El Bajo, Costa Rica (1989) (n=4)	0.46	0.67	
Sándalo, Costa Rica (1989) (n=4)	0.82	0.59	
Cabo Pulmo, México (1991-92) (n=21)	0.62	0.78	Presente trabajo

El índice de uniformidad (J') no evidenció diferencias significativas en Cabo Pulmo, aunque fué mayor en promedio en la barra I y en la zona norte (Fig. 10). Este resultado, junto con el hecho de que *Pocillopora verrucosa* es muy abundante, señalan que la constancia en J' se debe a que la distribución de la abundancia de las otras ocho especies es relativamente homogénea en el arrecife.

De los factores que se compararon con J', solo la abundancia de A. planci fué significativamente correlacionable (Tabla IV) y es posible que tal correlación sea un efecto estadístico y no real. Como ninguno de los factores considerados en este estudio afecta sensiblemente a la distribución de la abundancia de las especies en el arrecife, queda decir que los factores causales de esta distribución aún son desconocidos.

El valor promedio de J' encontrado en Pulmo es uno de los más altos registrados en las comunidades coralinas de la región del Pacifico oriental (Tabla XVIII). Este dato podría tomarse como señal de que en este arrecife marginal, el nivel de dominancia de alguna(s) especie(s) es de los más bajos de la región. La diferencia no parece ser significativa, pero el distinto sistema de muestreo en los trabajos citados impide una discusión más amplia. Un comentario pertinente es que el índice no detecta la identidad de las especies, lo cual hace asimétricas las comparaciones regionales, al existir diferencias en el elenco sistemático.

El índice de uniformidad de Pielou también presenta sesgos en base a la abundancia de especies del área de estudio (Peet, 1974; Pielou, 1977). En Cabo Pulmo se encontraron 9 especies en total y el promedio por transecto fué de 6.3. Muchas veces, cada especie nueva que entraba al transecto tenía una cobertura menor al 1% del sustrato total. Estos eventos fortuitos afectan de forma importante los cálculos y modifican el valor de J'. El error puede ser significativo, sobre todo si se utilizan métodos de muestreo como el transecto lineal (Loya, 1978), el cual subestima notablemente la abundancia de especies que ocupan menos del 5% del sustrato arrecifal (Mundy, 1990). No obstante estas limitantes, el transecto de línea ha sido muy empleado en la descripción de las comunidades arrecifales del Pacífico oriental (Glynn, 1976; Glynn *et al.*, 1972, 1982).

### IV.1.2 Análisis por especie

La última parte de la discusión sobre aspectos comunitarios se referirá a una revisión de las especies individuales. *Psammocora brighami* es una de las especies más difíciles de encontrar en los arrecifes del Pacífico Oriental Tropical. Solo ha sido registrada en el Golfo de California, las Islas Galápagos y Panamá (Durham y Barnard, 1952; Porter, 1972b, Wells, 1983; Reyes Bonilla, en prensa a) y solo Porter (1974) mencionó que su abundancia en el Golfo de Chiriquí (Panamá) era inferior al 5% de la cobertura coralina total. En Cabo Pulmo, se detectaron diferencias significativas en abundancia de la especie entre zonas, barras y efectos de interacción, pero la escasez de ocurrencia de individuos (la cobertura total sumada fué de menos de 1 m²) y la variabilidad de la muestra (el error típico equivale a más del 50% del valor de la media) no permite hacer inferencias confiables, más allá que afirmar que en Pulmo, la especie habita principalmente a menos de 10 m de profundidad y en la zona sur (Fig. 16).

Psammocora stellata no es una especie muy abundante, pero es relativamente común, sobre todo en la barra III (Fig. 17). En general, la especie rara vez excede el 3% de la cobertura coralina total en las zonas donde habita (Glynn et al, 1972, 1982; Glynn, 1976, 1990; Guzmán y Cortés, 1989a; Guzmán y Robertson, 1989; Cortés, 1990, 1992; Guzmán y López, 1991). No se detectó diferencia significativa en la abundancia de P. stellata entre zonas y/o barras del arrecife de Cabo Pulmo, pero al igual que en América Central, la especie es más abundante en agua somera, quizá por su gran resistencia a la desecación (Glynn, 1976; Glynn et al., 1982, 1983; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a).

En Pulmo, las colonias de *Psammocora stellata* normalmente tienen tallas inferiores a 10 cm de diámetro máximo. Casi siempre están fragmentadas por mortalidad de secciones del corallum, que han sido colonizadas por organismos incrustantes (principalmente algas) y erosionadas internamente por poliquetos. La falta de asociación significativa entre la abundancia de esta especie y los depredadores, aspectos físicos y las demás especies coralinas de Pulmo (Tabla III) no permiten una discusión más amplia. Los factores que regulan su población en el arrecife de Cabo Pulmo aún son desconocidos.

Los agarícidos del arrecife suman menos del 3% de la cobertura total sobre el sustrato en Pulmo (Fig. 15). Para ambas especies (*Pavona gigantea y P. clivosa*) y a nivel de género, no se detectaron diferencias en la abundancia por zonas, barras o efectos de interacción. Es decir, la abundancia de estos organismos es homogénea en el arrecife. Ninguno de los depredadores o los factores físicos mostró una asociación significativa con el género *Pavona* (Tablas III y V), de manera que si hay limitantes para la abundancia de este género en el arrecife, estos factores deben ser diferentes a los considerados en el estudio.

Pavona clivosa es una especie muy escasa en el arrecife. Fué encontrada solo en 5 estaciones, todas ellas situadas en el sur de la bahía y en suma cubrió poco más de 6 m² de sustrato total revisado (Fig. 23). En todo el Pacifico oriental, P. clivosa se distribuye en parches que comunmente son en realidad una sola colonia grande y fragmentada (Glynn y Wellington, 1983; Glynn et al., 1983; Glynn, 1987). En Pulmo, 3 de los 5 registros de la especie fueron colonias individuales de casi 1 m² de superficie. En total se encontraron menos de 10 colonias en los transectos y el error típico de la cobertura censada representa el 97% de la media. El tamaño de muestra utilizado es demasiado pequeño y las conclusiones estadísticas que se

logren son débiles, por lo que no se extenderá la discusión.

Solo en la porción sur de la Bahía de Cabo Pulmo, Pavona clivosa es relativamente abundante. Las colonias son grandes (> 1 m² diámetro mayor) y tienden a crecer agrupadas sobre las rocas cercanas a la punta Los Frailes, generalmente asociadas con colonias de P. gigantea (Tabla III). Regionalmente, P. clivosa llega a cubrir el 10% del sustrato en zonas profundas de los arrecifes de América Central (Glynn, 1976; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a; Birkeland et al., 1975; Glynn et al., 1972, 1982), pero es rara en el Golfo de California (Reyes Bonilla, 1990).

Pavona gigantea es una de las especies más comunes y ampliamente distribuídas en el Golfo de California y el Pacífico oriental (Wells, 1983; Reyes Bonilla, en prensa a) y ha sido objeto de múltiples estudios sobre su biología (McIntyre y Smith, 1974; Wellington, 1982a; Glynn y Wellington, 1983; Wellington y Glynn, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a, b; Guzmán y Robertson, 1989; Cortés, 1990; Guzmán y López, 1991; Guzmán et al., 1991). En Pulmo muestra una tendencia a ser menos abundante a mayor profundidad y en los extremos del arrecife (Fig. 24). En la zona de cantiles, P. gigantea es común. La zona de mayor abundancia de esta especie (en número de colonias) es la sur, debido a la elevada frecuencia de grupos de colonias fragmentadas. Tales fragmentos no están separados físicamente de la colonia que los originó. En Pulmo no se han observado coralites rodantes como los descritos por Glynn (1974b) en Panamá.

Las colonias de P. gigantea tienden a ser grandes en el Pacífico oriental (Glynn et al., 1983; Glynn, 1987). Rara vez muestran daños fuertes por depredación o bioerosión, pero es frecuente ver en ellas secciones muertas y colonizadas por algas. Muy pocos peces, a excepción

de aquellos de la familia Pomacentridae, son comunes en la vecindad de las colonias, quizá porque *Pavona* no representa alimento ni protección al ser un coral masivo. Los pomacéntridos matan pequeñas secciones de las colonias donde posicionan sus territorios, pero en Pulmo no se ha visto una colonia totalmente desprovista de tejido vivo y con evidencia de que el daño lo hayan causado los peces, como puede llegar a ocurrir en Panamá (Wellington, 1982a).

Es notable que la abundancia de *Pavona gigantea* esté correlacionada, leve pero negativamente, con la de dos especies de *Pocillopora* (*P. meandrina y P. capitata*; Tabla III). La explicación de este hallazgo no es muy obvia. Como factores individuales, el coeficiente de regresión indica que la relación explica entre el 14 y 16% de la varianza, de modo que es seguro que los resultados de la correlación estén influenciados por otros factores. Si la relación negativa es biológicamente válida, debe ser evidencia de que hay efectos de competencia entre las especies mencionadas, pero esta conclusión aún es muy especulativa.

La Familia Poritidae está representada en Cabo Pulmo por una sola especie: *Porites panamensis*. Este es el único coral hermatípico que habita al norte del paralelo 26 N (Squires, 1959; Reyes Bonilla, 1990) y se distribuye desde el Golfo de California hasta Colombia (Wells, 1983). Generalmente no cubre más del 3% del sustrato en las zonas donde habita (Dana y Wolfson, 1970; Barham *et al.*, 1973; Arizpe *et al.*, 1988a, b). En América Central, *P. panamensis* casi se extinguió localmente en varias zonas luego de El Niño de 1983 (Guzmán Espinal, 1986; Guzmán *et al.*, 1987; Glynn, 1988b, 1990; Guzmán y Cortés, 1989a; Cortés, 1990), aunque nunca fué muy abundante (Glynn *et al.*, 1972, 1982, 1983; Glynn, 1976).

El análisis estadístico realizado a los datos de abundancia de Porites panamensis muestra una irregularidad importante. El análisis de varianza señala que hay diferencia significativa

a posteriori de Tukey no detectan tales diferencias. La explicación es que los intervalos de confianza de las medias comparadas se traslapan en una mínima proporción y la prueba considera todas las medias como idénticas. Dado que un análisis de varianza es una herramienta mucho más poderosa que la prueba de Tukey, en el resto de la discusión se apoya la idea que *P. panamensis* es significativamente más abundante en la zona sur y en la más profunda del arrecife y que es menos abundante en la zona central de la barra II (Fig. 22).

Las secciones del arrecife donde *Porites panamensis* es más abundante no son favorables para el desarrollo de otras especies de coral, debido a las bajas temperaturas que ocasionalmente se presentan (en la barra III) y a la mayor sedimentación y la ocasional desecación a la que se ven expuestas (en la zona sur). *P. panamensis* soporta bien los tres tipos de condiciones adversas, gracias a adaptaciones fisiológicas (Glynn, 1976; Reyes Bonilla, 1990) y a su morfología (crece en forma de domos o columnas), que disminuye el efecto de los sedimentos en suspensión (Highsmith, 1980; Rogers, 1990). La significativa disminución de la abundancia de *P. panamensis* en la zona central de la barra II puede ser causada por las interacciones competitivas con las colonias de *Pocillopora* spp., dominantes ahí, pero esto es una especulación.

La abundancia de *Porites panamensis* no presentó asociaciones significativas con ninguno de los factores considerados en el presente estudio (Tabla III). Al parecer, ninguna especie de coral, ni las condiciones físicas o los depredadores influyen lo suficiente a la población de *Porites* en el arrecife de Cabo Pulmo. El factor causante de las diferencias de abundancia entre zonas o barras no fué detectado.

El género *Pocillopora* es el dominante en el Pacífico Oriental Tropical (Glynn y Wellington, 1983; Reyes Bonilla, 1990). Se caracteriza por ser el más agresivo y por tener la tasa de crecimiento más alta en la región (Porter, 1974; Wellington, 1980; Glynn y Wellington, 1983). Su facilidad para la reproducción asexual (por fragmentación, principalmente) también está reconocida (Highsmith, 1982).

Pocillopora damicornis es una especie secundaria en importancia en Pulmo, debido a que es casi inexistente a profundidades mayores de 8 m y poco abundante en el resto del arrecife (Fig. 19). Esta situación es marcadamente contrastante con la que se registraba en América Central antes de 1983 y en varias zonas coralinas actuales. En ellas, P. damicornis era la especie dominante en cobertura viva sobre el sustrato y la que constituía la mayor parte de la estructura arrecifal (Glynn et al., 1972, 1982, 1988; Glynn, 1976, 1988b, 1990; Glynn y Wellington, 1983; Guzmán y Cortés, 1989a).

Esta especie es de pólipo muy pequeño y recibe gran cantidad de su energía de las zooxantelas, de modo que depende fuertemente de la luz para vivir (Spencer Davies, 1991). El límite de su zona de residencia se encuentra donde el porcentaje de luz incidente varía entre el 5 y 30% (Titlyanov y Latypov, 1991). La alta correlación positiva entre la abundancia de la especie en Pulmo y el porcentaje estimado de luz incidente y la correlación negativa entre la profundidad y su abundancia (Tabla III) deben explicarse bajo esta premisa. También es posible que la temperatura más baja en la barra III haga la vida metabólicamente más difícil para la especie (Glynn, 1977).

Hay otra posible razón por la que *Pocillopora damicornis* no es un coral dominante en el Golfo de California. La especie no tiene registro fósil en el Pacifico oriental (Squires, 1959;

Wells, 1983; Reyes Bonilla, en prensa a), pero sí en el Pacífico occidental (Wells, 1954; Grigg, 1988a) y colonizó América Central a finales del Pleistoceno (Dana, 1975). *P. damicornis* debe estarse dispersando hacia el norte y por ello sus poblaciones son pequeñas.

Las colonias de *Pocillopora damicornis* son pequeñas en general, pero presentan una complicada estructura tridimensional, debido a que sus ramificaciones son delgadas y finas. Es frecuente encontrar asociado a cada corallum, un enorme número de especies de peces e invertebrados. La importancia ecológica de *P. damicornis* debe ser mucho mayor a la que podría suponerse por su abundancia.

Pocillopora capitata presenta también el problema de la discrepancia en los resultados de los análisis de varianza y las pruebas de Tukey. Siendo consecuente, en el trabajo se aceptó la decisión del ANOVA y se consideró que la especie es más abundante en la barra I que en la III y en la zona centro que en la norte (Fig. 18). La disminución de la abundancia de P. capitata en la barra III, al parecer no va ligada con la menor cantidad de luz incidente o con la profundidad, ya que las correlaciones no son significativas. Tampoco lo está directamente con la depredación, pues aunque hay una correlación significativa y negativa entre la abundancia de A. meleagris y el coral, la población del pez es homogénea en el arrecife. Los factores considerados en el estudio son insuficientes para explicar la distribución espacial de P. capitata, pero quizá es susceptible a las menores temperaturas de la parte más profunda del arrecife y a la sedimentación de la zona norte.

Regionalmente, *P. capitata* ha sido registrada en pocos lugares y tiende a ser poco abundante (Porter, 1974; Guzmán Espinal 1986; Guzmán y Cortes, 1989a), excepto en el Golfo de Panamá, Isla Gorgona e Isla Malpelo, Colombia (Glynn *et al.*, 1972; Birkeland *et al.*, 1975; Glynn *et al.*, 1982).

Pocillopora meandrina es la segunda especie en abundancia en el arrecife. Las comparaciones regionales de cobertura de esta especie no son posibles, debido a que casi todos los investigadores que han trabajado en América Central utilizan la clasificación de Wells (1983), la cual no acepta como válida a la especie nominal y la incluye de sinónimo de P. elegans. Este problema ya había sido señalado antes (Reyes Bonilla, 1990). Para la Familia Pocilloporidae, en el resto del Pacífico se sigue la clasificación de Veron y Pichon (1976), que considera como válida a P. meandrina debido a cuestiones de prioridad y al arreglo de sus septos y columella.

Pocillopora meandrina no presenta diferencias significativas en su distribución por barras en el arrecife, pero es menos abundante en la zona sur que en la central (Fig. 20). La alta turbidez de la zona sur del arrecife y las condiciones apropiadas para el desarrollo de corales ramificados en la centro, deben ser la causa del patrón espacial encontrado. La abundancia de P. meandrina presenta una asociación positiva y significativa con la del pez A. meleagris (Tabla III), la cual será discutida posteriormente.

La especie coralina más abundante en el arrecife es *Pocillopora verrucosa*, sinónimo de *P. elegans* (sensu Wells, 1983). La abundancia de esta especie es máxima en la zona central del arrecife y en la barra I (Fig. 21). Hay varias razones posibles para explicar la mayor abundancia de la especie en la zona central de la bahía o en la barra I, ya mencionadas en

referencia a otros pocilopóridos. La importancia de *P. verrucosa* en la estructura de la comunidad coralina de Pulmo es enorme. Eliminando esta especie de los análisis de varianza de cobertura total, la diferencia significativa entre barras y zonas desaparece.

En base a las correlaciones calculadas en el presente estudio, solo hay evidencia de que la abundancia de *Pocillopora verrucosa* es afectada por la profundidad (Tabla III). Es difícil interpretar qué significa que la profundidad afecte a una especie, porque muchos factores están incluídos en el término. La correlación debe ser explicada en base a un factor que varíe simultáneamente con la profundidad, pues ésta no afecta *per se* la distribución coralina en agua somera. Entre los factores que cumplen la condición, está la luz, la temperatura o la concentración de plancton (Wellington, 1982b; Titlyanov y Latypov, 1991).

En el presente trabajo se detectó una fuerte tendencia a la asociación de las especies del género *Pocillopora* (Tabla III). La tendencia de especies del mismo género a asociarse entre ellas no es nueva, pero no se le ha dado demasiado interés (Bradbury y Young, 1981). Las explicaciones que se han presentado sobre este fenómeno van relacionadas a que los adultos deben de producir sustancias para atraer a los juveniles de su especie y de otras especies filogenéticamente afines y que tal conducta se ha seleccionado porque la existencia previa de congéneres puede significar que el ambiente es propicio para el desarrollo (Goreau *et al.*, 1981; Rinkevich y Loya, 1985; Buss, 1990).

El género Fungia ha sido registrado en el arrecife (Tabla I). Habita preferentemente en zonas arenosas (Veron, 1986; Hoeksema, 1989) y no fué encontrado durante el trabajo de campo quizá debido a que su habitat estuvo submuestreado. Generalmente es raro que se le encuentre en zonas coralinas del Golfo y del Pacífico oriental (Reyes Bonilla, 1990). Debido

a su forma de crecimiento y a su tamaño, no es un coral que aporte mucho carbonato para el desarrollo arrecifal ni presenta mucho carbono orgánico en sus tejidos, pero aún así, es un elemento de la comunidad coralina cuyo estudio quedó pendiente.

# **IV.2 Depredadores**

#### IV.2.1 Eucidaris thouarsii

La abundancia poblacional de *Eucidaris* en el arrecife de Cabo Pulmo (0.17 ind./m²) es la más baja que se ha registrado en alguna zona coralina del Pacífico oriental (Tabla XIX). Cada individuo de *Eucidaris* destruye (por consumo y erosión) un promedio de 2 gr de CaCO<sub>3</sub> coralino/día (Glynn, 1988a). Si la tasa es conservativa, la población que se encuentra en Pulmo debe eliminar alrededor de 1 gr CaCO<sub>3</sub>/2.5 m²/día. En un año la cifra se eleva a 1.5 tn de coral/ha. La destrucción calculada en Galápagos fué de 18 tn/ha/año (Glynn y Wellington, 1983). En Panamá se alcanzan 10 kg de CaCO<sub>3</sub>/m²/año (Glynn, 1988a). A corto plazo, el efecto de *E. thouarsii* sobre la comunidad coralina de Cabo Pulmo es limitado, pero la extrapolación a mayores escalas de tiempo no es recomendable. En América Central la mortalidad masiva de corales de 1982-83 propició un incremento notable de la abundancia de *Eucidaris* y en la actualidad, las zonas arrecifales están siendo erosionadas a gran velocidad (Glynn, 1988a, b, 1990)

Eucidaris thouarsii no era considerado como especie depredadora de coral hasta que Glynn et al. (1979) registraron su ataque a colonias de Pocillopora en las Islas Galápagos. En todo el Pacífico oriental, solo en Galápagos y en las islas Clarión y Socorro (Colima), el erizo ha sido visto consumiendo coral (J. Ketchum Mejía, Museo de Historia Natural, Universidad Autónoma de Baja California Sur, com. pers., 1992). En Panamá, los estómagos de Eucidaris contenían solo algas y restos de moluscos (Mortensen, 1928; Lawrence, 1975) y en general, especies tropicales de la Familia Cidaridae se alimentan preferentemente de algas calcáreas o filamentosas (Lawrence, 1975). Por otro lado, en condiciones

experimentales, *Eucidaris* se alimenta de coral solo después de semanas de inanición (Glynn y Wellington, 1983) y se sabe que la cantidad de calorías que el erizo recibe de alimentarse de *Pocillopora* es muy baja y que necesitaría consumir grandes volúmenes de coral para completar su dieta (Lawrence y Glynn, 1984). Tomando en conjunto estas observaciones, se concluye que *E. thouarsii* es un coralívoro facultativo.

Si Eucidaris no es depredador de coral, cabe preguntarse por qué en Pulmo está asociado leve, pero positivamente, a Pocillopora verrucosa y a los corales ramificados en general y negativamente a Psammocora brighami. Las asociaciones positivas pueden explicarse por la protección que estos corales confieren al erizo en relación a sus depredadores (Glynn y Wellington, 1983), pero también puede ser originada del hecho que esos tipos de coral son los más abundantes en el arrecife y por esto, la probabilidad de que los erizos se encuentren asociados a ellos es más alta, aún sin que signifique una relación causal. Los tamaños de muestra empleados no son suficientes para evidenciar las relaciones verdaderas entre P. brighami y E. thouarsii, ya que para ambas especies la varianza muestral es muy elevada.

Glynnetal. (1979) y Glynn y Wellington (1983) propusieron que E. thouarsii sealimenta de coral solo en sitios donde no es depredado por peces. Los principales peces depredadores de Eucidaris pertenecen a las familias Balistidae, Tetraodontidae, Diodontidae, Labridae y Scaridae (Thomson et al., 1979; Glynn y Wellington, 1983; Bermúdez Almada y García Laguna, 1985), las cuales son comunes en Pulmo (Villarreal Cavazos, 1988; Almenara Roldán et al., 1992). La densidad poblacional de Eucidaris no ha variado significativamente entre 1988 y 1991 (t= 1.45; P> 0.05; 32 g.l.). Las cifras encontradas en 1988 están correlacionadas negativamente (-0.79 y -0.60, respectivamente; P= 0.1>x>0.2, índice de correlación de

Spearman, N= 9) con la abundancia de *Pseudobalistes naufragium* (Jordan y Starks) y Sufflamen verres (Gilbert y Starks), (peces de la familia Balistidae), censadas en 1987. Esto podía señalar el efecto significativo de la abundancia de los depredadores.

La abundancia poblacional de erizos (de todas las especies) en Cabo Pulmo (Arizpe et al., 1988a) es similar a la que se encuentra en arrecifes de Australia o el Pacífico central (Russo, 1980; Sammarco, 1985). Una característica común de estas localidades, es que los herbívoros más importantes son los peces (Montgomery, 1980a, b; Hatcher, 1983). En Cabo Pulmo son abundantes los peces herbívoros y omnívoros (Villarreal Cavazos, 1988) y la presión de depredación que ejercen sobre las algas debe ser grande, puesto que cada individuo consume más del 10% de su peso en alimento diariamente (Palomares y Pauly, 1989). Es posible que exista competencia alimenticia entre erizos y peces y ese pudiera ser un factor que explicara la baja población de los primeros. La hipótesis debe ser puesta a prueba, ya que la presencia ubicua de tapetes de algas filamentosas en Pulmo, es evidencia de que el herbivorismo no es extremo (Steneck, 1988).

Otra causa del número tan bajo de erizos puede ser que hay poco reclutamiento larval en el arrecife. No se conoce el tiempo de residencia del agua en la bahía de Cabo Pulmo, pero debe ser bajo, ya que es un lugar abierto y con influencia de agua oceánica (Martínez Olguín et al., 1992). Según la velocidad promedio de la corriente en la boca del Golfo (Wyrtki, 1965), el tiempo de residencia del agua superficial en la bahía debe ser aproximadamente de 40 hrs. Tampoco hay datos sobre el ciclo reproductivo de *E. thouarsii*, pero sus gónadas están de mayor tamaño entre Mayo y Agosto. La separación entre individuos (un erizo cada 5.9 m²) debe afectar la eficacia de la fecundación, como ocurre en otras especies de erizos (Levitan

etal., 1992). Además, los huevos de esta especie de erizo son pequeños (91 micras de diámetro mayor, Lessios, 1990) y las larvas potencialmente son planctotróficas, por lo que deben permanecer mucho tiempo en la columna de agua (Wray y Raff, 1991). Debido a que el arrecife está rodeado de zonas arenosas y a la gran dinámica oceánica en la boca del Golfo de California, los procesos de fecundación y la posterior fijación de larvas al sustrato dentro de la bahía deben ser problemáticos, de ahí que los adultos sean escasos.

En las zonas arrecifales de todo el mundo hay especies de pomacéntridos sedentarios que se asocian en parejas heterosexuales y protegen un área bien delimitada, aproximadamente de 0.5 m² (Wellington, 1982a; Wellington y Victor, 1985). Durante el día, los peces evitan el acceso a otros peces o invertebrados herbívoros al interior de sus territorios (Glynn y Wellington, 1983; Eakin, 1987, 1988) y permiten el desarrollo de un tapete algal muy diverso que llega a tener de 5 a 40 veces más biomasa que las áreas adyacentes (Sammarco y Williams, 1982; Montgomery, 1980a, b). En Cabo Pulmo los pomacéntridos dominantes son *Stegastes rectifraenum* (Gill), *Abudefduf troschelli* (Gill) y *Microspathodon dorsalis* (Gill) (Brusca y Thomson, 1975; Villarreal Cavazos, 1988) y sus poblaciones conjuntas son altas (0.26 ind/m², promedio). Si se supone que las poblaciones se han mantenido desde 1988, que la relación de sexos es 1:1 y que cada territorio tiene un área de 0.5 m², estos peces ocupan un 7% del fondo arrecifal en Pulmo. Este valor, sumado a la cobertura de coral, alcanza un 38% del sustrato total. La disminución del espacio disponible para alimentarse puede ser otra de las causas de la baja población de las especies de erizos que habitan el arrecife.

En resumen, Eucidaris thouarsii debe ser un depredador facultativo de coral en el arrecife de Cabo Pulmo. Su efecto como depredador y erosionador es bajo. La población censada de

la especie es la más pequeña registrada en zonas arrecifales del Pacífico oriental y es la principal razón de su reducida influencia sobre la comunidad coralina. Existen varias causas potenciales para explicar la baja abundancia poblacional de *E. thouarsii*, como podrían ser la depredación por peces, la competencia por el alimento con los peces herbívoros, la reducción del espacio vital causada por la cobertura coralina y los pomacéntridos y el bajo reclutamiento anual.

Tabla XIX. Abundancia (ind/m²) de *Eucidaris thouarsii* registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental. Valores individuales están referidos a medias, excepto cuando (Md)= mediana.

LOCALIDAD	ABUNDANCIA	REFERENCIA
Isla Onslow, Galápagos, Ecuador (1978)	10 a 30	Glynn <i>et al.</i> , 1979
Isla Pinta, Galápagos (1978)	1 a 75	ory miles with the second
"Golfo de Chiriquí", Panamá	20 a 56	•
"Panamá y Ecuador"	1 a 5	
Isla Gorgona, Colombia (1980)	4 a 20	Glynn et al., 1982
Isla Uva, Panamá	5 (Md)	Glynn y Wellington, 1983
Isla Uva, Panamá	38 (Má)	
Isla Santa Fé, Galápagos (1978)	1.1	
Isla Onslow, Galápagos (1978)	2 a 8	
Isla Barrington, Galápagos (1978)	1.2 (Md)	
Isla Pinta, Galápagos (1978)	8 a 32	
Isla San Cristóbal, Galápagos (1978)	34 (Md)	
Isla Onslow, Galápagos (1978)	32.7; 32 (Md)	
Isla Onslow, Galápagos (1975) (parche de <i>Psammocora</i> )	7.2; 0 (Md)	Glynn, 1988a
Isla Onslow, Galápagos (1975) (arrecife de <i>Pocillopora</i> vivo)	4.6; 4 (Md)	
Isla Onslow, Galápagos (1985)	1.1; 0 (Md)	
(parche de <i>Psammocora</i> ) Isla Onslow, Galápagos (1985) (borde arrecifal)	8.2; 4 (Md)	
Isla Onslow, Galápagos (1985) (arrecife de <i>Pocillopora</i> )	30.8; 28 (Md)	
Isla Onslow, Galápagos (1985)	16.8; 16 (Md)	
(zona con pomacéntridos) Isla Onslow, Galápagos (1985) (en corales masivos)	30.2; 28 (Md)	
Isla del Caño, Costa Rica (1985) Isla del Caño, Costa Rica (1986)	0.71 2.15	Guzmán, 1988
Cabo Pulmo, México (1988)	0.21	Datos no publicados
Cabo Pulmo, México (1991-92)	0.17	Presente trabajo

### IV.2.2 A canthaster planci

La densidad poblacional de la estrella corona de espinas en Cabo Pulmo (1.90 ind./ha) es mucho menor a la registrada en la mayoría de las comunidades coralinas del Pacífico americano (Tabla XX) y del mundo (Moran y De'ath, 1992). Tradicionalmente, *Acanthaster* no ha sido abundante en Pulmo. Steinbeck y Ricketts (1941) y Squires (1959) no la registraron en sus visitas. Barham *et al.* (1973) no observaron ejemplares en 18 horas de buceo. Faulkner (*in* Barham *et al.*, 1973) observó 4 ejemplares en total en varias visitas realizadas entre 1968 y 1969. Los pescadores que viven en la bahía no recuerdan años de gran abundancia del asteroideo. Por otro lado, Brusca y Thomson (1975) consideraron a *Acanthaster* "relativamente abundante" (aunque no la observaron en la zona coralina) y nuestro censo de 1988 arrojó una estimación de 31 ind/ha, pero aún estas cifras indican que la población local del asteroideo es pequeña.

Cada individuo de *Acanthaster* consume entre 5.3 y 6 m² de coral/año en promedio (Dana y Wolfson, 1970; Glynn, 1973; Moran, 1986), aunque se han dado cifras de hasta 12 m²/ind/año (Chesher,1969). Tomando el valor promedio, la población que vive en Pulmo (2 ind/ha) debe eliminar 12 m² de coral/año. La cobertura coralina promedio en el arrecife es del 30%, esto representa 3,000 m² de coral/ha. Así, la población actual estimada de *A. planci* debe consumir menos del 1% del coral vivo del arrecife. *Acanthaster* no tiene efectos importantes sobre las poblaciones de corales del arrecife de Cabo Pulmo.

El efecto de depredación de A. planci pudiera ser importante para las especies coralinas masivas ya que éstas toman mucho tiempo en alcanzar tallas considerables y lograr un "tamaño invulnerable" a la depredación por la estrella (Glynn, 1985b; Done, 1987, 1988) y no cuentan

con los decápodos *Trapezia* spp. y *Alpheus* sp., los cuales defienden a los pocilopóridos de ataques de *Acanthaster* (Glynn, 1976, 1983, 1987). *Acanthaster* tiende a atacar colonias que no alcanzan 10 cm de diámetro (Barham *et al.*, 1973; Glynn, 1974a, 1976). En Pulmo, la frecuencia relativa de las tallas de 10 cm de altura o menos, es de 70% en *Porites panamensis* y del 40% en *Pavona gigantea*. Como *Porites* es mucho más abundante y tiene colonias pequeñas, es posible que los corales de este género estén sujetos a una mayor presión de depredación.

Los censos de *Acanthaster* en el Pacífico oriental han arrojado cifras bajas y no hay evidencia de que sus poblaciones afecten significativamente la diversidad, uniformidad, riqueza o abundancia absoluta de las especies de coral en la región (Glynn, 1973, 1974a). Pero a nivel comunidad, *Acanthaster* puede disminuír o aumentar el reparto de abundancia de las especies (Porter, 1972a, 1974; Glynn *et al.*, 1982; Glynn, 1985b, 1987). Debido a la baja población del asteroideo en Cabo Pulmo, no es posible apoyar o rechazar alguna de las posiciones mencionadas.

Las causas de la baja población de *Acanthaster* en Pulmo no son conocidas. La falta de alimento no es una razón válida para explicar la escasez de la estrella, ya que la cobertura coralina entre 1988 y 1991 no ha variado significativamente. Además, incluso la fuerte disminución de la abundancia coralina ocurrida en América Central en 1983, no afectó las poblaciones del asteroideo (Glynn, 1985a, 1988a, 1990; Guzmán, 1988). La emigración de adultos hacia otras zonas es poco probable porque la Bahía de Cabo Pulmo está rodeada de zonas arenosas, las cuales son evitadas por la estrella (Chesher, 1969; Moran, 1986). La falta de reproducción local tampoco es argumento, ya que en Pulmo se han encontrado individuos

maduros de *Acanthaster* en primavera y verano (Dana y Wolfson, 1970). Los pomacéntridos reaccionan agresivamente hacia la estrella si ésta entra en sus territorios (Glynn y Colgan, 1988), pero tomando en cuenta que los peces ocupan solo el 7% del sustrato total en Pulmo, difícilmente son un factor limitante para *A. planci*.

Una opción viable sería que los depredadores de *Acanthaster* hubieran aumentado en número. En el Pacífico oriental solo se conocen tres especies que atacan a este asteroideo para alimentarse (Glynn, 1981, 1984) y su acción combinada mantiene la población de *A. planci* en un nivel casi constante en Panamá (Glynn, 1981). De esas tres especies, solo el pez pomacéntrido *Holacanthus passer* Valenciennes, habita en Pulmo y es abundante. Su población estimada era de 1 ind/17 m² (Villarreal Cavazos, 1988) o 1.9 ± 2.1 ind/10 min de observación (Almenara Roldán *et al.*, 1992). Depredación por *H. passer* puede ser una de las causas de la escasez de *Acanthaster* en Pulmo.

Otro factor que explique la baja población de la estrella puede ser el reducido y fluctuante reclutamiento larval, tal y como ha sido propuesto para explicar los cambios de abundancia de A. planci en Panamá (Glynn, 1985b, 1990). Debido a la alta velocidad de las corrientes en la boca del Golfo y al posible poco tiempo de residencia del agua en la bahía, es posible que muchas de las larvas producidas localmente en Pulmo, salgan y consecuentemente, la población se reduzca. Además, las larvas y juveniles de Acanthaster son susceptibles a sufrir mortalidades masivas por enfermedades o depredación por peces, langostas u otros invertebrados (Glynn, 1984; Moran, 1986; Zahn et al., 1987), factores que reducen el número de adultos a menos del 1% del de las larvas disponibles para el reclutamiento (Doherty y Davidson, 1988; Moore, 1989).

Los índices de correlación calculados señalaron una asociación significativa entre la abundancia de *Acanthaster* y la diversidad y uniformidad en la comunidad coralina (Tabla IV). Esto es notable, considerando que solo 4 ejemplares de la estrella fueron localizados en el trabajo de campo. La significancia de las correlaciones debe ser un efecto indeseado de la transformación utilizada para normalizar los datos. La gran cantidad de ceros (ausencias) en los transectos sesga el estadístico, pues la transformación introduce un término extra al valor real. De este modo, la suma de cuadrados (base del índice de correlación) fué baja porque hubo muchos valores idénticos y mayores de cero.

La falta de significancia encontrada al correlacionar la abundancia de A. planci y la de todas las especies, géneros o grupos funcionales de coral de Cabo Pulmo, puede indicar que Acanthaster no tiene preferencias alimenticias (Tablas III, V y VI), pero también es posible que como la abundancia de la estrella es muy baja, cualquier patrón existente es estadísticamente indetectable con el tamaño de muestra empleado en la investigación.

El sistema de censo por transectos se ha utilizado mucho en esta región, pero subestimar el número real de organismos. Muchas veces, la estrella pasa parte del día bajo las cabezas de coral o en poses crípticas, por lo que la detección no es fácil (Moran et al., 1989; Mundy, 1990). A menos de 10 m de profundidad, no hubo problemas de observación, gracias a la gran transparencia del agua, pero a mayores profundidades los colores se pierden y la detección de la estrella se hace principalmente por observación de su forma, la cual es fácil de confundir en una zona coralina de mucha heterogeneidad de relieve. Por último, quizá no se muestrearon los sitios o las profundidades adecuadas donde *Acanthaster* fuera más abundante.

Tabla XX. Abundancia de Acanthaster planci registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental. Se presentan los valores originales y su transformación a ind/ha para mejor apreciación.

LOCALIDAD	ABUNDANCIA
	•
Isla San Francisco, México (1) (1969)	1 ind/171 m <sup>2</sup> (59 ind/ha)
	1 ind/117 m <sup>2</sup> (86 ind/ha) 1 ind/400 m <sup>2</sup> (25 ind/ha)
	1 ind/400 m <sup>2</sup> (25 ind/ha) 1 ind/160 m <sup>2</sup> (63 ind/ha)
	1 ind/600 m <sup>2</sup> (17 ind/ha)
Isla Espíritu Santo, México (1) (1969)	$1 \text{ ind/63 m}^2 \text{ (159 ind/ha)}$
25 m 25 p 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 ind/63 m <sup>2</sup> (159 ind/ha) 1 ind/138 m <sup>2</sup> (72 ind/ha) 1 ind/1,500 m <sup>2</sup> (7 ind/ha)
	1 ind/1,500 $m^2$ (7 ind/ha)
Isla San José, México (1) (1969)	1 ind/250 m <sup>2</sup> (13 ind/ha)
Promedio de las 3 localidades (1) (1969)	1 ind/222 m <sup>2</sup> (45 ind/ha)
Isla Uva, Panamá (2) (1971)	1 ind/50 m <sup>2</sup> (200 ind/ha)
Isla Secas, Panamá (2) (1971)	$1 \text{ ind/} 50,000 \text{ m}^2 \text{ (2 ind/ha)}$
Isla Uva, Panamá (3) (1971)	1 ind/143 m² (70 ind/ha)
Isia Ova, I anama (5) (17.1)	18 -26 ind/hà (rango)
L. E. City Santa Márico (4) (1071)	1 ind/225 m <sup>2</sup> (45 ind/ha)
Isla Espíritu Santo, México (4) (1971) Puerto Escondido, México (4) (1971)	$1 \text{ ind/}200 \text{ m}^2 (50 \text{ ind/ha})$
	4: 3/0.1 to (40 ind/ha)
Islas Contreras, Panamá (1970) (5)	4 ind/0.1 ha (40 ind/ha) 22 ind/0.1 ha (220 ind/ha)
	25 ind/0.1 ha (250 ind/ha)
I-law Contraras Panamá (1971) (5)	6 ind/0.1 ha (60 ind/ha)
Islas Contreras, Panamá (1971) (5)	9 ind/0.1 ha (90 ind/ha)
Islas Contreras, Panamá (1972) (5)	1 ind/0.1 ha (10 ind/ha)
	9 ind/0.1 ha (90 ind/ha)
Islas Contreras, Panamá (1974) (5)	2 ind/0.1 ha (20 ind/ha) 21 ind/0.1 ha (210 ind/ha)
	0 ind (15 muestreos totales)
Islas Secas, Panamá (1970-72) (5)	2 ind/0.1 ha (20 ind/ha)
Islas Secas, Panamá (1974) Islas Secas, Panamá (5)	$1 \text{ ind/769 m}^2 (13 \text{ ind/ha})$
ISIAS Secas, I anama (5)	1 ind/769 m <sup>2</sup> (13 ind/ha) 1 ind/4820 m <sup>2</sup> (2 ind/ha)
Isla Brincanaco, Panamá (5)	1 ind/40 m <sup>2</sup> (250 ind/ha) 1 ind/360 m <sup>2</sup> (28 ind/ha)
Isla Cocos, Costa Rica (5)	1 ind/360 m <sup>2</sup> (28 ind/na)
"Arrecifes del Pacifico oriental" (6)	$> 1 \text{ ind/}100 \text{ m}^2 (> 1,000 \text{ ind/ha})$
Affecties del l'actifet diferial (d)	$< 1 \text{ ind/}50,000 \text{ m}^2 (< 2 \text{ ind/ha})$

## Tabla XX. Continuación...

Isla Espíritu Santo, México (1978) (7)	8 ind/150 m <sup>2</sup> (53 ind/ha)
Isla Uva, Panamá (1971-75) (8)	15 a 36 ind. total (11 a 26 ind/ha) mediana = 21 ind. total (15 ind/ha)
Isla Uva, Panamá (1975-77) (8)	10 a 38 ind. total (7 a 27 ind/ha) mediana = 22 ind. total (16 ind/ha)
Isla Uva, Panamá, "valor normal" (1977) (8) Isla Uva, Panamá (1970-80) (8)	24 ind. total (17 ind/ha) 7 a 30 ind/ha
Isia Ova, Fanama (1970-00) (0)	21 a 38 ind. total (15 a 27 ind/ha)
Isla Uva, Panamá (1978-79) (8) Islas Secas, Panamá, "valor normal" (1977) (8)	10 ind. total (7 ind/ha)
"Pacífico oriental, en 12 años" (9)	20 a 40 ind/ha
Isla Uva, Panamá (1977-78) (10)	> 15 ind/ha
Isla Uva, Panama (1979) (10)	< 5 ind/ha
Isla Uva, Panamá (1976-84) (10)	1 a 28 ind/ha
Isla Uva, Panamá, "por varios cientos de años" (11)	10 a 30 ind/ha
7.1.1.6.7. Garania (1005) (12)	0,86 ind/ha
Isla del Caño, Costa Rica (1985) (12) Isla del Caño, Costa Rica (1986) (12)	1.22 ind/ha
Isla Uva, Panamá (1975-88) (13)	0.5 a 28 ind/ha
Cabo Pulmo, México (1988) (14)	30.9 ind/ha
Cabo Pulmo, México (1991-92) (15)	1.9 ind/ha

# REFERENCIAS.

1) Dana v Wolfson, 19	7	I	ı	Į	Į	Į	Į												Ļ	Į	Į	Į	Į	١	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	Į	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ		ļ	ļ	ļ	ļ	ļ						ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	Į	Į	ļ	ļ	ļ										ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	Į	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ	ļ			•	•	•		į					ļ	į	,		١	١				ι	ı		1							_			Ì	1	١	ľ	ľ	١	1	ľ	į	j	Ì	1		ĺ	(
-----------------------	---	---	---	---	---	---	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	---	---	---	---	---	--	--	--	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	--	---	---	---	--	---	--	--	--	--	---	---	---	--	---	---	--	--	--	---	---	--	---	--	--	--	--	--	--	---	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	---	---

2) Porter, 1972a

3) Glynn, 1973

4) Barham et al., 1973

5) Glynn, 1974a

6) Porter, 1974

7) De Alba, 1978

8) Glynn, 1981

9) Glynn, 1983

10) Glynn, 1985a

11) Glynn, 1987

12) Guzmán, 1988

13) Glynn, 1990

14) Datos no publicados

15) Presente trabajo

### IV.2.3 Arothron meleagris

La densidad poblacional de esta especie en el arrecife de Cabo Pulmo (39 ind/ha) está dentro de los niveles normales encontrados en las comunidades coralinas del Pacífico oriental (Tabla XXI). La estimación poblacional obtenida de los datos de Villarreal Cavazos (1988) no es comparable con las demás porque el censo se hizo en posición estacionaria, pero el dato puede evidenciar que la movilidad de A. meleagris es mayor a la que se ha supuesto (Guzmán, 1988; Guzmán y Robertson, 1989; Guzmán y López, 1991).

Estimaciones de la tasa de consumo de este depredador solo se han realizado en condiciones controladas (Glynn et al., 1972). Se calculó que una población de 40 ind/ha elimina (en consumo y erosión) 0.34 tn de coral/ha/año. Si la tasa es conservativa en la región, A. meleagris debe destruír menos de 500 kg de coral/ha/año en Pulmo. La depositación anual de carbonato producida por corales en Pulmo es de 80 tn/ha (Tabla XVII). Dado que el pez destruye menos del 1% del total, su efecto como agente para determinar la estructura comunitaria coralina no debe considerarse como importante. Esta conclusión se remarca por la falta de correlación significativa entre la abundancia del pez y los valores de los índices descriptores de la comunidad empleados en este estudio (Tabla IV). En Panamá, A. meleagris tampoco afectó notablemente a la comunidad coralina en abundancias similares a las de Pulmo (Glynn et al., 1972; Glynn, 1985a) y el área ocupada por el coral es menor.

El pez no tiene efectos sensibles sobre la comunidad en general, pero es posible que sus efectos localizados sobre ciertas especies o grupos sean importantes. La abundancia de *Arothron* está altamente correlacionada con la de los grupos funcionales coralinos, pero la

relación con los masivos es negativa y con los ramificados, positiva (Tabla VI). También hubo significancia en la correlación entre la abundancia del pez y la de los corales del género *Pocillopora* (Tablas III y V).

Las correlaciones positivas entre la abundancia de *Arothron* y la de los corales ramificados y *Pocillopora* spp., indican que donde hay más coral de ese tipo, pueden encontrarse más peces. Este patrón se puede explicar porque *A. meleagris* tiende a alimentarse de los corales en proporción a su abundancia y a habitar zonas de alta cobertura coralina (Glynn *et al.*, 1972; Glynn, 1985a; Guzmán y Robertson, 1989; Guzmán y López, 1991), las cuales están caracterizadas y constituídas por los pocilopóridos (corales ramificados) en Cabo Pulmo.

La relación entre la abundancia de A. meleagris y la de Pocillopora capitata y P. meandrina era positiva y significativa. Estas especies no son las más abundantes en el arrecife, por lo que quizá, la correlación indique un cierto grado de preferencia alimenticia del pez hacia tales presas. P. meandrina y P. capitata son las dos especies de su género en el arrecife que mayor área presentan en las puntas de sus ramificaciones. Es posible que la preferencia del pez se deba a la ganancia energética que el coral le provee, al representar mayor cantidad de tejido vivo por mordida. P. capitata es una especie exclusiva de la región del Pacífico oriental (Wells, 1983), lo que obliga a que la discriminación significativa hacia ella se haya desarrollado en tiempo muy corto (quizá menos de 10,000 años), ya que el pez es colonizador reciente de esta región. P. meandrina es un coral de ascendencia Indo Pacífica y que ha habitado aquella región desde el Pleistoceno (Grigg, 1988a). En su caso, la adecuación de A.

meleagris hacia esa presa es mas fácil de entender. Dado que entre P. meandrina y P. capitata representan el 30% de la cobertura total en Pulmo, la depredación diferencial podría afectar a largo plazo la distribución de la abundancia en la comunidad coralina

El resto de géneros y especies del arrecife mostraron correlaciones no significativas con la abundancia de A. meleagris. Esto puede indicar que tanto Pavona como Psammocora son presas neutras para el pez y/o que, al ser corales escasos, el depredador invierte más eficazmente su energía consumiendo otras especies más abundantes. En Cabo Pulmo, es raro ver colonias de esos géneros con huellas de ataques de peces, lo cual remarca la conclusión presentada. A nivel regional, ni Pavona ni Psammocora son alimento frecuente de Arothron (Glynn et al., 1972; Guzmán y López, 1991).

Hay una observación que no encaja del todo con el patrón propuesto de preferencia alimenticia de *Arothron* en relación a la abundancia coralina. En Pulmo, las correlaciones indican que la abundancia poblacional de *Porites panamensis* es inversa a la de *Arothron*. Sin embargo, la mayoría de las colonias de *Porites* muestran evidencia de ataque por depredadores con dientes y muchas veces el daño cubre más del 50% de la superficie total del corallum. La observación (mas no la correlación) puede explicarse porque *P. panamensis* es una especie muy abundante en el arrecife (en número total de colonias) y el pez las prefiere al ser comunes. También es posible que otra(s) especie(s) de peces sean las depredadoras. Individuos de la Familia Scaridae (pericos) depredan coral en Panamá y el Indo Pacífico (Hiatt y Strasburg, 1960; Glynn *et al.*, 1972; Randall, 1974), además de que llegan a arrancar y consumir pedazos de *Porites* por error, mientras se alimentan de los invertebrados que erosionan el interior de las colonias (Guzmán Espinal, 1986).

La preferencia del pez sobre ciertas presas no implica que dependa alimenticiamente de ellas. Desde los años 70's la abundancia poblacional de *Arothron* en América Central ha fluctuado pero no ha variado significativamente, aún luego de El Niño de 1983 (Glynn, 1985a; Guzmán, 1988; Guzmán y Robertson, 1989). El pez ha sobrevivido debido al cambio de su dieta, aunque sigue mostrando preferencia por los corales, ya que bajo ese régimen aumenta su peso y tasa de crecimiento (Guzmán, 1988; Guzmán y Robertson, 1989). En el Golfo de California, *Arothron* habita en zonas casi desprovistas de coral como Guaymas, Bahía Concepción o Bahía de La Paz (Thomson *et al.*, 1979) y en La Paz consume exclusivamente moluscos y crustaceos (Bermúdez Almada y García Laguna, 1985). De estas observaciones se concluye que la presencia de *Arothron* en una zona no depende de la existencia de corales para alimentarse.

Como en el caso de Acanthaster planci, los censos de Arothron quizá subestimen la abundancia real de esta especie, pues muchas veces los peces son crípticos o se refugian en cuevas o cabezas coralinas al acercarse mucho el buzo. Ya que la distancia entre el observador y el pez generalmente era de 10 m o más, es probable que el error de censo se deba principalmente a la falla de detección del pez más que a su acción evasiva.

En resumen, Arothron meleagris no representa un depredador suficientemente importante para determinar por sí solo la estructura de la comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo, debido a que su población y tasa de consumo son bajos. La abundancia de algunos tipos de coral favorece la presencia del pez en ciertas zonas, pero la población total de Arothron no depende de la presencia de los corales.

Tabla XXI. Abundancia de Arothron meleagris registrada en comunidades arrecifales del Pacífico oriental. Se presentan los valores originales y su transformación a ind/ha para mejor apreciación.

ind/ha para mejor apreciacion.	
LOCALIDAD	ABUNDANCIA
Islas Perlas, Panamá (1971) (1)	0.004 ind/m <sup>2</sup> (40/ha)
Isla Gorgona, Colombia (1980) (2) Isla Gorgona, Colombia (1980) (2) Isla Uva, Panamá (1976) (2)	1.2 ind/1,000 m <sup>2</sup> (12/ha) 3 a 5 ind/1,000 m <sup>2</sup> (30 a 50/ha) 2.8 a 33.3 ind/1,000 m <sup>2</sup> (28 a 33/ha)
Islas Galápagos, Ecuador (1979) (3)	1 a 2.5 ind/hombre/hora (> 10/ha)
Parque Manuel Antonio, Costa Rica (1982) (4)	4 ind/500 ft (263/ha)
Isla Uva, Panamá (1981) (5) Isla Uva, Panamá (1983) (5) Isla Uva, Panamá (1984) (5) Isla Uva, Panamá (promedio desde 1971) (5)	5 ind/1,000 m <sup>2</sup> (50/ha) 8.2 ind/1,000 m <sup>2</sup> (82/ha) 5.7 ind/1,000 m <sup>2</sup> (57/ha) 29 ind/ha
Isla del Caño, Costa Rica (1985) (6) Isla del Caño, Costa Rica (1986) (6)	5.1 ind/ha 11.5 ind/ha
Cabo Pulmo, México (1987) (7)	3 ind/177 m <sup>2</sup> (220/ha)
Islas Señorita, Saboga, Pacheca y Chapera, Panamá (1987) (8)  Isla del Caño, Costa Rica (1985) (8)  Isla del Caño, Costa Rica (1986-88) (8)  Isla Cocos, Costa Rica (1987) (8)  Isla Uva, Panamá (1986-88) (8)  Isla Uva, Panamá (zona rocosa, 1986-88) (8)  Isla Secas, Panamá (1986-88) (8)  Isla Gorgona, Colombia (1987-88) (8)  Isla Santa Cruz, Galápagos, Ecuador (1986) (8)	0 ind/ha 5 ind/ha 11 ind/ha 8 ind/ha 55 ind/ha 19 ind/ha 27 ind/ha 34 ind/ha
Playa Blanca, Isla Gorgona, Colombia (1989) (9) La Azufrada, Isla Gorgona, Colombia (1989) (9)	21.9 ind/ha 25.8 ind.ha
Isla Iguana, Panamá (1989) (10)	14.7 ind/ha
Cabo Pulmo, México (1990) (11)	1 ind/100 min de observación
Cabo Pulmo, México (1991-92) (12)	39 ind/ha

#### REFERENCIAS.

- 1) Glynn et al., 1972
- 2) Glynn et al., 1982
- 3) Glynn y Wellington, 1983
- 4) Phillips y Pérez Cruet, 1984
- 5) Glynn, 1985a
- 6) Guzmán, 1988
- 7) Villarreal Cavazos, 1988
- 8) Guzmán y Robertson, 1989
- 9) Guzmán y López, 1991
- 10) Guzmán et al., 1991
- 11) Almenara Roldán et al., 1992
- 12) Presente trabajo

# IV.3 Estructura poblacional

Como puede verse en las Tablas VII y VIII, las colonias de las tres especies estudiadas no son simétricas y las correlaciones entre sus ejes son bajas o no significativas. Debido a las características de modularidad de los corales, las colonias tienen crecimiento indeterminado (Hubbard y Scaturo, 1985), lo que explica los resultados. Lo más relevante de reconocer la variabilidad de las colonias, es tomar en cuenta que es poco confiable el extrapolar o considerar válidas las comparaciones entre tallas de colonias medidas en diferentes ejes. En la literatura se han empleado varios ejes de crecimiento, según la investigación (Loya, 1976a; Pichon, 1978). Es fundamental tener claro el objetivo del estudio, para de esa manera, elegir el eje adecuado de medición.

Si se usa como medida de referencia a la altura y se comparan las correlaciones entre los ejes de crecimiento lateral de las especies estudiadas, puede verse que el crecimiento de *Pavona gigantea* es el más anárquico, seguido del de *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa*. Las colonias de *P. gigantea* van depositando el carbonato concéntricamente, pero además, se expanden hacia los lados por medio de láminas laterales de un grosor no mayor a un centímetro, formadas de pólipos de tamaño mayor a los del resto del corallum. Estas láminas crecen sobre el fondo sin tocarlo y así pueden ganar espacio.

Porites panamensis crece también por agregación de capas de carbonato de calcio, por lo que tiende a mantener una forma relativamente simétrica. Esta especie casi no sufre fragmentación y las asimetrías en las colonias se originan cuando el coral entra en contacto con algún sustrato donde no puede crecer. Las colonias de Pocillopora verrucosa van alterando gradualmente su forma debido a la fragmentación de las ramas laterales. Colonias de esta

especie que crecen sobre paredes lisas de roca, alejadas de competidores por el espacio y donde no hay sedimentación, son altamente simétricas. Esto debe indicar que en condiciones ideales, las colonias de *P. verrucosa* se desarrollan a tasas similares en todas direcciones.

En *Pocillopora verrucosa*, la longitud del tejido vivo de las colonias es muy constante, tiende a ser menor que la talla de la rama donde está desarrollándose y el caracter no está asociado con el tamaño del corallum. La constancia en las dimensiones del tejido en las colonias, indica que hay una notable diferencia entre la extensión vertical de un arrecife y la cantidad de tejido coralino presente. La diferencia debe ser más grande mientras el arrecife sea más viejo y su estructura física esté mejor desarrollada. Si un arrecife crece predominantemente en sentido vertical, entonces la cantidad total de tejido (o biomasa coralina) no varía demasiado en el tiempo, pero si el crecimento es principalmente lateral, el tejido vivo tiene un aumento sensible. Esto significa que la extensión superficial de un arrecife puede tener mayor relación con la biomasa y la productividad secundaria de los corales (Kinsey, 1983), que el desarrollo de estructuras físicas de altura considerable.

A partir de los datos sobre el tamaño de la sección viva y de otras observaciones, se puede plantear un modelo sobre el modo de desarrollo de *P. verrucosa*, el cual puede extenderse hacia las colonias de otras especies similares y ayudar a explicar el porqué las colonias vivas de los corales ramificados tienden a ser pequeñas.

El modelo inicia con la reproducción de *Pocillopora* (o cualquier otra especie de coral ramificado) por medios larvales. Una vez fija la plánula, comienza a desarrollarse la colonia, primero, lateralmente y después, verticalmente sobre el sustrato. Al principio, no hay diferencia sensible entre los diámetros y la altura de la colonia, muy posiblemente porque ésta

funciona como una unidad morfológica, alimenticia e incluso, reproductiva, la cual repara los daños en sus partes por medio de la translocación de metabolitos (Loya, 1976a; Rinkevich y Loya, 1989).

La simetría colonial de *Pocillopora* tiende a conservarse hasta que el coral alcanza una edad de 3 a 4 años y una talla mayor de 11 cm. En ese momento, por razones fisiológicas (e. g. falta de luz) o físicas (e. g. depredación, sedimentación), el tejido vivo deja de llegar a la base del corallum y la bioerosión comienza o se acelera. El coral sigue desarrollándose y el área de tejido vivo sobre las ramas se mantiene constante, pero la falta de conexión del tejido en la base de la colonia hace que el crecimiento deje de ser armonioso y comienzan a presentarse diferencias en las dimensiones de crecimiento de la colonia, tanto por la falta de coordinación en el desarrollo, como por la mayor frecuencia de eventos de fragmentación.

Para el presente estudio, se estimó la abundancia total de colonias. Este cálculo presenta varios inconvenientes. Cuando las colonias están formando parte de la estructura arrecifal (cobertura de coral > 50%), es difícil definir sus dimensiones y por lo mismo, esas colonias no fueron incluídas en el análisis de tallas, a pesar de su abundancia. Otro problema es la heterogeneidad morfológica colonial, ya que en ocasiones llega a ser difícil determinar los límites de los individuos. También es inexacto el considerar que las colonias se distribuyen homogéneamente en el arrecife. Los problemas para estimar tamaños poblacionales de especies en la naturaleza son comunes (Ricker, 1975; Sale, 1980) y las estimaciones se han tomado como válidas hasta que otra técnica mejor se encuentre.

El número de colonias ha sido empleado para calcular índices comunitarios como la diversidad o uniformidad y los valores resultantes han sido similares a los obtenidos a partir

de la cobertura coralina (Burns, 1985; Tribble y Randall, 1986; Tomascik y Sander, 1987). El cálculo de índices de diversidad en comunidades de organismos modulares presenta una dificultad conceptual en base a la definición de "individuo" (Hughes *et al.*, 1992). Un análisis de diversidad basado en número de colonias, toma a todas como animales discretos y equivalentes ecológicos, lo cual es equívoco. La importancia de las especies en el sistema se ve mejor reflejada con índices que trabajen a partir de coberturas, porque la cobertura provee de una mejor estimación de la superficie real que los pólipos presentan y por lo mismo, de la abundancia de las especies (en tejido vivo y estructura física).

El número de colonias de una especie es determinante para estimar índices como el tamaño efectivo de la población (Maynard Smith, 1989). Este se refiere al número de genotipos disponibles en el deme y es un estimador indirecto de su nivel de variabilidad genética. Normalmente, el tamaño poblacional efectivo solo depende de la proporción local de sexos de una especie, pero en organismos modulares, la fragmentación también influye en su cálculo. Esto ocurre porque cada fragmento es genéticamente idéntico a la colonia que lo produjo (Hughes et al., 1992). En corales, Stoddart (1984) estimó la población efectiva de *Pocillopora verrucosa* (a partir de análisis electroforéticos) y dedujo que en base a la extensiva fragmentación, el número de genotipos reales y el tamaño poblacional efectivo son mucho menores al número total de colonias encontradas en la población.

A partir de la abundancia de colonias por hectárea en Cabo Pulmo, pueden hacerse estimaciones sobre el posible tamaño efectivo de las poblaciones de las tres especies. Pocillopora verrucosa y Pavona gigantea son especies hermafroditas (Wellington y Glynn, 1983; Glynn et al., 1991), por lo que su proporción de sexos es 1:1. Se esperaría que la población efectiva de *P. verrucosa* fuera notablemente mayora la de *P. gigantea*, sin embargo, debido a la elevada incidencia de fragmentación en la primera especie, el tamaño poblacional efectivo estimado de ambos corales es similar (Tabla XXII).

Tabla XXII. Estimación del tamaño poblacional efectivo (Ne) de las tres especies de coral estudiadas en el arrecife de Cabo Pulmo. La fragmentación se estimó en base a observaciones de campo y se redondeó a un 10% en Porites panamensis y Pavona gigantea y un 50% en Pocillopora verrucosa. El área arrecifal total se tomó como 100 hectáreas.

ESPECIE	N/ha	FRAGMENTOS	Ne
P. panamensis (prop. de sexos 1:1)	43,000	4,300	3,870,000
P.panamensis (prop. de sexos 1:10)			1,279,279
P. gigantea	5,300	530	477,000
P. verrucosa	13,000	6,500	650,000

No hay datos sobre la estrategia reproductiva de *Porites panamensis*. Todas las especies de la Familia Poritidae que han sido investigadas en el Pacífico son gonocóricas, pero otras, estudiadas en el Atlántico, son hermafroditas (Harrison y Wallace, 1990; Richmond y Hunter, 1990). Esta diferencia y la posibilidad de que *P. panamensis* sea una especie de ancestros del Atlántico (Reyes Bonilla, en prensa a), dificulta proponer *a priori* qué tipo de características sexuales presenta. La frecuencia de fragmentación en colonias de esta especie es mínima, debido a su morfología.

Las conclusiones que se pueden lograr varían según el tipo de sistema de reproducción de *Porites*. Si la especie es hermafrodita, el tamaño poblacional efectivo es igual al número de colonias, restando aquellas que se originaron por fragmentos. Si *P. panamensis* es gonocórica, el tamaño poblacional efectivo depende de la proporción local de sexos. La proporción de sexos en *Porites* spp. varía de 1:1 hasta 1:10 (Harrison y Wallace, 1990) y a mayor discrepancia en la proporción, menor es el tamaño efectivo de la población. Aún en un escenario poco favorable en relación a la proporción de sexos, el tamaño poblacional efectivo de las especies estudiadas parece ser alto (Tabla XXII), indicando que potencialmente, el nivel de variabilidad genética de las poblaciones les permite ser suficientemente resistentes a las presiones selectivas.

El análisis demográfico aplicado en la presente investigación, partió de la estimación de los histogramas de tallas de las especies. Estos se hicieron en base a la altura, porque los diámetros presentan mucha variabilidad. En las tres especies, las tallas más pequeñas no fueron censadas adecuadamente durante el trabajo de campo. Este problema es común en este tipo de análisis, debido a que hay límites en la capacidad de detección de los juveniles en las poblaciones (Dodge y Vasinys, 1977; Babcock, 1988). En el caso particular del estudio realizado en Cabo Pulmo, la "luz de malla" era el alcance de detección de mi ojo, ya que la mayoría de las mediciones las hice personalmente. En todos los casos, debido a que la selección de las colonias a medir no era sistemática, sino en base a la detección previa de las mismas, mi dificultad para ver objetos a distancia tuvo que ver mucho para explicar el sesgo de las tallas medidas.

Los parámetros poblacionales básicos de las especies estudiadas en Cabo Pulmo se obtuvieron a partir de la aplicación del modelo de Grigg. Este modelo tiene varias consideraciones, las cuales se cumplen en su mayoría en las especies estudiadas en Pulmo. Primero, supone que las especies se reproducen una vez al año. Esto está demostrado para *Pavona gigantea y Pocillopora verrucosa = P. elegans* en América Central (Wellington y Glynn, 1983; Glynn *et al.*, 1991) y para la mayoría de especies del mundo (Harrison *et al.*, 1984; Szamant, 1986). En segundo lugar, se basa en que las especies tienen una curva de supervivencia del tipo III, donde hay alta frecuencia de mortalidad juvenil y baja frecuencia de mortalidad de adultos. Esta característica es ubicua en la Clase Scleractinia (Hughes *et al.*, 1992). La tercera consideración es que la tasa de mortalidad entre los grupos de edades es

constante. Esto puede ser un problema, porque se sabe que las tasas de mortalidad varían en función a la edad del coral (Hughes, 1984; Babcock, 1985). No obstante, la suposición se considera como normal en estudios de estructura de poblaciones animales.

Para la aplicación del modelo mencionado, es necesaria la estimación correcta de las tasas de crecimiento de las especies y las edades de las colonias. Muchos autores, que han hecho investigación sobre estructura de poblaciones de corales hermatípicos, han usado los diámetros para el cálculo del crecimiento y la edad (Kissling, 1975; Hughes, 1984; Grigg, 1984; Ross, 1984). Los ejes horizontales de medición son malos estimadores de la edad de un coral (Hughes y Jackson, 1980), por lo que es preferible utilizar la altura en estos casos (Dodge y Vasinys, 1977; Grigg 1988b).

Las tasas de crecimiento vertical de *Pavona gigantea* y *Pocillopora verrucosa* = *P*. elegans en América Central, son de entre 7 a 20 mm y de 19 a 39 mm anuales, respectivamente (Wellington, 1982b; Glynn y Wellington, 1983; Glynn et al., 1983; Guzmán y Cortés, 1989b). La tasa de crecimiento de *Porites panamensis* fué estimada en 3 mm/año en Panamá, a partir de colonias rodantes (Glynn, 1974b). Esta es una fuerte subestimación, debido a que los coralites sufren abrasión durante el transporte y depredación por peces.

Los datos de Bahía de La Paz muestran que *Pocillopora verrucosa* crece de 33 a 55 mm anuales (promedio 41.4) y *Porites panamensis* de 6 a 18 mm anuales (promedio 12.6). La medición con alizarina duró de 70 a 140 días, segun la colonia, entre Marzo y Agosto de 1992. En esa temporada, la temperatura superficial del mar está elevándose continuamente en todo el Golfo (Robinson, 1973), por lo que la tasa encontrada es una sobreestimación, ya que en invierno los corales crecen menos al disminuír la temperatura (Buddenmeier y Kinzie, 1976;

Glynn, 1977). Las condiciones meteorológicas no permitieron el rescate de las colonias marcadas en Cabo Pulmo, pero dado que las diferencias en las tasas de crecimiento son ligeras entre La Paz (24° N) y Panamá (5° N), es poco factible que entre Pulmo y La Paz sean extremas. La tasa de crecimiento de *Pavona gigantea* en Pulmo es de 8 mm anuales (Hernández Cortés, 1988), por lo que el valor utilizado para calcular la edad a partir de la talla (1 cm de altura = un año de crecimiento) es confiable. Hay que considerar además, que la edad se calculó a partir de la medición de colonias con una precisión 1 cm. Así, si el coral hubiera tenido una tasa de crecimiento entre 0 y 1.5 cm anuales, el intervalo hubiera sido usado como el crecimiento de un año. Esta cifra incluye tanto las tasas de crecimiento encontradas en Pulmo como las de América Central. Es obvio que una estimación más fina de la tasa de crecimiento debe mejorar los resultados obtenidos del modelo.

La edad propuesta de primera reproducción en las tres especies (3 años), se obtuvo a partir de las estimaciones de Connell (1973). En realidad, la edad de madurez varia considerablemente entre especies (Babcock, 1988; Harrison y Wallace, 1990), pero la necesidad de que el coral alcance una talla mínima antes de reproducirse está comprobada (Kojis y Quinn, 1985; Szamant, 1991). No hay datos específicos de la edad de madurez de *Porites panamensis* o *Pavona gigantea*, pero el promedio del diámetro necesario para la reproducción en los porítidos es de 28 cm, equivalentes a 2.6 cm de altura en *P. panamensis* (según la ecuación de regresión obtenida entre el diámetro mayor y la altura de las colonias de Pulmo). Para los agarícidos es de entre 2 a 5 años (Harrison y Wallace, 1990). Segun Stimson (1978), *Pocillopora verrucosa* en Hawaii se reproduce inicialmente a un diámetro de 6 cm, equivalente a 1.7 años en aquella localidad. Según la ecuación de regresión calculada

a partir de los datos de Pulmo, ese diámetro equivale a una altura de 5.1 cm y entre 2 y 3 años de edad. En concreto, la estimación de tres años como edad de primera reproducción es cercana a la realidad.

El modelo de Grigg es una excelente herramienta para el trabajo a corto plazo; es fácil de aplicar y entender y arroja información rápida y confiable. Solo presenta una dificultad. Se ha demostrado que la tasa de mortalidad de una especie varía según la edad. El modelo que se ha utilizado y que exitosamente ha evitado este problema es el de matrices de transición (Hughes, 1984; Done, 1987, 1988). Si bien es el mejor modelo existente, presenta el problema que los datos necesarios para su aplicación deben ser obtenidos a escalas de tiempo largas, incluso de lustros o décadas (Hughes y Jackson, 1985; Hughes y Connell, 1987), lo cual es inapropiado cuando se requiere rapidez en el estudio.

Los coeficientes de regresión del modelo fueron muy altos, por lo que deben representar adecuadamente el valor real de la tasa de mortalidad de las poblaciones. En las tres ecuaciones, la ordenada al origen no indica el reclutamiento real de la población debido a que el punto de intersección de la curva con el eje Y se obtiene a partir de un número limitado de colonias. A pesar de ésto, la pendiente de la recta, la cual representa la tasa de mortalidad, teóricamente no se vé afectada.

La pendiente de las rectas es mucho mayor en *Porites panamensis*, por lo que la tasa de mortalidad de esta especie también debe ser mayor. El valor de 12.5% anual de mortalidad implica reducciones rápidas en la poblacion, como lo muestra la Fig. 29. Este es un resultado inesperado, ya que en teoría, los corales masivos tienen bajas tasas de mortalidad y natalidad y son longevos, por lo que se les catalogaría como organismos "K". Por el contrario, los corales

ramificados tienen tendencias "r"; son muy prolíficos y colonizan rápidamente los espacios libres, pero sus tasas de mortalidad son altas (Loya, 1976b; Highsmith, 1982; Richmond, 1985). El patrón teórico se cumple entre *Pavona gigantea* y *Pocillopora verrucosa*, pero al parecer, *P. panamensis* es un coral masivo que podria calificarse como estratrega "r".

Estimaciones directas de las tasas de mortalidad de corales muestran que éstas son muy altas en los juveniles de la población (> 95%) y que posteriormente se hacen constantes a valores de casi cero (Sato, 1985; Babcock, 1985, 1988; Hughes y Connell, 1987). En modelos de estructura de poblaciones, las tasas de mortalidad promedio, estimadas o supuestas, varían entre el 6 y 34% (Ross, 1984; Grigg, 1984, 1988b; Done, 1987, 1988). La tasa de mortalidad calculada para *Pavona gigantea* es la primera conocida para un agarícido del Pacífico oriental. Las tasas de mortalidad de porítidos son de entre 10 y 30% (Done, 1987, 1988), por lo que el 13% de mortalidad anual en *Porites panamensis* está dentro de lo esperado. Para *Pocillopora verrucosa*, la tasa de mortalidad en Filipinas es del 34%, según el modelo de Grigg (Grigg, 1984; Ross, 1984). La diferencia con lo encontrado en Pulmo es notable, porque se supondría que las condiciones en el Pacífico oriental son comparativamente malas para el desarrollo de los corales.

El reclutamiento coralino es un término difícil de emplear. No hay definiciones explícitas, pero en general, los "reclutas" son las colonias juveniles encontradas en el arrecife, según la fineza del sistema de detección (Harrison y Wallace, 1990). Las estimaciones de reclutamiento coralino se hicieron en base a considerar un equilibrio en las poblaciones, el cual debe ocurrir a escala de lustros, debido a que no se han presentado mortalidades masivas en Pulmo en esos años y a que los corales son organismos longevos. Varios autores han

afirmado que el reclutamiento en el Pacífico oriental es muy bajo (Birkeland, 1977; Richmond, 1985; Guzmán Espinal, 1986). Los dos primeros estudios no especifican el área que cubrieron los sustratos experimentales, una condición base para la detección de los juveniles (Bak y Luckhurst, 1980). Guzmán Espinal (1986) utilizó un área de reclutamiento menor a 1 m² y no detectó ninguna colonia nueva. Considerando que en Cabo Pulmo, de las tres especies se recluta un total estimado de 0.71 larvas/m²/año, es decir, una larva/1.41 m²/año, no es raro que debido a tan poca área de muestreo no hayan sido registrados juveniles.

El reclutamiento estimado en Cabo Pulmo es bajo comparado con el de algunas zonas coralinas, pero alto en relación a otras (Birkeland *et al.*, 1981; Fisk y Harriott, 1990). Clarificar la precisión de la estimación de reclutamiento aquí realizada, requerirá de estudios mucho más profundos y largos, sobre todo porque el reclutamiento en un mismo sitio, pero en diferentes años, puede cambiar en órdenes de magnitud (Wallace, 1985; Harrison y Wallace, 1990). En base al gran número de colonias por hectárea, es muy probable que el arrecife de Cabo Pulmo se autosiembre de larvas, pero por la corta distancia entre Pulmo y otras localidades y por la velocidad de las corrientes en la boca del Golfo, es casi seguro que las poblaciones coralinas del arrecife reciban frecuentemente inmigrantes en forma de plánulas o de colonias transportadas por otros medios (maderos, cocos, etc.; Jokiel, 1990).

Las estimaciones de la duración de la cohorte de las especies trabajadas arrojan valores de entre 70 y 120 años. Los corales son animales muy longevos en virtud a que la modularidad, fragmentación y envejecimiento lento hacen que el riesgo de muerte de una colonia se vea disminuído al ser dividido entre el número de módulos presentes (Potts, 1983; Hughes et al., 1992). Lo importante de la longevidad coralina, es que las tasas de evolución de estas especies

son lentas, debido a que los genotipos son muy durables y aportan descendientes a la población por mucho tiempo (Potts, 1983, 1985). Por esta causa, en corales hermatípicos el "tiempo de generación" está referido al tiempo que tardan en desaparecer todos los miembros de una cohorte cualquiera (Potts, 1984). La tasa de evolución de las especies es una función casi directa del número de generaciones que transcurran en cierto tiempo. Potts (1985) apuntó que son necesarias más de 100 generaciones para limitar la compatibilidad de la poza genética de una población, es decir, especiarse. El nivel del mar actual se alcanzó hace solo 5,500 años en el Pacífico (Clark et al., 1978; Pirazzoli y Montaggioni, 1988; Pirazzoli et al., 1988). Considerando la duración de las cohortes, puede calcularse que en ese tiempo se han producido 45 generaciones de *Pavona gigantea*, 60 de *Pocillopora verrucosa* y 75 de *Porites panamensis*, por lo que hablar de "especiación" aún es muy prematuro, más tomando en cuenta el probable y continuo flujo de larvas en el Golfo, que homogeniza la poza genética en la región (Reyes Bonilla, 1990). Lo que sí es posible, es que habiendo pasado ese número de generaciones ya puedan ser detectables algunas adaptaciones locales en las poblaciones.

La última parte de este trabajo hizo referencia al éxito reproductivo de las especies estudiadas a diferentes edades. No se realizó el cálculo para *Pocillopora verrucosa* porque no se encontró una forma adecuada de estimar la superficie de las colonias y de ahí, la del tejido vivo.

Uno de los dos puntos más relevantes de los resultados obtenidos, es que las colonias jóvenes son las que aportan el mayor numero de reclutas a la población (Tablas XIII y XIV), coincidente con otros estudios (Babcock, 1984; Potts et al., 1985). El grupo de edades entre 3 y 14 años produce el 89% del total de reclutas en *Porites panamensis* y el 62% en *Pavona* 

gigantea. Esto es de esperarse, dado que son los grupos más abundantes en la población.

El segundo aspecto importante es que las colonias de edades mayores son las que tienen la mayor probabilidad de reproducirse anualmente (Fig. 30a, b). La razón de ello es que esas colonias representan la mayor parte del tejido vivo de la población y por lo tanto, producen más gametos, aumentando la posibilidad de que sus genes se conserven. Además, tienden a ser más fecundas por unidad de área (Chornesky y Peters, 1987; Babcock, 1988; Harrison y Wallace, 1990; Szamant, 1991). Lo encontrado en Cabo Pulmo sirve para mostrar que el patrón se repite continuamente en corales masivos y foliosos de diferentes regiones geográficas y que puede ser una generalidad en escleractínidos.

Las curvas de probabilidad de descendencia no son tan exactas como pudiera esperarse, sobre todo en su parte final. Es improbable que en realidad descienda la posibilidad de reproducción de los corales a cierta edad, debido a que está en función directa del área. La explicación de lo ocurrido es que los puntos que señalan disminución deben ser artificios del muestreo. Solo hubo una colonia de *Porites panamensis* que midió entre 21 y 23 cm y una entre 27 y 29 cm de altura (Fig. 28a). El área de la de edad menor era más grande que la de la otra, por lo que la estimación de probabilidad de reproducción se vió disminuída. Algo similar ocurrió en *Pavona gigantea* (Fig. 28b). Es de esperarse que un mayor esfuerzo de muestreo afine estos problemas y arroje más datos para un mejor entendimiento.

## **V CONCLUSIONES**

- 1) La comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo está constituída de 10 especies, pertenecientes a 5 géneros. La especie dominante en abundancia es *Pocillopora verrucosa*.
- 2) El arrecife coralino cubre el 30% del fondo de la bahía entre profundidades de 0 a 18 m. Debido a su tamaño y a la abundanneia de coral, Cabo Pulmo es en la actualidad el arrecife más importante en el Pacífico Oriental Tropical (registrado en la literatura especializada), no obstante ser el más septentrional. La cobertura coralina está concentrada en la zona central y más somera del arrecife, quizá por un efecto sinérgico de las buenas condiciones actuales para el desarrollo en esa zona y porque el arrecife debe haber comenzado ahí su crecimiento luego de la última transgresión de nivel del mar. Posteriormente, la zona coralina ha ido extendiendo su cobertura hacia los extremos de la bahía y hacia zonas profundas en base al reclutamiento larval y a la fragmentación.
- 3) A partir de los índices empleados para describir la comunidad (diversidad, uniformidad y riqueza de especies), no se detectó diferencia significativa entre las barras y zonas del arrecife, por lo que la comunidad coralina debe ser considerada como homogénea desde el punto de vista biótico. Tampoco fué aparente ningún tipo de zonación en el arrecife.
- 4) La baja abundancia poblacional y el poco efecto destructivo que los tres depredadores estudiados (Eucidaris thouarsii, Acanthaster planci y Arothron meleagris) ejercen sobre los corales, indica que la depredación no determina la estructura de la comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo. En comparación, los factores abióticos (temperatura, luz incidente, profundidad, sedimentación) tienen mayor influencia sobre el desarrollo coralino.

- 5) En Cabo Pulmo, *Porites panamensis* es más abundante en número de colonias que *Pocillopora verrucosa* y *Pavona gigantea*. Aún tomando en cuenta los efectos de la fragmentación y de la estrategia sexual, las tres especies deben tener un tamaño poblacional efectivo alto y suficiente variabilidad genética para resistir las presiones naturales de selección.
- 6) Según los datos obtenidos a partir de la aplicación del Modelo de Grigg y al considerar que las poblaciones están en equilibrio, la tasa de mortalidad y reclutamiento de *Porites panamensis* es la más alta de las tres especies estudiadas, seguida por la de *Pocillopora verrucosa* y la de *Pavona gigantea*. *P. panamensis* se comporta como una especie "r", muy fecunda y con alta tasa de mortalidad, contrario a lo esperado en base a su morfología.
- 7) Las colonias más jóvenes y pequeñas de *Porites panamensis* y de *Pavona gigantea* aportan la mayor parte de los reclutas a sus respectivas poblaciones, pero las colonias más grandes y viejas tienen un mayor éxito reproductivo individual en base a que al tener mayor superficie, generan un mayor número de gametos al año.
- 8) La longitud de la sección de tejido vivo en *Pocillopora verrucosa* es casi constante y es independiente de las dimensiones de la colonia. Esto indica que si el arrecife está desarrollándose horizontalmente, la biomasa coralina también es incrementada.

## LITERATURA CITADA

- Almenara, S., J.F. Castellanos, J. Ketchum y L.G. López Lemus. 1990. Establecimiento del parque marino nacional "Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S"; exposición de motivos. Res. I Cong. Nac. Areas Nat. Proteg. E.N.E.P., Iztacala, México, D.F. p. 76.
- Almenara Roldán, S.C., G. Anaya Reyna, J.F. Castellanos Avila y J.T. Ketchum Mejía. 1992. Comparación de la riqueza y abundancia de especies de peces entre dos comunidades del arrecife coralino de Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S., con énfasis en los parámetros oceanográficos que los afectan. Res. IX Symp. Int. Biol. Mar. U.A.B.C.S., La Paz, B.C.S. p. 67.
- Alvarez Borrego, S. 1983. Gulf of California. p. 427-449. En: Estuaries and enclosed seas (B.H. Ketchum ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Anaya Reyna, G. y O. Arizpe Covarrubias. 1992a. Conservación de áreas coralinas: una propuesta metodológica para los procesos de planeación. Res. IX Cong. Int. Biol. Mar., U.A.B.C.S., La Paz, B.C.S. p. 53.
- Anaya Reyna, G. y O. Arizpe Covarrubias. 1992b. Conservación del arrecife coralino de Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S., México. Res. IV Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. U.A.B.C/I.I.O., Ensenada, B.C. Resumen 60.
- Anónimo. 1979. Atlas de huracanes en el Océano Pacífico y en el Océano Atlántico. S.P.P., Coord. Gral. Sist. Nac. Inf. 49 p.
- Anónimo, 1988. Coral reefs of the world. Vol. 1. Atlantic and Eastern Pacific. International Union for the Conservation of Nature publications. Cambridge, U.K. 373 p.

- Arizpe, O. y F. Alvarez. 1987. Distribución y abundancia de los corales del arrecife coralino de Cabo Pulmo, B.C.S.. Res. VII Cong. Nac. Oceanog. Ensenada, B.C. Instituto Nacional de la Pesca. p. 102.
- Arizpe, O., F. Alvarez, H. Reyes y F. Sinsel. 1988a. Distribución, abundancia y diversidad de la fauna macrobentónica del arrecife coralino de Cabo Pulmo, B.C.S. Res. I. Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. C.I.C.T.U.S., Hermosillo, Son. Sin paginación.
- Arizpe, O., F. Alvarez y C. Molina. 1988b. Macrobentos de la zona rocosa de La Paz, B.C.S.. Res. I Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. C.I.C.T.U.S., Hermosillo, Son. Sin paginación.
- Babcock, R.C. 1984. Reproduction and distribution of two species of *Goniastrea* (Scleractinia) from the Great Barrier Reef province. Coral Reefs 2: 187-195.
- Babcock, R.C. 1985. Growth and mortality in juvenile corals (*Goniastrea, Platygyra* and *Acropora*): the first year. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 4: 355-360.
- Babcock, R.C. 1988. Age- structure, survivorship and fecundity in populations of massive corals. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 2: 625-633.
- Barham, C.G., R.W. Gowdy y F.G. Wolfson. 1973. *Acanthaster* (Echinodermata: Asteroidea) in the Gulf of California. Fish. Bull. 71: 922-942.
- Bak, R.P.M. y B.E. Luckhurst. 1980. Constancy and change in coral reef habitats along depth gradients at Curacao. Oecologia 47: 145-155.
- Bastida Zavala, J.R. 1991. Previous list of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Cabo Pulmo- Los Frailes reef, B.C.S. Bull. Mar. Sci. 48: 584.

- Bastida Zavala, J.R. en prensa. Poliquetos del arrecife de Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S. Rev. Inv. Cient. U.A.B.C.S..
- Bastida Zavala, J.R., A. Cruz Marín, F. González Díaz, M.P. Hernández Cortés y J. Ketchum Mejía. 1988. Estudio preliminar de organismos perforadores y fauna asociada al coral Pocillopora elegans Dana, en el arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S. Res. I. Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. C.I.C.T.U.S., Hermosillo, Son. Sin paginación.
- Bermúdez Almada, B. y G. García Laguna. 1985. Hábitos alimenticios de peces de arrecife en la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.. 259 p.
- Bermúdez Almada, B. y A. Villarreal Cavazos. 1988. Distribución y diversidad de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S. Res. I Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. C.I.C.T.U.S., Hermosillo, Son. Sin paginación.
- Birkeland, C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami 1: 15-21.
- Birkeland, C. 1988. Geographic comparisons of coral-reef community processes. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 1: 211-220.
- Birkeland, C., D. Rowley y R.H. Randall. 1981. Coral recruitment patterns at Guam. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 2: 339-344.
- Birkeland, C., D.L. Meyer, J.P. Stames y C.L. Buford. 1975. Subtidal communities of Malpelo Island. Smiths. Cont. Zool. 176: 55-68.

- Bradbury, R.H. y P.C. Young. 1981. The race and the swift revisited or, is aggression between corals important?. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 2: 351-356.
- Brown, B.E. y L.S. Howard. 1985. Assessing the effect of "stress" on reef corals. Adv. Mar. Biol. 22: 1-63.
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. W.C. Brown., Iowa. 248 p.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. Univ. of Arizona Press., Tucson. 513 p.
- Brusca, R.C. y D.A. Thomson. 1975. Pulmo reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. Ciencias Marinas 1: 37-53.
- Brusca, R.C. y B.R. Wallerstein. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow-water zoogeography of the area. Bull. Biol. Soc. Wash. 3: 67-105.
- Buddenmeier, R.W. y S.V. Smith. 1988. Coral growth in an era of rapidly rising sea level. Predictions and suggestions for long-term research. Coral Reefs 7: 51-56.
- Buddenmeier, R.W. y R. Kinzie. 1976. Coral growth. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 14: 184-225.
- Burns, T.P. 1985. Hard- coral distribution and cold- water disturbances in South Florida: variation with depth and location. Coral Reefs 4: 117-124.
- Buss, L.W. 1988. The evolution of individuality. Cambridge Univ. Press. 201 p.

- Buss, L.W. 1990. Competition within and between encrusting clonal invertebrates. TREE 5: 352-356.
- Buss, L.W. y J.B.C. Jackson, 1979. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. Am. Nat. 113: 223-234.
- Calderón Aguilera, L.E. 1992. ¿Sirven para algo los estudios de impacto ambiental?. Com. Acad. C.I.C.E.S.E. Ser. Ecología. CTECD 9201. 10 p.
- Carriquiry, J.D., M.J. Risk y H.P. Schwarcz. 1988. Timing and temperature record from stable isotopes of the 1982-1983 El Niño warming event in eastern Pacific corals. Palaios 3: 359-364.
- Castañares, L.G. y L.A. Soto. 1982. Estudios sobre los corales escleractínidos hermatípicos de la costa noreste de Yucatán, México. Parte 1. Sinopsis taxonómica de 38 especies (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). An. Inst. Cienc. Mar. Limn. U.N.A.M. 9: 295-344.
- Castellanos Avila, J.F, J.T. Ketchum Mejía y S.C. Almenara Roldán. 1992. Los equinodermos (Clase Asteroidea, Echinoidea y Holoturoidea (sic)) y Esclaractínidos (Orden: Scleractinia) de la Isla Socorro, Archipiélago de las Revillagigedo, México. Res. IX Cong. Int. Biol. Mar. U.A.B.C.S., La Paz, B.C.S. p. 51.
- Chave, K.E., S.V. Smith y K.J. Roy. 1972. Carbonate production by coral reefs. Mar. Geol. 12: 123-140.
- Chesher, R.H. 1969. Destruction of Pacific corals by the sea star Acanthaster planci. Science 165: 280-283.

- Chornesky, E.A. 1989. Repeated reversals during spatial competition between corals. Ecology 70: 843-855.
- Chornesky, E.A. y E.C. Peters. 1987. Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. Biol. Bull. 172: 161-177.
- Clark, J.A., W.E. Farrell y W.R. Peltier. 1978. Global changes in postglacial sea level: a numerical calculation. Quat. Res. 9: 265-287.
- Comas Rodríguez, O. y A. Pérez Rojas. 1991. Geoestructura y fisiografía en el desarrollo de las comunidades coralinas de Bahía de Huatulco, Oaxaca, México. Res. IV Cong. Latinoam. Cienc. del Mar. Asoc. Latinoam. Invest. Cienc. del Mar. Univ. Católica del Norte, Coquimbo, Chile. p. 127.
- Connell, J.H. 1973. Population ecology of reef-building corals, p. 205-245. En: Biology and Geology of coral reefs. Vol. II. Biology 1. (O.A. Jones y R. Endean, ed.). Academic Press., New York.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- Correa Sandoval, F. 1991. Catálogo y bibliografía de los cangrejos (Brachyura) del Golfo de California. Com. Acad. C.I.C.E.S.E. Ser. Acuicultura. CIACO 9001. 117 p.
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. Atoll. Res. Bull. 344: 1-37.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. Rev. Biol. Trop. 40: 19-26.

- Cortés, J.N. y M.M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacifico de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 33: 197-202.
- Dana, T.F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. Mar. Biol. 33: 355-374.
- Dana, T. y A. Wolfson. 1970. Eastern Pacific crown- of- thorns starfish populations in the lower Gulf of California. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 16: 83-90.
- Day, R.W. y G.P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecol. Monog. 59: 433-463.
- De Alba, C. 1978. Predación (sic) de coral por la estrella de mar corona de espinas Acanthaster planci (Gray) en el área de Bahía de La Paz. Mem. I Symp. Biol. Mar. U.A.B.C.S. (C.de Alba Pérez, ed.). p.45-51
- Dodge, R.E. y J.R. Vasinys. 1977. Coral populations and growth patterns: response to sedimentation and turbidity associated with dredging. J. Mar. Res. 35: 715-731.
- Doherty, P.J. y J. Davidson. 1988. Monitoring the distribution and abundance of juvenile Acanthaster planci in the central Great Barrier Reef. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 2: 131-136.
- Done, T.J. 1987. Simulation of the effects of *Acanthaster planci* on the population structure of massive corals in the genus *Porites*: evidence of population resilence?. Coral Reefs 6: 75-90.

- Done, T.J. 1988. Simulation of recovery of pre- disturbance size structure in populations of *Porites* spp. damaged by the crown of thorns starfish *Acanthaster planci*. Mar. Biol. 100: 51-61.
- Done, T.J. 1992. Effects of tropical cyclone waves on ecological and geomorphological structures on the Great Barrier Reef. Cont. Shelf Res. 112: 859-872.
- Durham, J.W. 1947. Corals form the Gulf of California and the north Pacific coast of America. Geol. Soc. Am. Mem. 20. 46 p.
- Durham, J.W. y J.L. Barnard. 1952. Stony corals of the eastern Pacific collected by the Velero III and Velero IV. Allan Hancock Pac. Exped. 16: 1-110.
- Eakin, C.M. 1987. Damselfishes and their algal lawns: a case of plural mutualism. Symbiosis 4: 275-288.
- Eakin, C.M. 1988. Avoidance of damselfish lawns by the sea urchin *Diadema mexicanum* at Uva Island, Panama. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 2: 21-26.
- Fiedler, D.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA Techn. Rep. NMFS 109. 34 p.
- Fisk, D.A. y V.J. Harriott. 1990. Spatial and temporal variation in coral recruitment on the Great Barrier Reef: implications for dispersal hypothesis. Mar. Biol. 107: 485-490.
- Glynn, P.W. 1973. Acanthaster: effect on coral reef growth in Panama. Science 180: 504-506.
- Glynn, P.W. 1974a. The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the eastern Pacific. Environ. Conserv. 1: 295-304.

- Glynn, P.W. 1974b. Rolling stones among scleractinia: mobile coralliths in the Gulf of Panama. Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Brisbane 2: 183-197.
- Glynn, P.W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. Ecol. Monog. 46: 431-456.
- Glynn, P.W. 1977. Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. J. Mar. Res. 35: 567-585.
- Glynn, P.W. 1981. Acanthaster population regulation by a shrimp and a worm. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 2: 607-612.
- Glynn, P.W. 1982. Coral communities and their modifications relative to past and prospective Central American seaways. Adv. Mar. Biol. 19: 91-132.
- Glynn, P.W. 1983. Crustacean symbionts and the defense of corals: coevolution in the reef?.
  p. 111-178. En: Coevolution. (M.H. Nitecki, ed.). Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Glynn, P.W. 1984. An amphinomid worm predator of the crown- of- thorn sea star and general predation on asteroids in eastern and western Pacific coral reefs. Bull. Mar. Sci. 35: 54-71.
- Glynn, P.W. 1985a. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-83) associated coral mortality in Panama. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 4: 183-188.
- Glynn, P.W. 1985b. El Niño- associated disturbance to coral reefs and post distrubance mortality by *Acanthaster planci*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 295-300.

- Glynn, P.W. 1987. Some ecological consequences of coral- crustacean guard mutualism in the Indian and Pacific oceans. Symbiosis 4: 301-324.
- Glynn, P.W. 1988a. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. Galaxea 7: 129-160.
- Glynn, P.W. 1988b. El Niño- Southern oscillation 1982-1983: nearshore population, community and ecosystem responses. Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 309-345.
- Glynn, P.W. 1990. Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. p. 55-126. En: Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation (P.W. Glynn, ed.). Elsevier Oceanographic Series, No. 52, Amsterdam.
- Glynn, P.W. y M.W. Colgan. 1988. Defense of corals and enhancement of corals diversity by terrritorial damselfishes. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 2: 157-163.
- Glynn, P.W. y I.G. McIntyre. 1977. Growth rate and age of coral reefs on the Pacific coast of Panama. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami 2: 251-259.
- Glynn, P.W. y G.M. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galapagos Islands. Univ. of California Press, Berkeley. 330 p.
- Glynn, P.W., E.M. Druffel y R.B. Dunbar. 1983. A dead Central American coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. J. Mar. Res. 41: 605-637
- Glynn, P.W., R.H. Stewart y J.E. Mc. Cosker. 1972. Pacific coral reefs of Pamamá: structure, distribution and predators. Geol. Rndsch. 61: 483-519.

- Glynn, P.W., H. Von Prahl y F. Guhl. 1982. Coral reefs of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development. An. Inv. Mar. Punta del Betín 12: 185-214.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington y C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galapagos: limitation by sea urchins. Science 203: 47-49.
- Glynn, P.W., J. Cortés, H.M. Guzmán y R.H. Richmond. 1988. El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 3: 237-243.
- Glynn, P.W., N.J. Gassman, C.M. Eakin, J. Cortés, D.B. Smith y H.M. Guzmán. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands. Mar. Biol. 109: 355-368.
- González Yoval, P., S. Hermosillo Marina y L.G. García del Valle. 1992. Efectos del eclipse del 11 de Julio de 1992 en la abundancia y distribución vertical del zooplancton en Bahía Pulmo, B.C.S., México. Res. IX Cong. Nac. Oceanog. Inst. Tecn. del Mar, Veracruz, Ver. p. 177.
- Goreau, N.I., T.J. Goreau y R.L Hayes. 1981. Settling, survivorship and spatial aggregation in planulae and juveniles of the coral *Porites porites*. Bull. Mar. Sci. 31: 424-435.
- Grigg, R.W. 1981. Coral reef development at high latitudes in Hawaii. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 1: 187-193.
- Grigg, R.W. 1984. Resource management of precious corals: a review and application to shallow water reef building corals. P.S.N.Z.I. Mar. Ecol. 5: 57-74.

- Grigg, R.W. 1988a. Paleoceanography of coral reefs in the Hawaiian-Emperor chain. Science 240: 1737-1743.
- Grigg, R.W. 1988b. Recruitment limitation of a deep benthic hard-bottom octocoral population in the Hawaiian islands. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 121-126
- Guzmán Espinal, H.M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de Isla del Caño, Costa Rica y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. 179 p.
- Guzmán, H.M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 36: 191-207.
- Guzmán, H.M. y J. Cortés. 1989a. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. P.S.N.Z.I. Mar. Ecol. 10: 23-41.
- Guzmán, H.M. y J. Cortés. 1989b. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). Bull. Mar. Sci. 44: 1186-1194.
- Guzmán, H.M. y J.D. López. 1991. Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. Rev. Biol. Trop. 39: 203-206.
- Guzmán, H.M. y D.R. Robertson. 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., D.R. Robertson y M.L. Díaz. 1991. Distribución y abundancia de corales en el arrecife del Refugio de Isla Iguana, Pacifico de Panamá. Rev. Biol. Trop. 39: 225-231.

- Guzmán, H.M., J. Cortés, P.W. Glynn y R.H. Richmond. 1990. Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific (Costa Rica and Panama). Mar. Ecol Prog. Ser. 60: 299-303.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, R.H. Richmond y P.W. Glynn. 1987. Efectos de el 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.
- Harrison, P.L. y C.C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. p. 133-207. En: Ecosystems of the world 25. Coral reefs. (Z. Dubinsky, ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Harrison, P.L., R.C. Babcock, G.D. Bull, J.K. Oliver, C.C. Wallace y B.L. Willis. 1984. Mass spawning in tropical reef corals. Science 223: 1186-1189.
- Hatcher, B.G. 1983. Grazing in coral reef ecosystems. p. 164-179. En: Perspectives on coral reefs. (D.J. Barnes, ed.). Aust. Inst. Mar. Sci., Manuka.
- Hatcher, B.G. 1988. Coral reef primary productivity: a beggar's banquet. TREE 3: 106-111.
- Hernández Cortés, M.P. 1988. Análisis del crecimiento en *Pocillopora elegans* para el verano de 1987 en Cabo Pulmo, B.C.S. Res. I Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. C.I.C.T.U.S., Hermosillo, Son. Sin paginación.
- Hiatt, R.W. y D.W. Strasburg. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. Ecol. Monog. 30: 65-127.
- Highsmith, R.C. 1980. Passive colonization and asexual colony multiplication in the massive coral *Porites lutea*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 47: 55-67.

- Highsmith, R.C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 207-226.
- Hoeksema, B.W. 1989. Taxonomy, phylogeny and biogeography of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae). Zool. Verh. Leiden. No. 254, 295 p.
- Horn, H.J. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. Am. Nat. 100: 419-424.
- Hubbard, D.K. y D. Scaturo. 1985. Growth rates of several species of scleractinean (sic) corals from Cane bay and Salt River, St. Croix, U.S.V.I.. Bull. Mar. Sci. 36: 325-338.
- Hughes, T.P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. Am. Nat. 123: 778-795.
- Hughes, T.P. 1987. Skeletal density and growth form of corals. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35: 259-266.
- Hughes, T.P y J.B.C. Jackson. 1980. Do corals lie about their age?. Some demographic consequences of partial mortality, fission and fusion. Science 209: 713-715.
- Hughes, T.P. y J.B.C. Jackson. 1985. Population dynamics and life stories of foliaceous corals. Ecol. Monog. 55: 141-166.
- Hughes, T.P. y J.H. Connell. 1987. Population dynamics based on size or age?. A reef-coral analysis. Am. Nat. 129: 818-829.
- Hughes, T.P., D. Ayre y J.H. Connell. 1992. The evolutionary ecology of corals. TREE 7: 292-295.

- Huston, M.A. 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 149-177.
- Jackson, J.B.C. 1979. Morphological strategies of sessile animals. p. 499-555. En: Biology and systematic of colonial organisms. (G. Larwood y B.R. Rosen ed.). Academic Press, London.
- Jackson, J.B.C. y T.P. Hughes. 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. Am. Sci. 73: 265-274.
- Jokiel, P.W. 1990. Transport of reef corals into the Great Barrier Reef. Nature 347: 66-68.
- Kinsey, D.W. 1983. Standards of performance in coral reef primary production and carbon turnover. p. 209-220. En: Perspectives in coral reefs. (D.J. Barnes, ed.). Aust. Inst. Mar. Sci. Manuka.
- Kissling, D.L. 1975. Population structure characteristics for some paleozoic and modern colonial corals. Mem. Bur. Res. Geol. Min., Paris 89: 497-506.
- Knowlton, N., J.C. Lang, M.C. Rooney y P. Clifford. 1981. Evidence for delayed mortality in hurricane- damaged Jamaican staghorn corals. Nature 294: 251-252.
- Kojis, B.L. y N.J. Quinn. 1985. Puberty in *Goniastrea favulus*, age or size limited?. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 4: 289-293
- Lamberts, A.E. 1978. Coral growth: alizarin method. p. 523-527. En: Coral reefs: research methods. (D.R. Stoddart y R.E. Johannes, ed.). U.N.E.S.C.O., París.

- Lang, J.C. y E.A. Chornesky. 1990. Competition between scleractinian reef- corals a review of mechanisms and effects. p. 209-252. En: Ecosystems of the world 25. Coral Reefs. (Z. Dubinski, ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Larkum, A.W.D. 1983. The primary productivity of plant communities on coral reefs. p. 221-230 En: Perspectives on coral reefs. (D.J. Barnes, ed.). Aust. Inst. Mar. Sci., Manuka.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 13: 213-286.
- Lawrence, J.M. y P.W. Glynn. 1984. Absorption of nutrients from the coral *Pocillopora* damicornis (L.) by the echinoid *Eucidaris thouarsii* (Val.). Comp. Biochem. Physiol. 77A: 111-112.
- Lessios, H.A. 1990. Adaptation and phylogeny as determinants of egg size in echinoderms from the two sides of the Isthmus of Panama. Am. Nat. 135: 1-13.
- Levitan, D.R., M.E. Sewell y F.S. Chia. 1992. How distribution and abundance influences fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. Ecology 73: 248-254.
- Loya, Y. 1976a. Skeletal regeneration in a Red Sea scleractinian coral population. Nature 261: 490-491.
- Loya, Y. 1976b. The scleractinian coral *Stylophora pistillata* is an r-strategist. Nature 259: 478-480.
- Loya, Y. 1978. Plotless and transect methods. p. 197-217. En: Coral reefs: research methods. (D.R. Stoddart y R.E. Johannes. ed.). U.N.E.S.C.O., París.

- Maguire, L.A. y J.W. Porter. 1977. A spatial model of growth and competition strategies in coral communities. Ecol. Modell. 3: 249-275.
- Martínez Olguín, E., L. Segura Vernis y O. Arizpe Covarrubias. 1992. Los foraminíferos recientes del único arrecife coralino del Golfo de California. Res. IV Cong. Asoc. Inv. Mar de Cortés. U.A.B.C./I.I.O., Ensenada, B.C. Resumen 62.
- Maynard Smith, J. 1989. Evolutionary Genetics. Oxford Univ. Press, Oxford. 325 p.
- McIntyre, I.G. y S.V. Smith. 1974. X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. 2nd. Int. Coral Reef Symp., Brisbane 2: 277-287.
- Montgomery, W.L. 1980a. Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 47: 9-24.
- Montgomery, W.L 1980b. The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish Microspathodon dorsalis on algal communities in the Gulf of California. Bull. Mar. Sci. 30: 290-303.
- Moore, R.J. 1989. A hit- and- run vandal: progress in understanding the crown- of- thorns problem. TREE 4: 36-37.
- Moran, P.J. 1986. The Acanthaster phenomenon. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 24: 379-480.
- Moran, P.J. y G. De'ath. 1992. Estimates of the abundance of the crown- of- thorns starfish Acanthaster planci in outbreaking and non- outbreaking populations on reefs within the Great Barrier Reef. Mar. Biol. 113: 509-515.

- Moran, P.J., D.B. Johnson, B.A. Miller- Smith, C.M. Mundy, D.K. Bass, J. Davidson, J.R. Miller y A.A. Thompson. 1989. A guide to the A.I.M.S. manta tow technique. The Crown- of- Thorns study. Aust. Inst. Mar. Sci. 20 p.
- Mortensen, T. 1928. A monograph of the Echinoidea. Vol. I. Cidaridae. C.A. Reitzel, Copenhagen. 551 p.
- Muhs, D.R., T.K. Rockwell y G.L. Kennedy. En prensa. Late Quaternary uplift rates of marine terraces on the Pacific coast of North America, South Oregon to Baja California Sur. Quat. Intern.
- Mundy, C.M. 1990. Field and laboratory investigations of the crown- of- thorns starfish Acanthaster planci. The Crown- of- Thorns study. Aust. Inst. Mar. Sci. 42 p.
- Nienhuis, H.J. 1984. Fitoplancton marino de zonas neríticas y oceánicas de Baja California. Serie Didáctica C.I.C.I.M.A.R. 2: 1-33.
- Palmer, R.H. 1928. Fossil and recient corals and coral reefs of western Mexico. Proc. Am. Philos. Soc., Phil. 67: 21-37.
- Palomares, M.L. y D. Pauly. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 40: 259-273.
- Peet, 1974. The measurement of ecological diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 85-308.
- Phillips, P.C. y M.J. Pérez- Cruet. 1984. A comparative survey of reef fishes in Caribbean and Pacific Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32: 95-102.
- Pichon, M. 1978. Problems of measuring and mapping coral colonies. p. 219-230. En: Coral reefs: research methods. (D.R. Stoddart y R.E. Johannes, ed.). U.N.E.S.C.O., París.

- Pielou, E.C. 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New York. 165 p.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York. 165 p.
- Pirazzoli, P.A. y L.F. Montaggioni. 1988. The 7,000 yr. sea- level curve in French Polynesia: geodynamic implications from mid- plate volcanic islands. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 3: 467-472.
- Pirazzoli, P.A., L.F. Montaggioni, B. Salvat y G. Faure. 1988. Late Holocene sea level indicators from twelve atolls in the central and eastern Tuamotus (Pacific Ocean). Coral Reefs 7: 57-68.
- Porter, J.W. 1972a. Predation by *Acanthaster* and its effects on coral species diversity. Am. Nat. 106: 487-492.
- Porter, J.W. 1972b. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. Bull. Biol. Soc. Wash. 2: 89-116.
- Porter, J.W. 1974. Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. Science 186: 543-545.
- Potts, D.C. 1983. Evolutionary disequilibrium among Indo Pacific corals. Bull. Mar. Sci. 33: 619-632.
- Potts, D.C. 1984. Generation times and the Quaternary evolution of reef building corals. Paleobiology 10: 48-58.
- Potts, D.C. 1985. Sea- level fluctuations and speciation in Scleractinia. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 4: 127-132.

- Potts, D.C., T.J. Done, P.J. Isdale y D.A. Fisk. 1985. Dominance of a coral community by the genus *Porites*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 23: 79-84.
- Randall, J.E. 1974. The effect of fishes on coral reefs. Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Brisbane 1: 159-166.
- Reyes Bonilla, H. 1988. First report of massive loss of zooxanthellae by scleractinian corals in the Gulf of California. Proc. Assoc. Island Mar. Lab. Caribb. 21: 67.
- Reyes Bonilla, H. 1990. Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología Marina, U.A.B.C.S. 128 p.
- Reyes Bonilla, H. 1991. Algunos problemas para determinar estrategias de conservación de las comunidades coralinas del Golfo de California. Res. I Cong. Latin. Admin. Zona Cost. U.A.B.C./I.I.O., Ensenada, B.C. Sin paginación.
- Reyes Bonilla, H. en prensa a. New records of hermatypic corals in the Gulf of California, Mexico, with an historical and biogeographical discussion. J. Nat. Hist.
- Reyes Bonilla, H. en prensa b. The 1987 coral bleaching in Cabo Pulmo, Gulf of California, Mexico. Bull. Mar. Sci.
- Reyes Bonilla, H. y M.P. Hernández Cortés. 1990. Comparación del efecto de la erosión natural y artificial sobre la estructura del arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S. Res. VII Cong. Nac. Oceanog. U.A.S., Mazatlán, Sin. Sección de Geología Marina. p. 30.
- Richmond, R.H. 1985. Variations in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 6: 101-106.

- Richmond, R.H. y C.L. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific and the Red Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 60: 185-203.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations.

  Bull. Fish. Res. Board Canada 191. 302 p.
- Rinkevich, B. 1989. The contribution of photosynthesis products to coral reproduction. Mar. Biol. 101: 259-263.
- Rinkevich, B. y Y. Loya. 1985. Intraspecific competition in a reef coral: effects on growth and reproduction. Oecologia 66: 100-105.
- Rinkevich, B. y Y. Loya. 1989. Reproduction in regenerating colonies of the coral *Stylophora* pistillata. p. 257-265. En: Environmental quality and stability. Vol. IV-B. (M.E. Spanier, Y. Steinberger y M. Luria, ed.). Pub. por los editores. Jerusalem.
- Robinson, M.K. 1973. Atlas of monthly mean surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. San Diego Soc. Nat. Hist. Mem. 5. 97 p.
- Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. Am. Assoc. Pet. Geol. Mem. 3: 90-121.
- Rogers, C. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62: 185-202.
- Rosen, B.R. 1981. The tropical high diversity enigma- the coral's- eye view. p. 103-129. En: The Evolving Biosphere. (P.H. Greenwood, ed.). Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- Ross, M.A. 1984. A quantitative study of the stony coral fishery in Cebu, Phillippines. P.S.N.Z.I. Mar. Ecol. 5: 75-91.
- Russo, A.R. 1980. Bioerosion by two rock boring echinoids (*Echinometra mathaei* and *Echinostrephus aciculatus*) on Enewetak atoll, Marshall Islands. J. Mar. Res. 38: 99-110.
- Sadler, J.C., L. Oda y B.J. Kilonsky. 1976. Pacific Ocean cloudiness from satellite observations. Dept. Meteor. Univ. of Hawaii. UHMET 76-01. 137 p.
- Salcedo Martínez, S., G. Green, A. Gamboa Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. An. Inst. Cienc. Mar Limn. U.N.A.M. 15: 73-96.
- Sale, P.W. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. Ocen. Mar. Biol. Ann. Rev. 18: 367-421.
- Sammarco, P.W. 1985. The Great Barrier Reef vs. the Caribbean: comparisons of grazers, coral recruitment patterns and reef recovery. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahití 4: 391-397.
- Sammarco, P.W. y A.H. Williams. 1982. Damselfish territoriality: influence on *Diadema* distributions and implications for coral community structure. Mar. Ecol Prog. Ser. 8: 53-59.
- Sato, M. 1985. Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linneaus). Coral Reefs 4: 27-33.
- Shepard, F.D. 1950. Submarine topography of the Gulf of California. En: E.W. Scripps cruise to the Gulf of California. Geol. Soc. Am. Mem. 43, Part III. 32 p.

- Sheppard, C.R.C. 1982. Coral populations on reef slopes and their major controls. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 83-115.
- Shideler, D.H. 1979. Pacific Ocean cloudiness from satellite observations. Part II. Dept. Meteor. Univ. of Hawaii. UHMET 79-13. 56 p.
- Sinsel Duarte, F. 1991. Taxonomía, distribución, abundancia y diversidad de los Gorgónidos (Octocorallia: Gorgonacea) del arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología Marina, U.A.B.C.S. 94 p.
- Sirkin, L.B., J. Szabo, G. Padilla, S. Pedrín y E. Díaz R. 1990. Uranium-series ages of marine terraces, La Paz peninsula, Baja California Sur. Coral Reefs 9: 25-30.
- Smith, S.V. 1983. Coral reef calcification. p. 240-247. En: Perspectives on coral reefs. (D.J. Barnes, ed.). Australian Institute of Marine Science, Manuka.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco. 573 p.
- Sokal, R.R. y R.R. Rohlf. 1981. Biometry. E.H. Freeman, San Francisco. 859 p.
- Spencer Davies, P. 1991. Effects of daylight variations on the energy budget of shallow-water corals. Mar. Biol. 108: 137-144.
- Squires, D.J. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 118: 367-432.
- Steinbeck, J. y E.F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez. Viking Press, New York. 598 p.
- Steneck, R.S. 1988. Herbivory on coral reefs: a synthesis. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville 1: 37-49.

- Stimson, J.S. 1978. Mode and timing of reproduction in some common hermatypic corals of Hawaii and Enewetak. Mar. Biol. 48: 173-184.
- Stoddart, J.A. 1984. Genetical structure within populations of the coral *Pocillopora* damicornis. Mar. Biol. 81: 19-30.
- Szamant, A.M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. Coral Reefs 5: 43-53.
- Szamant, A.M. 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 74: 113-125.
- Thomson, D.A., L.T. Findley y A.N. Kerstitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortez. Univ. of Arizona Press, Tucson. 302 p.
- Titlyanov, E.A y Y.V. Latypov. 1991. Light-dependence in scleractinian distribution in the sublittoral zone of south China Sea islands. Coral Reefs 10: 133-138.
- Tomascik T. y F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef-building corals. II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs in Barbados, West Indies. Mar. Biol. 94: 53-75.
- Tribble, G.W. y R.H. Randall. 1986. A description of the high-latitude shallow water coral communities of Miyake-Jima, Japan. Coral Reefs 4: 151-160.
- Veron, J.E.N. 1986. Corals of Australia and the Indo Pacific. Angus & Robertson, Sydn 644 p.
- Veron, J.E.N. y M. Pichon, 1976. Scleractinia of eastern Australia. Part I. Families Thamnasteridae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. Aust. Inst. Mar. Sci. Monog. Ser. 1. 56 p.

- Verrill, A.E. 1868. Notes on Radiata. Part 6. Review of the corals and polyps of the west coast of America. Part 7. Geographical distribution of the polyps and corals of the west coast of America. Trans. Conn. Acad. Sci. 1: 377-567.
- Villarreal Cavazos, A. 1988. Distribución y diversidad de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo- Los Frailes, B.C.S. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología Marina, U.A.B.C.S. 144 p.
- Von Prahl, H. y H. Erhardt. 1985. Colombia: corales y arrecifes coralinos. Presencia, L.T.D., Bogotá. 325 p.
- Wallace, C.C. 1985. Seasonal peaks and annual fluctuations in recruitment of juvenile scleractinian corals. Mar. Ecol. Prog. Ser. 21: 289-298.
- Wellington, G.M. 1980. Reversal of digestive interactions between Pacific reef corals: mediation by sweeper tentacles. Oecologia 47: 340-343.
- Wellington, G.M. 1982a. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. Ecol. Monog. 52: 223-241.
- Wellington, G.M. 1982b. An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. Oecologia 52: 311-320.
- Wellington, G.M. y P.W. Glynn. 1983. Environmental influences on skeletal banding in eastern Pacific (Panama) corals. Coral Reefs 1: 215-222.
- Wellington, G.M. y B.C. Victor. 1985. El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. Oecologia 68: 15-19.

- Wells, J.W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 260-I. 345-486.
- Wells, J.W. 1972. Notes on Indo-Pacific Scleractinian corals. Part 8. Scleractinian corals from Easter Island. Pac. Sci. 26: 183-190.
- Wells, J.W. 1983. Annotated list of the scleractinian corals of the Galapagos Islands. p. 212-295. En: Corals and coral reefs of the Galapagos Islands. (P.W. Glynn y G.M. Wellington, ed.). Univ. of California Press, Berkeley.
- Weydert, P. 1975. Relations entre les variations de la direction des vents dominants et la genése d'une barrière récifale: l'exemple du Grand Récif de la baie de Tuléar (cote SW de Madagascar). Mem. Bur. Res. Geol. Min., Paris 89: 467-479.
- Williams Jr., E.H. y L. Bunkley- Williams. 1990. The world- wide coral reef bleaching cycle and related sources of coral mortality. Atoll. Res. Bull. 335: 1-71.
- Wilson, E.C. 1988. The hermatypic coral *Pocillopora* at Cabo San Lucas, Mexico. Bull. So. Calif. Acad. Sci. 87: 79-83.
- Wilson, E.C. 1990a. Mass mortality of the reef coral *Pocillopora* on the south coast of Baja California Sur, Mexico. Bull. So. Calif. Acad. Sci. 89: 39-41.
- Wilson, E.C. 1990b. The tropical colonial stony coral *Tubastraea coccinea* at Cabo San Lucas, Mexico. Bull. So. Cal. Acad. Sci. 89: 37-38.
- Wilson, E.C. 1991. Geographic ranges of Recent hermatypic coral genera in B.C.S., Mexico. Bull. So. Calif. Acad. Sci. 90: 134-136.

- Wittenberg, M. y W. Hunte. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. I. Abundance, mortality and community structure. Mar. Biol. 112: 131-138.
- Wray, G.A. y R.A. Raff. 1991. The evolution of developmental strategy in marine invertebrates. TREE 6: 45-50.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Bull. Interam. Trop. Tuna Comm. IX: 271-304.
- Zahn, L., J. Brodie, C. Berryman y M. Nagasima. 1987. Recruitment, ecology, growth and behaviour of juvenile *Acanthaster planci* (L.) (Echinodermata: Asteroidea). Bull. Mar. Sci. 41: 561-575.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice- Hall. Englewood Hills. 672 p.