

Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica*

Jorge Cortés N. y Manuel M. Murillo

Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica.

(Recibido para su publicación el 20 de agosto de 1985)

Abstract: Coral reefs have a rather limited distribution along the Eastern Tropical Pacific. The reefs found in Costa Rican Pacific waters are small and contain at the most a dozen coral species. Although coral communities are widespread along the Pacific coast of Costa Rica, reefs in different stages of development are confined to Golfo Dulce, Isla del Caño and Isla del Coco. The coral communities are characterized by isolated corals of the following genera: *Pocillopora*, *Porites* and *Psamocora*. The reefs of Golfo Dulce are dominated by *Porites lobata*, whilst those of Isla del Caño and Isla del Coco are typified by *Pocillopora* spp. in shallow waters and by *Porites lobata* in deeper areas. Costa Rican coral reefs show clear signs of environmental impact due to natural and human induced pressures. Stress of natural origin is related to temperature changes, basically the effects derived from cold upwelled waters and from warm waters such as those associated to El Niño 1982-83. Human induced impact is due mainly to increasing loads of terrigenous sediments and to the extraction of corals. Corrective measures are in order to reduce siltation by stopping deforestation of watersheds, improving agricultural practices and by prohibiting all coral extraction.

Se puede reconocer dos grandes Provincias Biogeográficas para las faunas coralinas hermatípicas: 1—El Indo-Pacífico y 2—El Atlántico-Caribe (Stehli y Wells, 1971). La provincia Indo-Pacífica es susceptible de división en sub-provincias, una de las cuales es el Pacífico Oriental Tropical (Stehli y Wells, 1971; Cortés, 1986).

El Pacífico Oriental Tropical comprende los mares cálidos del Pacífico Americano, ubicadas entre 20°N y 5°S, e incluye además las islas de Revillagigedo, Coco, Clipperton, Malpelo y Galápagos (Glynn y Wellington, 1983). En esta sub-provincia abundan los corales hermatípicos aislados, mientras que sólo en Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador hay verdaderas formaciones arrecifales (Glynn y Wellington, 1983).

El estudio sistemático de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental comenzó a principios de la década de 1970. Antes de ese tiempo, sólo esporádicamente se había hecho colectas

de corales en esta región (i.e. Durham y Barnard, 1952; Durham, 1966). El primero de una extensa lista de trabajos sobre los arrecifes de Panamá fue publicado en 1972 (Glynn *et al.*, 1972; Glynn y Stewart, 1973; Porter, 1972, 1974; Glynn, 1974; 1976; 1977; 1982; Glynn y MacIntyre, 1977; Dana, 1975; Wellington, 1982). La isla Malpelo, Colombia, fue visitada en 1972 por una expedición del "Smithsonian Tropical Research Institute" y los resultados del estudio submarino fueron publicados por Birkeland y colaboradores (1975). Un grupo de la Universidad de los Andes ha trabajado intensamente desde mediados de los años setenta en la Isla Gorgona, Colombia (von Pahl *et al.*, 1979; Glynn *et al.*, 1982). En las Islas Galápagos se ha hecho colecciones de corales desde el siglo pasado y los resultados de esos trabajos están contenidos en varias publicaciones (i.e. Durham, 1966), sin embargo, sólo hasta hace unos pocos años se ha iniciado investigaciones más extensas sobre las formaciones coralinas (Glynn *et al.*, 1979; Glynn y Wellington, 1983).

Los arrecifes y las comunidades coralinas del Pacífico de Costa Rica han sido poco estudia-

* Contribución número 096 del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica.

dos. Se ha publicado dos trabajos sobre corales de la Isla del Coco (Durham, 1966; Bakus, 1975) y dos para la costa e Isla del Caño (Glynn *et al.*, 1983; Cortés *et al.*, 1984). En la actualidad hay varias publicaciones en preparación sobre los arrecifes del Pacífico costarricense, con énfasis en la isla del Caño.

El presente trabajo tiene como objetivos: caracterizar los rasgos principales de los arrecifes del Pacífico Oriental, basándose en la literatura citada arriba; y describir las comunidades coralinas y los arrecifes de Costa Rica, con énfasis en su estado actual e identificar las presiones ambientales a que están sometidos. Al concluir se sugiere algunas acciones cuya adopción es fundamental para evitar el exterminio de esas comunidades.

Arrecifes del Pacífico Oriental

Los arrecifes del Pacífico Oriental han sido considerados como "empobrecidos" (Wells, 1956) y en tratados tan importantes como el de Stoddart (1969) ni siquiera se les menciona. Las investigaciones más recientes demuestran, sin embargo, que en esta región puede reconocerse comunidades de varias especies de corales y más importante aún, que en ella existen verdaderos arrecifes coralinos.

Los arrecifes del Pacífico Oriental son generalmente pequeños (cerca de 1 hectárea o menos) y están dominados por varias especies de *Pocillopora* o por *Porites lobata*. Los arrecifes mejor desarrollados, por ejemplo los de las islas Secas o Contreras en la Bahía de Chiriquí, Panamá, exhiben una clara zonación. En las aguas someras (1–6 m) se da un crecimiento denso de *Pocillopora damicornis* y *P. elegans*, y en las zonas más profundas (6–12 m) se observan varias especies de corales masivos o de formas con hábito de costra (*Porites lobata*, *Gardineroseris planulata*, *Pavona clavus*, *Pavona varians*).

En aquellos arrecifes con un desarrollo coralino menos exuberante, la zonación no está claramente definida. Hay arrecifes en los que la especie principal es *Porites lobata* (i.e. Sándalo, Golfo Dulce, Costa Rica) y sólo en las partes más profundas (6 m) aparecen *Pocillopora damicornis* y *Psammocora stellata*. En otras áreas los corales se encuentran aislados o forman tapetes pequeños y delgados sobre algún sustrato rocoso.

Comunidades coralinas y arrecifes de Costa Rica

Las comunidades coralinas del Pacífico de Costa Rica pueden ser divididas en tres grupos. 1) Zona Costera; 2) Golfo Dulce, y 3) Islas con Arrecifes.

Zona costera: Se ha comprobado la existencia de corales a lo largo de toda la costa Pacífica con claras excepciones en el Golfo de Nicoya y en áreas en las que hay comunidades de mangle bien desarrolladas, por ejemplo, Damas, Sierpe y Rincón. Estas comunidades coralinas se caracterizan por su pobreza en especies de escleractinios; en ellas predominan los corales aislados, sin que existan verdaderas formaciones arrecifales. Hay evidencias de que en el pasado, hace 150 a 300 años, hubo desarrollo arrecifal significativo en Santa Elena, Bahía Culebra y Punta Gorda. Es probable que estos arrecifes murieran durante la Pequeña Edad de Hielo, al descender la temperatura del agua e intensificarse el afloramiento en el área de Papagayo (Glynn *et al.*, 1983); posteriormente fueron recubiertos por algas y ahora se les puede localizar en sitios donde se ha producido una apertura. En otras localidades a lo largo de la costa, por ejemplo Quepos, Manuel Antonio y Dominical, se encuentran arrecifes muertos probablemente debido al incremento en los sedimentos. En el Cuadro 1, se ha anotado tanto los corales encontrados como aquellos citados en la literatura para el Pacífico de Costa Rica. Sólo se dispone de listas de especies para Bahía Culebra, Manuel Antonio y para la Isla del Coco. Es interesante notar que aunque Manuel Antonio ha sido explorado cuidadosamente, no se ha encontrado cuatro especies citadas previamente (Dubois y Hatzioles, 1982) que representan el 50% de las especies del área. Una posible explicación para ello es la muerte masiva sufrida por los corales del Pacífico durante el calentamiento causado por El Niño 1982–1983 (Glynn, 1983; 1984; Cortés *et al.*, 1984). A lo largo de la costa Pacífica se pueden identificar tres áreas importantes: a) Bahía Culebra, incluyendo Ocotal y las islas Pelonas; b) Sámara, y c) Dominical–Punta Mala.

Bahía Culebra: esta zona resulta interesante por la riqueza y por la rareza de especies de corales encontrados (Cuadro 1). *Leptoseris papyracea* y *Pocillopora meandrina* sólo han si-

Corales escleractinios encontrados y corales informados en la literatura en varias localidades del Pacífico de Costa Rica. 1) Durham, 1966; 2) – Bakus, 1975; 3) Glynn et al., 1983; 4) Dubois y Hatziozolis, 1982

LOCALIDADES

ESPECIE	Bahía Culebra	Bahía Brasilito	Pargos	Sámara	Cabo Blanco	Punta Leona	Herradura	Manuel Antonio	Dominical	Punta Uvita	Punta Mala	Mogos	Sándalo	Isla del Caño	Isla del Coco
<i>Astragia</i> sp.			X				X		X	X					X ¹
<i>Dendrophyllia gracilis</i> Milne Edwards & Haime														X	
<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana)														X	
<i>Leptoseris papyracea</i> (Dana)	X														X ²
<i>Oulangia bradleyi</i> Verrill	X			X	X	X	X		X		X	X		X	
<i>Pavona clavus</i> Dana	X							X ⁴					X	X	X ¹
<i>Pavona gigantea</i> Verrill	X							X ⁴			X	X	X	X	
<i>Pavona varians</i> Verrill								X ⁴			X	X	X	X	X ¹
<i>Pocillopora capitata</i> Verrill								X						X	
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus)	X	X	X	X	X	X	X	X		X			X	X	X
<i>Pocillopora elegans</i> Dana	X ³													X	X ¹
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne Edwards & Haime	X													X	X
<i>Pocillopora meandrina</i> Dana	X									X					X ¹
<i>Porites lobata</i> Dana	X	X	X	X	X	X		X		X		X	X	X	
<i>Porites panamensis</i> Verrill	X ³			X	X									X	
<i>Porites (Synarea) rus</i> (Forskaal)				X											
<i>Psammodora stellata</i> Verrill	X	X	X		X			X			X	X	X	X	X
<i>Psammodora superficialis</i> (Gardiner)														X	X ¹
<i>Tubastrea coccinea</i> Lesson								X ⁴						X	X
TOTAL	11	3	4	5	5	3	3	8	2	3	4	5	6	15	11

do colectados en Bahía Culebra y citados para la Isla del Coco (Durham, 1966; Bakus, 1975). Esta es la región más rica en especies de corales (once) a lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica.

Sámara: se ha encontrado el coral *Porites rus* (Forskaal), hallazgo importante ya que esta especie pertenece al subgénero *Synarea*, que no ha sido informado para el Pacífico Oriental (J.W. Wells, com. pers., 1985). Sin embargo, es un subgénero de *Porites* importante en el Pacífico Central. En Sámara además existe una rica fauna de octocoralarios.

Dominical-Punta Mala: Esta extensa zona incluye además Dominicalito, Punta Uvita, Isla Ballena y Piñuelas. En conjunto se encontró en esa zona ocho especies de corales, así como un gran número de octocoralarios y esponjas cuya identificación no fue posible porque no existen

trabajos sobre las especies del Pacífico Oriental, para estos grupos tan conocidos en otras partes del mundo.

Golfo Dulce: La impresión *a priori* es que en el Golfo Dulce no hay corales y mucho menos arrecifes, debido a su similitud fisiográfica con el Golfo de Nicoya, a la presencia de aguas anóxicas, el impacto del agua dulce y a la circulación restringida que lo caracteriza. Sin embargo, Glynn et al. (1983) encontraron grandes formaciones arrecifales (cerca de una hectárea, una extensión importante para el Pacífico Oriental). Los arrecifes vivos del Golfo Dulce se encuentran en el lado Norte, en la zona de Los Mogos y en el lado Sur, en la zona de Sándalo. En estos arrecifes domina el coral masivo, *Porites lobata*. Cerca de Puerto Jiménez hay un arrecife muerto que se encontraba vivo y en buen estado en 1975 (P.W. Glynn, com. pers., 1985), lamentablemente ahora se encuentra enterrado bajo el barro proveniente del Río Tigre.

Islas con arrecifes: Costa Rica posee dos islas con arrecifes sobresalientes, Isla del Caño e Isla del Coco. En la Isla del Caño, a 15 km de la costa, frente a la Península de Osa, se ha encontrado un número elevado de corales, 15 especies (Cuadro 1), de las cuales una, *Gardineroseris planulata*, se cita por primera vez para Costa Rica y otra, *Psammocora superficialis*, tiene una distribución restringida a las Islas del Caño y del Coco.

Los arrecifes que crecen en los lados norte y este de la isla del Caño, muestran un buen desarrollo. En el este domina *Pocillopora* spp. en las partes someras y *Porites lobata* en las partes profundas; esta última especie también es dominante en el lado norte. La región sur de la Isla es pobre en especies de corales. Una franja de 3 km alrededor de la isla se haya desde principios de 1985, por decreto ejecutivo, dentro del área protegida por Parques Nacionales.

La isla del Coco se encuentra aproximadamente a 500 km de la costa. En ella se ha hecho colectas de corales (Durham y Barnard, 1952; Durham, 1966), que comprenden diez especies de corales hermatípicos y siete especies de ahermatípicos. Bakus (1975), encontró cinco especies de corales en las partes someras de los arrecifes. La claridad del agua, la riqueza biológica y el aislamiento hacen de la isla del Coco uno de los lugares más interesantes del Pacífico Oriental. Los arrecifes, relativamente grandes, están bien desarrollados y en buen estado. La diversidad de corales es alta; las doce especies encontradas (Cuadro 1), constituyen probablemente una subestimación de la fauna presente. Es imperativo estudiar estos arrecifes en detalle para contribuir al conocimiento del área de protección decretada en 1984.

Presiones ambientales: Las comunidades coralinas y los arrecifes del Pacífico de Costa Rica se hayan bajo presiones ambientales de dos tipos: 1) naturales y 2) inducidas por la actividad humana.

Los arrecifes coralinos están expuestos a perturbaciones naturales, cuyo efecto puede ser positivo para mantener la alta diversidad (Connell, 1978). En el Pacífico de Costa Rica se puede identificar dos fenómenos naturales que han causado recientemente la muerte de corales: a) Aguas frías, durante la Pequeña Edad de Hielo y durante el afloramiento anual en Papagayo (Glynn *et al.*, 1983); b) Aguas calientes, producto del Fenómeno de El Niño 1982-83. Du-

rante 1983 la temperatura del agua ascendió a más de 30°C y el calentamiento duró varios meses, causando la muerte masiva de corales (Glynn, 1983; 1984; Cortés, *et al.*, 1984).

La presión humana sobre el medio es la principal fuerza destructora de ambientes naturales. En Costa Rica uno de los principales problemas es la sedimentación. Se ha comprobado que los sedimentos terrígenos están destruyendo el arrecife coralino del Parque Nacional Cahuita (Cortés y Risk, 1984; 1985). En la costa Pacífica se ha encontrado arrecifes degradados o destruidos en su totalidad por sedimentos en las siguientes localidades: Quepos, Dominical, Punta Uvita y Golfo Dulce. Esta sedimentación ha aumentado considerablemente en los últimos años por dos razones principales: a) caminos mal trazados que provocan la erosión de cerros inestables, por ejemplo, el camino que une la Carretera Interamericana con la Península de Osa; b) la deforestación y las malas prácticas agrícolas, como puede comprobarse en Herradura, Quepos, Dominical y Golfo Dulce. La otra causa de destrucción de arrecifes en el Pacífico es la extracción de corales. En zonas como Bahía Culebra, que como se mencionó anteriormente es muy rica en corales, y de donde se extrae una cantidad grande. Esto es muy grave no sólo porque se elimina colonias reproductivamente activas sino porque se destruye una fuente de futuras colonias.

DISCUSION

Las comunidades coralinas y los arrecifes del Pacífico de Costa Rica son de gran valor científico debido a que existen tan pocos arrecifes en el Pacífico Oriental Tropical. De especial importancia son los corales de la Isla del Coco por su interés biogeográfico. Además, estos arrecifes son ahora y lo serán aún más en el futuro, de gran valor desde el punto de vista turístico, no para la extracción y venta de corales, sino por su belleza para las excursiones submarinas.

Es importante la necesidad de detener la extracción de corales, principalmente a lo largo de la costa de Guanacaste. Al respecto algo se ha logrado con la inclusión de los ambientes marinos dentro del área de protección de la Isla del Coco (Decreto No. 15514-MAG, 1984) y de la Isla del Caño (Decreto No. 16016-MAG, 1985), pero todavía es mucho lo que resta por hacer. Finalmente, no vale la pena preservar arrecifes

si no se protegen las áreas aledañas. El sedimento que se puede generar en las áreas aledañas por caminos mal trazados, deforestación o malas prácticas agrícolas, pueden degradar y destruir los arrecifes.

AGRADECIMIENTO

El presente trabajo se realizó con el patrocinio de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, a través del proyecto 808-83-135. La visita a la Isla del Coco fue posible gracias a la ayuda del Servicio de Parques Nacionales y del Ministerio de Seguridad Pública (Base Naval). El Golfo Dulce fue visitado con el Dr. P.W. Glynn, con fondos del proyecto NSF Ecological Effects and Cause(s) of the 1982/83 El Niño-Associated Disturbance to Eastern Pacific Coral Reefs. Finalmente se agradece a H. Guzmán, J. Acuña y A. León su ayuda en el campo y a M.M. Kandler su ayuda filológica.

RESUMEN

Los arrecifes coralinos tienen una distribución muy restringida en el Pacífico Oriental Tropical. En el Pacífico de Costa Rica se encuentran arrecifes pequeños que contienen, a lo sumo, una docena de especies.

Aunque las comunidades de corales se encuentran a todo lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica, los arrecifes en diferentes estadios de desarrollo están confinados al Golfo Dulce, Isla del Caño e Isla del Coco. Las comunidades coralinas se caracterizan por corales aislados de los siguientes géneros: *Pocillopora*, *Porites* y *Psammocora*. Los arrecifes del Golfo Dulce están dominados por *Porites lobata*, mientras que los de la Isla del Caño y los de la Isla del Coco se caracterizan por la presencia de *Pocillopora* spp. en las aguas someras y *Porites lobata* en regiones profundas.

Los arrecifes coralinos de Costa Rica muestran cierta degradación debido a impactos ambientales naturales y por los inducidos por la actividad humana. Presión ambiental de origen natural se relaciona con cambios en la temperatura, básicamente al efecto derivado de afloramiento de aguas frías y de aguas calientes asociadas a El Niño 1982-83. El impacto inducido por la actividad humana se debe principalmente al aumento en la sedimentación terrígena y a la

extracción de corales. Serán necesarias medidas correctivas para reducir la sedimentación mediante la detención de la deforestación, el mejoramiento de las prácticas agrícolas y la prohibición de toda extracción de corales.

REFERENCIAS

- Bakus, G.J. 1975. Marine zonation and ecology of Cocos Island, off Central America. *Atoll Res. Bull.*, 179: 1-9.
- Birkeland, C., D.L. Meyer, J.P. Stames, & C.L. Duford, 1975. Subtidal communities of Malpelo Island. p. 56-58. *In* J.B. Graham (ed.). *The Biological Investigation of Malpelo Island*, Colombia Smithsonian Contrib. Zool., 176.
- Cortés, J. 1986. Biogeografía de corales hermatípicos: El Istmo Centro Americano. *Anales Inst. Cien. Mar. Limn. UNAM*, (en prensa).
- Cortés, J. & M.J. Risk, 1984. El arrecife coralino del Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32: 109-121.
- Cortés, J., & M.J. Risk, 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.*, 36: 339-356.
- Cortés, J., M.M. Murillo, H. Guzmán, & J. Acuña. 1984. Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32: 227-231.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Dana, T.F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.*, 33: 355-374.
- Dubois, R., & M. Hatzitolos, 1982. Inventario de Recursos Marinos. Centro Científico Tropical, (ed.) *El Parque Nacional "Manuel Antonio"*, Inventario Biológico Terrestre y Marino. Informe Final de Consultoría para la Dirección de Parques Nacionales, MAG. Mecanografiado.
- Durham, J.W. 1966. Coelenterates, especially stony corals from the Galápagos and Cocos Islands, p. 123-135. R.I. Bowman (ed.) *The Galápagos*. University of California Press, Berkeley.
- Durham, J.W., & J.L. Barnard. 1952. Stony corals of the Eastern Pacific collected by the Velero III and Velero IV. *Allan Hancock Pacific Expeditions*, 16:1-110.
- Glynn, P.W. 1974. The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the Eastern Pacific. *Environ. Conserv.*, 1: 295-304.

- Glynn, P.W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecol. Monogr.*, 46: 431-456.
- Glynn, P.W. 1977. Coral growth in upwelling and non-upwelling areas off the Pacific coast of Panamá. *J. Mar. Res.*, 35:567-585.
- Glynn, P.W. 1982. Coral communities and their modifications relative to past and prospective Central American seaways. *Adv. Mar. Biol.*, 19:91-132.
- Glynn, P.W. 1983. Extensive "bleaching" and death of reef corals in the Pacific coast of Panama. *Envir. Conserv.* 10:149-154.
- Glynn, P.W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982/1983 El Niño warming event. *Environ. Conserv.*, 11: 133-146.
- Glynn, P.W., & I.G. MacIntyre. 1977. Growth rate and age of coral reefs on the Pacific coast of Panamá. *Proc. 3d Int. Coral Reef Symp.*, Miami, 2: 251-259.
- Glynn, P.W., & R.H. Stewart, 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands, in relation to thermal conditions. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 367-379.
- Glynn, P.W., & G.M. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galápagos Islands. University of California Press. Berkeley, 330 p.
- Glynn, P.W., R.H. Stewart, & J.E. McCosker. 1972. Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution, and predators. *Geol. Rundschau*, 61: 483-519.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington, & C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galápagos: limitation by sea urchins. *Science*, 203: 47-49.
- Glynn, P.W., H. von Prael, & F. Guhl. 1982. Coral reef of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 12: 185-214.
- Glynn, P.W., E.M. Druffel, & R.B. Dunbar. 1983. A dead Central American coral-reef tract: possible link with the little Ice Age. *J. Mar. Res.*, 41: 605-637.
- Porter, J.W. 1972. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panamá, p. 89-116. *In*: M.L. Jones (ed.). *The Panamic Biota*. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, No. 2.
- Porter, J.W. 1974. Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panamá. *Science*, 186: 543-545.
- Prael, H., von, F. Guhl, & M. Groggl. 1979. Gorgona. Futura Grupo Editorial Ltda., Bogotá, Colombia. 279 p.
- Stehli, F.G., & J.W. Wells. 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Syst. Zool.*, 20: 115-126.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.*, 44: 433-498.
- Wellington, G.M. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panamá: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol. Monogr.*, 52: 223-241.
- Wells, J.W. 1956. Scleractinia, p. 328-444. *In* *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part F. Coelenterata. R.C. Abore (ed.). *Geol. Soc. Am. & Univ. Kansas Press*.