

Corales pétreos (Scleractinia) de las Islas Marías, Pacífico de México

Stony corals (Scleractinia) from the Marías Islands, Mexican Pacific

TL Pérez-Vivar¹, H Reyes-Bonilla^{2*}, C Padilla³

¹ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-305, Ciudad Universitaria, CP 04510 México DF, México.

² Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Apartado postal 19-B, CP 23080 La Paz, Baja California Sur, México. *E-mail: hreyes@uabcs.mx

³ Centro Regional de Investigaciones Pesqueras Puerto Morelos, Instituto Nacional de la Pesca, Calle Matamoros No. 7 CP 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

Resumen

Estudios recientes llevados a cabo en la costa occidental de México han dado a conocer un gran número de arrecifes o parches coralinos en la región, pero aún hay áreas poco conocidas. Una de ellas es el Archipiélago de las Islas Marías (21°N), formado por cuatro islas: María Madre, María Magdalena, María Cleofas y San Juanito. El objetivo de este trabajo fue llevar a cabo una evaluación general de la situación de los corales del archipiélago por medio de la revisión del elenco sistemático de las especies, y del análisis de la estructura comunitaria y los patrones biogeográficos de la fauna. En agosto de 1997 se visitaron 21 sitios en la Isla María Madre y 2 en San Juanito, y en cada uno se realizó un transecto de video (150 m de largo) para denotar la zonación coralina y uno de línea (20 m de largo) para hacer análisis cuantitativos. Esa información fue complementada con revisiones de literatura y datos de ejemplares de museos de México y Estados Unidos. Una vez obtenido el elenco sistemático de corales de las islas, se calculó el nivel de similitud de la fauna con el de cinco regiones cercanas (incluyendo las Islas Revillagigedo y el margen continental entre 23°N y 18°N), y se condujeron análisis de ordenación. En el campo se observaron 13 especies de corales pétreos (incluyendo ocho nuevos registros), pero no se encontró a *Porites baueri*, especie nominalmente endémica de las Islas Marías. Las revisiones de museos arrojaron dos nuevos registros. Así, sumando la información se conocen 20 especies como residentes de la zona de estudio. En el archipiélago no se vieron arrecifes en sentido construccional pero había gran abundancia de coral, especialmente en la Isla María Madre. Las comunidades mostraban una clara zonación con *Pocillopora* en agua somera y *Porites*, *Pavona* y *Psammocora* en sitios profundos. Finalmente, el análisis biogeográfico indicó que la boca del Golfo de California representa una región clave para la inmigración de especies desde el Pacífico occidental, y las Islas Marías parecen jugar un punto nodal para la dispersión coralina hacia el norte.

Palabras clave: Islas Marías, Scleractinia, Pacífico mexicano, arrecifes coralinos, biogeografía.

Abstract

Recent studies performed off the Pacific coast of Mexico have shown a large number of reefs or coral patches in the region, but information is still lacking for some areas. One of these is the Marías Archipelago (21°N), composed of four islands: María Madre, María Magdalena, María Cleofas and San Juanito. The objective of this paper was to make a general evaluation of the status of the corals in the archipelago by revising the systematic list of species and analyzing the community structure and biogeographic patterns of the fauna. Twenty-one locations at María Madre Island and two at San Juanito Island were visited in August 1997, and at each we conducted a video transect (150 m long) to describe zonation and a line transect (20 m long) for quantitative analyses. This information was complemented with literature reviews and data from specimens deposited in museums in Mexico and the United States. After obtaining the systematic list of corals from the islands, we compared the level of similarity of the fauna with that from five nearby regions (including the Revillagigedo Islands and the mainland from 23°N to 18°N), and ordination analyses were run. In the field we observed 13 species of stony corals (including eight new records), but did not find *Porites baueri*, a nominally endemic species from the Marías Islands. The museum revisions produced two new records. Thus, analyzing the full data set, 20 species are considered residents of the study area. There were no constructional reefs in the archipelago, but coral abundance was high, especially at María Madre Island. The communities showed a clear zonation, with *Pocillopora* in shallow water and *Porites*, *Pavona* and *Psammocora* in deeper localities. Finally, the biogeographic analysis indicated that the mouth of the Gulf of California represents a key area for species immigration from the western Pacific, and that the Marías Islands seem to act as a nodal point for coral dispersal to the north.

Key words: Marías Islands, Scleractinia, Mexican Pacific, coral reefs, biogeography.

Introducción

Trabajos recientes llevados a cabo en el Pacífico mexicano han dado a conocer un gran número de localidades caracterizadas por la presencia de arrecifes o parches coralinos, las cuales están distribuidas a lo largo de la costa y en las islas oceánicas adyacentes (Reyes-Bonilla 2003). Aunque los datos disponibles se han incrementado sustancialmente, aún existen sitios poco estudiados, entre ellos el Archipiélago de las Islas Marías. Este conjunto insular está situado al oeste de la costa del Estado de Nayarit, y está formado por cuatro islas: María Madre, María Magdalena, María Cleofas y el islote de San Juanito (fig. 1). La región presenta un clima semiárido (García 1989), con temperaturas del aire de 18°C a 22°C en invierno y de entre 30°C y 34°C en verano (Vidal-Zepeda 1989). La temperatura superficial del mar en la zona fluctúa entre 24°C y 28°C, con promedio de 26.5°C, y la salinidad media es de 34.5 ups (WOA 2001). Las Islas Marías se encuentran cercanas a Bahía de Banderas, una importante zona de surgencia en el Océano Pacífico que presenta valores medios de fosfatos (0.42 μM), silicatos (2.8 μM) y nitratos (0.6 μM) que la hacen estar entre las zonas con mayor concentración de nutrientes en el Pacífico mexicano (WOA 2001).

En la más grande de las islas (María Madre) se localiza un penal de alta seguridad desde principios del siglo XX (Revueltas 1988), por lo que el acceso al archipiélago está restringido. La condición de aislamiento de las islas aunada a la mínima explotación ejercida sobre sus recursos naturales (la zona sólo fue usada para extracción de madera y de sal entre 1880 y 1905; Guzmán 1959) ha hecho que sus comunidades marinas se encuentren en un excelente estado de conservación (Small 1998), y ello motivó a las autoridades federales de México a declarar al archipiélago como Reserva de la Biosfera (*Diario Oficial de la Federación*, 27 de noviembre de 2000).

En la literatura existen varios registros secundarios sobre la presencia de corales en el archipiélago (Wells 1988, Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998, Spalding *et al.* 2000), pero hay únicamente dos estudios de primera mano. Durham y Barnard (1952) recolectaron un ejemplar de *Pocillopora capitata* Verrill, 1864 (citado como *P. robusta* Verrill, 1870, un sinónimo; Reyes-Bonilla 2002), en “la Isla Isabel o en las Islas Marías”. Posteriormente, Squires (1959) refirió la presencia de siete especies en el archipiélago, una de las cuales (*Porites baueri* Squires, 1959) es endémica. No existen más datos disponibles, aunque Carriquiry y Reyes-Bonilla (1997) citaron a las especies de las islas dentro del listado de los corales de Nayarit, y Reyes-Bonilla *et al.* (1999) y Glynn (2000) mencionaron que *P. baueri* puede ser una identificación errónea de *Porites lobata* Dana, 1846, coral del Indo Pacífico que ha sido observado en México en las Islas Revillagigedo, y de Nayarit a Guerrero (Reyes-Bonilla 2003, Reyes-Bonilla *et al.* 2005). Lo escasez de información hace evidente la necesidad de generar más datos sobre los sistemas marinos de las Islas Marías, por lo que este estudio se desarrolló con el objetivo de llevar a cabo una evaluación general de la situación de los corales por medio

Introduction

Recent studies conducted in the Mexican Pacific have revealed a large number of sites characterized by the presence of reefs or coral patches, distributed along the coast and adjacent oceanic islands (Reyes-Bonilla 2003). Though there has been a considerable increase in the data available, information is still lacking for some areas, among them the Marías Islands Archipelago. This complex is located to the west of the state of Nayarit (Mexico) and consists of four islands: María Madre, María Magdalena, María Cleofas and San Juanito (fig. 1). The region has a semiarid climate (García 1989), with air temperatures of 18–22°C in winter and 30–34°C in summer (Vidal-Zepeda 1989). Sea surface temperature ranges from 24°C to 28°C, with a mean of 26.5°C, and mean salinity is 34.5 psu (WOA 2001). The Marías Islands are located near Banderas Bay, an important upwelling zone in the Pacific Ocean, where the mean phosphate (0.42 μM), silicate (2.8 μM) and nitrate (0.6 μM) values recorded indicate that it is one of the areas with the highest concentration of nutrients in the Mexican Pacific (WOA 2001).

The largest island (María Madre) has served as a high-security prison since the early 20th century (Revueltas 1988), so access to the archipelago is restricted. Given the isolated nature of these islands and the minimum exploitation to which they have been subjected (the area was only used for the extraction of wood and salt between 1880 and 1905; Guzmán 1959), the marine communities are in an excellent state of preservation (Small 1998), prompting the Mexican government to declare the archipelago a Biosphere Reserve (*Diario Oficial de la Federación*, 27 November 2000).

In the literature there are several secondary references to the presence of corals in the archipelago (Wells 1988, Reyes-Bonilla and López-Pérez 1998, Spalding *et al.* 2000), but there are only two first-hand studies. Durham and Barnard (1952) collected one specimen of *Pocillopora capitata* Verrill, 1864 (cited as *P. robusta* Verrill, 1870, a synonym; Reyes-Bonilla 2002) at “Isabel Island or the Marías Islands”. Subsequently, Squires (1959) documented the occurrence of seven species at

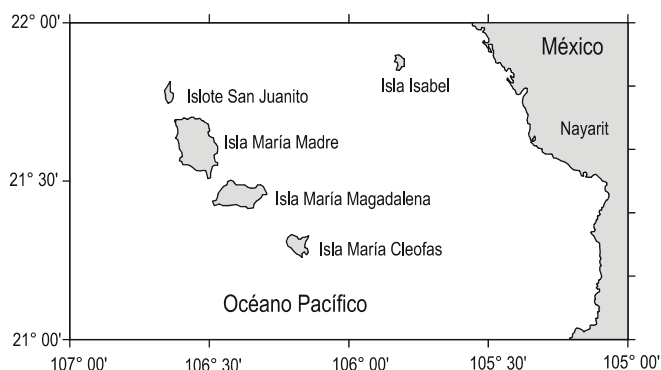


Figura 1. Área de estudio.

Figure 1. Study area.

de la revisión del elenco sistemático de las especies, y del análisis de la estructura comunitaria y la situación biogeográfica de la fauna.

Métodos

En agosto de 1997 se visitaron las dos islas más norteñas del archipiélago, María Madre y San Juanito, y se llevaron a cabo revisiones de las asociaciones coralinas. En cada isla se realizaron prospecciones cualitativas de presencia y ausencia de especies de corales pétreos en 21 y 2 estaciones (respectivamente) situadas a lo largo del litoral, por medio de buceo libre y autónomo, a profundidades de 2 a 15 m. Además, en cada estación se efectuó un transecto de video de 150 m de longitud en dirección perpendicular a la costa desde 1 m de profundidad, con el fin de obtener perfiles de la comunidad coralina; el buzo se colocaba a una distancia aproximada de 1 m sobre el fondo y filmaba un área de 40 × 40 cm siguiendo una cinta de fibra de vidrio. Finalmente, se hicieron transectos de línea de 20 m de largo, paralelos a la costa, y a profundidades de 3 a 8 m (la principal zona de presencia coralina), con el fin de registrar la abundancia de las especies coralinas. En este caso, se identificaron las colonias que intersectaron puntos marcados a cada 20 cm de la línea, y la cobertura (en porcentaje) se calculó dividiendo el número de puntos con presencia de corales entre 120 (número total), y multiplicándolo por 100 (English *et al.* 1997). La identificación de los especímenes se hizo *in situ*, principalmente con base en los criterios de Wells (1983) y Veron (1986), y se recolectaron ejemplares de varias especies que luego fueron incorporados a la colección del Museo de Historia Natural de la UABCS (La Paz, BCS, México). Adicionalmente, se visitaron las siguientes colecciones en los Estados Unidos: California Academy of Sciences en San Francisco (CASIZ), University of California Museum of Paleontology en Berkeley (UCMP), Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH), Natural History Museum of Los Angeles County (IC-LACM) y Scripps Institution of Oceanography (SIO) en San Diego, de donde se tomaron los registros de los ejemplares recolectados en las Islas Marías. Finalmente, además de los datos biológicos se tomó la temperatura superficial del agua en cada sitio entre las 11 y 13 horas, con un termómetro digital sumergible (precisión $\pm 0.1^\circ\text{C}$).

El elenco sistemático de las especies zooxanteladas presentes en las islas (definido con base en datos de museos, literatura y de campo) fue comparado con el de cinco áreas cercanas: Cabo Pulmo, en el Golfo de California (23°N), costa de Nayarit (20°N), costa de Jalisco (19°N), costa de Colima (19°N) y las Islas Revillagigedo (18°N). Posteriormente se calculó el nivel de similitud cualitativa entre sitios con el índice de Bray-Curtis, y se hizo un análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (Clarke y Warwick 2001). Ésta permite construir un “mapa” de semejanza entre sitios trazado en dos o tres dimensiones, y puntualizar agrupaciones que tienen significancia estadística definida por el nivel de deformación que presente el mapa (“stress”), el cual debe

the archipelago, one of which (*Porites baueri* Squires, 1959) is endemic. No other data are available, though Carriquiry and Reyes-Bonilla (1997) included the island species in the list of Nayarit corals, and Reyes-Bonilla *et al.* (1999) and Glynn (2000) mentioned that *P. baueri* could be an erroneous identification of *Porites lobata* Dana, 1846, an Indo-Pacific coral that has been observed in Mexico, at the Revillagigedo Islands and from Nayarit to Guerrero (Reyes-Bonilla 2003, Reyes-Bonilla *et al.* 2005). The scant information available indicates the necessity of generating more data on the marine systems of the Marías Islands. This study therefore aims to make a general evaluation of the status of the coral reefs by reviewing the systematic list of the species and by analyzing the community structure and biogeographic situation of the fauna.

Methods

The two northernmost islands of the archipelago, María Madre and San Juanito, were visited in August 1997 to examine the coral assemblages. At each island, quality surveys were made of the presence and absence of stony corals at 21 and 2 coastal stations, respectively, by free and autonomous diving at depths of 2 to 15 m. At each station, a video transect (150 m long) was conducted perpendicular to the coastline to obtain profiles of the coral community, the diver positioning him(her)self approximately 1 m from the bottom and filming an area of 40 × 40 cm following a fiberglass tape. A line transect (20 m long) was also made parallel to the coastline, at 3 to 8 m depth (the main zone containing coral), to record the abundance of coral species. In this case, the colonies that intersected points marked every 20 cm along the line were identified and the percentage of cover was calculated by dividing the number of points with coral presence by 120 (total number) and multiplying by 100 (English *et al.* 1997). The specimens were identified *in situ*, based mainly on the criteria of Wells (1983) and Veron (1986), and specimens of several species were collected and deposited in the collection of the Natural History Museum of the Autonomous University of Baja California Sur (UABCS, La Paz, Mexico). The following collections in the United States were also visited to review data of specimens collected from the Marías Islands: California Academy of Sciences in San Francisco (CASIZ), University of California Museum of Paleontology at Berkeley (UCMP), Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH), Natural History Museum of Los Angeles County (IC-LACM) and Scripps Institution of Oceanography at San Diego (SIO). Finally, in addition to the biological data, surface water temperature was recorded at each station between 11:00 and 13:00, using a submersible digital thermometer (accuracy: $\pm 0.1^\circ\text{C}$).

The systematic list of the zooxanthellate species found at the islands (defined based on museum, literature and field data) was compared with that of five nearby areas: Cabo Pulmo, in the Gulf of California (23°N); the coasts of Nayarit (20°N), Jalisco (19°N) and Colima (19°N); and the Revillagigedo

ser menor a 0.10. Al final se esbozó el árbol de distancia mínima entre localidades ("minimum spanning tree"; Quinn y Keough 2002), que por medio de líneas dibujadas en un gráfico de NMDS conecta todos los puntos en una red y además da a conocer qué pares discretos de localidades tienen mayor semejanza entre ellas. Se considera que dicho trazo es un indicativo confiable de las rutas más parsimoniosas de conectividad entre sitios (Crisci *et al.* 2003).

Resultados

Elenco sistemático

En 1997 se observaron 13 especies de escleractinios en las Islas Marías, pertenecientes a siete géneros y seis familias (incluyendo en esa cifra a cinco que habían sido registradas en el archipiélago con anterioridad; tabla 1). Además de éstas, entre 1959 y 1960 fueron recolectados en la zona ejemplares de otras dos que no habían sido referidos en la literatura, no obstante estar depositados en colecciones estaounidenses (UCMP y SIO). Por último, existen sobre otras cinco especies anotaciones que provienen exclusivamente de la literatura. Así, el listado actual de corales pétreos del archipiélago incorpora 20 especies de nueve géneros y ocho familias (tabla 1).

La revisión de campo produjo ocho nuevos registros para el archipiélago y entre ellos se incluye la primera mención de corales azooxantelados: *Tubastraea coccinea* Lesson, 1834, *Astrangia equatorialis* (Durham y Barnard, 1952) y *Oulangia bradleyi* (Verrill, 1866). La característica principal de estos taxa en la zona de estudio fue que normalmente ocupaban posiciones crípticas en los ambientes arrecifales, ya sea en cuevas, paredes o en la parte inferior de las rocas. Entre las especies zooxanteladas vistas por primera vez en la localidad es particularmente llamativa la presencia de *Pocillopora eydouxi* Milne Edwards y Haime, 1860, y de *Pavona varians* Verrill, 1864, ya que aunque estos corales ocurren en otros arrecifes de México (Reyes-Bonilla 2003), sólo son comunes en las Islas Revillagigedo. Otros hallazgos para las Islas Marías son *Pavona clavus* Dana, 1846, *Pavona gigantea* Verrill, 1866 y *Porites lobata*, especies que también se distribuyen en la costa de Nayarit y Jalisco (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998). Finalmente, la existencia en colecciones científicas de dos colonias de *Pocillopora damicornis* (L. 1758) recolectadas en María Cleofas en 1959 (UCMP 160733 y 161951), y de un ejemplar de *Heterocyathus aequicostatus* Milne Edwards y Haime, 1848, tomado de las "Islas Marías" en 1960 (SIO 1293), también fueron relevantes. La primera especie es una de las dominantes en arrecifes coralinos a todo lo largo del Pacífico americano (Glynn y Ault 2000); sin embargo, no fue vista en 1997 ni había sido anotada para las Islas Marías por otros autores. La segunda habita aguas profundas y es relativamente inconspicua, quizá por lo cual sólo había sido registrada una vez para México con anterioridad (en la costa de Jalisco; Durham y Barnard 1952). Contrario a estos hallazgos, es interesante que durante el trabajo de campo no se hallaron colonias

Islands (18°N). The qualitative level of similarity among sites was then calculated using the Bray-Curtis index and a non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis was performed (Clarke and Warwick 2001). The latter allows constructing a two- or three-dimensional similarity map and determining statistically-significant groups by the level of deformation shown by the map (stress), which should be less than 0.10. Finally, a minimum spanning tree was traced (Quinn and Keough 2002), which through lines drawn on a NMDS graph connects all the points and shows which discrete pairs of sites present greater similarity. This plot is considered a reliable indication of the most parsimonious connecting paths among sites (Crisci *et al.* 2003).

Results

Systematic list

Thirteen scleractinian species, belonging to seven genera and six families, were observed in 1997 at the Marías Islands (including five that had been recorded previously; table 1). In addition to these, specimens of two other species collected between 1959 and 1960 were found deposited in the UCMP and SIO collections, through they are not referred to in the literature. Finally, annotations on another five species were found in the literature. Thus, the list of reef corals from the archipelago includes 20 species from nine genera and eight families (table 1).

The field survey produced eight new records for the archipelago, including the first report of azooxanthellate corals: *Tubastraea coccinea* Lesson, 1834; *Astrangia equatorialis* (Durham and Barnard, 1952); and *Oulangia bradleyi* (Verrill, 1866). The main characteristic of these taxa in the study area was that they tended to occupy cryptic positions in the coral environments, either in caves, walls or underneath rocks. Regarding the zooxanthellate species observed for the first time, the presence of *Pocillopora eydouxi* Milne Edwards and Haime, 1860, and *Pavona varians* Verrill, 1864, is particularly interesting, because even though these species occur at other Mexican reefs (Reyes-Bonilla 2003), they are only common at the Revillagigedo Islands. Other species found at the Marías Islands were *Pavona clavus* Dana, 1846, *Pavona gigantea* Verrill, 1866, and *Porites lobata*, which also occur on the coasts of Nayarit and Jalisco (Reyes-Bonilla and López-Pérez 1998). Lastly, the existence in scientific collections of two colonies of *Pocillopora damicornis* (L. 1758) collected at María Cleofas in 1959 (UCMP 160733 and 161951), and of one specimen of *Heterocyathus aequicostatus* Milne Edwards and Haime, 1848, collected at the Marías Islands in 1960 (SIO 1293), also proved relevant. The first species is one of the most dominant in coral reefs throughout the American Pacific (Glynn and Ault 2000); however, it was not observed in 1997 nor has it been reported for the Marías Islands by other authors. The second species inhabits deep waters and is relatively inconspicuous, which is probably why it has only been

Tabla 1. Listado sistemático y distribución de las especies de coral registradas en las Islas Marías. (1) Especies observadas en campo (1997); (2) Squires (1959); (3) datos de museos. Información sobre la distribución general de las especies tomada de Reyes-Bonilla (2003). Notas: Durham y Barnard (1952) presentaron un registro de *Porites capitata* para "Islas Marías o Isla Isabel". Además, el único registro de *Heterocyathus aequicostatus* se hizo para "Islas Marías" (SIO 1293). (*) Corales azooxantelados.

Table 1. Systematic list and distribution of the coral species recorded at the Marías Islands. (1) Species observed in August 1997 (this study), (2) Squires (1959) and (3) museum data. Information on the general distribution of the species was taken from Reyes-Bonilla (2003). Notes: Durham and Barnard (1952) presented one record of *Porites capitata* for "Marías Islands or Isabel Island". The only record of *Heterocyathus aequicostatus* was for "Marías Islands" (SIO 1293). (*) Azooxanthellate corals.

Especie	María Madre	María Magdalena	María Cleofas	San Juanito	Distribución general en México
Familia Pocilloporidae Gray, 1842					
<i>Pocillopora capitata</i> Verrill, 1864	1, 3		3	1	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linneaus, 1758)			3		
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne Edwards y Haime, 1860	1, 3			1	Nayarit a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pocillopora meandrina</i> Dana, 1846	1, 3	2		1	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis y Solander, 1786)	1, 2			1, 2	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pocillopora elegans</i> Dana, 1846			2	2	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
Familia Poritidae Gray, 1842					
<i>Porites baueri</i> Squires, 1959	2	2			Endémico de Islas Marías
<i>Porites lobata</i> Dana, 1846	1		3	1	Nayarit a Jalisco, Islas Revillagigedo
<i>Porites panamensis</i> Verrill, 1866	1, 2	2		1, 2	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Porites sverdrupi</i> Durham, 1947	2	2			Golfo de California
Familia Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943					
<i>Psammocora stellata</i> (Verrill, 1866)	1, 2		2	1	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
Familia Agariciidae Gray, 1847					
<i>Pavona clavus</i> (Dana, 1846)	1			1	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pavona gigantea</i> Verrill, 1869	1			1	Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Pavona varians</i> Verrill, 1864	1			1	Oaxaca, Islas Revillagigedo
Familia Fungiidae Dana, 1846					
<i>Fungia curvata</i> (Hoeksema, 1989)	2	2			Golfo de California a Oaxaca, Islas Revillagigedo
<i>Fungia distorta</i> Michelin, 1842	2	2			Golfo de California a Oaxaca
Familia Rhizangiidae D'Orbigny, 1851					
<i>Astrangia</i> sp. cf. <i>A. equatorialis</i> Durham y Barnard, 1952 (*)				1	Nayarit a Jalisco
<i>Oulangia bradleyi</i> Verrill, 1866 (*)				1	Golfo de California a Oaxaca
Familia Caryophyllidae Gray, 1847					
<i>Heterocyathus aequicostatus</i> Milne Edwards y Haime, 1848					Golfo de California
Familia Dendrophyllidae Gray, 1847					
<i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 (*)	1			1	Golfo de California a Oaxaca

que pudieran ser asignadas inequívocamente a la especie nominal *Porites baueri*, aunque sí muchas de *P. lobata*, lo que puede apoyar la idea de que la primera es en realidad un sinónimo de la segunda (Reyes-Bonilla *et al.* 1999). Tampoco se denotaron especímenes de *Fungia distorta* Michelin, 1842 ni de *F. curvata* Hoeksema, 1989, las cuales fueron registradas originalmente en las islas por Squires (1959) bajo sus sinónimos *Cycloseris mexicana* Durham, 1947 y *C. elegans* Verrill, 1866, respectivamente.

Descripción de las comunidades

Las islas María Madre y San Juanito no presentaron arrecifes en el sentido construccional, sino acumulaciones de colonias de diversos tamaños y parches compuestos de extensiones grandes de *Pocillopora*, quizá originados en gran parte por acopio y regeneración de fragmentos desprendidos por ciclones u otros fenómenos. No obstante, la cobertura de coral superó 40% del sustrato en varios de los sitios estudiados en María Madre y San Juanito (fig. 2a). Las comunidades coralinas se desarrollaban en el margen costero de las islas y principalmente sobre paredones y parches rocosos rodeados de arena. También se pudo observar acumulación de sedimentos finos sobre las rocas, lo cual evidenciaba el arrastre de material desde la porción emergida de las islas. La zonación arrecifal es clara ya que las especies de *Pocillopora* son dominantes en todos los sitios (fig. 2b), especialmente entre el intermareal y 6 m de profundidad, y era particularmente notable la abundancia de *P. capitata*. Secciones de la isla entre -6 y -10 m estaban caracterizadas por la ocurrencia de *Porites lobata* y *Pavona clavus*.

A escala de regiones, la porción sureste de la Isla María Madre fue la que tuvo mayor presencia de sustrato rocoso y presentó alta abundancia coralina (fig. 2a). Las colonias que se encontraron eran grandes (hasta >1 m de diámetro en *Pocillopora* y >2 m en *Pavona*), aunque también hubo abundantes coralla de *Pavona clavus* y *Porites lobata* de tallas menores a 30 cm de diámetro. En esta zona también había rocas grandes con grietas profundas, las cuales estaban ocupadas con frecuencia por *Tubastraea coccinea*. En la parte noreste de la isla se observó un pavimento de aproximadamente 50 m de ancho donde se había desarrollado una comunidad con alta cobertura (promedio superior a 30%; fig. 2a), compuesta por colonias de *Pocillopora* de tallas medianas (30 a 50 cm de diámetro), y con cierta abundancia de *Porites* (fig. 2b). En claro contraste, la zona noroeste de la isla estaba dominada por sustratos arenosos, la cobertura de coral era mínima (>10%; fig. 2), y sólo se hallaron colonias aisladas de *Pocillopora* spp. y ocasionalmente, de *Porites lobata*. En esta parte se encuentra el faro de la isla, el cual está sobre un promontorio rocoso que bajo la superficie presentaba abundantes colonias de *Pavona*, así como de especies azooxanteladas (*Oulangia bradleyi* y *Astrangia equatorialis*).

La Isla San Juanito se caracterizó por tener aguas más claras que María Madre, posiblemente por su menor extensión y

recorded once for Mexico (on the coast of Jalisco; Durham and Barnard 1952). It is interesting to note that during the field survey, colonies were not found that could unequivally be assigned to the nominal species *Porites baueri*, but many colonies of *P. lobata* were observed; this supports the idea that the former is really a synonym of the latter (Reyes-Bonilla *et al.* 1999). Neither were specimens found of *Fungia distorta* Michelin, 1842, and *F. curvata* Hoeksema, 1989, which were originally recorded for the islands by Squires (1959) as *Cycloseris mexicana* Durham, 1947, and *C. elegans* Verrill, 1866, respectively.

Description of the communities

Constructional coral reefs were not observed at María Madre and San Juanito, but rather accumulations of colonies of diverse sizes and patches composed of large extensions of *Pocillopora*, probably resulting from the amassment and regeneration of fragments detached by cyclones or other phenomena. Nevertheless, coral covered more than 40% of the substrate at several of the stations surveyed (fig. 2a). The coral communities developed on the coastal margin of the islands and mainly on rocky walls or patches surrounded by sand. Also observed was the accumulation of fine sediments on rocks, indicating the transport of material from the emerged portion of the islands. The reef zone was clear since *Pocillopora* species predominated at all sites (fig. 2b), especially between the intertidal zone and 6 m depth, the abundance of *P. capitata* being particularly notable. Sections of the island between -6 and -10 m were characterized by the occurrence of *Porites lobata* and *Pavona clavus*.

On a regional scale, the southeastern part of María Madre Island had more rocky substrates and high coral abundance (fig. 2a). Large colonies were found there (>1 m in diameter for *Pocillopora* and >2 m for *Pavona*), as well as abundant coralla of *Pavona clavus* and *Porites lobata* of less than 30 cm diameter. Large rocks with deep crevices frequently inhabited by *Tubastraea coccinea* were also found in this area. On the northeastern side of the island, an approximately 50-m-wide pavement was observed, with high coverage (>30%; fig. 2a) of a community composed of medium-sized *Pocillopora* colonies (30–50 cm in diameter) and certain abundance of *Porites* (fig. 2b). In contrast, the northwestern part of the island is dominated by sandy substrates, with minimal coral cover (>10%; fig. 2), consisting of isolated colonies of *Pocillopora* spp. and occasionally of *Porites lobata*. The lighthouse is located in this part, on a rocky promontory that had abundant underwater colonies of *Pavona* and azooxanthellate species (*Oulangia bradleyi* and *Astrangia equatorialis*).

San Juanito Island had clearer waters than María Madre, possibly because of its smaller size and elevation, which reduces the input of terrigenous material. This island had a breakwater formed by large rocks separated some 30 m from the coastline, where a well-developed coral community was found consisting of *Pocillopora* and *Porites* species. Large

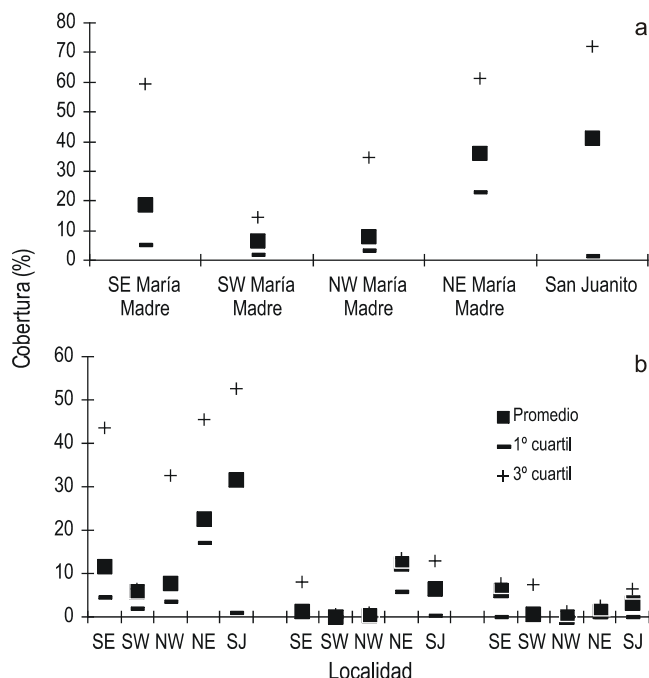


Figura 2. (a) Cobertura coralina total (incluyendo especies zooxanteladas y azooxanteladas) en las distintas zonas de la Isla María Madre y en el Islote San Juanito. **(b)** Cobertura sobre el fondo de los principales géneros de corales zooxantelados en las cuatro zonas en que se dividió la Isla María Madre (SE, SW, NW, NE) y en el Islote San Juanito (SJ).

Figure 2. (a) Total coral cover (including zooxanthellate and azooxanthellate species) in different parts of María Madre Island and at San Juanito Island. **(b)** Bottom cover of the main genera of zooxanthellate corals in the four different zones of María Madre Island (SE, SW, NW, NE) and at San Juanito (SJ).

elevación, lo cual reduce el aporte de material terrígeno. Esa localidad se caracterizó por contar con una línea de rompiente formada de grandes rocas separadas unos 30 m de la franja de costa, donde la comunidad de corales estaba bien desarrollada y se constituía de especies de *Pocillopora* y *Porites*. Bajo las rocas se podían advertir grandes colonias de *Tubastraea* y en agua profunda apareció *Pavona* spp. Finalmente, de acuerdo con Small (1998), la parte sureste de San Juanito tiene un pavimento rocoso similar al visto en el noreste de María Madre, pero la zona no fue visitada por los autores.

Durante el trabajo de campo se observó en ambas islas la presencia de colonias aisladas de *Pocillopora* que presentaban blanqueamiento, es decir, la pérdida o decoloración de sus zooxantelas simbios. El fenómeno se advirtió sobre todo en aguas someras (<3 m), no se presentó en corales de otros géneros, y aquí se sugiere que éste debió haber sido causado por las elevadas temperaturas medidas en la localidad en agosto de 1997 (32°C a 34°C en superficie).

Aspectos biogeográficos

El análisis de ordenación que incluyó a las Islas Marías y a las cinco regiones arrecifales más cercanas al sitio en México

colonies of *Tubastraea* were observed under the rocks and *Pavona* spp. appeared in deep water. According to Small (1998), the southeastern part of San Juanito has a rocky pavement similar to that observed at María Madre, but we did not visit that area.

During the field survey, isolated *Pocillopora* colonies affected by bleaching (loss or discolouration of their symbiotic zooxanthellae) were found on both islands. Since this phenomenon was observed primarily in shallow waters (<3 m) and only for corals of this genus, it is assumed that it must have been caused by the high surface-water temperatures recorded at the site in August 1997 (32–34°C).

Biogeographical aspects

The ordination analysis (NMDS) that included the Marías Islands and five other nearby reef regions (data in table 1 and Appendix), revealed that the islands are included in a group along with Cabo Pulmo (southern Gulf of California) and the coast of Nayarit, which is relatively independent from that formed by Jalisco and Colima, and the Revillagigedo Islands (fig. 3). Moreover, according to the minimum spanning tree, the region at the entrance to the Gulf of California (represented by the Marías Islands, Cabo Pulmo and Nayarit) acts as an intermediate connecting point between the larger groups indicated by the NMDS, and the Marías Islands must play an important role in this process.

Discussion

The difference between the number of species recorded for the Marías Islands before this study (9 species) and the number included in the list presented in table 1 (20 species) can be attributed to several factors. One would be the differences in taxonomic concepts. In the mid-20th century, scientists tended to consider that colonies underwent modifications in their characteristics because of differences in environmental or geographical conditions (Squires 1959), and thus included many forms within the same taxon. Later studies, however, indicated that even though polymorphic species exist, in most cases the variation in form is sufficient evidence for the classification of valid species (Veron 2000). The lack of recognition of these “sister species” has apparently led to the underestimation of the specific richness of coral reefs (Knowlton 1993). It is worth noting here the relevance of the revision made of specimens in several museums in Mexico and the United States, which revealed the existence of unpublished data on two species.

On the other hand, our sampling period (seven working days) seems to be the longest to date, since previous expeditions to the archipelago lasted a maximum of three days (Durham and Barnard 1952, Squires 1959). Moreover, during our field work, a considerable area of the reefs and diverse habitats were surveyed, undoubtedly increasing the probability of finding less abundant species. The use of Scuba gear to cover the areas also proved advantageous, facilitating the

(datos en tabla 1 y Apéndice), indicó que las islas están incluidas en un grupo junto con Cabo Pulmo (en el sur del Golfo de California) y la costa de Nayarit, el cual es relativamente independiente del formado por Jalisco y Colima, y de las Islas Revillagigedo (fig. 3). Además, se encontró que de acuerdo con el árbol de distancia mínima, la región de la entrada del Golfo de California (representada por las Islas Marías, Cabo Pulmo y la costa de Nayarit) funciona como un punto intermedio de conectividad entre los grupos mayores denotados por el escalamiento multidimensional, y que las Islas Marías deben jugar un papel destacado en este proceso.

Discusión

El contraste en el elenco de especies registradas en las Islas Marías antes de este trabajo (9 especies) y el actualizado en la tabla 1 (20 especies) se puede deber a diversos factores. Primero podemos citar las diferencias entre conceptos taxonómicos. A mediados del siglo XX los investigadores tendían a considerar que las colonias sufrían modificaciones en sus características debido a diferencias en condiciones ambientales o geográficas (Squires 1959), y por ello agrupaban muchas formas dentro del mismo taxón. Sin embargo, estudios posteriores han demostrado que aunque existen especies polimórficas, la mayoría de las veces la variación en la forma es una pista eficiente para separar entre especies válidas (Veron 2000). La falta de reconocimiento de estas “especies hermanas” aparentemente ha hecho que se subestime la riqueza específica en los arrecifes de coral (Knowlton 1993). Dentro de este apartado puede mencionarse también la relevancia que tuvo la revisión de ejemplares en diversos museos de México y los Estados Unidos para complementar el listado de especies, ya que la labor permitió la inclusión en la tabla 1 de material recolectado por otras expediciones y cuyos datos seguían inéditos.

Por otra parte, en nuestro estudio se realizó un gran esfuerzo de muestreo (siete días de trabajo) que, presumiblemente, es el más elevado hasta la fecha ya que en visitas previas las partidas permanecieron en el archipiélago un máximo de tres días (Durham y Barnard 1952, Squires 1959). También, durante el trabajo de campo se revisaron diversos hábitats y una extensión considerable de los arrecifes, lo cual debe haber ayudado a mejorar la probabilidad de encuentro de especies poco abundantes. Esta investigación además contó con la ventaja que ofrece el uso de buceo autónomo para el recorrido de las áreas, lo cual facilitó la búsqueda de organismos y permitió hacer recolectas manuales donde se pudieron seleccionar colonias a mayor profundidad y con mucho mayor detalle que en estudios previos donde se usó buceo libre (Squires 1959). También nos habilitó para obtener material en paredes, cuevas o los mismos macizos coralinos donde es relativamente difícil conducir dragados como los efectuados en investigaciones anteriores (Durham y Barnard 1952). A pesar de lo anterior, es importante notar que hubo dos especies del género *Fungia* citadas por Squires (1959) que no fueron vistas por nosotros, ni se encontraron ejemplares depositados en

search for organisms and allowing a more-detailed selection and manual collection of colonies at greater depths than in previous studies using free diving (Squires 1959). Autonomous diving also allowed us to obtain material from walls, caves or coral masses that is usually difficult to obtain by dredgings such as those conducted in earlier surveys (Durham and Barnard 1952). Even so, two species of the genus *Fungia* cited by Squires (1959) were not observed in this work nor were any specimens found in the scientific collections. A reason for this could be that sandy environments, commonly inhabited by species of the family Fungiidae (Squires 1959, Veron 2000), were not surveyed either in this or previous studies.

The development of the coral patches found at the Marías Islands corresponded to that frequently observed in areas such as San Gabriel Bay and Cabo Pulmo, in the Gulf of California, and the bays of Huatulco, Oaxaca (Glynn and Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla 2003), where the reefs have grown through the accumulation of *Pocillopora* fragments. The space invaded in shallow water as a result of the colonization of the substrate by pocilloporids could explain the clear zonation observed at the Marías Islands and why corals of the genus *Porites*, *Pavona* and *Psammocora* almost always appeared between –6 and –15 m, even though they are capable of occurring in shallower sites of the Gulf of California, Oaxaca and Central America (Guzmán and Cortés 1993, Glynn and Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla 2003). It is also possible that the type of zooxanthella (“clado”) and the influence of fishes of the family Pomacentridae helped to define the zonation, as has

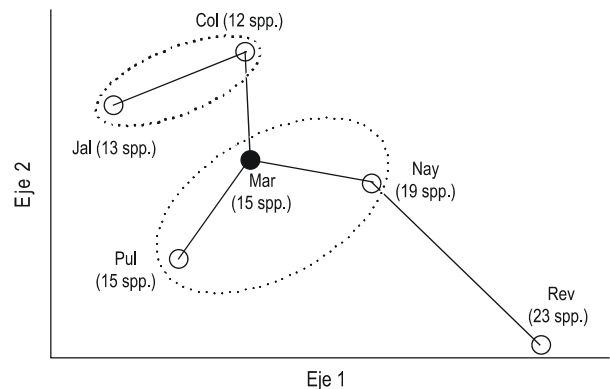


Figura 3. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico incluyendo las Islas Marías y cinco áreas cercanas, y obtenido con base en datos de presencia de corales zooxantelados. Clave: Pul: Cabo Pulmo (23°N), Nay: Margen costero de Nayarit e Islas Marietas (20°N); Jal: Jalisco (19°N); Rev: Islas Revillagigedo (18°N), Col: Margen costero de Colima (18°N). En cada área se indica la riqueza de especies, los grupos definidos por el análisis y el árbol de mínima distancia entre sitios.

Figure 3. Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) analysis including the Marías Islands and five nearby areas, based on data regarding the occurrence of zooxanthellate corals. Key: Pul: Cabo Pulmo (23°N), Nay: coastal margin of Nayarit and the Marietas Islands (20°N); Jal: Jalisco (19°N); Rev: Revillagigedo Islands (18°N), Col: coastal margin of Colima (18°N). The species richness, the groups defined by the NMDS analysis and the minimum spanning tree between sites are shown for each region.

colecciones científicas. Es posible que la falta de registro se deba a que tanto en el estudio de 1997 como en los anteriores, los muestreos y observaciones no se efectuaran en zonas arenosas, que son el hábitat más común de ocurrencia de las especies de la familia Fungiidae (Squires 1959, Veron 2000).

El sistema de desarrollo de los parches coralinos encontrados en las Islas Marías corresponde al observado frecuentemente en áreas como Bahía San Gabriel y Cabo Pulmo, en el Golfo de California, y en las Bahías de Huatulco, Oaxaca (Glynn y Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla 2003), donde los arrecifes han crecido por acumulación de fragmentos de *Pocillopora*. El acaparamiento de espacio en agua somera resultante de la colonización del sustrato por los pocilopóridos puede ser la clave para explicar la clara zonación observada en las Islas Marías, y paralelamente ser la razón por la cual los corales de los géneros *Porites*, *Pavona* y *Psammocora* aparecieron casi siempre de -6 m a -15 m aun cuando tienen la capacidad de presentarse en sitios menos profundos del Golfo de California, Oaxaca y Centroamérica (Guzmán y Cortés 1993, Glynn y Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla 2003). También es posible que el tipo de zooxantela ("clado") y la influencia de peces de la familia Pomacentridae estuvieran ayudando a definir la zonación, tal como se ha sugerido que ocurre en el sur del Golfo de California y Panamá (Wellington 1982, Iglesias-Prieto *et al.* 2004). Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados con el fin de dilucidar con mayor precisión cuáles son los agentes causales de los patrones de distribución coralina observados en las Islas Marías.

Los niveles de abundancia de coral registrados en las visitas de agosto de 1997 a las Marías (fig. 2) son comparables a los observados a mediados de esa década en el resto del Pacífico mexicano (ver resumen en tabla 2 de Carriquiry y Reyes-Bonilla 1997). Lo mismo puede decirse en relación con la abundancia relativa de los distintos géneros, ya que *Pocillopora* era el más importante en todo el occidente de México, seguido por *Porites*, *Pavona* y *Psammocora*, en ese orden (Reyes-Bonilla 1993, Guzmán y Cortés 1993), situación que aún prevalece (Reyes-Bonilla 2003). En resumen, las asociaciones coralinas observadas en las Islas Marías a mediados de 1997 mostraban los patrones esperados en una comunidad de su tipo. No obstante, hay que remarcar que la situación actual de los arrecifes del archipiélago es desconocida y puede ser notablemente distinta a la descrita ya que la zona, al igual que toda la costa occidental de las Américas, estuvo afectada en 1997 por el evento de El Niño más fuerte del siglo. Este fenómeno trajo como resultado un incremento notable en la temperatura superficial en el Océano Pacífico (Glynn 2000), y particularmente en el Pacífico mexicano causó fuertes blanqueamientos y mortalidad coralina debido a que las anomalías térmicas superaron los 2°C por varios meses (Reyes-Bonilla *et al.* 2002). Considerando que el área más afectada del litoral mexicano fue la Bahía de Banderas, donde la mortalidad superó 60% de la cobertura coralina viva (Carriquiry *et al.* 2001), es factible que en las Islas Marías se haya presentado una situación semejante dada su cercanía geográfica y el hecho

been suggested to occur in the southern Gulf of California and Panama (Wellington 1982, Iglesias-Prieto *et al.* 2004). Further studies are clearly necessary to more-accurately determine the causal agents responsible for the coral distribution patterns observed at the Marías Islands.

The levels of coral abundance recorded in August 1997 at María Madre and San Juanito (fig. 2) are comparable to those observed during the mid-1990s in the rest of the Mexican Pacific (see table 2 in Carriquiry and Reyes-Bonilla 1997). The same can be said in relation to the diverse genera, since *Pocillopora* was the most important throughout western Mexico, followed by *Porites*, *Pavona* and *Psammocora*, in that order (Reyes-Bonilla 1993, Guzmán and Cortés 1993), a situation that still prevails (Reyes-Bonilla 2003). In summary, the patterns observed for the coral assemblages at the Marías Islands in 1997 were those expected for that type of community. Nevertheless, it is important to note that the current situation of the reefs at the archipelago is not known and could be significantly different than that described, since the area, like all the western coast of the American continent, was affected in 1997 by the strongest El Niño event of the century. This phenomenon caused a notable increase in the surface temperature of the Pacific Ocean (Glynn 2000), and in the Mexican Pacific in particular it was responsible for extensive coral bleaching and mortality, the thermal anomalies exceeding 2°C during several months (Reyes-Bonilla *et al.* 2002). Considering that Banderas Bay was the most affected area on the coast of Mexico, with mortality of the live coral cover exceeding 60% (Carriquiry *et al.* 2001), it is possible that a similar situation occurred at the Marías Islands given its geographical proximity and the fact that during our survey an increase of more than 4°C was recorded in the mean maximum monthly temperature reported for the area (Carriquiry *et al.* 2001).

Even though the coral bleaching that occurred in 1997 significantly affected the community structure in the Mexican Pacific, there is no evidence that it produced local extirpations of species at any site in the region (Glynn 2000, Reyes-Bonilla 2003); therefore, this biogeographical study, centred on zooxanthellate species (for which reliable data are available; Reyes-Bonilla and López-Pérez 1998, Reyes-Bonilla *et al.* 2005), should be sound. The NMDS analysis (fig. 3) revealed that the coral communities of the Marías Islands are similar to those found on the coast of Nayarit and the southern Gulf of California, but that there are certain discrepancies in the composition of the assemblages compared with those from more southern areas, such as Jalisco and Colima, or from the Revillagigedo Islands. This differs slightly with that reported by Glynn and Ault (2000), who suggested that the Revillagigedo Archipelago and the Mexican tropical Pacific (from Nayarit to Oaxaca) are more similar to each other than to the Gulf of California. This difference can be attributed to the additional information obtained in the last five years (Reyes-Bonilla *et al.* 2005), giving us a better idea of the biogeographical situation of the group in the Mexican Pacific.

que durante nuestra visita ya se denotaba un incremento de más de 4°C sobre la temperatura máxima mensual registrada en promedio para la zona (Carriquiry *et al.* 2001).

A pesar de que el blanqueamiento de coral de 1997 afectó notablemente la estructura comunitaria en el Pacífico mexicano, no hay evidencias de que haya causado extirpaciones locales de especies en ningún sitio de la región (Glynn 2000, Reyes-Bonilla 2003); por ello, el estudio biogeográfico presentado aquí y centrado en las especies zooxanteladas (para las cuales hay datos muy confiables de distribución geográfica; Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998, Reyes-Bonilla *et al.* 2005), debe ser robusto. El análisis de ordenación (fig. 3) evidenció que las comunidades coralinas de las Islas Marías son muy semejantes a las encontradas en la costa de Nayarit y a las del sur del Golfo de California, y que tienen ciertas discrepancias en la composición de sus ensamblajes comparadas con áreas continentales más sureñas como Jalisco y Colima, o con islas oceánicas como las Revillagigedo. Este arreglo es ligeramente distinto al propuesto por Glynn y Ault (2000), quienes sugirieron que la zona de las Revillagigedo y el Pacífico tropical mexicano (de Nayarit a Oaxaca) son más parecidos entre sí que con el Golfo de California. La diferencia de concepto debe resultar de la mejoría de información lograda durante el último lustro (Reyes-Bonilla *et al.* 2005), que nos permite tener ahora una idea más clara de la situación biogeográfica del grupo en el Pacífico de México. No obstante, ambos trabajos coinciden en anotar que la región de la boca del Golfo de California es un sitio de particular interés biogeográfico.

El árbol de distancia mínima arroja información que confirma lo anterior al indicar que la entrada del Golfo de California tiene una conexión importante con la zona de las Revillagigedo, la cual se caracteriza por ser un sitio clave para la inmigración de especies del Indo Pacífico hacia México (Ketchum y Reyes-Bonilla 2001, Robertson y Allen 2002). Según la figura 3, la conectividad entre la costa de Nayarit y las Revillagigedo es alta, y quizá la primera zona sea el sitio principal de entrada a México para corales del Pacífico occidental (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998). Sin embargo, el árbol muestra que las Islas Marías son clave como sitio intermedio de dispersión hacia el norte para propágulos ya establecidos en la costa continental.

En conclusión, las asociaciones de corales de las Islas Marías constan de 20 especies. En 1997 la región no presentaba arrecifes en sentido construccional pero tenía elevada cobertura coralina sobre el fondo, especialmente en la Isla María Madre. Las comunidades de las islas evidenciaron una clara zonación con *Pocillopora* en agua somera y *Porites*, *Pavona* y *Psammocora* en sitios profundos. Finalmente, desde la perspectiva biogeográfica la entrada del Golfo de California representa una región clave para la inmigración de especies desde el Pacífico oeste, y las Islas Marías parecen jugar un papel preponderante para la dispersión de esas especies hacia el norte. Esperamos que la información aquí generada sea útil

Both studies coincide in indicating that the region of the mouth of the Gulf of California is of particular biogeographic interest.

The minimum spanning tree produced information that confirms the above, indicating that the mouth of the Gulf of California has an important connection to the Revillagigedo Archipelago, which is a key area for the immigration of Indo-Pacific species to Mexico (Ketchum and Reyes-Bonilla 2001, Robertson and Allen 2002). According to figure 3, there is a strong connection between the coast of Nayarit and the Revillagigedo Islands, and perhaps the former is the main area of entry into Mexico for western Pacific corals (Reyes-Bonilla and López-Pérez 1998). Nevertheless, the tree shows that the Marías Islands play a key role as an intermediate site for the northward dispersal of propagules already established on the continental coast.

In conclusion, the coral assemblages of the Marías Islands are composed of 20 species. In 1997, constructional reefs were not found in the area, but there was significant coral cover, especially at María Madre. The island communities showed a clear zonation, with *Pocillopora* in shallow waters and *Porites*, *Pavona* and *Psammocora* in deep waters. Finally, from a biogeographic perspective, the mouth of the Gulf of California is a key region for the immigration of western Pacific species and the Marías Islands play a major role in the northward dispersion of these species. We hope that the information provided here will be of use to help conserve one of the last pristine sites in the Mexican Pacific.

Acknowledgements

This study was supported by the federal government of Mexico, the government of the state of Nayarit, the National Fisheries Institute and through the SEMARNAT-CONACYT-CONABIO AS007 project (scientist in charge: LE Calderón-Aguilera, CICESE, Ensenada). The authors thank O Ramírez, F Uribe, N Ceseña, the Marías Islands Fishing Cooperative and the authorities of the Marías Islands Federal Penal Colony for their assistance during the field work. The cooperation provided by the curators of the museums visited (R van Syoc, CASIZ; D Haasl, UCMP; E Hochberg, SBMNH; KD Johnson, LACM) is gratefully acknowledged. The comments and suggestions made by VH Beltrán (James Cook University, Townsville), J Ketchum (University of California, Davis), six reviewers and the journal editor helped to improve this paper.

English translation by Christine Harris.

para ayudar a preservar uno de los últimos sitios en estado prístino de conservación en el Pacífico mexicano.

Agradecimientos

Se agradece el patrocinio para la visita a las islas por el Instituto Nacional de la Pesca, del Gobierno Federal y del

Estado de Nayarit. También a O Ramírez, F Uribe, N Ceseña, la Cooperativa Pesquera de Islas Marías, y a la Dirección de la Colonia Penal Federal de Islas Marías, por la ayuda durante el trabajo de campo. El estudio también recibió apoyo por parte del proyecto SEMARNAT-CONACYT-CONABIO AS007 (responsable: LE Calderón Aguilera, CICESE, Ensenada). Los curadores de las colecciones visitadas (R van Syoc, CASIZ; D Haasl, UCMP; E Hochberg, SBMNH; KD Johnson, LACM) otorgaron todas las facilidades para la revisión de ejemplares en sus instituciones. VH Beltrán (James Cook University, Townsville), J Ketchum (University of California, Davis), seis árbitros y el editor de la revista hicieron sugerencias relevantes para mejorar el contenido del manuscrito.

Referencias

- Carriquiry JD, Reyes-Bonilla H. 1997. Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit. *Cienc. Mar.* 23: 227–248.
- Carriquiry JD, Cupul-Magaña A, Rodríguez-Zaragoza F, Medina-Rosas P. 2001. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño, and prediction from a remote sensing approach. *Bull. Mar. Sci.* 69: 237–249.
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. *Change in Marine Communities*. 2nd ed. Primer-E, Plymouth, 144 pp.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P. 2003. *Historical Biogeography*. Harvard Univ. Press, Boston, 264 pp.
- Durham JW, Barnard JL. 1952. Stony corals of the eastern Pacific collected by the *Velero* III and *Velero* IV. *Allan Hancock Pac. Exped.* 16: 1–110.
- English S, Wilkinson C, Baker V. 1997. *Survey Manual for Tropical Marine Resources*. AIMS, Townsville, 312 pp.
- García E. 1989. *Climas*. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, Univ. Nacional Autónoma de México, IV.4.10.
- Glynn PW. 2000. Effects of the 1997–98 El Niño Southern Oscillation on eastern Pacific corals and coral reefs: An overview. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp., Bali*, 2: 1169–1174.
- Glynn PW, Leyte-Morales GE. 1997. Coral reefs of Huatulco, Mexico: Reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1033–1048.
- Glynn PW, Ault JS. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19: 1–23.
- Guzmán ML. 1959. *Islas Marías*. Compañía General de Ediciones, México, 121 pp.
- Guzmán HM, Cortés J. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: Revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.* 41: 535–557.
- Iglesias-Prieto R, Beltrán VH, La Jeunesse T, Reyes-Bonilla H, Thomé PE. 2004. The presence of specific algal symbionts explains the vertical distribution patterns of hermatypic corals. *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, 271: 1757–1763.
- Ketchum JT, Reyes-Bonilla H. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, Pacífico de México. *Rev. Biol. Trop.* 49: 803–848.
- Knowlton N. 1993. Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 189–216.
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 556 pp.
- Revueltas J. 1988. *Los Muros de Agua*. Era, México, 65 pp.
- Reyes-Bonilla H. 1993. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO/CIQRO, Chetumal, pp. 207–222.
- Reyes-Bonilla H. 2002. Checklist of valid names and synonyms of stony corals (Anthozoa: Scleractinia) of the eastern Pacific Ocean. *J. Nat. Hist.* 36: 1–13.
- Reyes-Bonilla H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp. 331–349.
- Reyes-Bonilla H, López-Pérez A. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Cienc. Mar.* 24: 211–224.
- Reyes-Bonilla H, Pérez-Vivar TL, Ketchum-Mejía JT. 1999. Distribución geográfica y depredación de *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México. *Rev. Biol. Trop.* 47: 273–279.
- Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997–1999) on coral reefs of the western coast of Mexico. *Coral Reefs* 21: 368–372.
- Reyes-Bonilla H, Calderón-Aguilera LE, Cruz-Piñón G, Medina-Rosas P, López-Pérez RA, Herrero-Pérezrul MD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL, Carriquiry-Beltrán JD. 2005. *Atlas de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico mexicano*. CICESE/CONABIO/CONACYT/UABCS/Universidad de Guadalajara/Universidad del Mar, 124 pp.
- Robertson DR, Allen GR. 2002. *Shorefishes of the tropical eastern Pacific*. CD-ROM. Smithsonian Tropical Research Institute.
- Small M. 1998. Ten days in May: A trip to las Islas Tres Marías. *Festivus* 30: 75–82.
- Spalding M, Ravilious C, Green EP. 2000. *World Atlas of Coral Reefs*. Univ. California Press, Berkeley, 416 pp.
- Squires DF. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 118: 367–432.
- Veron JEN. 1986. *Corals of Australia and the Indo-Pacific*. Angus and Robertson, Sydney, 580 pp.
- Veron JEN. 2000. *Corals of the World*. Vols. 1–3. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1382 pp.
- Wellington GM. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panamá: Control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol. Monogr.* 52: 223–241.
- Wells JW. 1983. Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos Islands. In: Glynn PW, Wellington GM (eds.), *Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 209–292.
- Wells SM. 1988. *Coral Reefs of the World*. Vol. 1. Atlantic and Eastern Pacific. IUCN, Cambridge, 373 pp.
- WOA, World Ocean Atlas. 2001. http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA01/pr_woa01.html.
- Vidal-Zepeda R. 1989. *Precipitación*. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, Univ. Nacional Autónoma de México, IV.4.4.

*Recibido en febrero de 2005;
aceptado en marzo de 2006.*

Apéndice. Registros de presencia de especies de corales zooxantelados en cinco regiones selectas del Pacífico mexicano. Datos tomados de Reyes-Bonilla et al. (2005).

Appendix. Records of the occurrence of zooxanthellate coral species in five regions of the Mexican Pacific. Data taken from Reyes-Bonilla et al. (2005).

Especie	Localidad				
	Cabo Pulmo (23°N)	Nayarit (21°N)	Jalisco (19°N)	Colima (18°N)	Revillagigedo (18°N)
<i>Pocillopora capitata</i>	X	X	X	X	X
<i>Pocillopora damicornis</i>	X	X	X	X	X
<i>Pocillopora elegans</i>	X	X	X	X	
<i>Pocillopora eydouxi</i>	X	X	X	X	X
<i>Pocillopora meandrina</i>	X	X	X	X	X
<i>Pocillopora verrucosa</i>	X	X	X	X	X
<i>Pocillopora woodjonesi</i>					X
<i>Porites arnaudi</i>					X
<i>Porites australiensis</i>					X
<i>Porites lichen</i>					X
<i>Porites lobata</i>		X	X	X	X
<i>Porites lutea</i>		X		X	X
<i>Porites panamensis</i>	X	X	X	X	X
<i>Porites sverdrupi</i>		X			
<i>Pavona clavus</i>	X	X	X	X	X
<i>Pavona duerdeni</i>	X	X			X
<i>Pavona gigantea</i>	X	X	X	X	X
<i>Pavona maldivensis</i>					X
<i>Pavona minuta</i>	X				X
<i>Pavona varians</i>		X			X
<i>Psammocora brighami</i>	X		X		
<i>Psammocora stellata</i>	X	X	X		X
<i>Psammocora superficialis</i>		X	X		X
<i>Psammocora profundacella</i>		X			
<i>Fungia curvata</i>	X	X		X	X
<i>Fungia distorta</i>	X	X			X
<i>Fungia vaughani</i>					X
Total	15	19	13	12	23