

**CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA**

**BIOGEOGRAFIA DE LOS CANGREJOS (BRACHYURA)
DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

**T E S I S
MAESTRIA EN CIENCIAS**

Francisco Correa Sandoval

RESUMEN de la tesis de FRANCISCO CORREA SANDOVAL
presentada como requisito parcial para la obtención del grado
de MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA
MARINA. Ensenada, Baja California, México, Junio de 1988.

BIOGEOGRAFIA DE LOS
CANGREJOS (BRACHYURA) DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Resumen aprobado por



Dr. Alberto Carvacho Bravo

Director de Tesis

Se presenta una lista completa de los cangrejos braquiuros conocidos para el Golfo de California y, en base a su ocurrencia en el Pacífico Oriental, se analiza su distribución geográfica y los factores que la rigen como son la temperatura y las corrientes oceánicas. Los datos se obtuvieron de investigación bibliográfica, revisiones de colecciones

científicas y colectas de campo. Se contabilizó un total de 271 especies. Según los porcentajes de la fauna de braquiuros, el Golfo de California constituye una provincia con dos áreas (Alto y Bajo Golfo) incluida en la Región Tropical del Pacífico Oriental. La distribución de los braquiuros dentro del Golfo, de acuerdo al análisis de agrupamiento y al método de Peters, indica que el Alto y Bajo Golfo constituyen áreas diferentes; se postula que las diferencias en la distribución dentro del Golfo se deben a la barrera biogeográfica situada en la zona de las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón y que actúa de sur a norte con una efectividad del 69%. Se menciona la probable existencia de una invasión de cinco especies (1.84%) de las aguas templadas del Norte a las aguas tropicales por medio de la sumergencia. Se discute la presencia de Cancer amphioetus como la única especie en el Alto Golfo con distribución disyunta y sus consecuencias evolutivas. La mayor afinidad faunística del Golfo de California, fuera del Pacífico Oriental la tiene con el Atlántico Occidental Tropical (Golfo de México-Caribe) con 16 especies en común, seguida por el Indopacífico con 9 y el Atlántico Oriental Tropical con 7. Según los registros fósiles y su localización, se postula que el grueso de la carcinofauna tropical del Golfo de California arribó siguiendo el trayecto Indopacífico - Atlántico - Caribe - Pacífico Oriental.

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y EDUCACION SUPERIOR
DE ENSENADA, B. C.

DIVISION DE OCEANOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA MARINA

BIOGEOGRAFIA DE LOS
CANGREJOS (BRACHYURA) DEL GOLFO DE CALIFORNIA

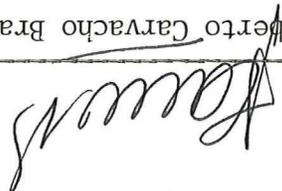
TESIS

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

FRANCISCO CORREA SANDOVAL

Ensenada, B.C., Junio de 1988.

TESIS APROBADA PARA SU DEFENSA POR:


Dr. Alberto Carvacho Bravo, Director del Comité

M.C. Anamaria Escofet Giansone, Miembro del Comité



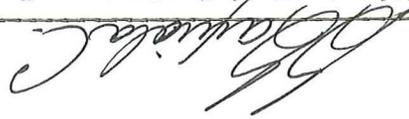
Dr. Luis Fernando Buckle Ramirez, Miembro del Comité



Dr. Enrique Mitrani Abenchuchan, Miembro del Comité



M.C. Gilberto Gaxiola Castro, Jefe del Departamento de Ecología Marina



Dr. José Rubén Lara Lara, Director de la División de Oceanología



C. Nava B.

M.C. Guahntémoc Nava Buton, Director Académico

Tesis presentada en Junio 30, 1988

Al Dr. John S. Garth

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Alberto Carvacho Bravo por su labor como Asesor Académico y Director de Tesis.

A los Sinodales Dr. Luis Fernando Bückle Ramirez, M.C. Anamaria Escofet y Dr. Enrique Mitrani, por las aportaciones hechas al presente trabajo.

Al Dr. John S. Garth y Dra. Janet Haig de la Fundación Allan Hancock de la Universidad del Sur de California, por las facilidades brindadas para la revisión de la colección de Crustáceos, por su disponibilidad y valiosas críticas al presente estudio.

Al c.M.C. Ernesto Campos por las facilidades para la revisión de la colección de Crustáceos de la Escuela de Biología de la Universidad Autónoma de Baja California.

Al M.C. Mario Nieves Soto, c.M.C. Arturo Siqueros Valencia, M.C. Eduardo Aguirre Hinojosa y M.C. Gorgonio Ruiz Campos por su apoyo durante las salidas de campo.

A la M.C. Beatriz Cordero Esquivel por apoyarme en los momentos difíciles, por su gran comprensión y paciencia, además de sus críticas aportadas para el mejoramiento de este estudio.

Al dibujante Sergio Ramos por su trabajo en la elaboración de las figuras.

Al CONACYT por haberme apoyado con beca para mis estudios de postgrado.

CONTENIDO

11	I. INTRODUCCION
4	II. ANTECEDENTES
8	III. DESCRIPCION FISICA DEL AREA
8	III.1. Origen e historia
11	III.2. Corrientes y Masas de Agua
14	III.2.1. Sistema de la Corriente de California
15	III.2.2. Corriente Costera de Costa Rica
16	III.3. Características hidrológicas del Golfo de California
23	III.3.1. Surgencias
25	IV. MATERIALES Y METODOS
30	V. RESULTADOS Y DISCUSION
30	V.1. Distribución de los braquiuros presentes en el Golfo de California en áreas y provincias del Pacífico Oriental
30	V.2. Distribución dentro del Golfo de California
71	V.2.1. Diferencias entre el Alto y Bajo Golfo
71	V.2.2. Las Islas Angel de La Guarda y Tiburón como barreras zoogeográficas
78	V.2.3. Poblaciones aisladas en el Alto Golfo
80	V.2.4. Endemismo
81	V.3. Distribución de los braquiuros del Golfo de California en otros mares y océanos
84	V.4. Paleobiogeografía
102	VI. CONCLUSIONES
105	LITERATURA CITADA
105	APENDICE

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Mapa esquemático de la tectónica del Golfo de California. Las líneas continuas representan las posiciones aproximadas de las fallas transformadas; las líneas punteadas dobles indican los centros de expansión (Reichle, 1975).	9
2	Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante verano.	12
3	Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante invierno.	13
4	Batimetría del Golfo de California. Profundidad en brazas. (Parker, 1964; fig. 4).	17
5	Temperaturas medias (C) superficiales del mar en Enero (A) y Julio (B) (Robinson, 1973).	19
6	Distribución de las zonas arenosas y rocosas a lo largo de las costas del Golfo de California (Parker, 1964; fig. 11).	22
7	Zonas de surgencias y afloramientos de fitoplancton en el Golfo de California (Parker, 1964; fig. 8).	24
8	Provincias zoogeográficas del Pacífico Oriental.	45
9	Rangos geográficos de los braquiuros presentes en el Golfo de California representados por el método de Pielou (1977, 1978). Comprende únicamente las especies que se distribuyen desde la Provincia Cortesiana o Golfo de California hasta el norte de la Magallánica.	65
10	Rangos geográficos de los braquiuros presentes en el Golfo de California representados por el método de Pielou (1977, 1978). Comprende únicamente las especies que se distribuyen desde la Provincia Californiana hasta el norte de la Magallánica.	66

cont. LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
11	Diagrama de las relaciones de similitud entre todas las localidades y el número de discrepancias en el arreglo entre cada localidad. Puerto Penasco = 1; Laguna Percebu = 2; Bahía de Los Angeles = 3; Bahía de Concepción = 4; Mazatlán = 5.	73
12	Dendrograma de similitud de especies presentes en las localidades del Golfo de California.	74

LISTA DE TABLAS

Página

Tabla

85	I Distribución de las especies de braquiuros del Golfo de California por áreas en el Pacífico Oriental.
31	II Distribución por áreas en el Pacífico Oriental de las especies de los tres grupos sistemáticos presentes en el Golfo. P = Podotremata; H = Heterotremata; T = Toracotremata; TI = Total; GOLCAL = Golfo de California; AG = Alto Golfo; BG = Bajo Golfo; CALIF = California; TROP = Trópico.
43	III Distribución de las especies de braquiuros del Golfo de California por Provincias Zoogeográficas en el Pacífico Oriental. CALIF = Californiana; CORTES = Cortesiana o Golfo de California; A = Alto Golfo; B = Bajo Golfo; MEX = Mexicana; PANAM = Panámica; GALAP = Galápagos; PERU = Peruana.
46	IV Número y porcentaje que representan los grupos zoogeográficos de braquiuros en el Golfo de California para cada grupo sistemático. P = Podotremata; H = Heterotremata; T = Toracotremata; TI = Total; GOLCAL = Golfo de California.
58	V Especies endémicas por familia y su relación con el número total de especies y géneros presentes en el Golfo de California.
59	VI Coeficientes de similitud entre las localidades y el número de especies comunes entre cada una de ellas.
72	VII Distribución de braquiuros del Golfo fuera del Pacífico Oriental. A.Oc.T. = Atlántico Occidental; Tropical; A.Or.T. = Atlántico Oriental Tropical; A.Oc. (TCN) = Atlántico Occidental (Templado del Norte); I.P. = Indopacífico; P.Oc. = Pacífico Occidental; M. ROJO = Mar Rojo; M. ARABIGO = Mar Arábigo.
85	VIII Distribución de braquiuros del Golfo fuera del Pacífico Oriental. A.Oc.T. = Atlántico Occidental; Tropical; A.Or.T. = Atlántico Oriental Tropical; A.Oc. (TCN) = Atlántico Occidental (Templado del Norte); I.P. = Indopacífico; P.Oc. = Pacífico Occidental; M. ROJO = Mar Rojo; M. ARABIGO = Mar Arábigo.

VIII	Distribución por grupos sistemáticos y porcentajes que representan otras áreas. A.Oc.T. = Atlántico Occidental Tropical; A.Or.T. = Atlántico Oriental Tropical; A.Occ. (TCN) = Atlántico Occidental (Templado cálido del Norte); I.P. = Indopacífico; M. ROJO = Mar Rojo; M. ARABIGO = Mar Arábigo.	85
IX	Distribución de las familias y géneros presentes en el Golfo de California por período geológico y localidad.	90
X	Número de géneros por grupo sistemático y porcentaje que representan en cada uno de los períodos geológicos. El número entre paréntesis después del período geológico representa el número total de géneros presentes en dicho período.	97
XI	Distribución geográfica y geológica de las familias presentes en el Golfo de California. JURAS = Jurásico; CRETAC = Cretácico; TERC = Terciario; PLEIST = Pleistoceno; HOLOC = Holoceno; Eu = Europa; N.Am. = Norteamérica; C.Am. = Centroamérica; S.Am. = Sudamérica; O.Afr. = Oeste de África; N.Afr. = Norte de África; SE.As. = Sureste de Asia; E.As. = Este de Asia; C.As. = Centro de Asia; PC. = Pacífico Central; IP. = Indopacífico; NZ = Nueva Zelanda.	100

BIOGEOGRAFIA DE LOS
CANGREJOS (BRACHYURA) DEL GOLFO DE CALIFORNIA

I. INTRODUCCION

En la ecología es usual estudiar las relaciones entre las densidades de una población de determinada especie y la intensidad de los factores del ambiente que, presumiblemente, condicionan la presencia y la abundancia. Sin embargo, raramente la distribución queda explicada. Al entrar al concepto de aumento o disminución de las probabilidades de ocurrencia por contigüidad geográfica con otras áreas habitadas por la especie, se penetra en el campo de la expresión espacial de fenómenos ecológicos, es decir la biogeografía.

Se ha dicho que mientras los aspectos puramente ecológicos pueden estudiarse con un método rigurosamente experimental, los aspectos geográficos necesitan métodos parecidos a los de las ciencias históricas y que esta diferencia metodológica es susceptible de crear dificultades en la organización del pensamiento (Patterson, 1981). Un buen ejemplo de lo anterior lo encontramos en el tipo de análisis al que se aboca este trabajo para el Golfo de California, por ejemplo cuando se trata de explicar por qué se encuentran especies distintas en litorales de características similares o a que se debe la fragmentación en la distribución de una especie que se extiende

a lo largo de un meridiano en varias subespecies o especies vicarias.

Para el Golfo de California las relaciones faunísticas son, en general, complicadas porque a lo largo de este mar marginal se encuentran diferencias en la distribución de diferentes grupos de animales atribuibles a las corrientes oceánicas, temperaturas, glaciaciones e invasiones faunísticas.

Los crustáceos son uno de los principales grupos de invertebrados, muchos de ellos de gran interés económico o de importancia ecológica. En este estudio analiza la distribución geográfica de los crustáceos braquiuros del Golfo de California; animales que poseen importancia como indicadores biogeográficos por sus hábitos bentónicos en estado adulto. La mayor parte de los trabajos para el Golfo de California son puntuales (una sola localidad) o parciales (un solo grupo taxonómico) y no existe un estudio global que facilite el trabajo de los ecólogos, en lo particular referido a los patrones de distribución, por ello, en este trabajo se aporta una fuente de referencia conveniente sobre los cangrejos braquiuros del Golfo de California.

Los objetivos del presente estudio son:

1. Analizar la distribución de los braquiuros del Golfo

de California en el Pacifico Oriental en base a factores oceanograficos como son la temperatura y corrientes.

2. Explorar la distribución de los braquiuros dentro del Golfo de California y analizar las similitudes faunísticas en diferentes localidades dentro de él.

3. Analizar las relaciones faunísticas que mantienen los braquiuros del Golfo de California con otros mares y océanos y determinar las causas que la produjeron en base a registros fósiles y procesos geológicos.

II. ANTECEDENTES

En este mar marginal se han realizado varios estudios faunísticos sobre crustáceos. En el caso de los braquiuros, Glassell (1934) suscribe 197 especies para la región; Rathbun (1918-1937) señala aproximadamente 200 especies, mientras Garth (1960) señala 230 y Brusca (1980) 67.

Desde el punto de vista biogeográfico, el Golfo de California es un lugar donde existen interesantes problemas de afinidades faunísticas. De las 197 especies de braquiuros señaladas por Glassell (1934), 96 (48%) se extienden a la Provincia Panámica, 75 (40%) son endémicas y 24 (12%) se hallan también en la Provincia Californiana. De las 230 especies citadas por Garth (1960), 131 (57%) son de origen Panámico, 80 (35%) son endémicas y 19 (8%) provienen de la Provincia Californiana.

Carvacho (1980), en su estudio de los porcelánidos del Pacífico americano, menciona para el Golfo de California 30 especies de los géneros *Pachycheles*, *Megalobrachium* y *Petrolisthes*; considera 12 especies (40%) formando el grupo *Petrolisthes*; de estas, seis (50%) se distribuyen también en la costa occidental de la península, pero no alcanzan a llegar a California. Las 18 especies restantes (60%) las componen formas panámicas que entran al Golfo y, del total de

30, cinco son endémicas (16%).

Soule (1960) señala que la fauna de briozoarios del Golfo está constituida en un 13% de formas Indo-Pacíficas, 19% de elementos Golfo de México-Caribe, 40% Panámicas y 28% Pacífico Oriental Templado, mientras que la costa Pacífico bajacaliforniano presenta 9% de briozoarios de origen Indo-Pacífico, 15% de Golfo de México-Caribe, 29% Panámico y 47% del Pacífico Oriental Templado. Dentro del Golfo, Soule encuentra diferencias en la distribución de los briozoarios y en base a ello lo divide en tres zonas: templado cálida al norte, transicional a la altura de las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón y tropical al sur.

Walker (1960) indica que la ictiofauna del Golfo está compuesta por un 73% de elementos panámicos, un 10% de origen boreal y un 17% de formas endémicas.

Escobar y Arenillas (1987) señalan que de 1034 especies de peces presentes en las aguas adyacentes a Baja California, 269 se localizan sólo en el Golfo de California y 237 en ambos lados de la península. Cuando separan los peces pelágicos y bentónicos, encuentran que las especies comunes a ambos litorales son 80 y 157 especies respectivamente, mientras para el Golfo son 41 y 228. Del total de especies, 17 presentan poblaciones disyuntas en el Alto Golfo en un hábitat bentónico.

La distribución de ellas en el Pacífico Oriental se encuentra confinada al sistema de la corriente de California y algunas llegan a alcanzar las aguas del Golfo de Alaska. Señalan que los organismos ícticos del Área del Mar de Cortés exhiben una afinidad mayor a la fauna tropical. Sin embargo, las especies endémicas pertenecen mayoritariamente a familias con afinidad templada, lo que contribuye a considerar al Golfo de California como una provincia separada de la Región Tropical. Estos autores demuestran que la ictiofauna bentónica profunda señalada para el Golfo de California deriva de la "Región Nortena" y refleja la herencia de los ambientes fríos y templado-fríos que predominaron en las épocas de las glaciaciones del Pleistoceno. Mencionan, además, que los peces bentónicos son mejores indicadores zoogeográficos que las especies pelágicas.

Steinbeck y Ricketts (1941) muestran para el Golfo que de un total de 415 especies animales: 17.5% son endémicas, 38.5% de origen Panámico, 10.1% de distribución norte, 16.3% de distribución norte y sur, 9.6% cosmopolitas, 4.8% caribeñas y 3.3% indopacíficas.

De los datos anteriores es posible considerar al Golfo de California como parte del Área Tropical; Dall (1909) citado por Carvacho, (1980) circunscribe al Golfo en su Provincia Panámica, abarcando desde Baja California hasta Ecuador. Ekman (1953) lo

ubica dentro de su región de aguas cálidas. Vermeij (1980) incluye al Golfo en su Provincia del Pacífico Oriental Tropical, que abarca desde Bahía Magdalena hasta el norte del Perú. Sin embargo Briggs (1974), que es ictiólogo sitúa al Golfo como parte de la Región Californiana (Templado Cálida) pues en el norte del Golfo existe un grupo de especies comunes a la costa Pacífico de Baja California y sur de California pero que están ausentes en el sur del Golfo.

Es necesario señalar que las provincias se definen dependiendo del grupo biótico o taxon que se estudie. Sin embargo, para los organismos bentónicos, se hace indispensable más estudios biogeográficos que puedan corroborar las provincias.

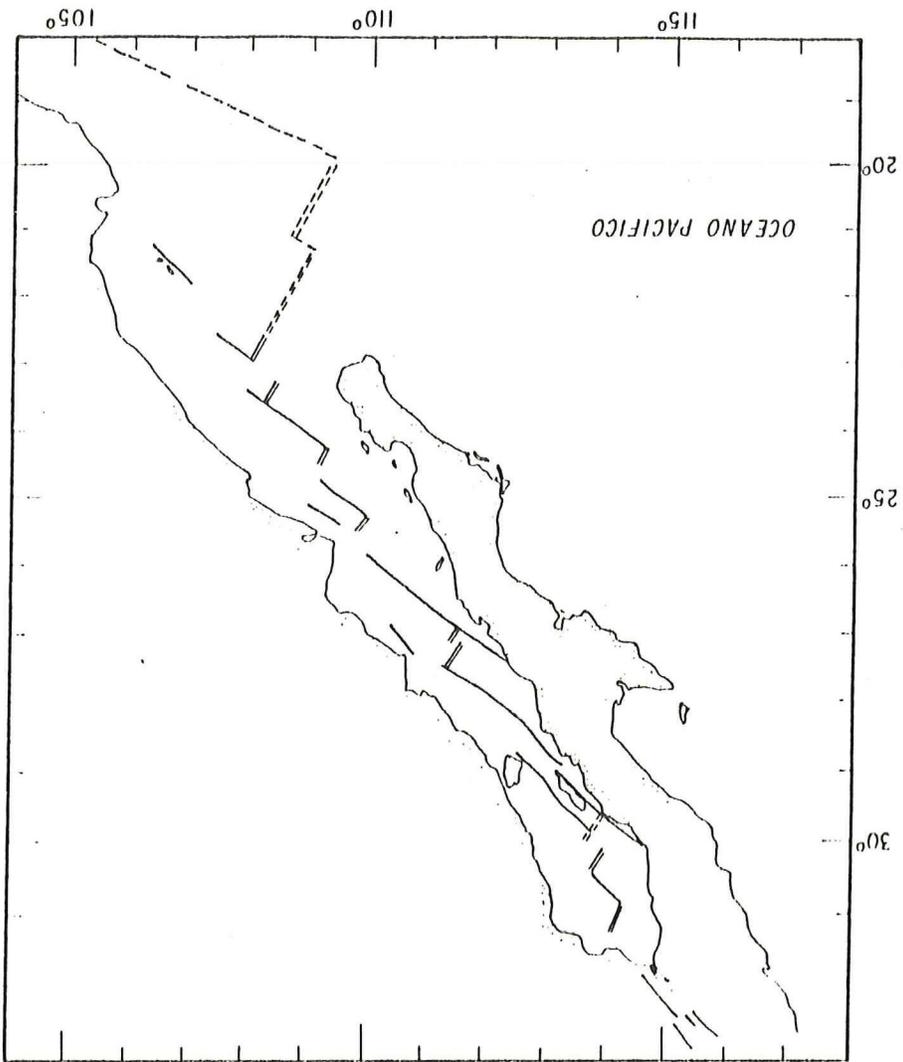
Para conceptualizar la génesis de la distribución biogeográfica actual es necesario conocer dos aspectos importantes del Golfo de California. El primero, referente a su origen e historia y el segundo, a la dinámica actual de las corrientes y masas de agua.

III. DESCRIPCIÓN FÍSICA DEL ÁREA

III.1. Origen e Historia

La península de Baja California y sus áreas adyacentes están limitadas por dos grandes placas tectónicas, la de Norteamérica y la del Pacífico Norte (Anderson, 1976). En los últimos 10 a 30 millones de años, estas placas han interactuado teniendo un cambio significativo cuando una de las crestas oceánicas septentrionales de la Cordillera del Pacífico oriental interceptó al continente, con lo cual se originó el sistema de fallas de San Andrés (Atwater, 1970; Anderson, 1976; Larson, 1972), que tiende a separar la península de Baja California y la parte sur de California del resto del Continente Americano (Fig.1). En este proceso se han combinado los fenómenos de expansión y crecimiento del piso oceánico con fallas transformadas (Vine, 1966; Moore y Buffington, 1968) y en base a trabajos con perfiles de anomalías magnéticas se sabe

FIG. 1. Mapa esquemático de la tectónica del Golfo de California. Las líneas continuas representan las posiciones aproximadas de las fallas transformadoras; las líneas punteadas dobles indican los centros de expansión (Reischle, 1975).



que el desprendimiento y origen del Golfo de California se llevó a cabo hace cuatro millones de años (Larson et al, 1968).

Hay que mencionar los cambios climáticos que ha tenido el planeta en el Pleistoceno: en los últimos 1,800,000 años se han registrado cuatro grandes edades de hielo con sus respectivas épocas interglaciares (Holmes, 1980). El último evento del cual se tiene conocimiento preciso comenzó hace 120,000 años y sus registros de declinación más recientes dieron principio hace 19,000 años. Esta glaciación tuvo tres estados, en los cuales el límite de los hielos polares se extendió hacia zonas muy meridionales. El mayor avance en Norteamérica se localizó a los 36° Lat. N en la parte central de California, E.U.A. Entre los estados se sucedieron intervalos de miles de años, en los cuales el clima probablemente fue muy similar al actual ya que hay indicios de que el nivel del mar fue mayor o por lo menos tan alto como el que se observa hoy en día (Seyfert y Sirkin, 1973). Además se sabe que hace 19,000 años, éste se encontraba a 80 metros por abajo del actual nivel de mareas (Painter, 1973). Dichos eventos han alterado las condiciones dentro del área de estudio. Así, mientras se abre un nuevo mar y se facilitaban nuevos hábitats para su colonización, los factores climáticos se modificaron, existiendo durante miles de años aguas templado-cálidas y durante otros periodos aguas templado-frías. Esta variación también sucedió en la costa pacífica de la

Península, de modo que la actual composición de la biota de toda esta región, de alguna manera debe reflejar la herencia de este singular patrón de alternancia climática. Sin embargo, en el caso de los braquiuros se ha perdido parcialmente este patrón, ya que la mayoría (95%) manifiesta afinidades a las aguas cálidas o tropicales. En la discusión de los resultados se ampliará este punto con más detalle.

III.2. Corrientes y Masas de Agua

La península de Baja California y sus mares adyacentes tienen la influencia de dos grandes sistemas de circulación de viento: el sistema de giro Anticiclónico del Pacífico Norte y el sistema Ecuatorial con su extensión norte a lo largo de América Central (Baumgartner y Christensen, 1985). La contraparte oceánica de estos sistemas atmosféricos son: al norte, el sistema de la corriente de California y al sur, la corriente Costera de Costa Rica (Fig. 2 y 3). Todos estos sistemas poseen variaciones estacionales con fortalecimientos y debilitamientos, en la cual su dinámica es compleja e intervienen gran cantidad de variables (Wyrkki, 1967; Baumgartner y Christensen, 1985).

FIG. 2. Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante verano.

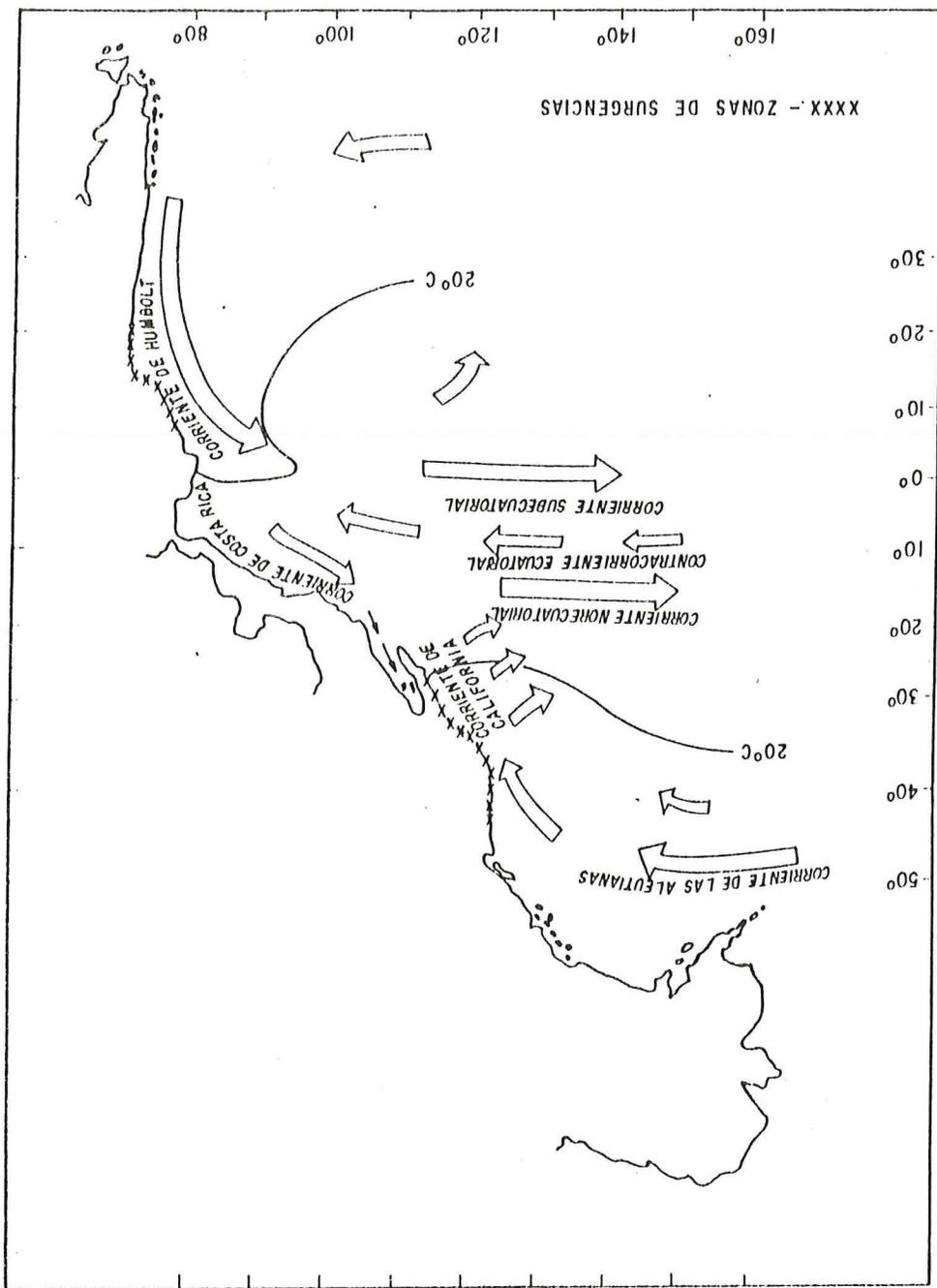
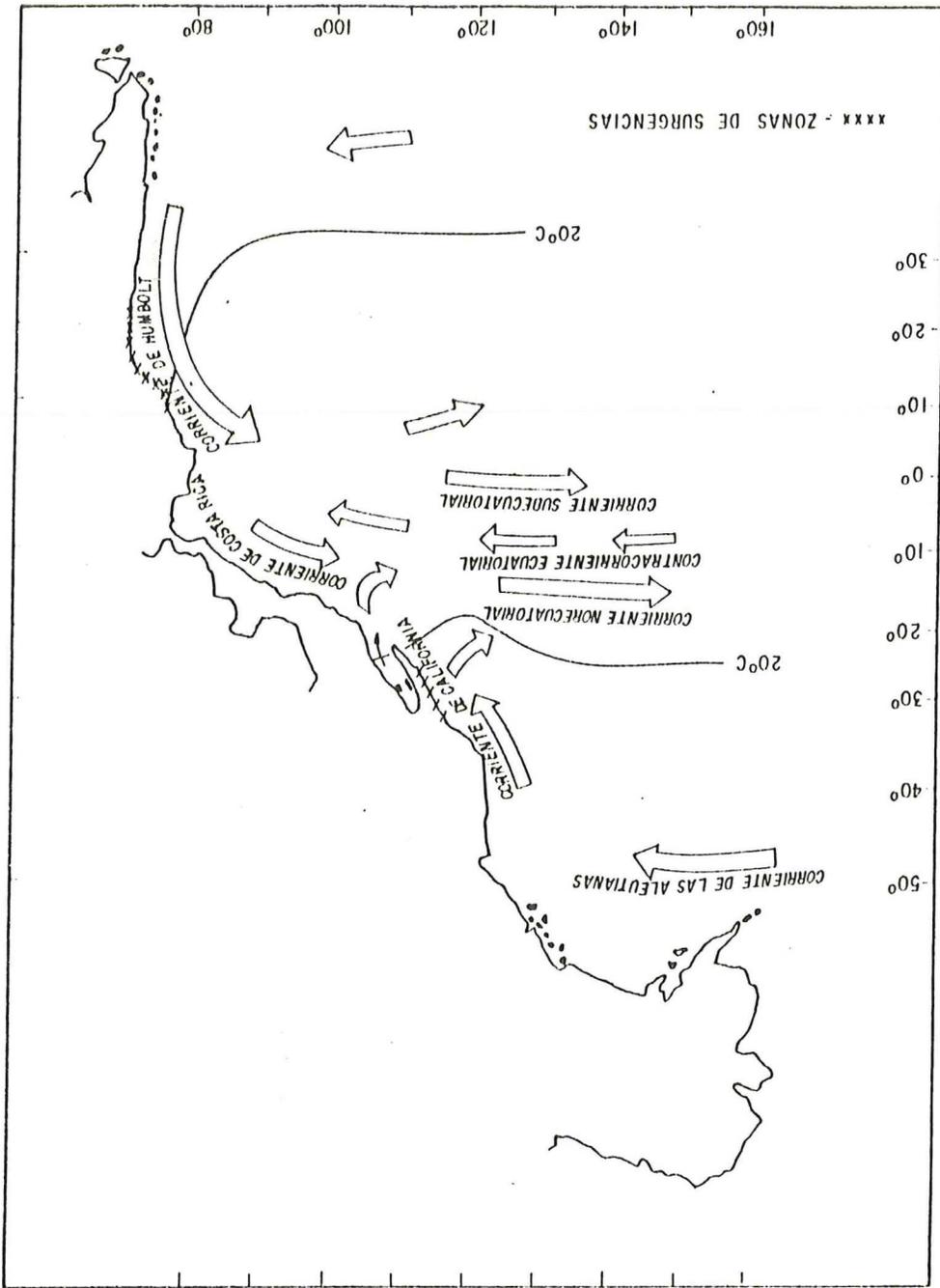


FIG. 3. Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante invierno.



III.2.1. Sistema de la Corriente de California

El Sistema de la Corriente de California representa el miembro Este del giro anticiclónico de la circulación en el Pacífico Norte (Reid Jr. et al, 1958). En este sistema, fluyen cuatro corrientes, donde la principal con flujo hacia el Sur es la Corriente de California (Fig. 2 y 3). Esta transporta una masa de agua de tipo subártico, con características originales de baja temperatura ($<20^{\circ}\text{C}$), baja salinidad (<34 o/oo S), alto contenido de oxígeno disuelto (6-7 ml/l) y rica en nutrientes orgánicos (Wyrki, 1967). Representa la extensión meridional de la Corriente de las Aleutianas en la Latitud 48°N (Sverdrup et al, 1942). En su viaje al Sur, por calentamiento, evaporación, precipitación y mezcla con otras aguas, su tipo se modifica encontrándose un mayor porcentaje del Agua Subtropical mientras más al sur se halle (Reid Jr. et al, 1958; Roden, 1959; Kin'dyusev, 1970). Al chocar con la Corriente Costera de Costa Rica, entre los 25° y 20° de latitud Norte, cambia su dirección hacia el Oeste y entre ambas originan la Corriente Nor-Ecuatorial.

La segunda corriente en importancia por sus dimensiones, es la Contracorriente Subsuperficial de California. Esta fluye hacia el Norte inmediatamente sobre el talud continental, esto es, debajo de los 200 metros de profundidad, y alcanza su límite septentrional entre los 35° y 40° de latitud Norte. Esta

contracorriente representa el principal ingreso de las aguas ecuatoriales al Sistema de la Corriente de California (Reid Jr. et al, 1958; Kin'dyusev, 1970; Wooster y Jones, 1970).

Las otras dos corrientes, de menor importancia, para el presente estudio, son la de Davison y la Contracorriente del Sur de California. La primera representa un flujo superficial hacia el Norte, originado en Punta Concepción, California, E.U.A. y la segunda, constituye parte del giro semipermanente que se observa en el Canal de Islas al sur de la punta referida (Reid Jr. et al, 1958).

III.2.2. Corriente Costera de Costa Rica

Esta corriente representa el brazo con dirección norte del semigiro ciclónico que se observa en la costa pacífica de América Central (Fig. 2 y 3). Es el resultado del encuentro de la Contracorriente Ecuatorial con el Continente Americano, transportando dos terceras partes del volumen de descarga de dicha contracorriente (Wyrki, 1967).

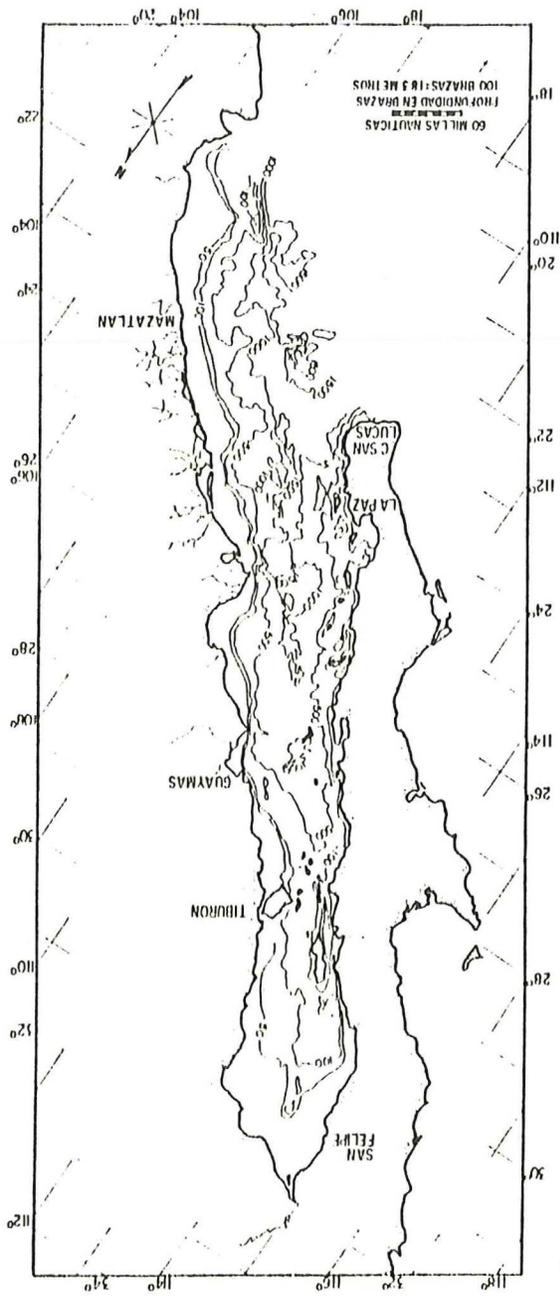
La Corriente Costera de Costa Rica experimenta, al igual que la Contracorriente Ecuatorial, una considerable variación en el transporte estacional, pero durante la estación de mayor

desarrollo se extiende hasta la entrada del Golfo de California y representa la principal fuente de la masa de agua superficial tropical, con características de alta temperatura (>25°C), baja salinidad (<34 o/oo S) y bajo contenido en oxígeno disuelto (<1 ml/l) (Wyrski, 1967).

III.3. Características hidrológicas del Golfo de California

El Golfo de California ocupa, oceanográficamente, una posición única entre los mares marginales del Océano Pacífico. Situándose entre la árida península de Baja California al Oeste, y los casi igualmente áridos estados de Sonora y Sinaloa, al Este, incluye una gran cuenca de evaporación que se abre al Pacífico en su parte sur (Roden, 1964; Alvarez-Borrego, 1983). El Golfo posee 1000 km de largo y 150 km de ancho, en promedio (Roden, 1964). Topográficamente está dividido en una serie de cuencas y fosas separadas unas de otras por cordilleras transversas; la profundidad de este mar aumenta conforme se avanza hacia el sur (Fig.4). Su temperatura, salinidad y batimetría permiten dividirlo en dos áreas: el Alto y el Bajo Golfo, separados por las islas Angel de la Guarda y Tiburón.

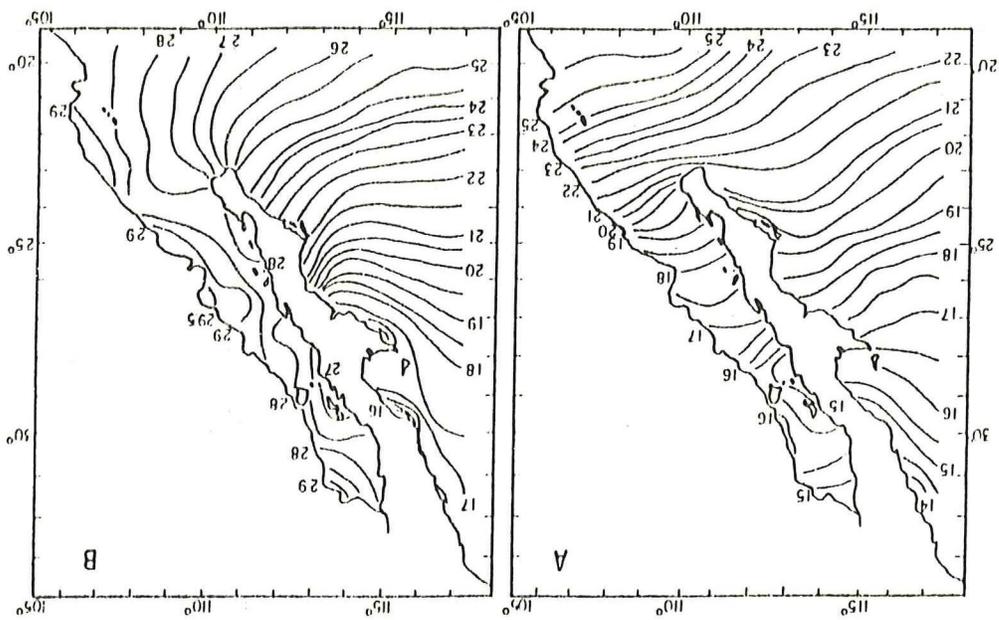
FIG. 4. Batimetría del Golfo de California. Profundidad en brazas. (Parker, 1864; fig. 4).



con respecto a la temperatura, el Alto Golfo posee aguas que son afectadas por las elevadas temperaturas locales. Las fluctuaciones anuales, para Puerto Penasco, exceden los 22 °C, mientras en Bahía de Los Angeles pasan los 15 °C. La temperatura del agua en la costa de Puerto Penasco puede alcanzar los 30-32°C en el verano y descender hasta los 10-12°C en invierno (Brusca, 1980) (Fig. 5a y 5b). En el Bajo Golfo, por debajo de los 28°N, la temperatura superficial del agua tiene menos fluctuaciones estacionales en comparación a la región norte. Cerca de la costa, en el verano, la temperatura alcanza 32-35°C y, en invierno, desciende a 17-18°C (Fig. 5a y 5b). A causa de sus aguas cálidas durante el invierno, el Bajo Golfo es generalmente considerado un hábitat tropical o subtropical, en oposición al Alto Golfo, que registra temperaturas más frías y genera un clima más templado (Brusca, 1980).

En relación a la salinidad, en términos generales, el Alto Golfo varía de 35-36 o/oo S. En las aguas poco profundas o cerca de la costa, las salinidades fluctúan de 36-39 o/oo S. La salinidad disminuye durante los meses de invierno y aumenta durante los de verano. Las altas salinidades, comunes en el norte del Golfo, son el resultado parcial del incremento de la evaporación (Brusca, 1980). En el Bajo Golfo, la salinidad es similar a la registrada en mar abierto, fluctuando entre 35-36 o/oo S aproximadamente.

FIG. 5. Temperaturas medias (°C) superficiales del mar en Enero (A) y Julio (B) (Robinson, 1973).



La circulación superficial en el Golfo se caracteriza en invierno por corrientes hacia el sur y, en verano, por un flujo hacia el norte a lo largo de la costa continental y un flujo hacia el sur por el lado de la península (Stevenson, 1970; Alvarez-Sánchez, 1974; Rosas-Cota, 1976) (Fig. 2 y 3). A causa de esta circulación y por la fuerte evaporación en la parte norte del Golfo, en la capa superficial se encuentran principalmente cuatro masas de agua: la del Golfo, la de la corriente de California, la superficial subtropical y la superficial tropical (Baumgartner y Christensen, 1985).

El agua de la corriente de California presenta dos capas: la primera, compuesta por el agua de transición de las aguas subtropical y subtropical, se encuentra entre la superficie y los 50 metros de profundidad. Esta se caracteriza por una temperatura variable (20-25 °C) y una salinidad relativamente baja (34.6 o/oo S). La segunda capa está constituida por el agua subártica y se encuentra entre los 50 y 100 metros de profundidad aproximadamente (Roden, 1971).

El agua superficial subtropical, es relativamente cálida (20-28 °C) y presenta una salinidad alta (>34.5 o/oo S) (Wyrki, 1967; Griffiths, 1968).

El agua superficial se describe en párrafos anteriores

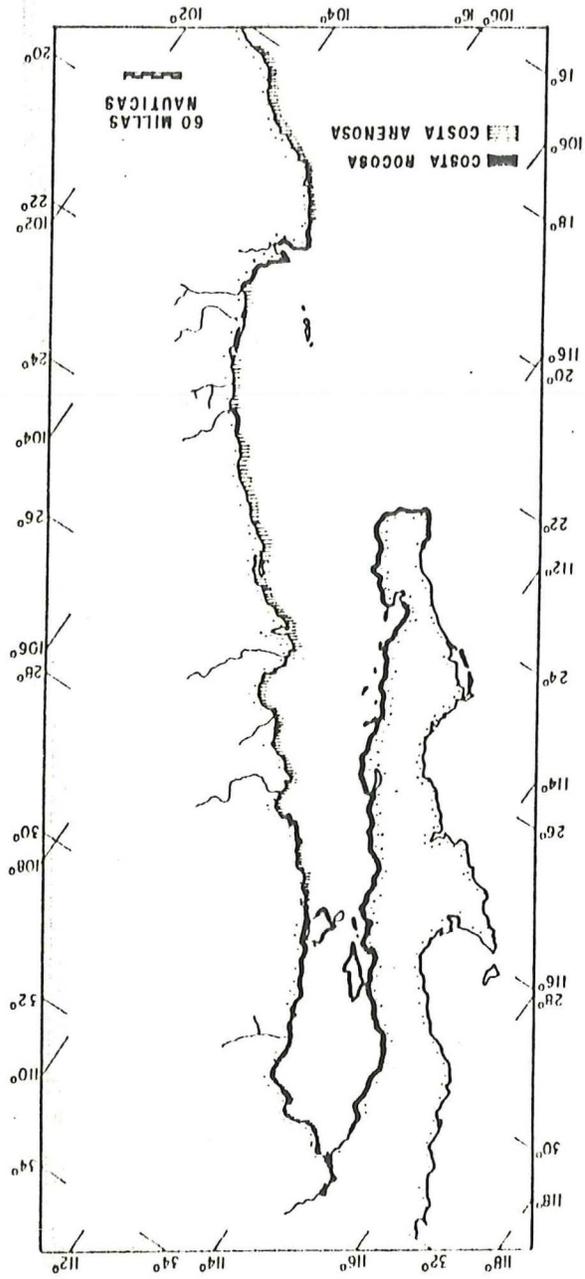
Debajo de la capa superficial mencionada, entre los 150 y 500 metros de profundidad se presenta al Agua Subsuperficial Subtropical, caracterizada por una temperatura relativamente alta (10-23°C), una salinidad alta (34.6-36.5 o/oo S) y un bajo contenido de oxígeno disuelto (0.25-0.50 ml/l) (Wyrki, 1967; Alvarez-Sánchez, 1974). Es importante resaltar que esta agua es la misma que compone la Contracorriente Subsuperficial de California.

Por último, debajo de los 600 metros de profundidad se encuentra el Agua Intermedia del Nor-Pacífico, con características de temperaturas relativamente bajas (4.5-6.4°C), una salinidad también baja (34.2-34.6 o/oo S) y un alto contenido de oxígeno disuelto (1.5-2.0 ml/l) (Wyrki, 1967; Griffiths, 1968).

En relación a los tipos de ambientes costeros, el lado Oeste generalmente es rocoso y con una plataforma más ancha, mientras en Sinaloa (lado Este) se localizan la mayoría de las lagunas costeras con ambientes arenosos y fangosos, situadas en su mayoría en el área de la boca del Golfo (Alvarez-Borrego, 1983) (Fig.6).

Los ambientes rocosos poseen la mayor diversidad faunística ya que son más estables y presentan una mayor heterogeneidad espacial (Abel, 1974; Brusca, 1980).

FIG. 6. Distribucion de las zonas arenosas y rocosas a lo largo de las costas del Golfo de California (Parker, 1964, fig. 11).

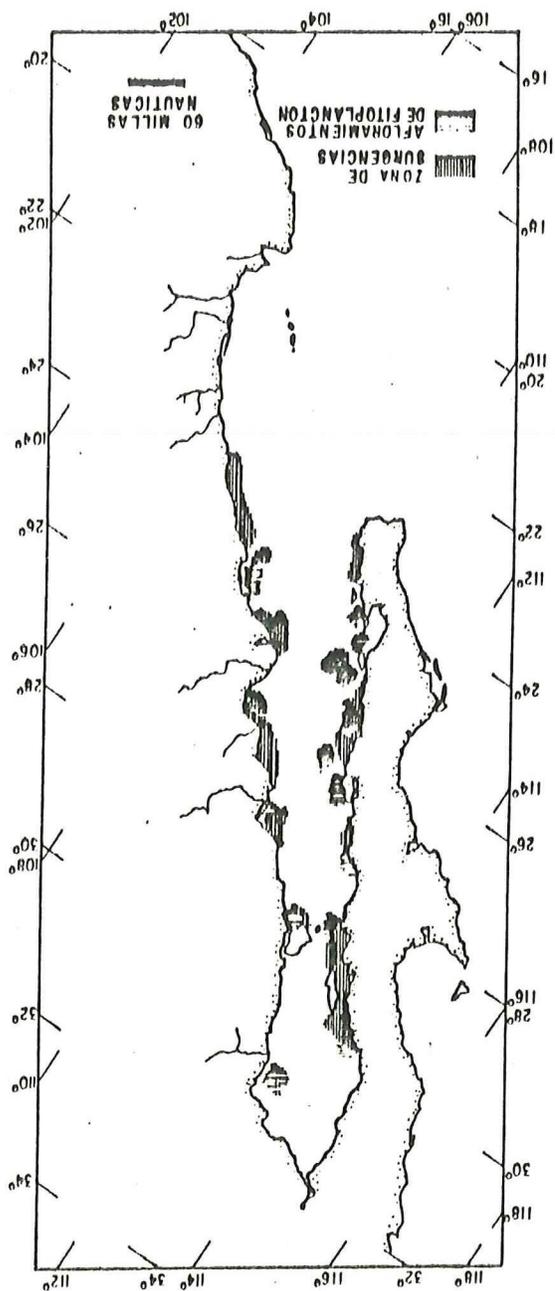


III.3.1. Surgencias

Este tipo de corrientes ascendentes son importantes pues a latitudes relativamente bajas, en determinadas épocas del año, la superficie muestra características de aguas septentrionales, encontrándose temperaturas superficiales que difieren tanto como 12°C y comúnmente de 3 a 9°C en puntos separados por sólo tres kilómetros (Hubbs, 1960) (Fig. 7).

Desde el punto de vista biogeográfico, estas corrientes producen "parches" de ambientes fríos a templado-fríos los cuales propician que especies de hábitats fríos extiendan su distribución. Sin embargo, para las especies tropicales estas áreas representan una barrera semipermeable que impide hasta cierto punto extender su distribución (Dawson, 1950 y 1951).

FIG. 7. Zonas de surgencia y afloramientos de fitoplancton en el Golfo de California (Parker, 1964; fig. 8).



IV. MATERIALES Y METODOS

La información sobre la distribución geográfica de las especies existentes en el Golfo de California fue obtenida mediante una investigación bibliográfica retrospectiva del material publicado entre 1987 y 1918. Se examinó en este orden para evitar la duplicación de datos a causa de la sinonimia de las especies.

Se revisaron las colecciones de crustáceos del Laboratorio de Ecología del Bentos del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, de la Escuela de Biología de la Universidad Autónoma de Baja California y la de la Allan Hancock Foundation de la Universidad de Southern California, E.U. Como complemento, se hicieron salidas de campo a Bahía de Los Angeles, B. C., dada su importancia biogeográfica pues está localizada en el área de transición entre el Alto y Bajo Golfo.

En los muestreos de campo se siguió la metodología convencional para la búsqueda, captura y fijación de los braquios. El material procesado e identificado fue preservado en alcohol isopropílico al 50% con sus respectivos datos de colecta y pasó a formar parte de la colección de crustáceos del Laboratorio de Ecología del Bentos del CICESE.

Las familias de braquiuros se ordenaron a nivel de Sección según la clasificación de Guinot (1978): Podotremata (cangrejos primitivos o con aberturas genitales en las coxas), Heterotremata (cangrejos intermedios o con aberturas genitales en las coxas y sternum) y Toracotremata (cangrejos avanzados o con aberturas en el sternum). Las especies de cada familia quedaron arregladas en función de la distribución geográfica que presentan, detallándose con una secuencia de áreas de norte a sur. Áreas se definen en este trabajo como segmentos geográficos, por ejemplo: Alto Golfo: comprendida al norte de las Islas Angel de la Guarda y Tiburón; Bajo Golfo: al sur de las islas hasta Mazatlán; Golfo de California: el Alto y Bajo Golfo; California: costas del Estado de California (EU) y Pacífico Bajacaliforniano; Trópico: desde Mazatlán hasta las costas de Ecuador y Perú.

Las especies se tabularon frente a las columnas indicadoras de estos patrones de distribución y se señaló con un asterisco la pertenencia de cada especie al respectivo patrón.

De la misma manera se procesó la distribución de las especies en las provincias zoogeográficas del Pacífico Oriental y su localización en otros mares y océanos.

Una vez situadas todas las especies en sus áreas y

provincias zoogeográficas, se contabilizó el número de estas para cada una y fueron transformadas las cantidades absolutas en cantidades relativas.

Para graficar la distribución de las especies por provincias en el Pacífico Oriental se utilizó el método de Co-rangos Biogeográficos de Pielou (1977, 1978, 1979): los ejes son la latitud media del rango de las especies (en la abscisa) y la magnitud de su rango (en la ordenada), expresada en grados de latitud. Los bordes del triángulo limitan el espacio dentro del cual se sitúan todos los puntos.

Dado el problema que representó el colocar la especies con distribución simultánea en las Provincias Californiana y Cortesiana, se graficó en otro triángulo aparte.

En lo referente a la distribución de especies en el Golfo de California y para observar si existen diferencias en la composición carcinológica entre el Alto y Bajo Golfo, se utilizó el método de Peters (1971) que calcula los coeficientes de similitud (Jaccard) entre varias localidades del área en estudio. Se elabora una matriz con las localidades arregladas de norte a sur y con los valores obtenidos de cada una de ellas ordenados de mayor a menor. Cuando se comparan los valores de los coeficientes de localidades contiguas y si no existe cambios en el ordenamiento de dichos valores, entonces el

método indica que es una área homogénea, es decir, no existen barreras que alteren la distribución de los organismos. En cambio, si existen alteraciones en el orden o inversión de posición de los coeficientes quiere decir que existen diferencias entre las localidades y que hay algún tipo de barrera que impide a los organismos desplazarse ya sea en una dirección o en otra y por lo tanto son áreas distintas desde el punto de vista biótico. En este estudio las localidades seleccionadas, dado que para ellas se tiene mayor información de braquiuros, fueron de norte a sur: Puerto Penasco, Laguna Percebu, Bahía de Los Angeles, Bahía Concepción y Mazatlán (páginas 72 y 74). Es necesario aclarar que si una especie se localiza en Bahía de Los Angeles y Mazatlán, por ejemplo, pero no se registra para Bahía Concepción, se espera su presencia en ese lugar, que es de ubicación intermedia y por lo tanto se le anota para esa localidad.

Para complementar el análisis de la diferenciación entre el Alto y Bajo Golfo los mismos datos fueron utilizados para la elaboración de dendrogramas por el método de grupos pareados (Davis, 1973) (página 74).

Con respecto a los datos paleobiogeográficos, la información sobre la distribución de fósiles, fue obtenida a partir de los trabajos de Bishop (1983, 1985, 1986), Burkenroad (1963), Collins y Morris (1976), Glaessner (1960, 1969),

Se consideró la presencia de braquiuros fósiles a nivel de género y familia por período geológico y localidad presentes en el Golfo de California y se vertieron en tablas. Por otra parte, se obtuvieron los números y porcentajes que representaban para cada región con el objetivo de visualizar el aumento y/o disminución de los géneros y de las familias en las áreas del mundo. Esto permitió trazar las posibles rutas de dispersión que siguieron los braquiuros y entender su presencia y distribución en el Golfo de California.

Nations (1968, 1975), Rathbun (1908, 1917, 1926, 1935), Schram (1977) y Verma (1977).

V. RESULTADOS Y DISCUSION

V.1. DISTRIBUCION DE LOS BRAQUÍUROS PRESENTES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA EN AREAS Y PROVINCIAS DEL PACIFICO ORIENTAL.

La distribución por áreas de los braquíuros del Pacífico Oriental se muestran en la Tabla I (pág.31) y II (pág.43): por Provincias Zoogeográficas en la Tabla III (pág.46) y IV (pág.58). De esta manera hay un total de 271 especies pertenecientes a los tres grupos sistemáticos, a nivel de Sección: Podotremata con 11 especies, Heterotremata con 204 y Toracotremata con 56 (Tabla IV, pág.58).

En el área X (Bajo Golfo + Trópico), se registran 143 especies, de las cuales 115 son Heterotremata. Las familias cuya distribución es netamente tropical son Trapezidae, Menippidae, Calappidae, Gecarcinidae, Hapalocarcinidae, Raninidae y Dynomenidae.

Otra área que registra un alto número de especies es la VI, Golfo de California+Trópico con 41, de las cuales 30 son Heterotremata y sólo una especie es Podotremata (Hypococoncha Loweí) (Tabla I, pág.31 y II, pág.43).

Si se suman todas las especies anteriores, es decir las Panámicas con intrusión al Golfo de California, se tiene un

FIGURA 1. Distribución de las especies de braquiópodos del Golfo de California por áreas en el Pacífico Oriental.

RANINIIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1	Alto Golfo (Endémicas)										
II	Alto Golfo + California										
III	Golfo de California (Endémicas)										
IV	Golfo de California + California										
V	Golfo de California + California + Trópico										
VI	Golfo de California + Trópico										
VII	Bajo Golfo + California + Trópico										
VIII	Bajo Golfo (Endémicas)										
IX	Bajo Golfo + California										
X	Bajo Golfo + Trópico										
RANINIIDAE											
DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Ranilla angustata		*									
R. fornicata											
Raninoides ecuadorensis											
R. benedicti											
Symethis garthi											
DROMIIDAE											
Dromidia laraburei			*								
Hypococoncha lowei				*							
H. panamensis											
H. californiensis											
DYNOMENIIDAE											
Dynomea ursula											
HOMOLIDAE											
Homola faxoni											

Tabla I (cont.)

XANTHIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL	
		I	II III IV V VI VII VIII IX X
Heteractaea lunata	*		
Paraxanthias taylori			*
Glyptoxanthus felipensis	*		
G. meandricus	*		
Nadaeus pelagius	*		
Actaea crockeri			*
Epixanthus tenuidactylus			*
Eriphia squamata			*
Leptodus occidentalis	*		
Heteractaea petersoni			*
Kraussia americana			*
Domocla hispida			*
Actaea sulcata			*
Cycloxanthops vittatus			*
Quadralla nitida			*
Carpilodes cinctimanus			*
Platypodia rotundata			*
Actaea dovi			*
Glyptoxanthus labyrinthicus			*
Lipaeesthesus leeanus			*
Nadaeus lobipes			*
M. spinulifer			*
Xanthodius stimpsoni			*
Paraxanthias insculptus			*
Acidops fimbriatus			*
Leptodus cooksoni			*
Ozium verreauxi			*
O. perlatus			*
O. tenuidactylus			*
Xanthodius sternbergi			*
Daira americana			*

Tabla I (cont.)

PANOPÉIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Eurypanope planus	*										
Micropanope areolata	*										
Panopeus purpureus	*										
Micropanope polita	*										
Eurytium albidigutum	*										
Eurypanope ovatus	*										
E. planissimus	*										
Haxapanopeus orcutti	*										
H. sinaloensis	*										
Micropanope nitida	*										
M. armstrongi	*										
M. cristimanus	*										
Lophopanopeus frontalis	*										
L. lockingtoni	*										
L. leucomanus	*										
Micropanope latimanus	*										
Eurytium affine	*										
Lophopanopeus maculatus	*										
L. lamellipes	*										
Panopeus bermudensis	*										
Micropanope lata	*										
M. xantusii	*										
Eurytium tristani	*										
Metopocarcinus truncatus	*										
Panopeus chilensis	*										

Tabla I (cont.)

PILUMNIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Pilumnus gonzalensis	*						*				
P. limosus											
P. pelagius							*				
P. depressus							*				
P. stimpsoni							*				
P. spinohirsutus								*			
P. reticulatus									*		
P. tonsendi										*	
P. xantusii										*	
P. pygmaeus										*	
Pilumnoides nudifrons										*	
TRAPEZIIDAE											
Trapezia digitalis											
T. cymodoce ferruginea											
MENIPPIDAE											
Menippe frontalis											

Tabla 1 (cont.)

PORTUNIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Portunus xantusii minimus	*										
Callinectes bellicosus				*							
C. arcuatus						*					
Portunus xantusii xantusii							*				
Portunus guaymasensis								*			
Euphyllax dovoli											*
Portunus iridis											*
Euphyllax robustus											*
Portunus acuminatus											*
P. tuberculatus											*
P. xantusii affinis											*
Araneus mexicanus											*
Cronius ruber											*
Callinectes toxotes											*
Portunus asper											*
ATELECICLIDAE											
Pilosoma parvifrons											*
CANCRIDAE											
Cancer amphioctus	*										
Cancer johngarthi											*

Tabla I (cont.)

PARTHENOPIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL	
		I	II III IV V VI VII VIII IX X
<i>Heterocrypta macrobrachia</i>	*		
<i>Mesorhoea bellii</i>	*		
<i>Solenolambus arcuatus</i>	*		
<i>Heterocrypta occidentalis</i>			*
<i>Parthenope excavata</i>			
<i>P. exilipes</i>			
<i>P. hyponca</i>			
<i>P. depressuscula</i>			
<i>P. trilingua</i>			
<i>P. simpsoni</i>			
<i>Thyrolambus glasselli</i>			
<i>Daldorfia garthi</i>			
<i>Leiolambus punctatissimus</i>			
<i>Aethra scruposa scutata</i>			
<i>Cryptopodia hassleri</i>			
LEUCOSIIDAE			
<i>Speleoophorus schmitti</i>	*		
<i>Randalia buligera</i>		*	
<i>P. tousendi</i>			
<i>P. foveolata</i>			
<i>Speleoophorus digueti</i>			
<i>Ebalia magdalensis</i>			
<i>Iliacantha schmitti</i>			
<i>Randalia americana</i>			
<i>Ebalia cristata</i>			
<i>Iliacantha hancocki</i>			
<i>Lithadia cumingi</i>			
<i>Uhlia ellipticus</i>			
<i>Persephona edwardsi</i>			
<i>Randalia agaricis</i>			
<i>Leucosilla jurinei</i>			
<i>Speleoophorus schmitti</i>		*	
<i>Randalia buligera</i>		*	
<i>P. foveolata</i>			
<i>P. tousendi</i>			
<i>Speleoophorus digueti</i>			
<i>Ebalia magdalensis</i>			
<i>Iliacantha schmitti</i>			
<i>Randalia americana</i>			
<i>Ebalia cristata</i>			
<i>Iliacantha hancocki</i>			
<i>Lithadia cumingi</i>			
<i>Uhlia ellipticus</i>			
<i>Persephona edwardsi</i>			
<i>Randalia agaricis</i>			
<i>Leucosilla jurinei</i>			

Tabla 1 (cont.)

PINNOTHERIDAE		DISTRIBUCION EN EL PACIFICO ORIENTAL									
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
* Pinnixa plectrophoros											
* P. pamberton											
* P. huffman											
* P. fusca											
* P. felpensis											
* P. abbot											
* Dissodactylus lockington											
D. xantus											
Parapinnixa nitida											
* Pinnotheres angelicus											
* P. clavapedatus											
Fabia grant											
* Pinnixa tomentosa											
Pinnotheres margarita											
P. lithodomi											
Pinnixa affinis											
P. transversalis											
Pinnotheres pubescens											
P. orcutt											
P. reticulatus											
P. trapeziformis											
Tetras scabripes											
Pinnixa valerii											
Dissodactylus nitidus											

TABLA II. Distribución por áreas en el Pacífico Oriental de las especies de los tres grupos sistémicos presentes en el Golfo. P = Podotrematas; H = Heterotrematas; T = Toracotrematas; TI = Total; GOLCAL = Golfo de California; AG = Alto Golfo; BG = Bajo Golfo; CALIF = California; TROP = Tropicó.

	P	H	T	TI
I ALTO GOLFO (ENDEMICAS)	0	0	7	7
II AG + CALIF	0	1	0	1
III GOLCAL (ENDEMICAS)	0	13	7	20
IV GOLCAL + CALIF	0	7	1	8
V GOLCAL + CALIF + TROP	1	5	1	7
VI GOLCAL + TROP	1	30	10	41
VII BG + CALIF + TROP	0	6	2	8
VIII BG (ENDEMICAS)	1	20	7	28
IX BG + CALIF	1	7	0	8
X BG + TROP	7	115	21	143
<hr/>				
	11 + 204	+ 56		= 271

total de 184, lo que representa el 67.89% (Tabla III, pág.46, y IV, pág.58).

Garth (1960) encuentra para esta misma distribución un total de 131 especies. La diferencia de 53 que se amaden en este trabajo deben corresponder a nuevos registros o una ampliación de la distribución en el Golfo de California.

Las especies pertenecientes al área de California y que se encuentran distribuidas en todo el Golfo (área IV) son 8 en total, de las cuales siete son Heterotremata y una Toracotremata (Tabla I y II). Para las que se encuentran en el área IX, Bajo Golfo y California, Heterotremata contabiliza siete especies, pertenecientes a las familias Xanthidae, Pilumnidae, y Parthenopidae, con una especie cada una, y Panopeidae con cuatro (Tabla I y II). Con respecto a las que se hallan en el área de California y el Alto Golfo (área II), es decir, con una distribución disyunta, se tiene solamente a Cancer amphioetus. Es interesante observar que tanto los Toracotremata como las especies de las familias más primitivas, es decir, los Raninidae, Dromidae, Dynomenidae y Homolidae (Podotremata), ninguna tiene estos patrones de distribución (Tabla I a la IV).

En las Tablas III y IV se observa que existen un total de 17 especies exclusivamente boreales (o Californiana) con

FIG. 8. Provincias zoogeográficas del Pacífico Oriental.

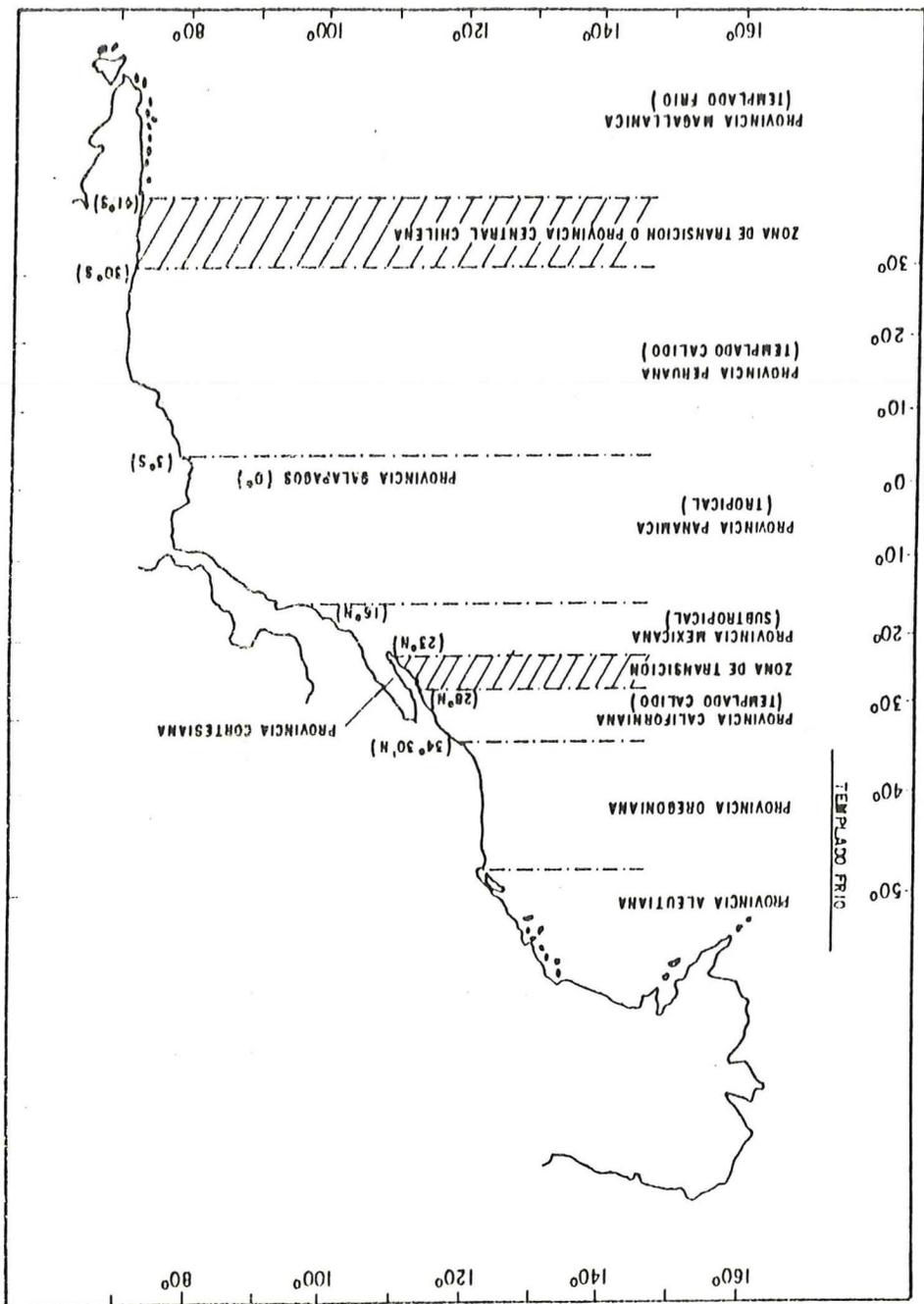


TABLA III. Distribución de las especies de braquiuros del Golfo de California por Provincias Zoológicas en el Pacífico Oriental. CALIF = Californianas; CORTES = Cortesiana o Golfo de California; A = Alto Golfo; B = Bajo Golfo; MEX = Mexicanas; PANAM = Panamícas; GALAP = Galápagos; PERU = Peruana.

	PROVINCIAS ZOOLOGICAS				
	CALIF	A B	MEX	PANAM	GALAP PERU

RANINIDAE					
Ranilla angustata	*				
Symethis garthi	*				
Raninoides benedicti	*				
Ranilla fornicata	*				
R. ecuadorensis	*				*
DROMIIDAE					
Dromidia larraburei	*	*	*	*	*
Hypconcha lowei	*	*	*	*	*
H. panamensis	*	*	*	*	*
H. californiensis	*	*	*	*	*
DYNAMENIDAE					
Dynemene ursula	*	*	*	*	*
HOMOLIDAE					
Homolia faxoni	*	*			

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEORAFICAS

XANTHIDAE CALIF G B MEX PANAM GALAP PERU
CORTES

Heteractaea lunata	*	*	*	*	*
Paraxanthias taylori	*	*	*	*	*
Glyptoxanthus felipensis	*	*	*	*	*
G. mendricus	*	*	*	*	*
Medaeus pelagicus	*	*	*	*	*
Leptodus occidentalis	*	*	*	*	*
Euphia squamata	*	*	*	*	*
Actaea crockeri	*	*	*	*	*
Eplaxanthus tenuidactylus	*	*	*	*	*
Heteractaea peterseni	*	*	*	*	*
Glyptoxanthus labyrinthicus	*	*	*	*	*
Domacia hispida	*	*	*	*	*
Daira americana	*	*	*	*	*
Kraussia americana	*	*	*	*	*
Actaea sulcata	*	*	*	*	*
A. douli	*	*	*	*	*
Quadralla nitida	*	*	*	*	*
Carpilodes cinctimanus	*	*	*	*	*
Platypodia rotundata	*	*	*	*	*
Paraxanthias insculptus	*	*	*	*	*
Acidops fimbriatus	*	*	*	*	*
Ozias verreauxii	*	*	*	*	*
O. tenuidactylus	*	*	*	*	*
Lipaeasthesius leeanus	*	*	*	*	*
Medaeus lobipes	*	*	*	*	*
M. spinulifer	*	*	*	*	*
Ozias perlatus	*	*	*	*	*
Xanthodus stimpsoni	*	*	*	*	*
X. sternbergi	*	*	*	*	*
Cycloxanthops vittatus	*	*	*	*	*
Leptodus cooksoni	*	*	*	*	*

Tabla 111 (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRÁFICAS

CORTES CALIF PANPEIDAE PANM GALAP PERU

Species	CORTES	CALIF	PANPEIDAE	PANM	GALAP	PERU
Lophanopeus frontalis	*	*	*	*	*	*
Panopeus purpureus	*	*	*	*	*	*
Micropanope areolata	*	*	*	*	*	*
M. latimanus	*	*	*	*	*	*
Lophanopeus lockingtoni	*	*	*	*	*	*
L. leucomanus	*	*	*	*	*	*
Micropanope polita	*	*	*	*	*	*
Eurytium albidigitum	*	*	*	*	*	*
Eurypanope ovatus	*	*	*	*	*	*
E. planissimus	*	*	*	*	*	*
Eurytium affine	*	*	*	*	*	*
Lophoxanthus lamellipes	*	*	*	*	*	*
Panopeus bermudensis	*	*	*	*	*	*
Hexapanope orcutti	*	*	*	*	*	*
H. sinaloensis	*	*	*	*	*	*
Micropanope nitida	*	*	*	*	*	*
M. armstrongi	*	*	*	*	*	*
M. cristimanus	*	*	*	*	*	*
M. lata	*	*	*	*	*	*
M. xantusii	*	*	*	*	*	*
Lophanopeus maculatus	*	*	*	*	*	*
Eurypanopeus planus	*	*	*	*	*	*
Eurytium fristanii	*	*	*	*	*	*
Metopocarcinus truncatus	*	*	*	*	*	*
Panopeus chilensis	*	*	*	*	*	*

@ = hasta límite norte de la Prov. Magallánica

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS	MAJDAE					
	CALIF	A B	MEX	PANAM	GALAP	PERU
Hemis finneganae	*	*	*	*		
Herbstia tumida	*	*	*	*		
Collodes gibbosus	*	*	*	*		
Paradasygyllus depressus	*	*	*	*	*	
Lissa aurivilliusi	*	*	*	*	*	
Mithrax pygmaeus	*	*	*	*	*	
M. spinipes	*	*	*	*	*	
Pitho sexdentata	*	*	*	*	*	
Tyche lamellifrons	*	*	*	*	*	
Teleophrys cristulipes	*	*	*	*	*	
Microphrys triangulatus	*	*	*	*	*	
H. pubescens	*	*	*	*	*	
Neodoclea boneti	*	*	*	*	*	
Eupleurodon trifurcatus	*	*	*	*	*	
Macrocloeoma villosum	*	*	*	*	*	
M. maccullochae	*	*	*	*	*	
Microphrys platysoma	*	*	*	*	*	
Rochinia vesicularis	*	*	*	*	*	
Stenoclonops ovata	*	*	*	*	*	
Stenorynchus debilis	*	*	*	*	*	
Acanthonyx petiverii	*	*	*	*	*	

* = hasta el norte de la Prov. Magallánica

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS

	CALIF	CORTES	A	B	MEX	PANAM	GALAP	PERU
<hr/>								
Pilumnus spinohirsutus	*	*	*	*	*	*		
P. gonzalensis		*	*	*	*	*		
P. fonsendii		*	*	*	*	*		
P. limosus		*	*	*	*	*		
P. pelagius		*	*	*	*	*		
P. depressus		*	*	*	*	*		
P. stimpsoni		*	*	*	*	*		
Pilumnoides nudifrons		*	*	*	*	*		
Pilumnus reticulatus		*	*	*	*	*		
P. xantusii		*	*	*	*	*		
P. pigmaeus		*	*	*	*	*		
<hr/>								
PILUMNIDAE								
CALIF								
CORTES								
A								
B								
MEX								
PANAM								
GALAP								
PERU								
<hr/>								
TRAPEZIIDAE								
Trapezia digitalis								
T. cymodoce ferruginea								
<hr/>								
MENIPPIDAE								
Menippe frontalis								

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS	CORTES				
	CALIF	A B	MEX	PANAM	GALAP PERU
PORTUNIDAE					
<i>Callinectes bellicosus</i>	*	*			
<i>Portunus xantusii xantusii</i>	*	*	*		
<i>Euphyllax dovii</i>		*	*	*	* @
<i>Callinectes arcuatus</i>		*	*	*	* @7
<i>Portunus acuminatus</i>		*	*		
<i>Portunus xantusii minimus</i>		*			
<i>P. guaymasensis</i>		*			
<i>P. x. affinis</i>		*	*		
<i>P. tuberculatus</i>		*	*	*	
<i>P. iridisens</i>		*	*	*	*
<i>P. asper</i>		*	*	*	*
<i>Euphyllax robustus</i>		*	*	*	* @
<i>Areneus mexicanus</i>		*	*	*	*
<i>Callinectes toxotes</i>		*	*	*	* @
<i>Cronius ruber</i>		*	*	*	*
@ = hasta limite norte de la Prov. Magallanica					
ATELECICLIDAE					
<i>Pilosoma parvifrons</i>		*	*	*	*
CANCRIDAE					
<i>Cancer amphioetus</i>		*	*		
<i>Cancer johngarthi</i>		*	*		

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS

CORTES A B MEX PANAM GALAP PERU
CALIF

	CORTES	A	B	MEX	PANAM	GALAP	PERU
<i>Pachygrapsus crassipes</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Planes minutus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Geolice americanus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Tetragrapsus jouyi</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cylograpsus escondidensis</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sasarma magdalense</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>S. rhizophorae</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Plagusia immaculata</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>P. depressa tuberculata</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sasarma sulcatum</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>S. occidentalis</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Goniopsis pulchra</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Aratus pisonii</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pachygrapsus transversus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Grapsus grapsus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Percnon gibbesi</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Geograpsus lividus</i>	*	*	*	*	*	*	*

@ = hasta limite norte de la Prov. Magallanica

DORIPPIDAE

<i>Ethusa mascarone americana</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>E. lata</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>E. mascarone panamensis</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>E. ciliatifrons</i>	*	*	*	*	*	*	*

GECARCINIDAE

<i>Gecarcinus quadratus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>G. planatus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Ucides occidentalis</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cardisoma crassum</i>	*	*	*	*	*	*	*

Tabla III (cont.)

PROVINCIA ZOOGEOGRAFICA	CORTES				
	CALIF	A B	MEX	PANAM	GALAP PERU
GONEPLACIDAE					
Specerarius granulimanus *	*	*	*	*	*
S. californiensis *	*	*	*	*	*
Cyrtopanax panamensis	*	*	*	*	*
Trizocarcinus dentatus	*	*	*	*	*
Oedipanax granulata	*	*	*	*	*
Glyptopanax pugnae	*	*	*	*	*
Chasmaphora macrophthalma	*	*	*	*	*
Ptionopanax ciliata	*	*	*	*	*
Chasmocarcinus latipes	*	*	*	*	*
Euryplax polita	*	*	*	*	*
CYMOPOLLIDAE					
Cymopolia zonata	*	*	*	*	*
C. zacae	*	*	*	*	*
C. lucasii	*	*	*	*	*
C. cortezii	*	*	*	*	*
C. fragilis	*	*	*	*	*
CALAPPIDAE					
Hepatus lineatus	*	*	*	*	*
Calappa convexa	*	*	*	*	*
Hepatella amica	*	*	*	*	*
Hepatus Kossmanni	*	*	*	*	*
Calappa saussurei	*	*	*	*	*
Cycloes bairdii	*	*	*	*	*
Osachilla levis	*	*	*	*	*
Mursia gaudichaudii	*	*	*	*	*
@ = hasta limite de la Prov. Magallanica					

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS

CORTES

PARTHENOPIDAE CALIF A B MEX PANAM GALAP PERU

Heterocrypta occidentalis *	*	*	*	*	*	*
H. macrobrachia	*	*	*	*	*	*
Solenolambus arcuatus	*	*	*	*	*	*
Mesorhoea bellii	*	*	*	*	*	*
Parthenope excavata	*	*	*	*	*	*
P. depressuscula	*	*	*	*	*	*
P. stimpsoni	*	*	*	*	*	*
Thyrolambus glasselli	*	*	*	*	*	*
Cryptopodia hassleri	*	*	*	*	*	*
Parthenope trisanguis	*	*	*	*	*	*
Daldorfia garthi	*	*	*	*	*	*
Aethra scruposa scutata	*	*	*	*	*	*
Parthenope hypocausta	*	*	*	*	*	*
Letolambus punctatissimus	*	*	*	*	*	*
Parthenope exillipes	*	*	*	*	*	*

LEUCOSIIDAE

Randallia buliigera	*	*	*	*	*	*
Spiloeophorus dignetti	*	*	*	*	*	*
Ebaila magdalensis	*	*	*	*	*	*
Persophona toussendi	*	*	*	*	*	*
Spiloeophorus schmitti	*	*	*	*	*	*
Randallia americana	*	*	*	*	*	*
Persophona subovata	*	*	*	*	*	*
Iliacantha schmitti	*	*	*	*	*	*
Lithadia cumingi	*	*	*	*	*	*
Uhlia ellipticus	*	*	*	*	*	*
Randallia agariclas	*	*	*	*	*	*
Ebaila cristata	*	*	*	*	*	*
Iliacantha hancokii	*	*	*	*	*	*
Persophona edwardsii	*	*	*	*	*	*
Leucosilla jurinei	*	*	*	*	*	*

Tabla III (cont.)

PROVINCIA	CORTES				PINO
	CALIF	A B	MEX	PANAM	
PINO	*	*	*	*	Pinnixa tomentosa
					P. abboti
					P. felipensis
					P. fusca
					P. huffmanii
					P. pambertonii
					P. plectrophoros
					Dissodactylus lockingtoni
					D. xantusi
					Fabia grantii
					Parapinnixa nitida
					Pinnixa angelicus
					P. clavapedatus
					Pinnixa affinis
		*	*	*	P. transversalis
					Pinnotheres pubescens
					P. reticulatus
					P. trapeziformes
					Tetras scabripes
					Pinnotheres orcutti
					P. lithodomi
		*	*	*	P. margarita
		*	*	*	P. valerii
		*	*	*	Dissodactylus nitidus

* = hasta la Prov. Magallánica

Tabla III (cont.)

PROVINCIAS ZOOGEOGRAFICAS	CORTES				
	CALIF	A B	MEX	PANAM	GALAP PERU
Uca crenulata	*	*	*		
U. c. crenulata	*	*	*		
U. c. coloradensis	*	*	*		
U. musica	*	*	*		
U. m. musica	*	*	*		
Ocyrode occidentalis	*	*	*		
U. latimans	*	*	*		
U. princeps	*	*	*		
U. p. monilifera	*	*	*		
U. p. princeps	*	*	*		
U. mordax	*	*	*		
U. brevitrons	*	*	*		
U. zacae	*	*	*		
U. vocator	*	*	*		
U. v. ecuadorensis	*	*	*		
U. galapagensis	*	*	*		
HAPALOCARCINIDAE					
Hapalocarcinus marsupialis	*	*	*		

TABLA IV. Número y porcentaje que representan los grupos zogeográficos de braquiuros en el Golfo de California para cada grupo sistemático. P = Podotrematas; H = Heterotrematas; T = Toracotrematas; TI = Total; Golcal = Golfo de California.

	P	H	T	TI
Especies boreales con Intrusión al Golcal	1 (0.37%)	15 (5.53%)	1 (0.37%)	17 (6.27%)
Especies boreales con Intrusión al Golcal y áreas Tropicales	0 (0.0%)	5 (1.84%)	1 (0.37%)	6 (2.21%)
Especies Panámicas con Intrusión al Golcal	8 (2.95%)	145 (53.50%)	31 (11.44%)	184 (67.89%)
Especies Panámicas con Intrusión a áreas Templado Calidas y Golcal	1 (0.37%)	6 (2.21%)	2 (0.74%)	9 (3.32%)
Endémicas del Golcal	1 (0.37%)	33 (12.18%)	21 (7.75%)	55 (20.29%)

	11 (4.06%)	204 (75.27%)	56 (20.66%)	271 (100.0%)

TABLA V. Especies endémicas por familia y su relación con el número total de especies y géneros presentes en el Golfo de California.

FAMILIA	SPP. ENDEMICAS	SPP.	TOTAL	GENEROS

HOMOLIDAE	0 (0%)	1	1	1
RANINIDAE	1 (20%)	5	3	3
DROMIIDAE	0 (0%)	4	2	2
DYNAMENIDAE	0 (0%)	1	1	1

PODOTREMATA				
CALAPPIDAE	0 (0%)	8	6	6
LEUCOSIIDAE	2 (13.3%)	15	8	8
MAJIDAE	10 (16.9%)	59	30	30
PARTHENOPIDAE	0 (0%)	15	9	9
ATELECICLIDAE	0 (0%)	1	1	1
CANCRIDAE	0 (0%)	2	1	1
PORTUNIDAE	1 (7.7%)	13	5	5
XANTHIDAE	5 (16.3%)	31	18	18
PANOPEIDAE	8 (32%)	25	8	8
PLUMNIDAE	4 (40%)	11	2	2
MENIPPIDAE	0 (0%)	1	1	1
TRAPEZIDAE	0 (0%)	2	1	1
DORIPPIDAE	0 (0%)	4	1	1
CYMOPLLIDAE	2 (40%)	5	1	1
GONEPLACIDAE	1 (10%)	10	9	9

TORACOTREMATA				
HAPALOCARCINIDAE	0 (0%)	1	1	1
PINNOTHERIDAE	17 (70.8%)	24	6	6
GRAPSIDAE	4 (23.5%)	17	12	12
GECARCINIDAE	0 (0%)	4	3	3
OCYPODIDAE	0 (0%)	10	2	2

55 (20.29%)		271	133	

Intrusión al Golfo de California.

El número de especies cuya distribución se limita al área VII, Bajo Golfo, California y Trópico, suman un total de ocho (Tabla II), de las cuales seis son Heterotremata y pertenecen a las familias Panopeidae, Portunidae y Cancridae, con una especie cada una y Majidae con tres. Las dos especies restantes son Ocypodidae y Grapsidae, ambas Toracotremata. Las especies que presentan una distribución similar a la anterior, pero que la amplían al Alto Golfo (área V), pertenecen en su mayoría a Heterotremata, con cinco especies, y son miembros de las familias Panopeidae (1), Dorippidae (1) y Majidae (3). La única especie de Podotremata con esta distribución es Dromidia laraburei, que se extiende hasta la Provincia Peruana (Tabla III, Fig. 10).

Sumando todas las especies Panámicas con intrusión a áreas Templado Cálidas y al Golfo de California se tiene un total de nueve (3.32%), de las cuales seis son Heterotremata (Tabla III y IV).

En lo que respecta a las especies endémicas, solamente es pertinente mencionar algunos porcentajes, pues en el punto V.2.4. (Endemismo) se analiza con más detalle esta distribución. Existe un total de 55 especies endémicas lo que representa un 20.29% de todas las especies de cangrejos del

Golfo (Tablas I a. V). De estas, los Heterotremata poseen 33 especies (12.18%), en su mayoría pertenecientes a las familias Majidae (10) y Panopeidae (8). Los Toracotremata tienen un total de 21 especies (7.75%), de las cuales 17 son Pinnotheridae.

De los factores que influyen en la distribución de las especies que se encuentran en el Golfo de California y el Pacífico Oriental, los más importantes son la temperatura y las corrientes. La mayoría de los grupos zoogeográficos responden a estos factores, que limitan su distribución a determinadas áreas. Por ejemplo, para las especies de Aguas Templado-Cálidas (Provincia Californiana) que se extienden al Golfo de California, esta distribución puede deberse a que en invierno la isoterma de 20 °C (Fig.3) se halla en el extremo meridional de la península, lo que coincide con un desplazamiento hacia el sur de la corriente de California, que podría así transportar las larvas. En este caso los adultos, por sumergencia, pueden entrar al Golfo. Se menciona el fenómeno de sumergencia como alternativa para la invasión al Golfo de California, pero es difícil que permita el acceso a latitudes más bajas, pues la corriente de Costa Rica se lo impide a causa de sus aguas cálidas (Fig.2 y 3).

Si se estudian las corrientes superficiales de Invierno en la boca del Golfo (Fig.3), se constata una salida de agua;

esta pérdida es compensada por entrada de agua por el fondo. Esta explicación complementaría podría darse para extender la presencia de las especies que se distribuyen en la Provincia Californiana y el Bajo Golfo. Las causas de su ausencia en el Alto Golfo podrían deberse a que en el Bajo Golfo y el Oeste de la Península las condiciones de temperatura se mantienen relativamente estables o con cambios graduales. En el Alto Golfo las variaciones de temperatura y salinidad, en cambio, son drásticas y en un periodo de tiempo relativamente corto.

La única especie que se encuentra aislada en el Alto Golfo y se distribuye en la Provincia Californiana es Cancer amphioetus. De acuerdo con Garth (1960), la distribución de esta especie podría explicarse por el movimiento al sur de la isoterma de 20°C durante el invierno (Fig.3), lo cual permitiría a esta especie desplazarse al Golfo. Dentro de este, el aumento de la temperatura, la llevaría a moverse hacia el norte, al Alto Golfo, donde durante el invierno las aguas son templado-cálidas. Sin embargo, en el verano la temperatura puede alcanzar los 30°C (Fig.5b), lo que es excesivo para una especie de aguas templadas. Si se observa la Fig.7, a la altura de la Isla Angel de la Guarda ocurren fenómenos de surgencia casi todo el año (Roden y Groves, 1956), que explicarían su presencia en la zona.

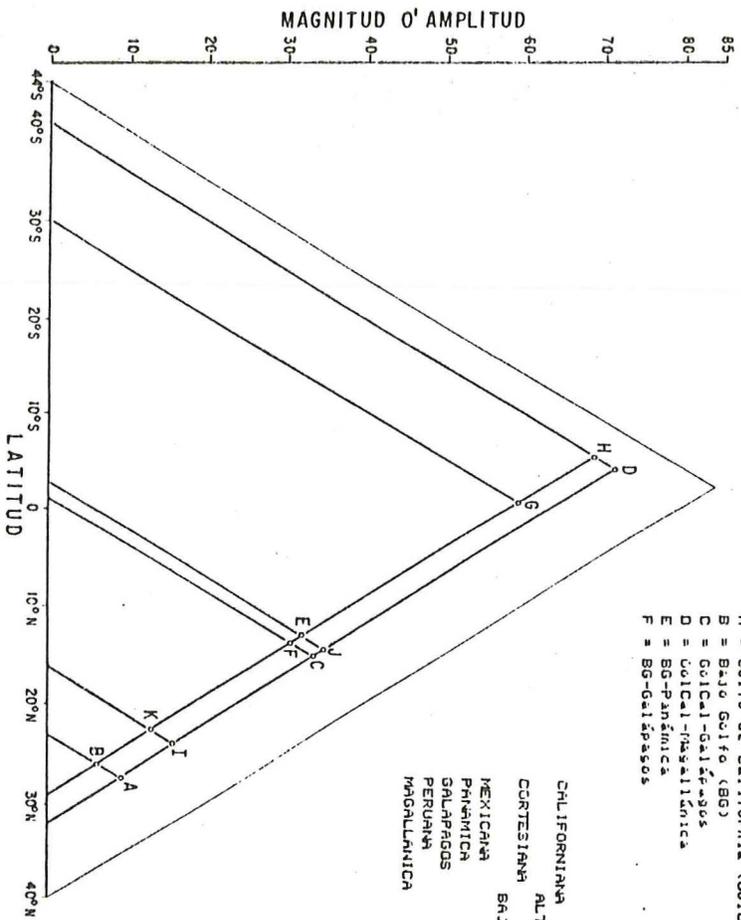
Puede darse otra explicación, cuyos argumentos hay que

encontrarlos en el pasado, durante las glaciaciones del Pleistoceno. En este periodo el Golfo de California poseía aguas más frías y la fauna templada podía desplazarse en esta área. Sin embargo, al finalizar las glaciaciones y al entrar a un periodo de calentamiento, las isothermas se desplazaron al norte y con ellas las especies de aguas templadas (Garth, 1960). Al quedar algunas especies atrapadas en el Golfo, buscaron zonas con bajas temperaturas, que sólo se encontraban en áreas de surgencias y en el Alto Golfo, pues en este último durante el invierno, las condiciones de temperatura semejan un área templado-cálida, lo suficiente para la existencia y reproducción de esta especie.

Las especies Panámicas con intrusión al Golfo de California, se pueden dividir en dos grupos de distribución. El primero, formado por aquellas que se encuentran en todo el Golfo y se distribuyen hasta el Trópico; el segundo, por las especies que son tropicales pero que sólo se extienden al Bajo Golfo. Respecto al primer grupo, su distribución en el Golfo es favorecida en verano por la corriente Costera de Costa Rica y sus altas temperaturas (Fig.2). Su avance más al norte, por el lado oeste de la península, llega aproximadamente a la altura de Bahía Magdalena y es limitado por la corriente de California, de aguas frías y por la isoterma de 20 °C de invierno (Fig.3). En su distribución al sur, algunas llegan a la Provincia Peruana (Templado-Cálida) y otras hasta el norte

de la Provincia Magallánica (Templado-Fría) (Fig. 8 y 9). En estas áreas su principal limitante es la Corriente de Humboldt que tiene un sentido de sur a norte. Dentro de las áreas Golfo de California+Trópico y Bajo Golfo+Trópico existen especies que llegan a distribuirse a la Provincia de Galápagos (Tabla I y III; Fig. 8 y 9). Garth (1946) menciona un grupo de especies que se distribuyen solamente en el extremo sur de la Península de Baja California y en las Galápagos. Estas especies son: Clythrocerus laminatus, Ebalia hancocki, Microphrys triangulatus, Aethra scruposa scutata, Leptodius occidentalis, L. cooksoni, Eurytium affine, Micropanope polita, Paraxanthias insculptus, Acidops timbratus y Gymopolia cortezi. Dos de estas especies no es posible considerarlas dentro del Golfo, Ebalia hancocki y Clythrocerus laminatus, pues su distribución sólo se circunscribe a las Islas Galápagos, Clarion y Socorro (Provincia Galápagos, Panámica y Mexicana). Para el resto de las especies se ha confirmado su presencia dentro del Golfo y en las costas continentales. En este caso, Garth (com. pers.) señala que muchas de las especies antes consideradas endémicas para las Galápagos ya no lo son, pues se les ha encontrado en el continente. Además, existen en las costas americanas especies que ahora se registran para las Islas y que antes se desconocían.

Con respecto a la caracterización dada por Garth (1946) de las especies anteriores, las que se suponen invasoras desde



- A = Golfo de California (GolCal)
- B = Bajo Golfo (BG)
- C = GolCal-Galapagos
- D = GolCal-Magallánica
- E = BG-Panamica
- F = BG-Galapagos
- G = BG-Ferrocarril
- H = BG-Magallánica
- I = GolCal-Panamica
- J = GolCal-Panamica
- K = BG-Mexicana

- CHILFORNIANA 34°N - 23°N
- CORTESIANA ALTO 32°N - 29°N
- BAJO 29°N - 23°N
- MEXICANA 28°N - 16°N
- PANAMICA 16°N - 3°S
- GALAPAGOS 1°N - 1°S
- PERUANA 3°S - 30°S
- MAGALLANICA 40°S (límite norte)

FIG. 9. Rangos geográficos de los braqueros presentes en el Golfo de California representados por el Método de Pielou (1977, 1978). Comprende únicamente las especies que se distribuyen desde la Provincia Cortesiana o Golfo de California hasta el norte de la Magallánica.

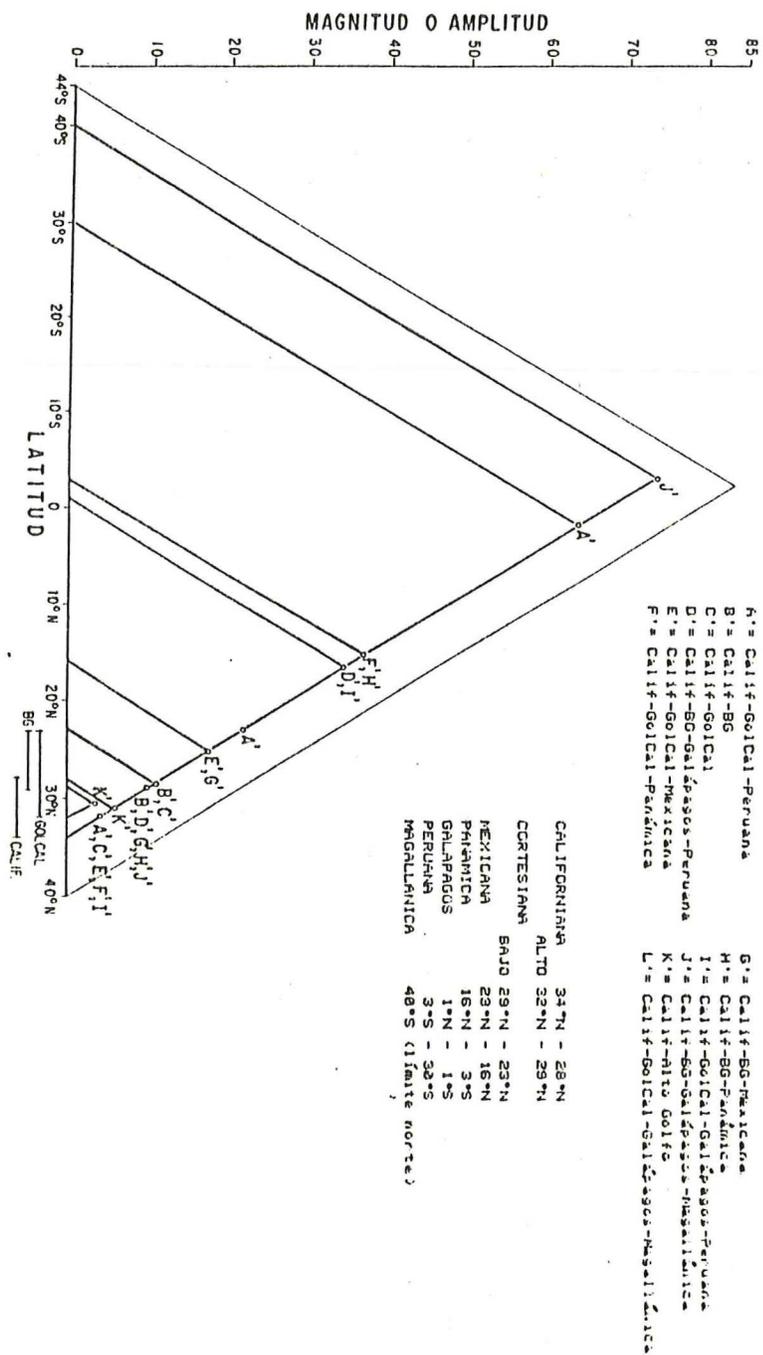


FIG. 10. Rangos geográficos de los braquiuros presentes en el Golfo de California representados por el Método de Pielou (1977, 1978). Comprende únicamente las especies que se distribuyen desde la Provincia Californiana hasta el norte de la Magallánica.

zonas templadas a zonas tropicales, queda descartada pues no se les halla en zonas templadas y se les encuentra en las Provincias Mexicana y/o Cortesiana señalándose entonces como especies tropicales. Para el caso de las dos especies que se circunscriben para las Islas Galápagos, Clarion y Socorro, dado que no existen registros para el continente es posible considerarlas como endémicas de las islas oceánicas, sin embargo se necesita comprobar esta condición.

Existen dos especies cuya distribución se extiende desde la Provincia Cortesiana hasta el límite norte de la Magallánica (Tabla III, Fig. 9), Callinectes arcuatus y Pinnixa pinnixa transversalis. La primera no llega a localizarse en las Islas Galápagos. La distribución del pinotérico, dada su condición de comensal, está determinada hasta cierto grado por la de su asociado, el pinotérico Chaetopterus varipodatus, que posee una distribución cosmopolita. Los factores que limitan la extensión de Pinnixa transversalis a otras latitudes son de tipo ecológico, y pueden imputarse a las relaciones interespecíficas de las dos especies. Se puede pensar que existe una competencia entre varias especies de pinotéricos por ocupar los tubos del pinotérico en los límites de la distribución de P. transversalis tanto al norte como al sur. Esto, sin embargo, es sólo una idea y quedaría por entender y explicar este problema. En relación a Callinectes arcuatus, su distribución se extendería hasta Valparaiso, Chile. Esta

información, no obstante, es dudosa y queda por confirmarse (Garth, 1957).

El siguiente grupo por analizar comprende las especies que se encuentran entre el Bajo Golfo y el Trópico. Dentro de este grupo existen algunas especies que se extienden hasta la Provincia Peruana (Templado-Cálida) y otros hasta el norte de la Provincia Magallánica (Templada-Fría) (Fig. 8 y 9).

La razón de que todas estas especies no puedan llegar a distribuirse al Alto Golfo es, quizá, las grandes variaciones de temperatura que se registran en su seno.

Las especies que se encuentran limitadas al sur por la frontera entre la Provincia Panámica y la Peruana (Fig. 8 y 9) puede explicarse porque la Corriente de Humboldt (aguas templadas), con sentido de sur a norte (Fig. 2 y 3), les impida extenderse a latitudes más australes. De ser así, estas serían especies estenotérmicas pues no toleran grandes variaciones de temperatura. Su presencia en las Islas Galápagos y posiblemente en Socorro y Clarion podría explicarse si los estados larvales fueran alejadas de las costas continentales por la Corriente de Costa Rica y la Corriente de California que chocan de frente y se convierten en la Corriente Norecuatorial (Fig. 2 y 3). Si estas larvas se encontrasen en el margen sur de esta corriente, nuevamente podrían ser arrastradas con

dirección al continente por la Contracorriente Ecuatorial que es más intensa en el verano (Fig.2).

Las especies que llegan a distribuirse hasta la Provincia Peruana y el norte de la Magallánica (Fig.8 y 9), dado que soportan aguas templado-cálidas pueden ser consideradas euritérmicas. Su límite sería la Corriente de Humboldt, que tiene un sentido de sur a norte y posee aguas mucho más frías (10-15°C) en su extremo sur (Tchernia,1980) (Fig.2 y 3).

Las especies que se extienden en la Provincia Californiana, Golfo de California y el Trópico (Tabla I a la IV; Fig.8 y 10), son 15. Sería necesario separar las que provienen de aguas cálidas de las que son de preferencias templadas. En el primer grupo se ubican Heteractaea lunata, Panopeus purpureus, Portunus xantusii, Pachygrapsus crassipes, Micropanope polita, Herbstia campacantha, Mithrax denticulatus y Ocyrode occidentalis. A excepción de P. crassipes, todas llegan a distribuirse solo hasta la Provincia Californiana. En el caso del grapsóideo, éste posee una distribución mucho más amplia: desde la Provincia Oregoniana hasta la Peruana y también en Japón y Corea. Su límite norte puede estar marcado por la Corriente de las Aleutianas, con temperaturas de 10 a 15°C y su límite sur podría ser incluido por la Corriente de Humboldt, pues son aguas también de 10 a 15°C (Tchernia, 1980) (Fig. 2, 3 y 8). Se le puede considerar,

entonces, una especie tropical con afinidad a aguas templadas.

En lo referente al segundo grupo, las especies que sólo llegan a la Provincia Californiana, la isoterma de 20 C de invierno y la corriente de California impiden su distribución más al norte. Al sur estarían limitadas por la corriente de Humboldt (Fig. 2 y 3). Es interesante señalar que todas estas especies, a excepción de Herbstia camptacantha, poseen especies análogas en el Atlántico, lo que podría indicar su origen. Para el caso de las especies de aguas templadas, en cambio, es necesario mencionar que ninguna posee especies análogas en áreas tropicales va de 180 a 540 metros y la temperatura a esa profundidad está por debajo de los 20°C (Sverdrup, 1942). De lo anterior se puede suponer una invasión por sumergencia de especies de aguas templadas a aguas cálidas. Estas especies son: Dromidia larraburei, Pelia tumida, Erioleptus spinosus, Pyromata t. mexicana, y Epiplatys minimus. Cancer johngarthi y Pilumnoides rotundus son las únicas especies que no llegan a distribuirse en la Provincia Californiana pero que viven en ambientes templados a una profundidad por debajo de la termoclina en la Región Tropical del Pacífico Oriental. La última especie llega a extenderse así hasta la Provincia Peruana.

V.2 DISTRIBUCION DENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA

V.2.1. Diferencias entre el Alto y Bajo Golfo

Existen diversos estudios sobre la distribución y composición de la biota en el Golfo de California (Rathbun, 1918-1937; Glassel, 1934; Steinbeck y Ricketts, 1941; Garth, 1960; Soule, 1960; Walker, 1960; Brusca, 1980; Carvacho, 1980; Carvacho y Ríos, 1982; Escobar y Arenillas, 1987). Algunos de estos autores encuentran diferencias bióticas a lo largo del Golfo. La zona de mayor conflicto se sitúa a la altura de las islas Angel de la Guarda y Tiburón. Pareciera que allí se marca el límite entre un Alto Golfo y un Bajo Golfo, fácilmente distinguibles por sus características diferenciales. Desde el punto de vista biótico, algunos autores como Soule (1960) postulan la existencia en este sector de una zona de transición.

En caso de los braquios, estas diferencias entre los sectores del Golfo se ponen de manifiesto si se examina la información de las Tablas I y III.

La Tabla VI consigna los Coeficientes de Similitud entre todos y cada una de estas localidades, mientras la Figura 11 ordena estos datos en el diagrama de Peters. El método indica que no hay diferencias entre las localidades del Alto Golfo

TABLA VI. Coeficientes de similitud entre las localidades y el número de especies comunes entre cada una de ellas.

P. Peñasco=1 L. Percebu=2 B. de Los Angeles=3 B. Concepción=4 Mazatlan=5
 # spp. 53 75 116 182 241

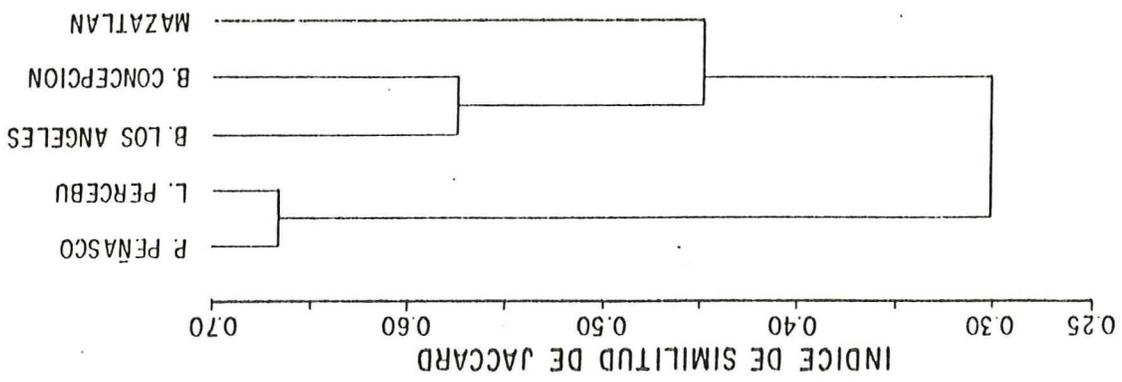
sp. comunes CCJ

1 + 2 =	51	66.23
1 + 3 =	50	42.01
1 + 4 =	47	25.00
1 + 5 =	40	15.74
2 + 1 =	51	66.23
2 + 3 =	70	57.85
2 + 4 =	66	34.55
2 + 5 =	55	21.07
3 + 1 =	50	42.01
3 + 2 =	70	57.85
3 + 4 =	109	57.67
3 + 5 =	91	34.21
4 + 1 =	47	25.00
4 + 2 =	66	34.55
4 + 3 =	109	57.67
4 + 5 =	149	54.37
5 + 1 =	40	15.74
5 + 2 =	55	21.07
5 + 3 =	91	34.21
5 + 4 =	149	54.37

FIG. 11. Diagrama de las relaciones de similitud entre todas las localidades y el número de discrepancias en el arreglo entre cada localidad. Puerto Peñasco = 1; Laguna Percebu = 2; Bahía de Los Angeles = 3; Bahía Concepción = 4; Mazatlán = 5.

número de discrepancias			
0	1	2	3
5 - 15.74	5 - 21.07	5 - 34.21	5 - 54.37
4 - 25.00	4 - 34.55	4 - 42.01	4 - 54.37
3 - 42.01	3 - 57.85	3 - 57.67	3 - 57.67
2 - 66.23	2 - 57.85	2 - 57.67	2 - 57.67
1 - 15.74	1 - 21.07	1 - 34.21	1 - 54.37
0 - 25.00	0 - 34.55	0 - 42.01	0 - 54.37

FIG. 12. Dendrograma de Similitud de especies presentes en las localidades del Golfo de California



(Puerto Peñasco y Laguna Percebu) ni entre los del Bajo Golfo (Bahía Concepción y Mazatlán). Los cambios en la ordenación de los coeficientes de similitud de Jaccard entre estaciones vecinas indican disimilitud. Es decir, debe esperarse que entre esas estaciones haya algún tipo de barrera. Es interesante el caso de Bahía de Los Angeles, que está precisamente en la zona de las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón. Bahía de Los Angeles tiene diferencias tanto con las estaciones del norte como con las del sur, lo que parecería confirmar la opinión de Soule acerca de la existencia de una zona de transición a este nivel.

Comparando estos resultados con los obtenidos por el método de agrupamiento (Cluster Analysis; Fig.12), se observan algunas discrepancias. Para Puerto Peñasco y Laguna Percebu sigue existiendo un alto coeficiente de similitud (0.662) en relación a las demás localidades y por lo tanto quedan unidas en un solo grupo. Sin embargo Bahía de Los Angeles y Bahía Concepción, que con el método de Peters mostraba mayor número de diferencias, quedan agrupadas en una sola unidad con una similitud de 0.576. Este par de localidades se unen con Mazatlán formando un grupo con una similitud de 0.451. Este grupo de tres localidades muestra un bajo grado de similitud (0.303) cuando se compara con el grupo formado por Puerto Peñasco-Laguna Percebu.

Las diferencias observadas entre estos dos métodos nos muestran que para un mismo problema y utilizando los mismos datos, los resultados varían. Se tienen así para Puerto Peñasco y Laguna Percebu, aplicando las dos técnicas, queda agrupada en una sola unidad; en Bahía de Los Angeles, Bahía Concepción y Mazatlán se observan las discrepancias. Si se analizan las condiciones oceanográficas para las dos últimas localidades, estas son homogéneas no así para Bahía de Los Angeles, que tiene diferencias tanto hacia el norte como al sur. Comparando los resultados de ambos métodos y teniendo presente las condiciones oceanográficas del Golfo, se tiene entonces que el método de Peters, para análisis biogeográficos, es más adecuado y por lo tanto la fauna carcinológica queda diferenciada en dos grupos, el primero, el Alto Golfo formado por Puerto Peñasco y Laguna Percebu. El segundo, el Bajo Golfo, constituido por Bahía Concepción y Mazatlán. Y una zona de transición que queda situada aproximadamente en Bahía de Los Angeles, a la altura de las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón.

Las causas que motivan este tipo de distribución son diversas. Las condiciones oceanográficas (temperatura y salinidad) del Bajo y Alto Golfo son distintas. El primero tiene condiciones tropicales y estabilidad climática a lo largo de todo el año, lo cual se traduce en que especies Panámicas se puedan establecer y reproducir. En cambio en el Alto Golfo una elevada temperatura y salinidad en la época de verano y

condiciones de clima templado en invierno, la hacen un área donde sólo unas cuantas especies puedan establecerse.

V.2.2. Las Islas Angel de La Guarda y Tiburón como barreras zoogeográficas.

Como se estableció antes, en Bahía de Los Angeles se localiza el mayor número de alteraciones en la distribución de las especies de braquiuros. En el Bajo Golfo llegan a encontrarse 187 especies; 8 sólo se encuentran en el Alto Golfo y 76 son comunes para ambas áreas (Tabla II). Lo anterior prueba que el sentido en que actúa la barrera es de sur a norte, con una efectividad del 69%.

La barrera se puede situar más específicamente en el Canal de Ballenas y entre las Islas Angel de La Guarda y Tiburón. Para esta zona la temperatura superficial en invierno es significativamente baja (14°C) si se la compara con el resto del Golfo (16 y 20°C) y en verano se registran cantidades superiores a los 20°C en la superficie. Hay que destacar también que en toda el área adyacente al Canal de Ballenas se presentan fenómenos de surgencia casi todo el año debido a las fuertes mezclas de las mareas locales (Roden y Groves, 1959). Estos aportes de aguas frías impiden en cierta medida el paso de especies tropicales al Alto Golfo.

Otro factor que también puede influir en la distribución es el tipo de sustrato. En el Alto Golfo el suelo es predominantemente arenoso debido al aporte de material del Río

Colorado mientras que en el Bajo Golfo es arcilloso (Parker, 1964). En el Norte predomina una mayoría de familias de braquiuros que se asocian a un sustrato arcilloso-tangoso mientras una buena cantidad de las especies que pertenecen al Alto Golfo son pinotéridos asociados a bivalvos y poliquetos, residentes en fondos arenosos.

Diversos autores (Soule, 1960; Walker, 1960; Escobar y Arenillas, 1987) coinciden en señalar esta área como zona de transición, mencionando la temperatura, la salinidad y las corrientes ascendentes como factores limitantes; sin embargo, para el caso de la ictiofauna del Golfo, se mencionan dos barreras más que alteran la distribución de las especies. Estas son el gradiente de temperatura que se observa en la punta de la península de Baja California con la frontera oceánica y la capa del mínimo oxígeno en la parte central e inferior del Golfo a una profundidad entre los 200 y 1800 m (Roden, 1964; Escobar y Arenillas, 1987). Para el caso de los braquiuros, que viven en su mayoría a menor profundidad, no se detectó que alguna de estas barreras influyera en su distribución. Se hace necesario, sin embargo, un estudio más profundo y detallado desde un punto de vista ecológico para examinar el problema de las barreras zoogeográficas dentro del Golfo.

V.2.3. Poblaciones Aisladas en el Alto Golfo.

De las 271 especies de braquiuros solamente Cancer amphioetus se encuentra, aparentemente, aislada en el Alto Golfo, aunque se distribuye también en la costa Oeste de Baja California y en Japón y Corea y por lo tanto muestran una distribución disyunta. La explicación de esta distribución se analizó en la página 62. En este apartado se discutirán sólo las posibles consecuencias de este aislamiento.

Esta especie no se ha registrado para el Bajo Golfo ni al sur de la península de Baja California. Se puede pensar que si el flujo genético entre las poblaciones del Alto Golfo y el Pacífico Californiano está interrumpido totalmente, es factible la especiación en un tiempo determinado. Las poblaciones del Golfo podrían tener quizá algunas diferencias, morfológicas o a nivel bioquímico, si el tiempo a sido suficiente para ello. De ser así, habría la oportunidad de comparar poblaciones que anteriormente, en el Pleistoceno, estaban distribuidas uniformemente y que por circunstancias climáticas se vieron interrumpidas en su extensión geográfica. Si, por el contrario, esta especie utilizara la sumergencia por debajo de la termoclina, existiría un posible flujo genético que mantendría en contacto a las poblaciones del Golfo con el Pacífico. Podría esperarse entonces la presencia de gradientes de carácter o clinas (Mayr, 1970; Margalef, 1980) que

Todas las especies endémicas quedan distribuidas en el Golfo en la forma indicada en la Tabla II. En el Alto Golfo se registran siete especies, seis son del género Pinnixa y una de Disodactylus, ambos Pinnotheridae. Para el Bajo Golfo se anota un total de 28; la mayoría Heterotremata (20). Solamente una especie de Podotremata se localiza en el Bajo Golfo: Ranilla angustata (Raninidae). No podría decirse todavía si esta especie sea paleoendémica o neoendémica, pues existen pocos registros sobre su distribución en el pasado. El género Ranilla se registra para el Eoceno en Europa; del Oligoceno al Plioceno en Europa y Norteamérica y en el Holoceno en África

En el Golfo de California existen 55 especies endémicas de braquios, lo que corresponde al 20.29% del total de especies (Tabla V). La familia con mayor cantidad de especies endémicas es la de los pinothéridos, con 17.

V.2.4. Endemismo

obedeceran a las condiciones tan distintas de ambos lados de la península. Para poder entender y analizar esto, es necesario tener presente el grado de variabilidad genética y fenotípica de la especie, pues su desconocimiento podría conducir a apreciaciones erróneas.

Occidental, Pacífico Oriental e Indopacífico (Glaessner, 1969)
(Tabla X).

El número de especies endémicas que se distribuyen en todo el Golfo de California suman un total de 20, un poco menor que para el Bajo Golfo, la mayoría Heterotremata (13). Los Podotremata no registran especies endémicas con esta distribución.

Los factores (temperatura, salinidad, y surgencias) que influyen en que las especies tanto del Alto como del Bajo Golfo no extiendan su distribución son quizá similares a los que afectan a los demás grupos de braquiuros. Sin embargo, habría que añadir que existen factores mucho más específicos (p.e. las relaciones de los pinotéridos con los bivalvos y poliquetos) que determinan que una especie restrinja su distribución. Por otro lado, hay que mencionar que los porcentajes de endemismo siempre varían de acuerdo con la cantidad de información disponible. En este sentido, Garth (1960) señaló 80 especies de braquiuros como endémicas y en este trabajo se anotan sólo 55. De esta forma, en cuanto más intensa y extensa sea la colecta de estos organismos en el Golfo y otras áreas del Pacífico, el número y porcentaje de endemismo se reducirá, lo que es válido para cualquier otro grupo biótico que se estudie.

Con respecto a otros grupos, la ictiofauna registra un 17% de endemismo (Walker, 1960); mientras Steinbeck y Ricketts (1941) encuentran que de un total de 415 especies de diversos grupos animales, 17.5% son endémicas.

En relación a la carcinofauna, es interesante comparar los porcentajes registrados para el Golfo de México. Powers (1977) señala que el Golfo de México posee 41 especies endémicas de braquiuros, lo que representa un 11.64% de las 352 especies totales. En el Golfo de California existe, pues, un porcentaje de endemismo sustancialmente mayor que en el Golfo de México. Esto podría ser un reflejo de una evolución del Golfo de California más complicada que su contraparte en el Atlántico, lo que implicaría que las distribuciones no sólo de las especies endémicas sino de todo el resto de las especies de braquiuros sean también más complejas.

V.3. DISTRIBUCION DE LOS BRAQUÍURAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA EN OTROS MARES Y OCEANOS

La distribución de familias de braquiuros del Golfo de California fuera del Pacífico Oriental se muestra en la Tabla VII y por grupos sistemáticos en la Tabla VIII. Se observa que la mayor afinidad faunística la tiene con el Atlántico Occidental Tropical (Golfo de México-Caribe), con 16 especies en común, lo que representa un 5.9% de las 271 especies del Golfo de California. Le sigue el Indo-Pacífico, con 9 especies (3.3%) y el Atlántico Oriental Tropical, con 7 (2.6%).

Una razón para explicar el por qué el Golfo de California guarda una relación más estrecha con el Golfo de México y el Caribe que con el Indo-Pacífico, reside en la historia geológica de Centroamérica. En base a estudios geológicos y batimétricos, se ha establecido que Centroamérica ha sido, en diferentes periodos, un puente de comunicación y en otros una barrera tanto para la fauna terrestre como para la marítima. Así, durante el Cretácico, Centroamérica estaba sumergida, lo que permitía que fauna marina pudiera desplazarse y distribuirse tanto en el Mar Caribe y el Pacífico Oriental. Al mismo tiempo que funcionaba como vía de comunicación para especies marinas, cumplía la función de barrera geográfica para la fauna terrestre que se encontraba en Norte o Sudamérica. Durante el Paleoceno emerge Centroamérica y entonces quedan

TABLA VII. Distribución de braquios del Golfo fuera del Pacífico Oriental. A.Oc.T. = Atlántico Occidental Tropical; A.Or.T. = Atlántico Oriental Tropical; A.Oc.(TCN) = Atlántico Occidental (Templado Cálido del Norte); I.P. = Indopacífico P.Oc. = Pacífico Occidental; M.ROJO = Mar Rojo; M.ARBIGO = Mar Arábigo.

FAMILIA A.Oc.T. A.Or.T. A.Oc.(TCN) I.P. P.Oc. M.ROJO M.ARBIGO

HOMOLIDAE										
RANINIDAE										
DROMIDAE										
DYNOMENIDAE										
CALAPPIDAE	1									
LEUCOSIIDAE										
MAJIDAE	1									
PARTHENOPIDAE				1						
ATELECYCLIDAE										
CANCRIDAE										
PORTUNIDAE	1									
XANTHIDAE	1									
PANOPIDAE	1									
PILUMNIDAE										
MENIPPIDAE										
TRAPEZIIDAE										
DORIPPIDAE	1									
CYMPOLLIDAE										
GONEPLACIDAE										
HAPALOCARCINIDAE										
PINNOTHERIDAE										
GRAPSIDAE	7									
GECARCINIDAE	1									
OCCYPODIDAE	2									

de 271 spp.

16 (5.9%) 7 (2.6%) 6 (2.2%) 9 (3.3%) 5 (1.8%) 2 (0.7%) 1 (0.4%)

TABLA VIII. Distribución por grupos sistemáticos y porcentajes que representan otras áreas. A.Oc.T. = Atlántico Occidental Tropical; A.Or.T. = Atlántico Oriental Tropical; A.Oc.(TCN) = Atlántico Occidental (Templado Cálido del Norte); I.P. = Indopacífico P.Oc. = Pacífico Occidental; M.ROJO = Mar Rojo; M.ARBIGO = Mar Arábigo.

A.Oc.T. A.Or.T. A.Oc.(TCN) I.P. P.Oc. M.ROJO M.ARBIGO

PODOTREMATA	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
HETEROTREMATA	2.1%	0.4%	1.8%	1.8%	0.7%	0.7%	0.0%
TORACOTREMATA	3.6%	2.1%	0.4%	1.4%	1.1%	0.0%	0.4%

Con respecto a las especies comunes con el Indo-Pacífico es posible comprobar que la similitud faunística trans-pacífica se ha incrementado durante el Mesozoico y Cenozoico lo que se ha relacionado con los procesos de tectónica de placas. Los datos que muestra Fallaw (1983) indican que el angostamiento del Océano Pacífico ha influido positivamente en la migración

México-Caribe.

Estos argumentos podrían explicar fácilmente la similitud de algunas especies entre el Golfo de California y el Golfo de

White, 1986).

El efecto que han tenido estos procesos de hundimiento y elevación de Centroamérica sobre la distribución de especies ha sido notorio y por ello se han propuesto modelos de biogeografía vicariante en las cuales se analiza el problema de la distribución de especies y su evolución para ambos lados de Centroamérica (Rosen, 1976; Croizat, 1981; Urdvardy, 1981;

Buskirk, 1985).

Nuevamente en el Oligoceno y Mioceno se abre este paso y desde el Plioceno hasta la fecha ha funcionado como barrera biogeográfica para la fauna marina entre el Caribe y el Pacífico Oriental (Woodring, 1954; Malfait y Dinkelmann, 1972; Briggs, 1974a, 1974b; Sclater, et al. 1977; Hedges, 1982; Buskirk, 1985).

de especies entre América y el Indo-Pacífico. Sin embargo hay que mencionar que las probabilidades de que una especie pueda atravesar la gran barrera del Pacífico Oriental son bajas (Briggs, 1973) pero no nulas (Garth, 1967).

Para poder entender la distribución actual de las especies y explicar su presencia en el Golfo de California es necesario conocer su distribución en el pasado, influida por la deriva continental y la tectónica de placas.

De acuerdo con Glaessner (1969), la aparición de los primeros braquiuros se registra en el Triásico, pero no es sino hasta el Jurásico donde la diversificación de géneros y familias se hace más notorio. Ya en el Cretácico se diferenciaban morfológicamente los braquiuros tal y como se conocen hasta ahora (Soto, 1979).

En lo referente a los aspectos geológicos, a finales del Jurásico y principios del Cretácico, Europa, el Caribe, el Atlántico y el Este de Norteamérica estaban comunicados con el Mar de Tethys por medio de una vía marítima llamada "Corredor Hispánico", y la fauna en general se encontraba homogéneamente distribuida, no existiendo barreras continentales o de tipo climático (Ekman, 1953; Hallam, 1977; Westermann, 1977; Smith y Tipper, 1986). A finales del Cretácico Inferior se inicia el ensanchamiento del Océano Atlántico, conservando en sus aguas fauna del Tethys. Esta tuvo algunos contactos con el Océano Indico a través de corredores que se localizaban en Europa y al norte de la India, pero no es sino hasta Mioceno que esta vía

quedó prácticamente cerrada. En ese momento, el Mediterráneo registró altas evaporaciones y por lo tanto hubo un incremento de la salinidad, que impidió el tránsito de los organismos (Eskman, 1953; Margalef, 1980). El comportamiento de Centroamérica y la peridica comunicación del Mar Caribe con el Pacífico Oriental se mencionó en la página 84.

Es posible ahora analizar las Tablas IX a la XI. Los datos que presentan, muestran la localización geográfica y el período geológico en que se registran los fósiles de braquiuros.

En la Tabla XI se observa que para el Jurásico solamente se registran los Homolidae y Dyonemidae, ambos Podotremata. Conforme se avanza en el tiempo, el número de familias y géneros se incrementa lo mismo que su distribución para las localidades señaladas. Para el Holoceno están presentes ya 22 familias de un total de 24 que actualmente se encuentran en el Golfo de California.

En las Tablas IX y X es posible visualizar para cada período geológico, el número de géneros por grupo sistemático y el porcentaje que representan en las localidades. En lo que concierne al número de géneros, se constata que para Europa, N. América, Caribe y Atlántico aumenta a partir del Cretácico (1) y hasta el Oligoceno (21) y disminuye luego hacia el

Tabla IX (cont.)

	JURAS	CRET	PALEO	EOC	OLIG	MIOC	PLIOC	PLEIST	HOLOC
Hepatella	*	K							I, K
Hepatus		*			J				I, J
LEUCOSIIDAE		*	*	*					
Eballia		*	*	*	B	B	B		I, N, O
Leucostilla		*	*	*	J	J	J		J, K
Persephona		*	*	*		I			I
Randallia				*	K, L				I, G
MAJIDAE		*	*	*	*	*	*	*	
Stenocionops		*							I
Thoe									I, J
Euprogatha						I			I
Pyromata									I
Libinia									I
Acanthonyx									I, N, O
Epilatus									I, K

Table IX (cont.)

	JURAS	CRET	PALEO	EOC	OLIG	MIOC	PLIOC	PLEIST	HOLOC
PARTHENOPIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Parthenope	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. (Parthenope)	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. (P[athy]ambus)	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. (Pseudo]ambus)	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Dalderia	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Heterocrypta	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mesorhoea	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Daira	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ATELECYCLIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CANCRIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Cancer	*	*	*	*	*	*	*	*	*
PORTUNIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Portunus	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. (Portunus)	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Tabla IX (cont.)

	JURAS	CRET	PALEO	EOC	OLIG	MIOC	PLIOC	PLEIST	HOLOC
P. (Acheilous)	*				B, G, P	B, G			I, U
Callinectes	*	*	J, K, P	J, K, P	J, K, P				I, C, I, J, Q
Ovalipes	*					M			M, I, L, M, Q
Euphyllax	*	*	J, K, P	J, K, P	J, K				I, J
XANTHIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Actaea	*								A, M
Carpilodes	*								I, Q
Cycloaxanthops	*								I, Q
Erithia	*	*	B	B	B	B	B	B	J, K, N, O, Q
Heteractaea	*					J			I
Medeus	*					V	Q		C, N, Q, R
Xanthodius	*	*	*	*	*	Q			I, T
PANOPSEIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Eurytium	*								J
Lophopanopeus	*								I, C, I, P

Tabla IX (cont.)

	JURAS	CRET	PALEO	EOC	OLIG	MIOC	PLIOC	PLEIST	HOLOC
Panopeus	*	B,1	B,1	J,P	*	*	J,P	C,I,T	*
PILUMNIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ptilimnus	*	*	*	*	*	*	B	B	*
MENIPPIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mentpe			B,C	M	I,Q		I	C,J,Q	*
DORIPPIDAE	*								
CYMOPLLIDAE	*7	*7	*7	*7	*7	*7	*7	*7	*
Paticus									N,O,T
GONEPLACIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Prionoplax									J,K,P
Eurypilax				J	*				P
PINNOTHERIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Pinothores									A,M
Parapinnixa							I		I,P,R
Pinnixa							I		I,K,E
GRAPSIDAE	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Grapsus									A,M
Pianes									A

Table IX (cont.)

	JURAS	CRET	PALEO	EOC	OLIG	MIOC	PLIOC	PLEIST	HOLOC
Sesarma					K	K		L	M
GEARCINIDAE									
Gearcinus									
Cardisoma									
OCYPODIDAE				*	*	*			
Ocyropsis									
Uca									

Mioceno (19). No es lo mismo para la región del Indo-Pacífico, Pacífico Central y Pacífico Oriental, en que desde el Eoceno y hasta el Plioceno hay un incremento (de 1 a 13 géneros) y una posterior declinación hacia el Pleistoceno (5).

Hay que notar que para la primera región (Europa, N. América, Caribe y Atlántico) siempre se registra un porcentaje mayor de géneros con respecto a la segunda región (Indo-Pacífico, Pacífico Central y Pacífico Oriental). Esto se mantiene así hasta el Holoceno, donde de 55 géneros, 50 (90.90%) son de la primera región y 39 (70.90%) son de la segunda región.

Las fluctuaciones en el número de géneros que se registran para una o ambas localidades a partir del Mioceno, pueden ser debidas a la extinción causada por las glaciaciones (Valentine, 1973; Margalef, 1980).

El aumento en géneros para la segunda región conforme avanza el tiempo puede explicarse en base al estudio de Fallaw (1983). Este autor establece que la similitud faunística de invertibrados a través del Océano Pacífico se incrementa desde el Mesozoico al Cenozoico y lo relaciona con el proceso de tectónica de placas, que hace que este océano comience a reducir su anchura.

TABLA X. Número de géneros por grupo sistemático y porcentaje que representan en cada uno de los periodos geológicos. El número entre paréntesis después del periodo geológico representa el número total de géneros presentes en dicho periodo.

Periodo Geológico	Región	P	H	T	Total	Porcentaje
CRETACICO (1)	EurCaribe/N.Am./Atl.	0	1	0	1	1 (100%)
	PALEOCENO (1)	0	1	0	1	1 (100%)
EOCENO (11)	Eur/N.Am./Atl.	1	8	1	10	10 (100%)
	IP/PC/PE.	0	1	0	1	1 (10%)
OLIGOCENO (21)	Eur/N.Am./Atl.	2	16	3	21	21 (100%)
	IP/PC/PE.	0	2	0	2	2 (9.52%)

El número de géneros siempre mayor que registra para Europa, Caribe y Atlántico podría explicarse en base a las vías marítimas que existieron en Centroamérica, las cuales permitieron el libre paso de organismos hacia el Pacífico Oriental (Woodring, 1954; White, 1986).

En la Tabla XI se indican la distribución de familias por período geológico y localidad. Se observa que la mayor similitud en porcentaje de familias lo guarda el Golfo de California con el Atlántico, con 94.73% lo que representa 18 familias. Con el Indo-Pacífico es de 68.42%, es decir, 13 familias, todas referidas a un total de 22 familias.

Conjugando los aspectos geológicos (derivada continental), la relación que guardaba el Mar de Tethys con Europa, Caribe y el Atlántico y las relaciones faunísticas entre ambos océanos, es posible postular que la carcinofauna tropical del Golfo de California pudo haber venido en este sentido: Indo-Pacífico - Atlántico - Caribe - Pacífico Oriental, aprovechando las vías marítimas que existieron en los diferentes períodos geológicos, tal como se ha observado en algunos moluscos (Smith y Tipper, 1986).

TABLA XI. Distribución geográfica y geológica de las familias presentes en el Golfo de California. JURAS = Jurásicos; CRETAC = Cretácicos; TERC = Terciarios; PLEIST = Pleistoceno; HOLOC = Holoceno; Eu = Europa; N.Am. = Norteamérica; C.Am. = Centroamérica; S.Am. = Sudamérica; O.Afr. = Oeste de África; N.Afr. = Norte de África; SE.As. = Sureste de Asia; E.As. = Este de Asia; C.As. = Centro de Asia; PC. = Pacífico Central; IP. = Indopacífico; NZ = Nueva Zelanda.

	JURAS	CRETAC	TERC	PLEIST	HOLOC	DISTRIB.	GEOGRAFICA
HOMOLIDAE	*	*	?	*	*	Eu/N.Am./Australia	
RANINIDAE	*	*	*	*	*	Cosmopolita	
DROMIIDAE	*	*	*	*	*	Eu.	
DYNOMENIDAE	*	*	*	*	*	Eu/N.Am./C.Am./O.Afr.(?)	
CALAPPIDAE	*	*	*	*	*	Cosmopolita	
LEUCOSIIDAE	*	*	*	*	*	Eu/N.Am./C.Am./N.Afr./SE.As./C.	
MAJIDAE	*7	*	*	*	*	Eu/N.Am./S.Am./Afr./E.As./PC/NZ.	
PARTHENOPIDAE	*	*	*	*	*	Eu/N.Am./C.Am./S.Am.	
ATELECICLIDAE	*	*	*	*	*	Eu/N.Am./C.Am./S.Am./Afr./E.As./PC.	
CANCRIDAE	*	*	*	*	*	Eu/N.Am./Afr./E.As./SE.As.	
PORTUNIDAE	*	*	*	*	*	Cosmopolita	
KANTHIDAE	*	*	*	*	*	Cosmopolita	
PANOPEIDAE	*	*	*	*	*	Cosmopolita	

Tabla XI (cont.)

PILUMNIDAE	*	*	*		Cosmopolita
MENIPPIDAE	*	*	*		Eu/N.Am/C.Am/O.Afr/NZ/ IP.
DORIPPIDAE	*	*	*	*	Eu/C.Am/E.As/ IP/ Australía.
CYMPOLIDAE	*7	*	*7	*	Eu/N.Am.
GONEPLACIDAE	*7	*7	*	*	Cosmopolita
PINOTHERIDAE	*	*	*	*	Eu/N.Am/S.Am/C.As.
GRAPSIDAE	*7	*	*	*	Eu/N.Am/S.Am.
GECARCINIDAE	*	*	*	*	PC.
OCYPODIDAE	*	*	*	*	Eu/N.Am/C.Am/NZ/ Australía.

% de Familias con presencia en el Atlántico = 94.73% (18)

% de Familias con presencia en Indo-Pacífico (IP) o Pacífico = 68.42% (13)

VI. CONCLUSIONES

a) El Golfo de California está poblado por 184 especies pertenecientes a fauna tropical que representa el 67.89% de un total de 271. De estas especies de origen tropical, 145 son Heterotremata, 31 Toracotremata y 8 Podotremata.

b) El Golfo de California, en particular el Bajo Golfo, constituye, en términos zoogeográficos, el límite norte de las formas panámicas.

c) Según los porcentajes de la fauna de braquiuros, el Golfo de California constituye una provincia de la Región Tropical del Pacífico Oriental con dos áreas (Alto y Bajo Golfo). Las causas que motivan esta distribución están dadas en su mayor parte por las condiciones oceanográficas.

d) La caracterización del Golfo de California como una extensión de la Provincia Californiana, válida para otros grupos zoológicos como los peces, no lo es para braquiuros porque la fauna boreal con intrusión al Golfo y las áreas más al sur representan tan sólo 23 especies (8.48%).

e) Es probable la existencia de una invasión de especies de las aguas templadas del Norte a las aguas tropicales por medio de sumergencia. Este es el caso de cinco especies, que

representan el 1.84%.

f) Se coincide con diversos autores en señalar a las Islas Angel de la Guarda y Tiburón como una zona de transición y, según el análisis de distribución por el método de Peters, se puede probar que esta área funciona como una barrera zoogeográfica de sur a norte con una efectividad del 69%.

g) Sólo Cancer amphioetus (Heterotremata) se encuentra aparentemente aislada en el Alto Golfo aunque se distribuye también en la costa oeste de Baja California y en Asia, por lo que constituye la única especie aquí estudiada con una distribución disyunta.

h) Se registran 55 especies endémicas para el Golfo de California, lo que representa el 20.29%. Del total, 33 son Heterotremata, 21 Toracotremata y sólo 1 Podotremata. La familia con mayor cantidad de especies endémicas (17) es Pinnotheridae.

i) De las especies endémicas, el Alto Golfo registra siete; el Bajo Golfo 28 y comunes para ambas áreas, 20.

j) La mayor afinidad faunística del Golfo de California, fuera del Pacífico Oriental, la guarda con el Atlántico Occidental Tropical (Golfo de México-Caribe) con 16 especies en

común, seguida por el Indopacífico con 9 y el Atlántico Oriental Tropical con 7.

k) Según los registros fósiles y su localización, se postula que la carcinofauna tropical del Golfo de California pudo haber venido en el siguiente sentido: Indopacífico - Atlántico - Caribe - Pacífico Oriental, aprovechando las vías marítimas que existieron en los diferentes periodos geológicos.

LITERATURA CITADA.

- Abele, L.G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. Ecology, 55:156-161.
- Anderson, D.L. 1976. La Falla de San Andrés. In: Deriva Continental y Tectónica de Placas. Selec. Scien. Am. (2da. ed. en español por H. Blume, Madrid, Espana):136-153.
- Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. In: Estuaries and enclosed seas. Ketchum, B.H. ed., Elsevier Scientific Publishing Comp. Amsterdam. 427-449.
- Alvarez-Sanchez, L.G. 1974. Currents and water masses at the entrance to the Gulf of California, Spring 1970. Thesis M.S. Oregon State Univ. 75 pp.
- Atwater, T. 1970. Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of Western North America. Bull. Geol. Soc. Am., 81:3513-3536.
- Baumgartner, T. & N. Christensen. 1985. Coupling of the Gulf of California to large scale interannual climatic variability. J. Mar. Res., 43:825-848.
- Bishop, G.A. 1983. Fossil decapod crustacea from the Late Cretaceous Coon Creek formation, Union County, Mississippi. J. Crust. Biol., 3:417-430.
1985. Fossil decapod crustaceans from the Gammon Ferruginous Member, Pierre Shale (Early Campanian), Black Hills, South Dakota. J. Palaeont., 59:605-624.
1986. A new crab, *Zygastrocarcinus cardsmithi* (Crustacea, Decapoda), from the Lower Pierre Shale, South Eastern Montana. J. Palaeont., 60:1097-1102.
- Briggs, J.C. 1974a. Marine Zoogeography. Mc.Graw-Hill, New York, 475 pp.
- 1974b. Operation of zoogeographic barriers. Syst. Zool., 23:248-256.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal Invertebrates of the Gulf of California (2nd. Ed.). University of Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Burkenroad, M.D. 1963. The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record. Tulane Stud. Geol., 2:3-17.

Buskirk, R.E. 1985. Zoogeographic patterns and tectonic Jamaica and the northern Caribbean. J. Biogeogr., 12:445-461.

Carvacho, A. 1980. Los porcelánidos del Pacífico Americano: Un análisis biogeográfico (Crustacea: Decapoda). An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Autón. México, 7:249-258.

Carvacho, A. y R. Ríos. 1982. Los camarones carideos del Golfo de California. II. Catálogo, claves de identificación y discusión biogeográfica. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 9:279-294.

Collins, J.S.H. & F. Morris. 1976. Tertiary and Pleistocene crabs from Barbados and Trinidad. Palaeontology, 19:107-131.

Croizat, L. 1981. Biogeography: Past, Present and Future. In: G. Nelson & D.E. Rosen, eds., Vicariance Biogeography, pp.501-523. Columbia University Press, New York.

Davis, J.C. 1973. Statistics and data in Geology. Wiley & Son., New York, 473p.

Dawson, E.Y. 1950. A note on the vegetation of a new coastal upwelling area of Baja California, Mexico. Jour. Mar. Res., 9(1):65-68.

_____ 1951. A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, Mexico. Jour. Mar. Res., 10(1):39-58.

Escobar, R.F. y C.J. Arenillas. 1987. Aspectos zoogeográficos de la ictiofauna en los mares adyacentes a la Península de Baja California, México. Tests de Licenciatura, Fac. Cienc. Mar. Univ. Autón. Baja California, México. 217pp.

Ekman, S. 1953. Zoogeography of the sea. Sidgwick and Jackson, London, 417 pp.

Fallaw, W.C. 1983. Trans-Pacific faunal similarities among Mesozoic and Cenozoic Invertebrates related to plate tectonic processes. Am. J. Sci., 283:166-172.

Garth, J.S. 1946. Distribution studies of Galapagos Brachyura. Allan Hancock Pacific Exped., 5:603-638.

_____. 1957. Reports of the Lund University Chile Expedition, 1948-49. No. 29. The Crustacea Decapoda

- Brachyura of Chile. Lunds Univ. Arsskrift, New Ser.,
 Avd. 2, 53(7):1-128.
1960. Distribution and affinities of the
 brachyuran crustacea. In: Symposium on the biogeography
 of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine
 Biotas. Syst.Zool. 9:105-123.
1967. On the oceanic transport of crab larval
 stages. Proc. Symp. on Crustacea. Mar.Biol.Ass. of
 India, 1:443-448.
- Glaessner, M.F. 1960. The fossil decapod crustacea of the New
 Zealand and the evolution of the Order Decapoda. New
 Zealand Geol.Surv. Palaeont.Bull. 31: 1-63.
1969. Decapoda. In: Treatise on Invertebrate
 Palaeontology, Part R, Arthropoda 4, 2:R399-R628.
 Geological Society of America and University of Kansas
 Press, Lawrence.
- Classell, S.A. 1934. Affinities of the brachyuran fauna of the
 Gulf of California. J.Washington Acad.Sci., 24:296-302.
- Griffiths, R.C. 1968. Physical, chemical and biological
 oceanography of the entrance to the Gulf of California,
 Spring of 1960. U.S.Fish Wildl.Serv.Spec.Sci.Rep.Fish.,
 573:1-47.
- Guinot, D. 1978. Principles d'une classification évolutive des
 crustacés décapodes brachyours. Bull.Biol.Fr. et Belg.,
 112:211-292.
- Hallam, A. 1977. Biogeographic evidence bearing on the
 creation of Atlantic Seaways in the Jurassic. In:
 Paleontology and Plate Tectonics; Milwaukee Public Museum
 Special Publication in Biology and Geology, 2:23-34.
- Hedges, S.B. 1982. Caribbean biogeography: implications of
 recent plate tectonic studies. Syst.Zool., 31:518-522.
- Holmes, A. 1980. Glaciers and glaciation. In: Principles of
 physical geology. John Wiley & Sons, New York. 402-467p.
- Hubbs, C. 1948. Changes in the fish fauna of western North
 America correlated with changes in the ocean temperature.
 J.Mar.Res., 7:459-482.
- Hubbs, C. 1960. The marine vertebrates of the outer coast.
 In: Symposium on the biogeography of Baja California and
 adjacent seas, Part II. Marine Biotas. Syst.Zool.,

- 9:134-147.
- Kin'dyushev, V.I. 1970. Seasonal variations of water masses in the California Region of the Pacific Ocean. Oceanology, 10:456-464.
- Larson, R.L., H.W. Menard & S.M. Smith. 1968. Gulf of California: a result of ocean floor spreading and transform faulting. Science, 161:781-784.
- Larson, R.L. 1972. Bathymetry, magnetic anomalies and plate tectonic history of the mouth of the Gulf of California. Geol. Soc. Am. Bull., 83:3345-3360.
- Malfait, B.T. & M.G. Dinkelmann. 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean Plate. Geol. Soc. Am. Bull., 83:251-272.
- Margalef, R. 1980. Ecologia. Omega, S.A., Barcelona, Espana. 951pp.
- Mayr, E. 1970. Populations, Species and Evolution. Harvard University Press. 453 pp.
- Moore, D.C. & E.C. Buffington. 1968. Transform faulting and growth of the Gulf of California since the Late Pliocene. Science, 161:1238-1241.
- Nations, J.D. 1968. A new species of cancrioid crabs from the Pliocene of California. J. Palaeontology, 42:33-36.
- _____. 1975. The genus Cancer (Crustacea: Brachyura): Systematics, biogeography and fossil record. Los Angeles Co. Mus. Natur. Hist., Sci. Bull., 23:1-104.
- Patterson, C. 1981. Methods of paleobiogeography. In: G. Nelson & D.E. Rosen, eds., Vicariance Biogeography, pp. 447-489. Columbia University Press, New York.
- Painter, J.H. 1973. History of climate. In: Geology Today. CRM Books del Mar, California. 433-451.
- Parker, R.H. 1964. Zoogeography and ecology of macro-invertebrates of Gulf of California and continental slope of Western Mexico. In: A Symposium Marine Geology of the Gulf of California. Am. Ass. Pet. Geol. Tulsa, Oklahoma. 331-376.
- Peters, J.A. 1971. A new approach in the analysis of biogeographic data. Smithsonian Contr. Zool., 107:1-28.

- Pielou, E.C. 1977. The latitudinal spans of seaweed species and their patterns of overlap. *J. Biogeogr.*, 4:299-311.
1978. Latitudinal overlap of seaweed species: evidence for quasi-sympatric speciation. *J. Biogeogr.*, 5:227-238.
1979. Biogeography. A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, 351 pp.
- Powers, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci.*, suppl. vol. 20, 1-190 pp.
- Rathbun, M.J. 1908. Descriptions of fossil crabs from California. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 35:341-349.
1917. New species of south Dakota Cretaceous crabs. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 52:385-391.
1918. The grapsoid crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 97:1-461.
1925. The spider crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 129:1-613.
1926. Decapoda. In: B. Wade, The fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tenn. *U.S. Geol. Survey, Profess. Pap.*, 137:184-191.
1930. The cancrioid crabs of America of the Families Euryalidae, Portunidae, Atelocyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 152:1-609.
1935. Fossil crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, 2, 160 p.
1937. The oxy stomatous and allied crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 166:1-278.
- Reiche, M.S. 1975. A seismological study of the Gulf of California: Sonobuoy and teleseismic observations, and tectonic implications. Thesis, University of California, San Diego, La Jolla, Calif., 249 pp.
- Reid, J.L., Jr., G.I. Roden & J.G. Wylie. 1958. Studies of the California Current System. CALCOFI, Prog. Rep., 1 July 1956 - 1 Jan. 1958. 27-56.
- Robinson, M.K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico.

San Diego Soc.Nat.Hist., Mem., 5:1-97.

Roden, G.I. 1959. On the heat and salt balance of the California Current Region. J.Mar.Res., 18:36-61.

1964. Oceanographic aspects of Gulf of California. In: A Symposium Marine Geology of the Gulf of California. Am.Ass.Pet.Geol.Tulsa, Oklahoma. 30-58.

1971. Aspects of the transition zone in the Northeastern Pacific. J.Geol.Res., 76:3462-3475.

Roden, G.I. & G.W.Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. J.Mar.Res., 18: 10-35.

Rosas-Cota, J.A. 1976. Corrientes geostroficas en el Golfo de California en la superficie y a 200 metros. Tesis de Licenciatura, Esc.Sup.Cienc.Mar. Univ.Auton. Baja California, Mexico. 58pp.

Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. Syst.Zool., 24:431-464.

1981. Introduction. In: G.Nelson & D.E.Rosen, eds., Vicariance Biogeography, pp.1-5. Columbia University Press, New York.

Schram, F.R. 1977. Paleozoogeography of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca. Syst.Zool., 26:367-379.

Sclater, J.G., S.Hellinger & C.Tapscott. 1977. The paleobathymetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the present. J.Geol., 85:509-552.

Seyfert, C.K. & L.A.Sirkin. 1973. The Quaternary Period. In: Earth History and Plate Tectonics (An introduction to historical geology). Harper & Row, Publishers, New York. 422-457pp.

Smith, P.L. & H.W.Tipper. 1986. Plate tectonics and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. Palaios, 1:399-412.

Soto, L.A. 1979. Discussion on the origin and paleogeography of the brachyura. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Auton, Mexico., 6:121-124.

Soule, J.D. 1960. The distributions and affinities of the littoral marine Bryozoa (Ectoprocta). In: Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas,

Part II. Marine Biotas. Syst.Zool., 9:100-104.

Steinbeck, J. & E.F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez. New York, 598pp.

Stevenson, M.R. 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, October 1966-August 1967. Inter.-Am.Trop.Tuna Comm.Bull., 14:389-504.

Sverdrup, H.U., M.W. Johnson & R.H. Fleming. 1942. The Oceans. Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 1087pp.

Tchernia, P. 1980. Descriptive regional oceanography. Pergamon Marine Series, New York. 253pp.

Uvardy, M.D.F. 1981. The riddle of dispersal: dispersal theories and how they affect vicariance biogeography. In: G.Nelson & D.E.Rosen, eds., Vicariance Biogeography, pp. 6-39. Columbia University Press, New York.

Valentine, J.W. 1973. Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 511pp.

Verma, K.K. 1977. Cancroid crabs from the Qulion Beds (Lower Miocene) of Kerala, India. J.Palaent.Soc.India, 20:305-313.

Vermelj, G.J. 1980. Biogeography and adaptation. Patterns of marine life. Harvard University Press, 332 pp.

Vine, F.J. 1966. Spreading of the ocean floor: new evidence. Science, 154:1405-1415.

Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. In: Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas, Part II. Marine Biotas., Syst.Zool., 9:123-133.

Westermann, G.E.G. 1977. Comment to Hallam's conclusion regarding the first marine connection between the Eastern Pacific and Western Tethys, In: R.M.West, ed., Paleontology and Plate Tectonics: Milwaukee Public Museum Special Publication in Biology and Geology, 2:35-38.

White, B.N. 1986. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: distributional history of the Atherinopsinae (Pisces:Atherinidae). Syst.Zool., 35:176-194.

Woodring, W.P. 1954. Caribbean land and sea through the ages.
Bull. Geol. Soc. Am., 65:719-732.

Wooster, W.S. & J.H. Jones. 1970. California undercurrent off
northern Baja California. J. Mar. Res., 28:235-250.

Myrktki, K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern
Equatorial Pacific Ocean. Int. Oceanol. and Limnol.
7:117-147.

A P P E N D I C E

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA PARA LA OBTENCION DE DATOS.

- Abel, L.G. 1970. The marine decapod Crustacea of northwestern Gulf of Mexico. Master Thesis, Florida State University, Tallahassee. 137 pp.
1977. Rediscovery of *Sesarma aequatoriale* Ortmann, 1894 in the Eastern Pacific (Crustacea, Decapoda, Grapsidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 90:495-504.
1981. *Sesarma gorei*, new species, from Peru, with a key to the Eastern Pacific species of *Sesarma* (Crustacea, Decapoda, Grapsidae). J. Crust. Biol., 1: 433-440.
- Addicott, W.O. Late Pleistocene Marine Palaeoecology and Zoogeography in Central California. U.S. Geol. Survey Profess. Pap., 523-C, p. 1-21.
- Bishop, G.A. 1983. Fossil decapod crustacea from the Late Cretaceous Coon Creek Formation, Union County, Mississippi. J. Crust. Biol., 3:417-430.
1985. Fossil decapod crustaceans from the Gammon Ferruginous Member, Pierre Shale (Early Campanian), Black Hills, South Dakota. J. Palaeont., 59:605-624.
- Bretsky, P.W. 1969. Evolution of paleozoic benthic marine invertebrate communities. Palaeogeography, Palaeoclimatology, 6:45-59.
- Briggs, J.C. 1974. Oceanic island, endemism and marine paleotemperatures. Syst. Zool., 153-163.
- Brusca, R.C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. (2nd. Ed.)., University of Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Buttendijk, A.M. 1950. Note on a collection of Decapoda Brachyura from the coasts of Mexico, including the description of a new genus and species. Zool. Meded. Rijksmus. Natur. Hist. Leiden, 30:269-282.
- Burkenroad, M.D. 1963. The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in the relation to the fossil record. Tulane Stud. Geol., 2:3-17.
1981. The higher taxonomy and evolution of Decapoda (Crustacea). Trans. San Diego Soc. Nat. Hist., 19:251-268.

- Castro, P. 1982. Notes on symbiotic decapod crustaceans from Gorgona Island, Colombia, with a revision of Eastern Pacific species of *Trapezia* (Brachyura, Xanthidae), symbionts of scleractinian corals. An. Inst. Inv. Mar. Punta Betln, 12:9-17.
- Correa, F.S. 1984. Sistemática, Notas ecológicas y Biogeografía de Braquiuros (Decapoda: Reptantia) de las costas del Estado de Tamaulipas, México. Tesis de Licenciatura, Fac. Biología, Univ. Autón. Nuevo León, México. 142pp.
- Crane, J. 1937a. The Templeton Crocker Expedition. III. Brachygnathous crabs from the Gulf of California. Zoologica, New York, 22:47-78.
- 1937b. The Templeton Crocker Expedition. VI. Oxytomatous and Dromiaceus crabs from the Gulf of California and the west coast of Lower California. Zoologica, New York, 22:97-108.
1947. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. Intertidal Brachygnathous crabs from the west coast of Tropical America with special reference to ecology. Zoologica, New York, 32:69-95.
1966. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XLVI. Oxytomatous and allied crabs from the west coast of Tropical America. Zoologica, New York, 51:1-16.
1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca. Princeton Univ. Press, Princeton. 736pp.
- Fallaw, W.C. 1979. Trans-North Atlantic similarity among Mesozoic and Cenozoic invertebrates correlated with widening of the ocean basin. Geology, 7:398-400.
- Fallaw, W.C. & E.L. Dromgoole. 1980. Faunal similarities across the South Atlantic among Mesozoic and Cenozoic invertebrates correlated with widening of the ocean basin. J. Geol., 88:723-727.
- Garth, J.S. 1940. Some new species of brachyuran crabs from Mexico and the Central and South American mainland. Allan Hancock Pacific Exped., 5:53-95.
1946. Distribution studies of Galapagos Brachyura. Allan Hancock Pacific Exped., 5:603-638.
1948. The Brachyura of the "ASKOY" Expedition with

- remarks on carcinological collecting in the Panama Bight. Bull.Am.Mus.Nat.Hist., 92:1-66.
1957. Reports of The Lund University Chile Expedition, 1948-49. No.29. The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. Lunds Univ. Arsskrift, New Ser., Avd.2, 53:1-128pp.
1958. Brachyura of the Pacific coast of America. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Exped., 21:1-854.
1960. Distribution and affinities of the brachyuran crustacea. In: Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Syst.Zool., 9:105-123.
- Garth, J.S. & W. Stephenson. 1966. Brachyura of the Pacific Coast of America. Brachyryncha: Portunidae. Allan Hancock Monogr. in Mar.Biol., 1:1-154.
- Glaessner, M.F. 1957. Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). Evolution, 11:178-184.
1960. The fossil decapod crustacea of the New Zealand and the evolution of the Order Decapoda. New Zealand Geol.Surv.Paleont.Bull., 31:1-63p.
1969. Decapoda. In: Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part R. Arthropoda 4, 2:R399-R628. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Glassell, S.A. 1933. Descriptions of five new species of brachyura collected on the west coast of Mexico. Trans.San Diego Soc.Nat.Hist., 7:331-344.
1934. Affinities of the brachyuran fauna of the Gulf of California. J.Wash.Acad.Sci., 24:296-302.
1936. The Templeton Crocker Expedition. I. Six new brachyuran crabs from the Gulf of California. Zoologica, New York, 21:213-218.
- Goeke, G.D. 1980. Symethinae, new subfamily, and Symethis garthi, new species, and the transfer of Raninoides ecuadorensis to Notosceles (Raninidae: Brachyura:Gymnopleura). Proc.Biol.Soc.Wash., 93:971-981.
- Guinot, D. 1978. Principes d'une classification évolutive des crustacés décapodes brachyours. Bull.Biol.Fr. et Belg., 112:211-292.

- Hayden, B.P. & R. Dolan. 1976. Coastal marine fauna and marine climates of the Americas. J. Biogeogr., 3:71-81.
- Hendrickx, M.E. 1979. Range extensions of fiddler crabs (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) on the Pacific Coast of America. Crustaceana, 36:200-202.
- Hendrickx, M.E. & A.M. van der Heiden. 1983a. New records of stomatopod and decapod crustaceans along the Pacific coast of Mexico. Rev. Biol. Trop., 31:337-339.
- 1983b. Four species of Stomatopoda and Decapoda Brachyura new to the marine fauna of the Gulf of California, Mexico. Crustaceana, 44:109-110.
- Hendrickx, M.E. 1984a. The species of *Sicyonia* H. Milne Edwards (Crustacea: Penaeoidea) of the Gulf of California, Mexico, with a key for their identification and note on their zoogeography. Rev. Biol. Trop., 32:279-298.
- 1984b. Estudio de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, Mexico. III. Clave de identificación de los cangrejos de la familia Portunidae (Crustacea: Decapoda). An. Inst. Cienc. del Mar 11:49-64.
- 1984c. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. II. The decapod crustaceans of Estero El Verde. An. Inst. Cienc. del Mar 11:23-48.
1987. Podochela casuae, new species (Brachyura: Majidae), from the continental shelf of the Gulf of California, Mexico, with a note on ecology and distribution of Podochela in the Eastern Pacific. J. Crust. Biol., 7:764-770.
- Holtzhuis, L.B. 1954. On a collection of Decapod Crustacea from the Republic of El Salvador (Central America). Zoologische Verhandlungen, 23:1-42.
- Hutchins, L.W. The bases for temperature zonation in geographical distribution. Ecol. Monogr., 17:325-335.
- Luke, S.R. 1977. Catalog of the Benthic Invertebrates Collections. I. Decapod Crustacea and Stomatopoda. S.I.O. Ref. No. 77-9. Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, Cal.
- Manrique, F.A. 1981. Two new records for land crabs in the

- Gulf of California (Brachyura, Gecarcinidae). Crustaceana, 41: 216-217.
- Mendez, M.G. y P.G. Aguilar. 1976. Notas sobre crustáceos del Mar Peruano. - IV: La subfamilia Pisinæ con especial referencia a los generos *Notolopas* y *Rochinia* (Decapoda, Brachyura, Majidae). *Anales Científicos* U.N.A., 14:183-192.
- Nations, J.D. 1968. A new species of Cancroid crabs from the Pliocene of California. *J. Paleont.*, 42:33-36.
- _____. 1979. The Genus *Cancer* and its distribution in time and space. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 3:153-187.
- Norse, E.A. 1977. Aspects of the zoogeographic distribution of *Callinectes* (Brachyura: Portunidae). *Bull. Mar. Sci.*, 27: 440-447.
- Norse, E.A. & M. Estevez. 1977. Studies on portunid crabs from Eastern Pacific. I. Zonation along environmental stress gradients from the coast of Colombia. *Mar. Biol.*, 40:365-373.
- Norse, E.A. & V. Fox-Norse. 1977. Studies on portunid crabs from Eastern Pacific. II. Significance of the unusual distribution of *Euphyllax dovitii*. *Mar. Biol.*, 40:374-376.
- Parker, R.H. 1964. Zoogeography and ecology of macro-invertebrates of Gulf of California and continental slope of Western Mexico. In: *A Symposium Marine Geology of the Gulf California*. *Am. Ass. Pet. Geol. Tulsa, Oklahoma*. 331-376.
- Paul, R.K.G., M.E. Hendrickx & A.M. van der Heiden. 1981. Range extensions of three species of brachyuran crabs on the Pacific Coast of America. *Crustaceana*, 40:313-315.
- Paul, R.K.G. 1982a. Abundance, breeding and growth of *Callinectes arcuatus* Ordway and *C. toxotes* Ordway (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in a lagoon system on the Mexican Pacific coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 14:13-26.
- _____. 1982b. Observations on the ecology and distribution of swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Gulf of California, Mexico. *Crustaceana*, 42:96-100.
- Pindell, J. & J.F. Dewey. 1982. Permian-Triassic reconstruction of Western Ranges and the evolution of the Gulf of

- Mexico/Caribbean Region. Tectonics, 1:179-211.
- Powers, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. Contr. Mar. Sci., suppl. vol. 20, 1-190pp.
- Prahl, H.von., F.Guhl y M.Grogl. 1978. Crustaceos comensales del coral pocillopora damicornis L. en la Isla de Gorgona, Colombia. An.Inst.Inv.Mar.-Punta Betln, 10:81-93.
- Prahl, H.von y F.Guhl. 1979. Nuevas localidades para cangrejos Majidae colectados en el Pacifico Colombiano. An.Inst.Inv.Mar.-Punta Betln, 11:159-193.
- Prahl, H.von. 1983. Primer registro de Gecarcinus (Johngarthia) planatus Stimpson, 1860 (Crustacea: Gecarcinidae) para Colombia y notas sobre su zoogeografia en el Pacifico Americano. An.Inst.Inv.Mar.-Punta de Betln, 13:143-148.
- Rathbun, M.J. 1904. Decapod crustaceans of the northwest coast of North America. In: Harriman Alaska Exped., Washington. 10, Crustaceans. 210pp.
- . 1908. Descriptions of fossil crabs from California. Proc.U.S.Natl.Mus., 35:341-349.
- . 1917. New species of South Dakota Crataceous crabs. Proc.U.S.Natl.Mus., 52:385-391.
- . 1918. The grapsoid crabs of America. Bull.U.S.Natl.Mus., 97:1-461.
- . 1925. The spider crabs of America. Bull.U.S.Natl.Mus., 129:1-613.
- . 1926. Decapoda. In: B.Wade, The fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tenn. U.S.Geol.Survey, Profess.Pap. 137:184-191.
- . 1930. The cancrioid crabs of America of the Families Euryalidae, Portunidae, Atelocyclidae, Cancridae and Xanthidae. Bull.U.S.Natl.Mus., 152:1-609.
- . 1935. Fossil crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geol.Soc.Am. Spec.Pap. 2:1-160pp.
- . 1937. The oxystomatous and allied crabs of America. Bull.U.S.Natl.Mus., 166:1-278.

- Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of caribbean biogeography. *Syst.Zool.*, 24:431-464.
- Schmitt, W.L., J.C. McCain & E.S. Davidson. 1973. Decapoda I, Fam. Pinnotheridae. In: H.E. Gruner & L.B. Holthuis, eds., *Crustaceorum Catalogus*, Parts 3. Dr. W. Junk B.V. Den Haag. 160 pp.
- Stevcic, Z. 1971. The main features of brachyuran evolution. *Syst.Zool.*, 20:331-34.
- Valentine, J.W. & E.M. Moores. 1970. Plate-Tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature*, 228:657-659.
- _____. 1972. Global tectonics and the fossil record. *J.Geol.*, 80:167-184.
- Velez, F.M. 1979. Algunas especies de Majidae (Crustacea: Brachyura) de la Bahía de Piscadera (Curacao) y comparaciones con las especies del Caribe Colombiano. *An.Inst.Inv.Mar.-Punta Betín*, 11:153-158.
- Verma, K.K. 1977. Cancroid crabs from the Quilon Beds (Lower Miocene) of Kerala, India. *J.Palaeont.Soc.India*, 20: 305-313.
- Wicksten, M.K. 1982. New records of pinnotherid crabs from the Gulf of California (Brachyura: Pinnotheridae). *Proc.Biol.Soc.Wash.*, 95:354-357.
- Willason, S.W. 1981. Factors influencing the distribution and coexistence of Pachygrapsus crassipes and Hemigrapsus oregonensis (Decapoda: Grapsidae) in a California Salt Marsh. *Mar.Biol.*, 64:125-133.
- Wilson, J.T. 1966. Did the Atlantic close and then re-open. *Nature*, 211:676-681.
- Word, J.Q. & D.K. Charwat. 1975. Invertebrates of Southern California Coastal Waters. I. Select Groups of Annelids, Arthropods, Echinoderms, and Molluscs. Southern California Coastal Water Reserch Project.
- Zamudio, N. 1983. Braquiuros de Bahía Concepción, Baja California. Tesis de Licenciatura, Esc.Sup.Cienc.Mar. Univ.Autón.Baja California, México. pp.