

Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica

Héctor M. Guzmán

Smithsonian Tropical Research Institute Apdo. 2072, Balboa, Panamá.

(Recibido el 3 de abril, 1987)

Abstract: During 1985 and 1986, censuses of the most abundant corallivore organisms were made at Caño Island reef, Costa Rica. These are the fishes *Arothron meleagris*, *A. hispidus*, *Pseudobalistes naufragum*, *Sufflamen verres*, *Stegastes acapulcoensis* and *Microspathodon dorsalis*; the gastropods *Jenneria pustulata* and *Quoyula monodonta*; the hermit crabs *Trizopagurus magnificus* and *Aniculus elegans*; and the equinoderms *Acanthaster planci*, *Eucidaris thouarsii* and *Diadema mexicanum*.

The population densities of all species increased toward the year 1986, and their distribution across the different reef zones, i.e. reef flat, slope and base, was very similar between both years. The high densities of balistid fishes and damselfishes and their behavior may affect the abundance and distribution of other corallivore species. Since the high mortality of pocilloporid corals caused by the 1982/83 "El Niño" and the red tide (1985) events, corallivores such as hermit crabs, puffer fishes and the gastropod *Quoyula*, which feed mainly upon the coral *Pocillopora*, may have had a limiting effect on the recovery, growth and distribution of this species on the reef. On the other hand, the abundance of balistids on the reefs seems to favor the dispersion of the dominant coral species *Porites lobata* via fragmentation.

La diversidad, zonación, crecimiento y distribución de arrecifes coralinos en el Pacífico Oriental son afectados por factores abióticos y bióticos. Entre los primeros, los de mayor influencia en la región son las bajas temperaturas en áreas de afloramientos, la termoclina superficial y la cobertura de nubes (Glynn & Stewart 1973, Dana 1975, Glynn 1977, Glynn & Wellington 1983). Entre los factores bióticos de más influencia se encuentra la competencia interespecífica, simbiosis (asociaciones) y depredación (Glynn *et al.* 1972, Porter 1972, Glynn 1980, Wellington 1980). Todos estos factores, tanto bióticos como abióticos, afectan los arrecifes de la región, pero no todos de igual forma, ya que las condiciones locales de clima y latitud varían considerablemente. También se ven afectadas las especies asociadas a los diferentes arrecifes, de forma tal, que el grado de desarrollo y presencia de coralívoros no son similares en los diferentes arrecifes de la región.

En el presente trabajo únicamente se discutirá el efecto de depredación, una incesante for-

ma de disturbio biótico (Sousa 1984), al examinar la abundancia y distribución de coralívoros en los arrecifes de la Isla del Caño. El término depredación es empleado aquí en sentido general (según Pianka 1983), al cual se refiere a animales que matan y consumen otros organismos totalmente o parcialmente. Usualmente, en arrecifes coralinos la depresión no resulta en la muerte total de colonias, excepto donde existen grandes coralívoros alimentándose de pequeñas presas. Realmente, es después de que el coral es depredado que su supervivencia se hace crítica, ya que el tejido que sobrevivió debe tener la capacidad de cicatrizar y reemplazar las áreas dañadas, y así poder continuar con todas las funciones vitales de la colonia (Bak *et al.* 1977; Jackson 1983).

Generalmente, los organismos coralívoros se clasifican en tres grupos, dependiendo de la forma en que se alimentan y el efecto que tienen sobre las colonias de coral (Hiatt & Strasburg 1960): (a) "browsers" cuando pasan levemente sobre las colonias de coral y se alimentan solo

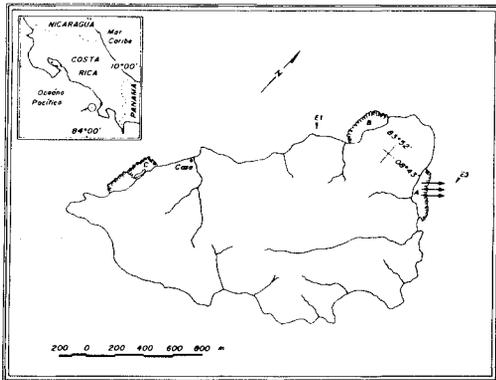


Fig. 1. Isla del Caño, con la ubicación del arrecife Richmond con la dirección de los transectos (flechas), los bajos coralinos (A—Richmond; B—Beltran; C—Clynn), y las estaciones de conteos de bivalvos (E1 y E3).

del tejido vivo, sin causar daño al esqueleto; (b) “grazers” cuando raspan o muerden partes de las colonias al alimentarse; y (c) “croppers” cuando parten y separan fragmentos de colonias. Los dos últimos consumen el tejido y el esqueleto durante el proceso. Después de la revisión sobre coralívoros hecha por Robertson (1970), se ha descubierto gran cantidad de especies y el impacto de éstas en los arrecifes es más conocido. Los principales grupos de coralívoros son: gusanos poliquetos, gastrópodos prosobranchios y nudibranchios, erizos y estrellas de mar, cangrejos braquiuros y ermitaños, y gran cantidad de familias de peces (Robertson 1970, Glynn *et al.* 1972, Endean 1973, Glynn 1973, Randall 1974, Glynn & Wellington 1983). Para muchas de esas especies estudiadas en detalle, pareciera que la regla es tener una dieta especializada.

MÉTODOS

Los censos de población de coralívoros en la Isla del Caño ($8^{\circ} 43'N$, $83^{\circ} 52'W$), costa Pacífica de Costa Rica, se hicieron en el arrecife del lado este, principalmente (Fig. 1). Los arrecifes del sector este de la isla son los más desarrollados, y se han estudiado con más detalle (Guzmán 1986). Los censos de peces se realizaron los días 26-27 de Noviembre de 1985 y el 17-18 de Diciembre de 1986, mientras que los de invertebrados coralívoros los días 21-23 de setiembre de 1985 y 15-17 de octubre de 1986. De esta

CUADRO 1

Lista de organismos coralívoros estudiados en el arrecife coralino de la Isla del Caño, Costa Rica, durante 1985 y 1986.

- Pisces (Teleosteos)
 Tetraodontidae (Timboriles)
Arothron meleagris (Bloch & Schneider)
Arothron hispidus (Linnaeus)
- Balistidae (Chanchos)
Sufflamen verres (Gilbert & Starks)
Pseudobalistes naufragium (Jordan & Starks)
- Pomacentridae (Damiselas)
Microspathodon dorsalis (Gill)
Stegastes acapulcoensis (Fowler)
- Mollusca (Gastrópoda)
Jenneria pustulata (Solander)
Quoyula monodonta (Blainville)
- Crustacea (Decapoda)
Trizopagurus magnificus (Bouvier)
Aniculus elegans (Stimpson)
- Echinodermata (Asteroidea y Echinoidea)
Acanthaster planci (Linnaeus)
Diadema mexicanum (Agassiz)
Euclidaris thourarsii (Valenciennes)

forma se comparan las poblaciones de coralívoros durante 1985 y 1986, después de que los arrecifes de la isla fueron perturbados severamente por dos eventos naturales: el fenómeno de “El Niño” entre 1982/83 y una marea roja en 1985 (Guzmán 1986, Guzmán *et al.* 1987).

En este trabajo se consideraron como organismos coralívoros, todas aquellas especies que han sido informadas para el Pacífico Oriental, y cuyo efecto sobre los arrecifes se conoce (Cuadro 1). La metodología empleada para hacer los censos de población varió con la especie, y fue la siguiente: Para censos de peces (todas las especies) se hicieron tres transectos lineales perpendiculares a la costa, que abarcaron una franja de 10 m de ancho, desde la plataforma hasta la base del arrecife. Se contó el número de individuos de cada especie observado en cada transecto, y se anotó la zona del arrecife donde se encontraron (plataforma, talud o base). Para los censos de invertebrados coralívoros, se empleó una cuadrícula de 0.25 m^2 . Partiendo desde la plataforma hacia la base del arrecife, se realizaron transectos de 10 m lineales (20 cuadrículas) paralelos a la costa y separados entre sí ca-

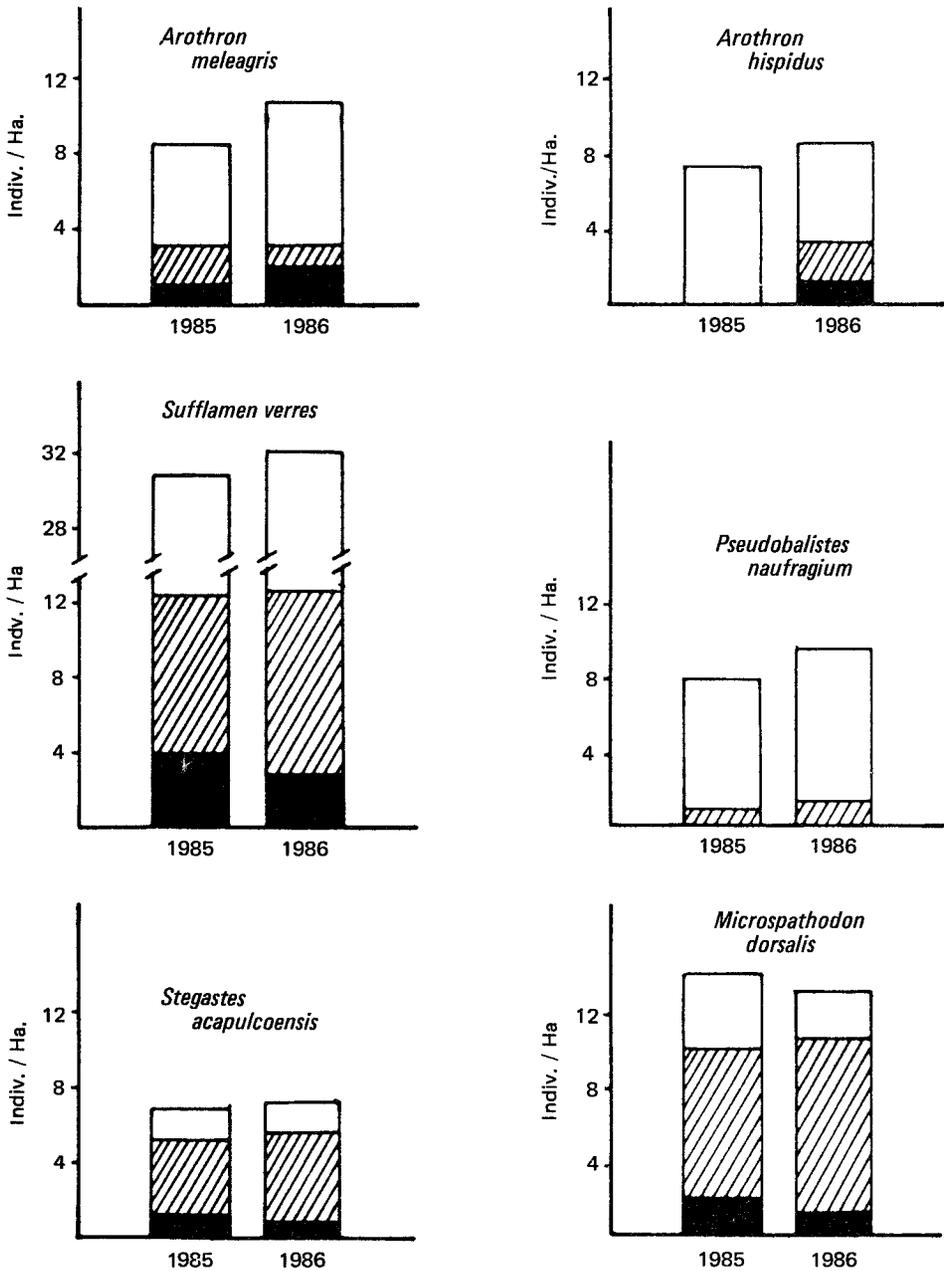


Fig. 2. Número de individuos promedio (n = 3) por hectárea para los años 1985 y 1986, de los peces timboriles *Arothron meleagris* y *Arothron hispidus*; ballestas (chanchos) *Sufflamen verres* y *Pseudobalistes naufragium*; y damiselas *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis*, y su distribución en las tres zonas del arrecife Richmond, Isla del Caño (plataforma-área negra; Talud-rayas diagonales; Base-área blanca).

da 10 m, donde se contaron todas las especies y su número en cada una de las cuadrículas. Para el erizo *Diadema mexicanum* se empleó el mismo método, pero con una cuadrícula de 1 m²

en las plataformas, y además se muestrearon otras plataformas o bajos en los alrededores de la isla. En ambos años los transectos se hicieron en los mismos sectores del arrecife. La metodo-

logía aquí empleada, es igual a la aplicada en otros arrecifes de la región (Glynn *et al.* 1972, 1982, Glynn & Wellington 1983), de tal manera que las comparaciones regionales se pudieran hacer lo más confiablemente posible.

En 1984, se realizaron estimaciones de abundancia del bivalvo perforador *Lithophaga laevigata* (Quoy & Gairmard), que es uno de los agentes bioerosionadores más abundantes de los encontrados en la isla. En los alrededores de las estaciones E1 y E3 (Fig. 1), se realizaron los censos sobre el coral masivo *Porites lobata* Dana por ser el dominante en la isla, empleando un cuadro plástico transparente de 100 cm², tomando en cuenta si la posición sobre la colonia era lateral o encima de ésta.

RESULTADOS

Peces coralívoros: Durante los censos de 1985 y 1986, los timboriles (tetradóntidos) *Arothron meleagris* y *A. hispidus* aparecieron en mayor número en la base del arrecife, y aunque *A. meleagris* aumentó considerablemente en la base y *A. hispidus* hacia el talud y plataforma en 1986, no fueron significativas las diferencias encontradas para ambas especies y en ambos años entre las diferentes zonas del arrecife ($P > 0.08$: ANDEVA Kruskal-Wallis). El aumento en densidad promedio de todo el arrecife, fue significativo entre años para *A. meleagris* ($P < 0.03$: U de Mann-Whitney) pero no así para su congénere (Fig. 2). La abundancia de *A. meleagris* encontrada en la Isla del Caño (11.5 ind./Ha) es marcadamente superior a 1-2.5 ind./hora-buzo encontrados en Galápagos (Glynn & Wellington 1983), pero similar o inferior a Gorgona, Colombia con 24 ind./hora-buzo y 30-50 ind./Ha (Glynn *et al.* 1982) e Isla Uva, Panamá, con 50-82 ind./Ha (Glynn *et al.* 1972; Glynn 1985a). Si se compara la baja densidad (ind./Ha) de *A. meleagris* encontrada en la Isla del Caño con las de Colombia y Panamá, ésta podría estar afectada por la poca cobertura de *Pocillopora*, ya que los censos se realizaron después de la mortandad producida por la marea roja, y también posiblemente debido a una disminución en la población de *A. meliagrís* durante la propia marea roja, ya que gran cantidad de estos peces murieron en ese período. *Arothron hispidus* (Linnaeus), considerado un coralívoro facultativo y de una dieta más amplia (Glynn *et al.* 1972) presentó una densidad pro-

medio ligeramente inferior (5.5 ind./Ha) a su congénere en la Isla del Caño. Aparentemente, si se compara con otras regiones, la densidad de *A. hispidus* es mayor en Galápagos que en la Isla del Caño, pero muy inferior a la encontrada en Colombia y Panamá.

Otros peces de importancia en los arrecifes son *Pseudobalistes naufragium* (Jordan & Starks) y *Sufflamen verres* (Gilbert & Starks) (Balistidae). Ambas especies se alimentan de organismos crípticos asociados a corales, para lo cual arrancan trozos de coral de hasta 3-6 cm o más cuando buscan la presa. Debido a la gran abundancia de bivalvos perforadores en los esqueletos de *Porites* (especie dominante) y otras especies, se debería esperar poblaciones grandes de balistidos. *P. naufragium* nunca fue observado en los bajos arrecifales, y conjuntamente con *S. verres* presentó poblaciones mayores hacia la base del arrecife (Fig. 2). Dicho comportamiento era de esperarse, debido al aumento en cobertura viva del coral *Porites* a mayor profundidad. *P. naufragium* tuvo una densidad promedio de 8.4 ind./Ha, y el incremento de un año a otro no fue significativo ($P > 0.35$: U de Mann-Whitney). Sin embargo, para ambos años la diferencia de densidad entre zonas del arrecife fue significativamente mayor hacia la base ($P < 0.025$: U de Mann-Whitney). *Sufflamen verres* mantuvo una densidad promedio (32 ind./Ha) similar en ambos años ($P > 0.31$: U de Mann-Whitney), y las densidades entre zonas del arrecife para ambos años fueron diferentes ($P < 0.011$: ANDEVA Kruskal-Wallis), con mayor densidad (ambos años) en la base del arrecife (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). En Colombia, Galápagos y Panamá (Golfo de Chiriquí), la abundancia de balistidos es muy baja, con excepción de *S. verres* en Galápagos (Glynn *et al.* 1972, Glynn & Wellington 1983). Debido a su dieta, se ha sugerido que son abundantes en regiones de alta productividad o afloramientos (Highsmith 1980, Glynn & Wellington 1983).

Los peces damiselas *Microspathodon dorsalis* (Gill) y *Stegastes acapulcoensis* (Fowler) fueron más abundantes en el talud durante ambos años (Fig. 2), pero no hubo diferencias en densidades entre el talud y las demás zonas del arrecife ($P > 0.12$: ANDEVA Kruskal-Wallis). *S. acapulcoensis* tuvo un promedio de 7.3 ind./Ha, y el aumento en densidad registrado de un año a otro no fue significativo ($P > 0.35$: U de Mann-Whitney). *M. dorsalis* presentó una disminución

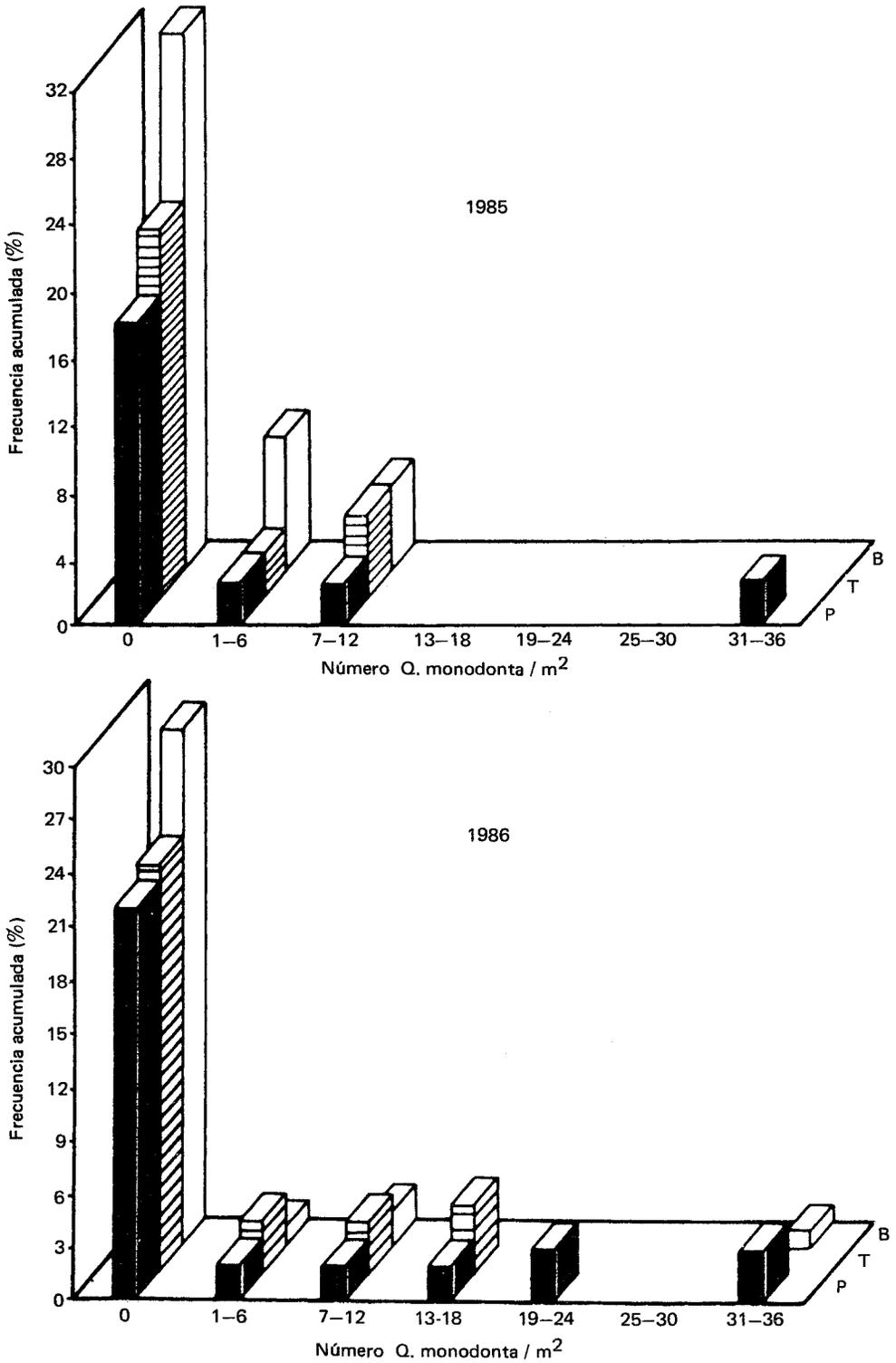


Fig. 3. Número de individuos/m² del gastrópodo *Quoyula monodonta* encontrados (38 cuadrículas) por zona del arrecife (P-Plataforma; T-Talud; B-Base) en los dos años.

no significativa en densidad hacia 1986 ($P > 0.30$: U de Mann-Whitney), y su densidad promedio en el arrecife fue de 13.5 ind./Ha, significativamente mayor que la de *S. acapulcoensis* ($P < 0.02$: U de Mann-Whitney).

Otras especies como los loros (Scaridae), también comen coral, y dejan raspaduras de 2-3 cm de largo en éstos, pero parecen no causar gran daño, ya que los corales regeneran el tejido afectado rápidamente (Glynn & Wellington 1983, obser. pers.). De los censos realizados en el arrecife Richmond ($n = 4$) en 1985, únicamente en 2 se observó peces loros (2 y 1 ind./hora-buzo respectivamente), por lo tanto, parecieran no ser muy abundantes en la isla. Estos peces no fueron incluidos en los censos de 1986.

Moluscos coralívoros: El gastrópodo *Jenneria pustulata* (Solander), no se observó en 76 cuadrículas realizadas para ambos años (0.25 m^2 c/u; 38 por año). En Panamá y Colombia se han encontrado hasta 24 o más ind./ m^2 (Glynn *et al.* 1972; 1982), pero en Galápagos *J. pustulata* es poco común (Glynn & Wellington 1983). Aparentemente, *J. pustulata* no parece estar limitado por la abundancia de sus presas, pero sí por depredadores como *Arothron* y *Diodon* (Glynn & Wellington 1983). Ambos peces se encuentran en la Isla del Caño, y aunque los resultados indican que las densidades de *Arothron* son bajas, se podría pensar que las densidades del gastrópodo disminuyeron durante las muertes masivas de corales de 1982/83 y 1985, y no por depredación, ya que el primer evento afectó las densidades y comportamiento alimenticio de la especie en Panamá (Glynn 1985a).

Otro molusco encontrado en la Isla es *Quoyula monoonta* (Blainville), el cual apareció en un 28% de las cuadrículas observadas ($n = 38$) para 1985. De estas cuadrículas con individuos, un 13% tenía de 1-6 ind./ m^2 , 13% de 7-12 ind./ m^2 y un 2% de 31-36 ind./ m^2 (Fig. 3). Las densidades encontradas entre las zonas del arrecife fueron diferentes ($P < 0.009$: ANDEVA Kruskal-Wallis); se halló la mayor diferencia de densidad en colonias de *P. damicornis* en la plataforma, que en colonias de *P. elegans* en la base, y ninguna diferencia con el talud (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). En 1986 hubo un incremento no significativo en la población ($P > 0.05$: U de Mann-Whitney). En un 6% de las cuadrículas se encontró 1-6 ind./ m^2 , en 7% 7-12 ind./ m^2 , en 6% 13-18 ind./ m^2 en 3% 19-24 ind./ m^2 y en 4% 31-36 ind./ m^2 (Fig. 3). Al

igual que 1985, las densidades variaron entre zonas ($P < 0.05$: ANDEVA Kruskal-Wallis), y esta diferencia fue entre plataforma-talud y base (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). *Q. monoonta* es poco abundante en otros arrecifes de la región (Glynn & Wellington, 1983), y se conoce poco sobre su efecto en *Pocillopora*, aunque generalmente se le observa comiendo el coral en los puntos de unión de las ramificaciones, y se cree que un gran número de estos organismos, al excavar en esas partes de las colonias, podría debilitarlas y quebrarlas (Robertson 1970, Glynn & Wellington 1983, Guzmán 1988). En este estudio, la densidad media encontrada para todo el arrecife Richmond, fue de 9.09 ind./ m^2 en 1985 y 10.2 ind./ m^2 en 1986.

Crustáceos coralívoros: Dos especies de cangrejos ermitaños se alimentan ocasionalmente de *Pocillopora* spp. e.g., *Trizopagurus magnificus* (Bouvier) y *Aniculus elegans* Stimpson. *T. magnificus* estuvo presente durante 1985 en un 42% de las cuadrículas ($\bar{n} = 38$), de las cuales un 25% tenían de 1-12 ind./ m^2 y un 13% de 13-24 ind./ m^2 , mientras que en 1986 en un 45% de las cuadrículas ($n = 38$), y de éstas en un 25% habían de 1-12 ind./ m^2 y en un 20% de 13-24 ind./ m^2 (Fig. 4). Aunque se encontraron los mayores porcentajes de cuadrículas con el organismo en la base del arrecife en ambos años, no se encontró diferencia significativa en densidades entre las zonas del arrecife ($P > 0.5$: ANDEVA Kruskal-Wallis). Esta especie es poco común en Colombia y Galápagos (Glynn *et al.* 1982, Glynn & Wellington, 1983), pero no así en Panamá, donde fue el coralívoro más abundante con 27.5 ind./ m^2 (Glynn *et al.* 1972, Gilchrist 1985). La media para la Isla del Caño (plataforma, talud y base) aumentó significativamente entre años, de 12.69 ind./ m^2 para 1985 a 15.6 ind./ m^2 para 1986 ($P < 0.05$: U de Mann-Whitney). Esta media es casi la mitad de lo informado para Panamá.

El otro cangrejo ermitaño encontrado en la Isla fue *Aniculus elegans*, el cual se observó en el 50% de las cuadrículas durante 1985 ($n = 38$), y de éstas el 32.5% tenían 1-12 ind./ m^2 y un 17.5% 13-28 ind./ m^2 , con la mayor frecuencia de individuos en la base del arrecife (Fig. 5), pero no hubo ninguna diferencia significativa en densidades entre zonas ($P > 0.05$: ANDEVA Kruskal-Wallis). La densidad media encontrada en 1985 en todo el arrecife (plataforma, talud y

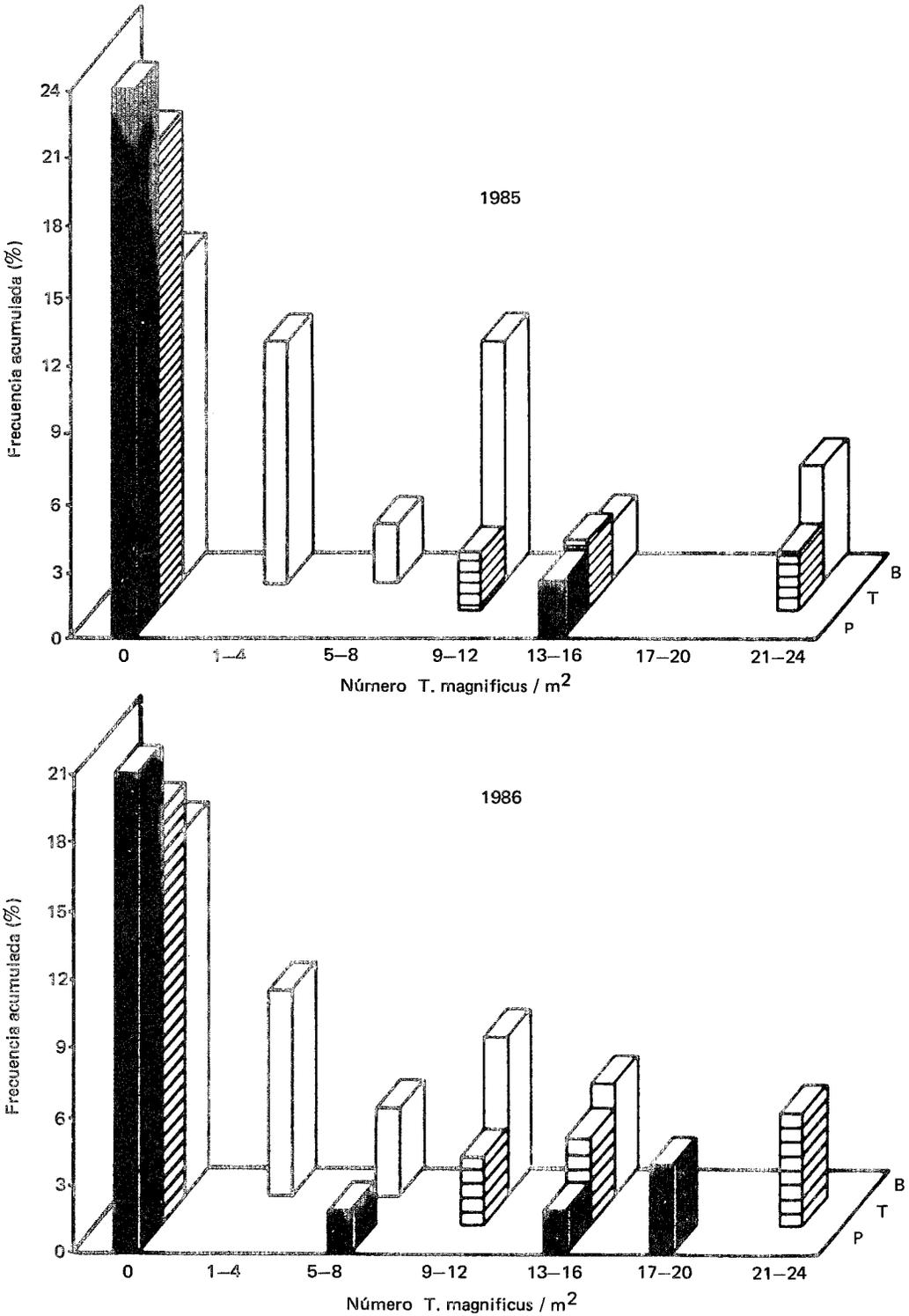


Fig. 4. Número de individuos/m² del cangrejo ermitaño *Trizopagurus magnificus* encontrados (38 cuadrículas) por zona del arrecife (P-Plataforma; T-Talud; B-Base) en los dos años.

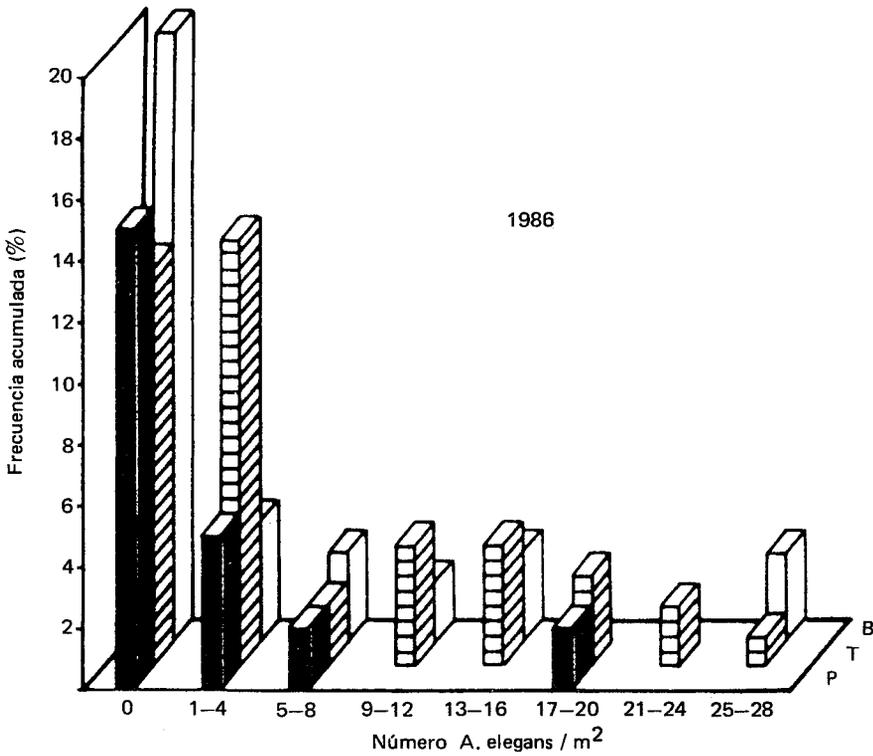
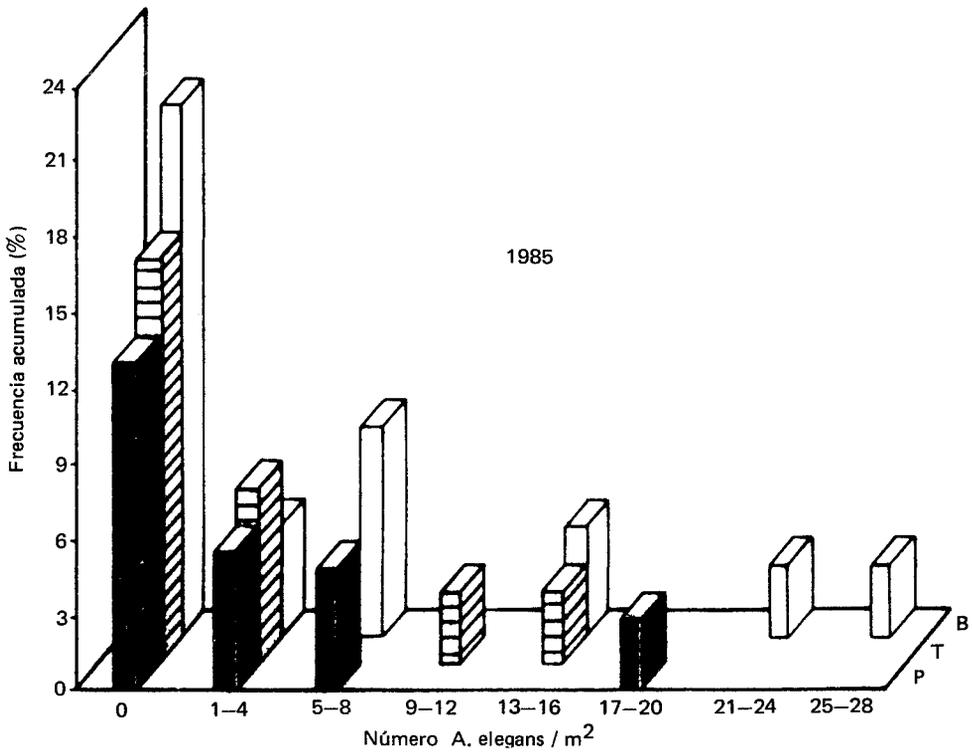


Fig. 5. Número de individuos/m² del cangrejo ermitaño *Aniculus elegans* encontrados (38 cuadrículas) por zonas del arrecife (P-Plataforma; T-Talud; B-Base) en los dos años.

base), fue de 8.95 ind/m², bastante superior al valor de 0.01 ind/m² informado para Panamá (Glynn *et al.* 1972). Durante 1986, *Aniculus* se encontró en el 52% de las cuadrículas, un 36% de éstas con 1-12 ind./m² y 16% entre 13-28 ind/m² (Fig. 5). Las densidades entre zonas fueron diferentes en 1986 ($P < 0.04$: ANDEVA Kruskal-Wallis), siendo ésta mayor en el talud arrecifal (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). La densidad media para 1986 fue de 10.3 ind./m², y fue significativamente mayor a la encontrada en 1985 ($P < 0.05$: U de Mann-Whitney).

Equinodermos coralívoros: Se conocen varios equinodermos que se alimentan directamente de coral, o causan destrucción del arrecife al erosionarlo. La estrella de mar *Acanthaster planci*, está ausente en Colombia (Gorgona y Malpelo) y Galápagos (Birkeland *et al.* 1975, Glynn *et al.* 1982, Glynn & Wellington 1983), poco abundante en zonas de afloramiento y abundante en zonas de no afloramiento en Panamá (Porter 1972b, Glynn 1974a, 1976). En la Isla del Caño, de cuatro censos realizados en el arrecife Richmond (sector este) en 1985, se encontró *A. planci* en tres, con una densidad promedio de 0.86 ind./Ha, ámbito de 0.37-1.33 ind./Ha. En total se vieron 4 individuos en la base del arrecife, de los cuales tres se alimentaban de *Pocillopora*, y una de *Pavona clavus*. En 1986, de tres censos realizados en el mismo lugar, se encontró 6 individuos (uno de ellos en el talud). Esto representa una densidad media de 1.22 ind./Ha (ámbito de 0.58-1.77 ind./Ha). La mayor densidad de 1986 no fue significativa con respecto a 1985 ($P > 0.35$: U de Mann-Whitney). Se han encontrado individuos aislados en diversos buceos alrededor de la isla.

Otros equinodermos presentes en la isla son los erizos *Diadema mexicanum* (Agassiz) y *Eucidaris thouarctii* (Valencienns). Normalmente se les ha considerado coralívoros, porque se les ha observado alimentándose de coral *Pocillopora* spp, principalmente en las Islas Galápagos (Glynn *et al.* 1979, Glynn & Wellington, 1983). En el presente estudio nunca se les observó afectando al coral vivo, por lo tanto además de coralívoros, podrían ser considerados agentes bioerosionadores. De 38 cuadrículas (0.25 m²) realizadas en el arrecife Richmond en 1985, únicamente en un 8% se encontró *Eucidaris*, en la base del arrecife, con una media de 0.71 ind/m². Mientras que en 1986, la densidad de

Eucidaris fue de 2.15 ind/m² y significativamente mayor al año anterior ($P < 0.03$: U de Mann-Whitney), y apareció en el 17.5% de las cuadrículas, con un 10.5% de estas presentando de 1-4 ind./m², 5.5% de 5-8 ind./m² y un 1.5% de 9-12 ind/m² (Fig. 6). Siempre fue mayor la densidad encontrada en la base del arrecife, pero no fueron significativas las diferencias entre zonas ($P > 0.05$: ANDEVA Kruskal-Wallis). Este erizo es considerado el coralívoro más importante y abundante de las Islas Galápagos, por alimentarse exclusivamente de *Pocillopora* spp. (Glynn *et al.* 1979, Glynn & Wellington 1983). En la Isla del Caño, cuando se le encontró en el talud y la base del arrecife, estaba erosionando las colonias de *Porites lobata*. Aunque aquí no se destruyeron las colonias para buscar los individuos, la densidad encontrada es considerablemente inferior a 20-50 ind/m² informados para Galápagos, 30 ind/m² para Panamá y 0-20 ind/m² para Colombia (Glynn *et al.* 1979, 1982; Glynn & Wellington 1983).

El erizo *Diadema* ha sido poco estudiado en el Pacífico Oriental, y sólo recientemente se le ha prestado más atención a su actividad e influencia en estos arrecifes. En la isla (en el arrecife Richmond) se dieron las siguientes densidades medias en 1985: plataforma (220 cuadrículas de 0.25 m²) 0.35 ind/m²; en el talud (n = 300) 0.72 ind/m² y en la base, (n = 280) 0.08 ind/m² (promedio total arrecife 1.15 ind/m²). En el 67% de las cuadrículas se encontraron individuos de *Diadema*; de éstos no más de un 45% tenía 0.1-0.5 ind/m² y solo un 2% o menos, 2.1-2.5 ind/m², que fue el mayor número de individuos encontrados (Fig. 7). Las densidades en el arrecife Richmond fueron diferentes entre zonas ($P < 0.04$: ANDEVA Kruskal-Wallis); la más alta en el talud y muy baja en la base (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). Otros censos de 1985 realizados en los bajos Beltrán y Glynn, indican una densidad media de 0.81 ind/m² (250 cuadrículas de 0.25 m²) en el bajo Glynn, y 0.32 ind/m² (26 cuadrículas de 1 m²), en el bajo Beltrán. Comparando estos dos bajos con el bajo Richmond (0.35 ind/m²), las densidades son muy similares entre sí ($P > 0.2$: ANDEVA Kruskal-Wallis). En los censos realizados en 1986, el 76% de las cuadrículas tenían *Diadema*, de las cuales en un 53% habían densidades de 0.1-1 ind./m² y en un 23% de 1.1-2.5 ind/m² (Fig. 7). Las densidades entre zonas fueron levemente diferentes ($P < 0.045$: ANDEVA Kruskal-Wallis), y mayor en el talud y menor en la

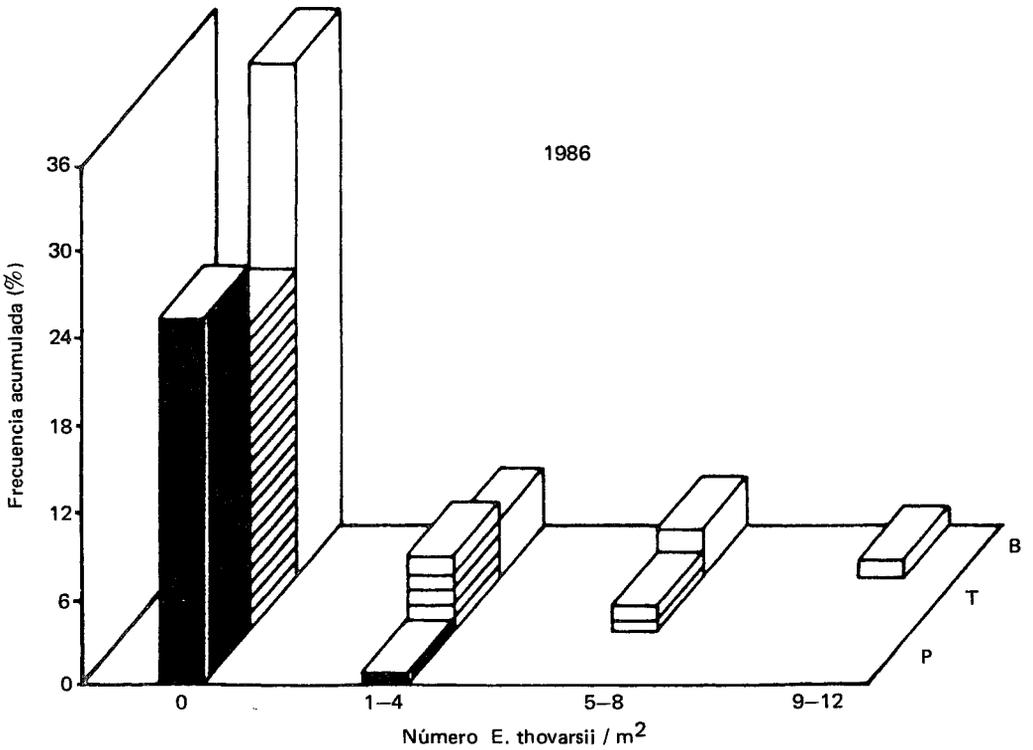
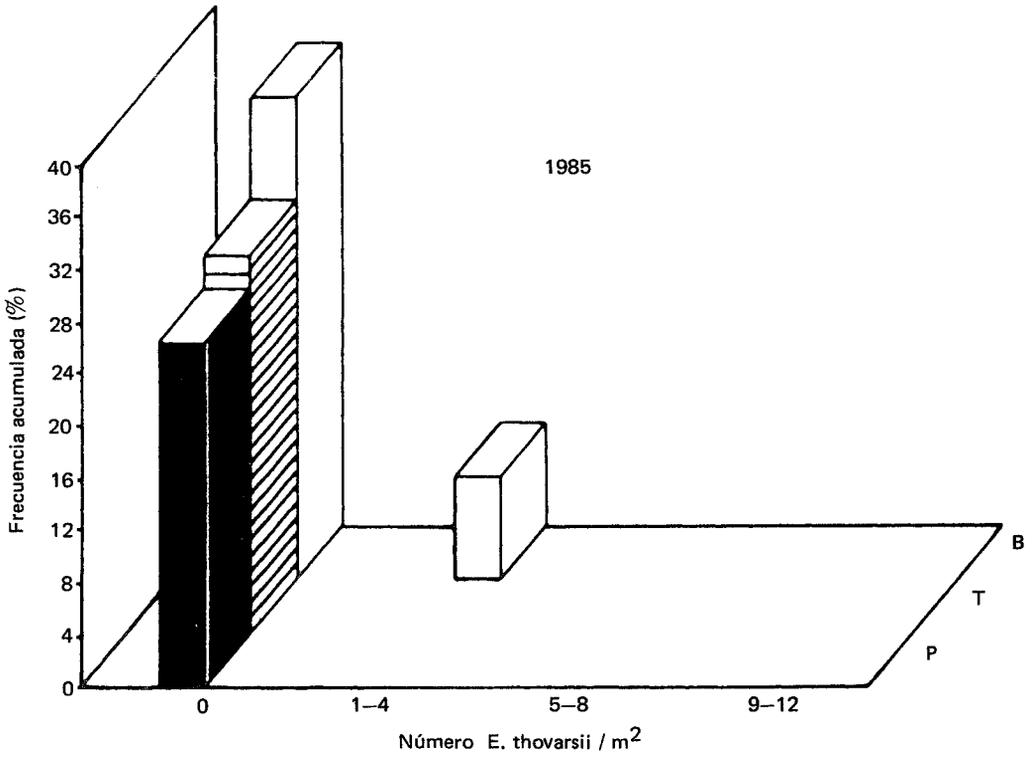


Fig. 6. Número de individuos/m² del erizo *Eucidaris thouarsii* encontrados (38 cuadrículas) por zonas del arrecife (P-Plataforma; T-Talud; B-Base).

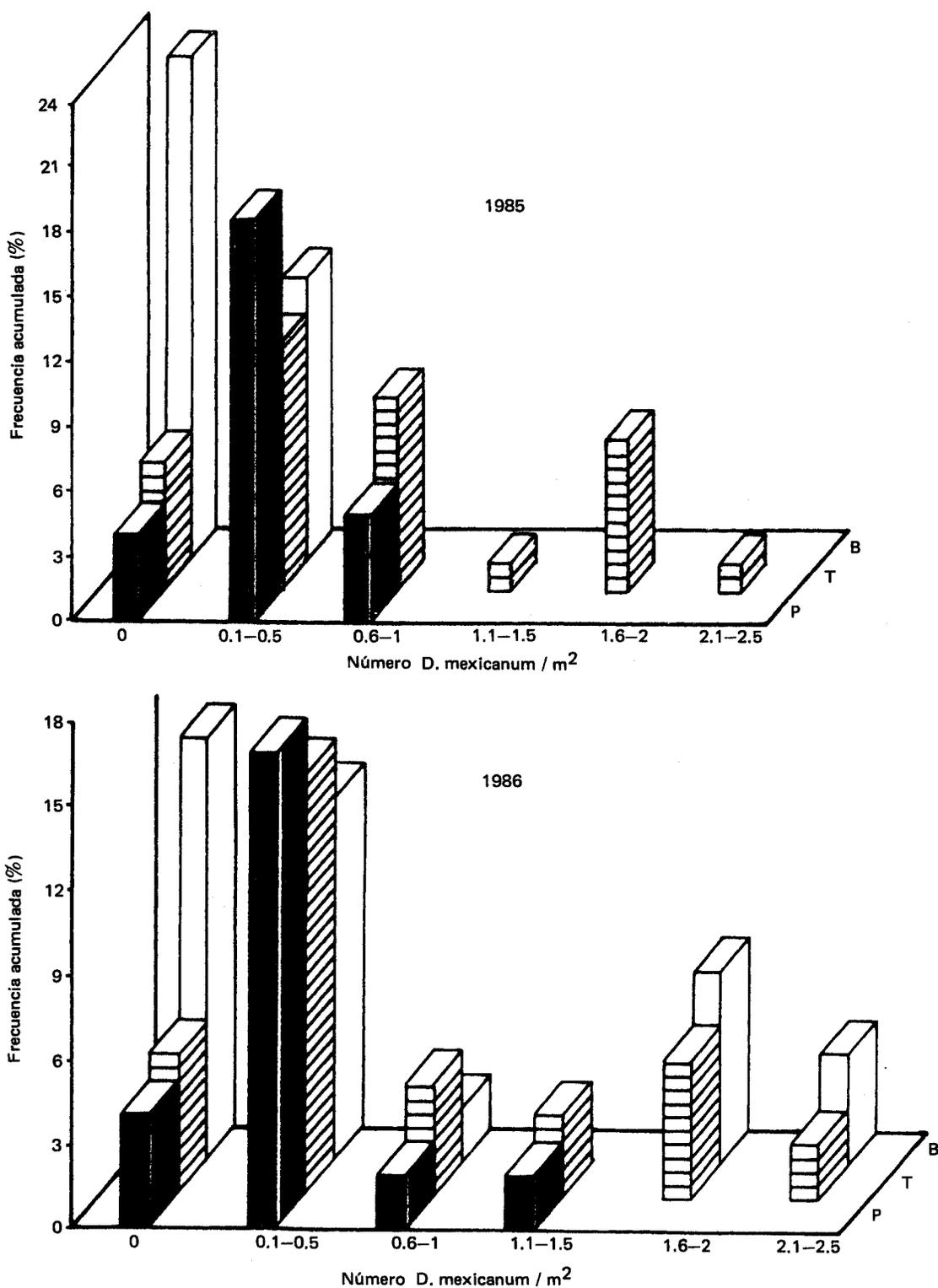


Fig. 7. Número de individuos/m² del erizo *Diadema mexicanum* encontrados (79 cuadrículas) por zonas del arrecife (P-Plataforma; T-Talud; B-Base).

base (alfa = 0.15: Comparación Múltiple de Dunn). La densidad total promedio de 3.9 ind/m² para 1986 fue significativamente mayor que la de 1985 (P < 0.02: U de Mann-Whitney).

Bioerosionadores: Los bioerosionadores más importantes en la Isla del Caño son las esponjas *Thoosa molis* y *Cliona vermifera*, y varias especies de bivalvos *Lithophaga* spp., *Pholas* y *Gastrochaena* que viven en distintos sustratos. En el presente estudio, aunque *Lithophaga* spp. se observó en las bases de colonias de *Pocillopora* spp. y *Pavona* spp., únicamente se cuantificó la abundancia del bivalvo perforador *Lithophaga laevigata* (Quoy & Gairmard), común en los corales masivos *P. lobata*. En la E1, se encontró una media (n = 12) de 33.4 ind/100 cm² (11-63, ámbito). En los topes de las colonias la media (n = 5) fue de 22.4 ind/100 cm² (11-34), y en los lados de la colonias la media (n = 7) fue de 41.14 ind/100 cm² (17-63). La diferencia en densidades en la parte superior y en los lados de las colonias fue significativa (P < 0.035: U de Mann-Whitney). En la E3, la media total (n = 24) fue de 43.91 ind/100 cm² (16-78), con una media (n = 13) de 32.15 ind/100 cm² (16-48) en la parte superior de la colonia y una media (n = 11) de 57.81 ind/100 cm² (43-78) a los lados. Se encontró también diferencias significativas entre densidades encima y a los lados de las colonias (P < 0.01: U de Mann-Whitney). Los coeficientes de variación de las densidades medias en las estaciones E1 y E3, fueron 48.7% y 37.2%, respectivamente.

Comparando las densidades en la parte superior de las colonias de ambas estaciones, no hubo diferencia alguna (P > 0.05: U de Mann-Whitney), pero no así para las densidades de los lados, entre ambas estaciones (P < 0.05: U de Mann-Whitney). Además, la densidad poblacional es muy diferente entre ambas estaciones (sin importar la ubicación (P < 0.025: U de Mann-Whitney)).

DISCUSION

Después de la gran mortalidad de corales asociados al Fenómeno de "El Niño" de 1982/83, se encontró en los arrecifes de Panamá una reducción en ciertas poblaciones de coralívoros y un incremento en la actividad de otros (Glynn 1985a). Para ese caso, el autor comenta que después del disturbio la diversidad no aumentará, como se esperaría, si no por lo contrario el

aumentó en depresión por *A. planci* y la mortalidad ha causado una reducción de especies, que permitirá que la especie *Pocillopora* spp continúe dominando los arrecifes. En la Isla del Caño, "El Niño" causó una reducción de la cobertura de coral vivo de un 50% y dos especies casi desaparecen por completo (Guzmán *et al.* 1987). En 1985, una marea roja de gran intensidad causó una mortalidad del 80-95% de los arrecifes en aguas someras, afectando principalmente a los corales ramificados *Pocillopora* spp (Guzmán 1986). Estos eventos han traído como consecuencia que el coral *Pocillopora*, que dominaba en las plataformas, se encuentre reducido a parches, principalmente en el talud y base arrecifal, mientras que el coral masivo *Porites lobata*, domina ahora todo el arrecife desde la plataforma (microatolones) hasta la base. Durante todo este cambio, al reducirse las especies de pocillopóridos, se esperaría como consecuencia una marcada reducción en la densidad de ciertos coralívoros. Desafortunadamente no existen censos de coralívoros previos a esos eventos en la Isla del Caño.

En general, todos los organismos coralívoros estudiados presentaron un incremento en densidad entre 1985 (un mes después de la marea roja) y 1986, aunque en pocos casos este aumento fue significativo (e.g. *Arothron meleagris*, *Trizopagurus magnificus*, *Aniculus elegans*, *Eucidaris thouracii*, *Diadema mexicanum*). Posiblemente después de los eventos los diversos coralívoros se vieron afectados, o bien por una disminución en sus presas, por quedar aislados, por un efecto secundario causado por las mareas rojas (e.g. anoxia, intoxicación), o por la combinación de estos factores. El gastrópodo *Jenneria pustulata*, un importante coralívoro en Panamá, sufrió una marcada disminución en densidad después de 1983, sin embargo debido a que la población de su presa preferida (*Pocillopora*) continúa dominando en Panamá (Glynn 1985a), posiblemente se recuperará. En Costa Rica, después de "El Niño" se encontraron esqueletos de dicha especie en el arrecife, lo que confirma su presencia antes del evento, y lo que sugiere que la población de la especie fue severamente afectada (hasta el punto en que desapareció por completo).

Los depredadores directos de *Pocillopora* spp, como los cangrejos ermitaños, el gastrópodo *Q. monodonta*, la estrella *A. planci*, y el pez timboril *A. meleagris*, son en conjunto una gran amenaza para la supervivencia actual de la espe-

cie en la isla. Sus poblaciones, al aumentar, están ejerciendo una presión alta sobre colonias de pocillopóridos de cualquier tamaño, incluyendo reclutas de la especie. La estrella *A. planci*, aunque no tan abundante aquí con respecto a Panamá, donde hay una población de 15-20 ind./Ha (Glynn 1985a), esta presente y se le observó alimentándose de sus presas preferidas, los corales *Pavona* spp, *Psammocora* spp., *Gardineroseris planulata* (Dana), y por último de *Pocillopora* spp. Todas estas especies son las menos abundantes en la isla y algunas de ellas son raras (Guzmán 1986). Las poblaciones de *Pocillopora* spp que han sobrevivido a estos eventos se encuentran mayormente en la base del arrecife, donde la estrella *A. planci* se distribuye mayormente. Normalmente las especies de *Pocillopora* presentan crustáceos simbioses que protegen al coral del depredador (Glynn 1983), sin embargo dicha defensa mermó después de "El Niño" (Glynn 1985b). Posiblemente esto ocurrió también en la Isla del Caño, de tal forma que *A. planci* destruye colonias enteras de *Pocillopora* spp. de cualquier tamaño. Conjuntamente en las mismas colonias de *Pocillopora*, tanto en la base como en el talud, se encuentran los cangrejos ermitaños y el gastrópodo *Quoyula* depredando en colonias enteras. El cangrejo *Trizopagurus* destruye 1.3 cm²/día de tejido vivo (Gilchrist 1985), y el gastrópodo 0.64 cm²/día (Guzmán 1988).

Otro depredador importante de *Pocillopora* spp es el pez *Arothron meleagris*, el cual es capaz de digerir fragmentos de colonias de hasta 3 cm de largo. En Panamá, el pez depreda únicamente pocillopóridos (por ser dominantes), y existen en densidades de hasta 30-50 ind./Ha (Glynn *et al.* 1972; Glynn 1985a, Guzmán & Robertson, en prep.). Después de "El Niño" las poblaciones de Panamá no se alteraron, y por lo contrario parecieran estar aumentando (Glynn 1985a, Guzmán & Robertson, en prep.) ya que la disponibilidad de presas, aunque disminuyó, es abundante todavía. En la Isla del Caño, en 1985 el pez tenía una densidad promedio muy baja para toda la isla (5.10 ind./Ha) pero de 8.5 ind./Ha en el arrecife Richmond, y su dieta era básicamente algas coralinas incrustantes, y algo del coral *Psammocora*, pero no se alimentaba de *Pocillopora* (Guzmán 1986). Este cambio en la dieta se dio posiblemente en respuesta a la baja cobertura de coral vivo que hay de *Pocillopora*, y al aumento de algas coralinas sobre todas las áreas de coral muerto. Sin embargo, en 1986 la

población (arrecife Richmond) aumentó a 11.5 ind./Ha, y su dieta cambió a un 60.3% del coral masivo *Porites lobata*, un 7.6% del coral *Psammocora* spp y un 0.7% *Pocillopora* spp (Guzmán & Robertson, en prep.). Esto demuestra la capacidad del pez de cambiar de dieta, pero siempre con la tendencia a mantenerse como coralívoro. La dieta baja en *Pocillopora*, además de indicar lo escaso de la especie, muestra la tendencia del pez a seguir depredándola. Experimentos con cambios de dietas en el pez, han demostrado su capacidad de seleccionar *Pocillopora* cuando encuentra tan solo un 5% de esta especie (Guzmán & Robertson, en prep.), lo cual indica que el pez estaría en capacidad de depredar inclusive reclutas de coral vivo en extensas áreas de coral muerto, como lo son las plataformas actuales en la isla. En este estudio, se observó además un aumento en densidad de timboriles hacia la base y plataforma del arrecife entre ambos años. Como se ha podido apreciar, por lo explicado para los coralívoros especialistas en *Pocillopora*, esta especie que es la principal constructora de arrecifes en el Pacífico Oriental (Glynn & Wellington 1983), presenta actualmente una presión de depredación que posiblemente afecte y limite notablemente el crecimiento y distribución, y por lo tanto la estructura de la comunidad arrecifal local. Cox (1986), informa de una situación similar para Hawaii, donde la actividad coralívora selectiva del pez *Chaetodon unimaculatus* Bloch limita la abundancia y distribución del coral *Montipora verrucosa* (Lamarck).

Los peces damiselas continúan siendo abundantes e importantes en el talud del arrecife. En el talud existe gran cantidad de coral masivo muerto (*Porites lobata* principalmente), en la cual se encuentran sus territorios (Guzmán 1986). El efecto de una población de peces damiselas como la encontrada aquí no se puede predecir, sin embargo la evidencia disponible demuestra que los peces matan al coral indirectamente, cuando agrandan sus territorios de algas (Kaufman 1977, Wellington 1982). Normalmente es más fácil para los peces damiselas morder y remover el tejido del coral *Pavona* spp. que otras especies de coral (Glynn, en prensa), pero en la Isla del Caño, el sustrato que utilizan es *Porites*, que murió a causa de "El Niño", y posiblemente las damiselas se fueron extendiendo. En estas profundidades (talud) las damiselas favorecen el asentamiento y crecimiento de *Pocillopora*, que a su vez crece sobre los co-

rales masivos y los elimina, obligando a que estos corales masivos se distribuyan en aguas más profundas. Wellington (1982), demostró lo anterior en los arrecifes de Panamá, y sugiere que el pez es importante en controlar la zonación en el arrecife. En la Isla del Caño, las poblaciones mayores están en el talud (aguas someras) al igual que en Panamá, sin embargo la zonación es diferente y es dominada por corales masivos desde 1.5 m de profundidad.

Los peces balistidos presentaron densidades mayores a cualquiera informada hasta ahora para el Pacífico Oriental, a excepción de *Sufflamen verres* que es también abundante en Galápagos (Glynn & Wellington 1983). Estos peces se alimentan normalmente de organismos crípticos, los cuales son extremadamente abundantes en la Isla del Caño. Las poblaciones del bivalvo perforador *Lithophaga laevigata* (32-57 ind./100 cm²) encontradas aquí son superiores a la mayor densidad informada para la región, de 2.2 ind./100 cm² en Galápagos (Glynn & Wellington 1983). Este bivalvo comprende más del 83% de la dieta del pez *Pseudobalistes naufragium* en la isla (Guzmán, datos sin publicar) y se ha observado al pez fragmentando colonias de *Porites* cuando busca su alimento. El daño que causa el pez al coral es considerable, ya que produce heridas de hasta 70 cm en la superficie, pero el coral las regenera en menos de 45 días. Los balistidos parecieran ser de gran importancia para la dispersión del coral *Porites* vía fragmentación, y podrían ser responsables de su dominancia actual en la isla y de su estructura (Guzmán 1986, Guzmán en prep.).

A las dos especies de erizos más importantes de la Isla del Caño, se les encuentra erosionando activamente las colonias muertas de los corales *Pocillopora* y *Porites* en la plataforma y talud respectivamente. *Eucidaris* está en densidades de 34 ind./m² y 38 ind./m² en Galápagos y Panamá respectivamente (Glynn & Wellington 1983), y 0-20 ind./m² en Colombia (Glynn *et al.* 1982). En Galápagos se alimenta de coral vivo, principalmente *Pocillopora*, y de otras especies de coral muerto como *Porites*, mientras que en Panamá y Colombia raramente se alimenta de coral vivo. El erizo *Diadema*, se encuentra en Panamá actualmente, después del evento de 1982/83, con densidades promedio de 50-100 ind./m² (Glynn, en rev.), y está destruyendo la base del arrecife (*Pocillopora*) rápidamente. En la Isla del Caño, sus densidades son considerablemente inferiores. Ambos eri-

zos (*Eucidaris* y *Diadema*) aumentaron la población entre 1985 y 1986, pero sus densidades son muy bajas comparadas con otros arrecifes. Por otro lado, se encontró más *Eucidaris* en la base del arrecife y *Diadema* en el talud. Se esperaría que en el talud fuera inferior, ya que es donde hay mayor número de peces damiselas, que no permiten que dichos erizos estén comiendo en sus territorios (Glynn & Wellington 1983). Esto posiblemente sucede debido a que los erizos se encuentran siempre erosionando las bases de las colonias de *Porites* muertas, donde están los territorios, y de esa forma evitan a los peces. Nunca se observó durante el día ninguna de las especies de erizos alimentándose en espacios abiertos del arrecife, como lo hacen en Panamá (obser. pers.), pero sí durante la noche aunque no ampliamente distribuidas. En resumen, estos erizos no parecieran ser una amenaza inmediata para los arrecifes de la isla, aunque es posible que conjuntamente con los bivalvos perforadores *Lithophaga*, debiliten las bases de las colonias de coral, y estas con el tiempo se fracturen y se caigan. Dicho efecto ya se ha observado en casos aislados en el arrecife, sobre todo en la base.

Hasta el momento únicamente se ha considerado al coralívoro como depredador exclusivo de coral, y no se ha discutido que otros factores, además de cambios en abundancia de presas, podrían estar afectando a los coralívoros *per se* de la Isla del Caño. Aunque comúnmente la depredación es mayor sobre pequeñas presas disponibles, otros factores afectan las preferencias alimenticias de los coralívoros en tiempo y espacio. Se ha encontrado que la proporción de coral depredado posiblemente depende de: a) las densidades de población de depredador y presa; b) la condición de la presa, *i. e.*, si está dañado o ha sido consumido parcialmente; c) experiencia previa del depredador con otras dietas; d) abundancia de mayores depredadores que afectan la actividad del coralívoro; y e) diferencias en niveles de protección de la presa por crustáceos guardianes (Glynn, en prensa). A lo largo de este trabajo se ha discutido y comparado los resultados con los de otros arrecifes regionales, y se ha observado como existen grandes diferencias entre poblaciones no solo en densidad, sino también en comportamiento. A la vez, se sabe que la estructura y diversidad del arrecife de la Isla del Caño, es completamente diferente a los de la región, excepto a los de las islas Malpelo y Coco (Guzmán 1986).

El pez timboril *Arothron meleagris* siempre se ha conocido como un depredador exclusivo de *Pocillopora* spp. (Glynn *et al.* 1972, Glynn 1982), sin embargo se ha encontrado recientemente que es capaz de cambiar su dieta coralívora en poco tiempo, dependiendo de la disponibilidad de presas (Guzmán 1986, Guzmán & Robertson en prep.). Estos peces son importantes depredadores del erizo *Eucidaris* y de gastrópodos coralívoros en Panamá, donde están las poblaciones más altas de estos peces en la región. Sin embargo, en Galápagos *Eucidaris* se alimenta abiertamente en todo el arrecife y en Costa Rica es críptico, y además el gastrópodo *Jenneria* es raro en ambas localidades, en donde las poblaciones del pez timboril no son tan abundantes.

El erizo *Diadema mexicanum* es muy abundante en Panamá, se alimenta abiertamente en el arrecife, y es excluido de los territorios de peces damiselas (Glynn, en rev.), sin embargo, este erizo no se encuentra en Galápagos, y es poco abundante, de hábitos crípticos y es más abundante en donde hay mayor número de peces damiselas en Costa Rica. En Panamá, se conocen tres peces depredadores de *Diadema*: *Sufflamen verres*, *Balistes potylepsis* Steindachner y *Bodianus diplotaenia* (Gill), pero estos no variaron su densidad al aumentar la presa después de 1983 (Glynn, en rev.). *Sufflamen* y *Bodianus* son muy abundantes en la Isla del Caño, lo que sugiere que podrían ser los depredadores que estén limitando las poblaciones de erizos, y a estos también se deba el comportamiento críptico de estos equinoideos. Análisis de contenido estomacal de ambas especies, posiblemente ayuden a aclarar esta hipótesis.

Acanthaster planci es abundante en Panamá y prefiere corales masivos como presa. En Costa Rica es poco abundante, y se ha observado alimentándose de todas las especies de coral excepto de *Porites* que es el más abundante. Ormond y colaboradores (1973) y Ormond & Campbell (1974) encontraron en el Mar Rojo que 200-800 estrellas eran depredadas anualmente por peces balistidos y tetradóntidos, previniéndose así el mantenimiento de grandes agregaciones de la estrella. En el Pacífico Oriental (Panamá) el camarón *Hymenocera* y el gusano poliqueto *Pherecardia* son importantes depredadores de juveniles de la estrella, y posiblemente evitan grandes poblaciones (Glynn 1982, 1984b). En la Isla del Caño las poblaciones de balistidos (*Sufflamen* y *Pseudobalistes*) son al-

tas, y las de tetradóntidos (*Arothron* spp.) son bajas en promedio. A las cuatro especies, pero en menor grado a *Sufflamen*, se les ha estudiado la dieta, y nunca se encontró rastros de la estrella. Por otro lado, Pearson y Endean (1969) informan que los peces damiselas son depredadores de los primeros estadios de desarrollo de *A. planci*. En la Isla del Caño la densidad de peces damiselas es notablemente alta, y la estrella nunca se encuentra en la zona del talud. No se tienen estimaciones del camarón y del gusano poliqueto para el arrecife de la isla, por lo tanto es difícil saber cuál factor biótico podría estar afectando a la estrella. Posiblemente sea un factor abiótico (*i.e.* temperaturas, corrientes, salinidades) el que limita su ámbito de distribución geográfica. La otra posibilidad, es la poca abundancia de presas preferidas disponibles que lo obliga a desplazarse mucho para encontrarlas (obser. pers.), sin embargo, se podría esperar que se alimentara del coral más abundante cuando otras especies de coral no lo son (Glynn *et al.* 1982); pero esto no sucede en la isla, ni en otros lugares donde domina *Porites* (Branham *et al.* 1971). Recientemente (1986), se observó a *Acanthaster* alimentándose de *Porites* en la Isla del Coco, después de que el arrecife quedó casi destruido por "El Niño" de 1982/83 (sobrevivió un porcentaje menor al 5% de *Porites* y el resto de las especies fueron afectadas en casi un 99%). En 1978 sin embargo, se observó a la estrella alimentándose de *Pavona* spp y *Gardineroseris*, cuando la cobertura de *Porites* era total (obser. pers.), similar a lo que sucede actualmente en la Isla del Caño. Esto significa que *A. planci* puede explotar sus presas preferidas manteniendo un control de su propia población, sin tener que usar otras presas menos apetecibles si no cuando desaparecen casi por completo las preferidas.

Mientras tanto, pareciera que la estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño se va a mantener con una dominancia marcada del coral *Porites lobata*, ya que no se ha observado un depredador específico para la especie, y por el contrario, el pez que la depreda pareciera ser un mecanismo importante de dispersión de la especie por todo el arrecife. Además este coral ha demostrado ser capaz de sobrevivir a cambios drásticos en el ambiente. El gastrópodo nudibranquio *Phestilla* es un depredador de *Porites* (Hadfield 1976), específicamente en arrecifes de Panamá (R.C. Highsmith, comun. pers. citada en Glynn, 1982; observ. pers., 1987).

En la Isla del Caño no se ha observado dicho depredador, aunque un mayor número de observaciones nocturnas en el arrecife posiblemente ayuden a corroborar lo afirmado anteriormente.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a Jorge Cortés por su incalculable apoyo y gran fuente de motivación; a Carlos Jiménez por su gran ayuda al hacer los censos en el campo; a Alberto León por dibujar todas las figuras; a William Bussing por clasificar los peces; y al personal de la Estación Biológica Marengo y del Servicio de Parques Nacionales por su colaboración y apoyo logístico. El financiamiento fue posible gracias a un proyecto de Peter W. Glynn (National Science Foundation # OCE-8415615).

RESUMEN

En los años 1985 y 1986, se estudió la abundancia y distribución de los principales organismos coralívoros del arrecife de la Isla del Caño, Costa Rica. Todas las especies observadas aumentaron de densidad de un año al otro, pero su distribución proporcional en las diferentes zonas del arrecife, *i.e.*, plataforma, talud y base, fue muy similar entre años. Posiblemente el comportamiento y la alta densidad de peces damiselas y balistidos afectan la abundancia y distribución de otras especies de coralívoros. Las altas densidades de coralívoros que se alimentan preferiblemente del coral *Pocillopora*, *i.e.*, cangrejos ermitaños, peces timboriles y el gastrópodo *Quoyula*, están afectando el crecimiento, recuperación y distribución de esta especie en el arrecife. Por otro lado, la alta densidad de balistidos pareciera favorecer la dispersión, por vía de fragmentación, de la especie de coral *Porites lobata* que domina todo el arrecife actualmente.

REFERENCIAS

- Bak, R.P.M., J.J. Brouns & F.M.L. Heys. 1977. Regeneration and aspects of spatial competition in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* and *Montastrea annularis*. Proc. Third Int. Coral Reef Symp., Miami, 1:143-148.
- Birkeland, C., D.L. Meyer, J.P. Stames & C.L. Buford. 1975. Subtidal communities of Malpelo Island. *Smithson. Contr. Zool.* 176:55-68.
- Branham, J.M., S.A. Reed, J.H. Bailey & J. Caperon. 1971. Coral-eating sea stars *Acanthaster planci* in Hawaii. *Science* 172:1155-1157.
- Cox, E.F. 1986. The effects of a selective corallivore on growth rates and competition for space between two species of Hawaiian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101:161-174.
- Dana, T. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.* 33:355-374.
- Endean, R. 1973. Population explosion of *Acanthaster planci* and associated destruction of hermatypic corals in the Indo-West Pacific region, p. 389-438. In O.A. Jones & R. Endean (eds.), *Biology and Geology of Coral Reefs*, Vol. 2 Biol.-1. Academic Press, New York.
- Gilchrist, S.L. 1985. Hermit crab corallivore activity. Proc. Fifth Int. Coral Reef Cong., Tahití, 5:211-214.
- Glynn, P.W. 1973. *Acanthaster*: effect on coral reef growth in Panama. *Science* 180:504-506.
- 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 nonupwelling 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. Crustacean symbionts and the defense of corals: coevolution on the reef?, p. 111-178. In M.H. Nitecki (ed.), *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Glynn, P.W. 1984. An amphinomid worm predator of the crown-of-thorns sea star and general predation on asteroids in eastern and western Pacific coral reefs. *Bull. Mar. Sci.* 35:54-71.
- Glynn, P.W. 1985a. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-1983) associated coral mortality in Panamá. Proc. Fifth Int. Coral Reef Congr., Tahití, 4:183-188.
- Glynn, P.W. 1985b. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26:295-300.

- Glynn, P.W. En prensa. Feeding ecology of selected coral reef macroconsumers: patterns and effects on coral community structure. In: Z. Dubinsky (ed.), Coral Reef Ecosystems. Elsevier Sci. Publisher.
- Glynn, P.W. En revisión. Response of coral reef fishes to a severe El Niño disturbance (1982-83). Ecology.
- Glynn, P.W. & R.H. Stewart. 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panamá) 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. (With annotated list of the scleractinian corals of Galápagos by J.W. Wells). 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 Prahl & F. Guhl. 1982. Coral reefs 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.
- Guzmán, H.M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica, y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis Maestría, Universidad de Costa Rica. 179 p.
- Guzmán, H. M. 1988. Feeding activity of the corallivorous gastropod, *Quoyula monodonta* (Blainville). Rev. Biol. Trop. 36 (2A): 209-212.
- Guzmán, H.M. & D.R. Robertson. En preparación. Diet changes in the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Bloch & Schneider), and the recovery of eastern Pacific coral reefs.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, R.H. Richmond & P.W. Glynn. 1987. Efectos del fenómeno de "El Niño-Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes de la Isla del Caño, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 35:325-332.
- Hadfield, M.G. 1976. Molluscs associated with living tropical corals. Micronesica 12:133-148.
- Hiatt, R.W. & D.W. Strasburg. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Island. Ecol. Monogr. 30:65-127.
- Highsmith, R.C. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 46:177-196.
- Jackson, J.B.C. 1983. Biological determinants of present and past sessile animal distributions, p. 39-120 In M.J.S. Tevesz & P.L. McCall (eds.). Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. Plenum Publ. Corp.
- Kaufman, L.S. 1977. The three-spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. Proc. Third Int. Coral Reef Symp., Miami, 1:559-564.
- Ormond, R.F.G. & A.C. Campbell. 1974. Formation and breakdown of *Acanthaster planci* aggregations in the Red Sea. Proc. Second Int. Coral reefs Symp., Brisbane, 1:595-619.
- Ormond, R.F.G., S.H. Head, R.J. Moore, P.R. Rainbow & A.P. Saunders. 1973. Formation and breakdown of aggregations of the crown of thorns starfish, *Acanthaster planci* (L.). Nature 246:167-169.
- Pearson, R.G. & R. Endeane. 1969. A preliminary study of the coral predator *Acanthaster planci* (L.) (Asteroidea) on the Great Barrier Reef. Fish. Notes Dep. Harbours and Marine, Old. 3:27-55.
- Pianka, E.R. 1983. Evolutionary ecology. 3rd ed., Harper & Row Publishers, New York. 416 p.
- Porter, J.M. 1972. Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity. Amer. Nat. 106: 487-492.
- Randall, J.E. 1974. The effect of fishes on coral reefs. Proc. Second Int. Coral Reef Symp., Brisbane, 1: 159-166.
- Robertson, R. 1970. Review of the predators and parasites of stony corals, with special reference to symbiotic prosobranch gastropods. Pac. Sci. 24: 43-54.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:353-391.
- Wellington, G.M. 1980. Reversal of digestive interactions between Pacific reef corals: mediation by sweeper tentacles. Oecologia 47:340-343.
- Wellington, G.M. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panamá: control and facilitation by resident reef fishes. Ecol. Monogr. 52:223-241.