

## Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos\*

Jorge Cortés

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

(Rec. 12-XI-1990 Acep. 26-VI-1991)

**Abstract:** The coral reefs and coral communities in Golfo Dulce, southern Pacific Coast of Costa Rica, are described. The Inner Gulf reefs are characterized by a high topographic relief, low coral diversity and live coral coverage, and high dead coral coverage. The reefs can be zoned into: 1. A reef-flat zone, where dead *Pocillopora* and *Psammocora* are predominant, together with live and dead microatolls of *Porites lobata*. 2. A reef-edge zone, where there is a marked change in physiognomy, from a relatively horizontal reef-flat to an almost vertical reef-front. This is the zone with highest live coral coverage and is for the most part *Porites lobata*. 3. A reef-front, extending from 2 to 10 m depth, made up mainly of dead *Porites lobata*. The Outer Gulf reefs are characterized by a low topographic relief, high live coral coverage and diversity, and low dead coral coverage. A total of nine scleractinian species were found in Golfo Dulce. Most abundant are *Porites lobata*, *Psammocora stellata* and *Pocillopora damicornis*, which have also been present there throughout the Holocene. Twenty four fish species were observed in two reefs. Most of them are important for the artisanal fisheries of Golfo Dulce. Other species are important reef herbivores or corallivores. Internal coral bioerosion (chiefly boring bivalves: *Lithophaga*) is more important than external bioerosion.

Environmental conditions at Golfo Dulce were conducive to reef growth in the recent past but are now deteriorating as a result of increased sediment loads. Deforestation, pernicious agricultural practices and mining in the Golfo Dulce watershed must be brought under control and erosion reduced. If these were possible a program of reef rehabilitation by transplanting corals could be started to recover some of the reefs.

**Key words:** Corals, eastern Pacific, reef community, Golfo Dulce, Costa Rica, reef degradation.

El Pacífico Oriental había sido considerada una región sin un desarrollo de arrecifes coralinos importante (e.g. Stoddart 1969). Posteriormente se ha demostrado que existen muchas comunidades coralinas y arrecifes en la región (resumen en Glynn & Wellington 1983). En la costa pacífica de Costa Rica, el mayor desarrollo arrecifal se encuentra en la zona sur, Isla del Caño y Golfo Dulce (Fig. 1) (Cortés & Murillo 1985).

Algunos arrecifes coralinos de Golfo Dulce fueron descritos en forma sucinta por primera vez por Glynn *et al.* (1983). Posteriormente,

Cortés y Murillo (1985) describieron el deterioro ambiental del Golfo y su efecto sobre esos arrecifes. Finalmente, Cortés (1990) describió todos los arrecifes y comunidades coralinas de Golfo Dulce, incluyendo algunos que no habían sido visitados anteriormente. Las condiciones oceanográficas de Golfo Dulce se describen en Richards *et al.* (1971).

Aquí se presenta un resumen de los aspectos ecológicos más sobresalientes de los arrecifes coralinos de Golfo Dulce: distribución y estructura de los arrecifes, y especies de corales y otros organismos asociados a estos arrecifes. Al final se comenta sobre la destrucción de estos arrecifes y se indican algunas posibilidades de recuperación de las comunidades coralinas.

\* Contribución Número 156 del CIMAR.

## MATERIAL Y METODOS

**Distribución y estructura de los arrecifes coralinos:** Todos los arrecifes y comunidades coralinas de Golfo Dulce se visitaron entre febrero de 1985 y marzo de 1989. Dos arrecifes de la parte interna del golfo (Punta Islotes, Punta Bejuco) y dos en la parte externa (Punta El Bajo y Sándalo, Fig. 1), fueron estudiados en detalle, usando transectos de 10 m de largo por 2 m de ancho (para un total de 20 m<sup>2</sup> por transecto) siguiendo contornos de profundidad (método en Dodge *et al.* 1982).

**Peces:** Se realizaron observaciones de 10 minutos de las especies de peces presentes en 15 puntos fijos de un arrecife de la sección interna de Golfo Dulce (Punta Islotes) y en siete de un arrecife de la sección externa (Sándalo) (método en Bohnsack & Bannerot 1986).

**Bioerosionadores:** La densidad de bivalvos perforadores en colonias vivas y muertas del coral masivo *Porites lobata* Dana se determinó mediante conteos al azar con cuadrículas de 100 cm<sup>2</sup> (Guzmán 1988). El porcentaje de material removido por colonia de *Porites lobata* vivo, se determinó a partir de radiografías, mediante mediciones de las áreas ocupadas por cada especie de perforador (Hein & Risk 1975).

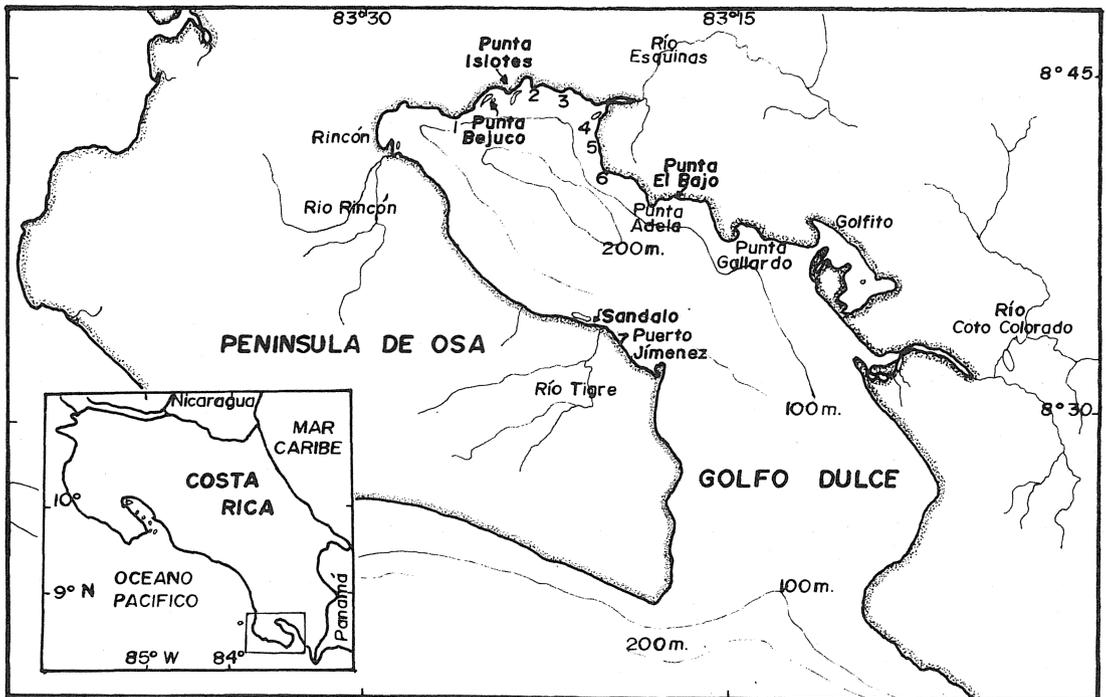


Fig. 1. Area con arrecife en Golfo Dulce 1. Punta Estrella, 2. Mogos, 3. Playitas, 4. Punta Saladero, 5. Punta Esquinas, 6. Punta Caño y 7. arrecife muerto al oeste de Puerto Jiménez.

## RESULTADOS Y DISCUSION

**Distribución y estructura de los arrecifes coralinos:** Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce son del tipo frangeante o de parches continentales, lo cual contrasta con la gran mayoría de los arrecifes del Pacífico Oriental que son insulares. Este es el primer trabajo en que se describe en detalle este tipo de arrecife continental.

Cortés (1990) divide los arrecifes de Golfo Dulce en dos regiones: el Golfo Interno que comprende la vertiente norte del Golfo entre Punta Adela y Rincón de Osa; y otra, el Golfo Externo que comprende el área de Punta El Bajo y de Sándalo hacia la boca del Golfo (Fig. 1). En Cortés (1990) se presentan todos los datos y análisis sobre los arrecifes de Golfo Dulce. A continuación se presenta un resumen de los resultados.

Los arrecifes del Golfo Interno, Punta Islotes y Punta Bejuco son muy similares y se caracterizan por tener un relieve topográfico significativo, hasta 12 m en Punta Islotes. Los arrecifes se pueden dividir en bajo arrecifal o plataforma, zona relativamente horizontal, de 0 a 1 m de profundidad, formado actualmente por colonias muertas de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) en posición vital y escombros de *P. damicornis* y *Psammocora stellata* Verrill.

Además, se encuentran microatolones vivos y muertos de *Porites lobata*. El borde arrecifal es una zona de transición entre el bajo, relativamente horizontal, y el frente, casi vertical, del arrecife. Esta es la zona con mayor porcentaje de coral vivo (8%) y consiste principalmente de *Porites lobata*. El frente arrecifal tiene una pendiente de 45° o más, y se extiende hasta el talud arrecifal a 10 o 12 m de profundidad, donde el coral predominante es *Porites lobata*.

Los arrecifes del Golfo Externo se caracterizan por tener un relieve topográfico bajo y un alto porcentaje de coral vivo. El arrecife de Punta El Bajo se encuentra en la vertiente norte del Golfo, cubre una área aproximada de 0.5 hectáreas y consiste de un núcleo central con casi 100% *Psammocora stellata* vivo, rodeado por colonias de *Porites lobata* y *P. stellata*. El arrecife de Sándalo se encuentra en la vertiente sur del Golfo y cubre un área aproximada de 5 hectáreas. Consiste de una zona cercana a la costa, somera 1-3 m, con poco coral vivo (12.2%) principalmente *Porites lobata*, y de una zona hacia el mar, 3-6 m de profundidad con un porcentaje alto de coral vivo (45.9%) constituido por *Porites lobata*, *Pocillopora damicornis*, *Pavona varians* Verrill y *Psammocora stellata*.

En el cuadro 1 se comparan los cuatro arrecifes estudiados en detalle. Tanto la cobertura de coral vivo como la diversidad de especies es

CUADRO 1

Comparación de los arrecifes coralinos en Golfo Dulce estudiados en detalle. n = número de transectos. Se da el porcentaje promedio y el error estándar.

	Golfo Interno		Golfo Externo	
	Punta Islote n = 22	Punta Bejuco n = 10	Punta El Bajo n = 5	Sándalo n = 10
Relieve topográfico	alto	alto	bajo	bajo
Area del arrecife (hectáreas)	12	15	0.5	5
Número de especies de corales	1	3	2	4
% coral vivo	1.7 ± 0.49	0.9 ± 0.33	45.9 ± 16.09	29.1 ± 6.40
% coral muerto	54.3 ± 24.62	50.9 ± 7.80	21.3 ± 7.06	54.8 ± 5.08
% arena/fragmentos	43.9 ± 24.71	48.1 ± 7.71	32.8 ± 14.87	16.1 ± 4.23
Diversidad (H')	0	0.273	0.464	0.822
Equitabilidad	0	0.248	0.669	0.593

CUADRO 2

Corales escleratinios encontrados en Golfo Dulce (nombres según Wells 1983). Símbolos de abundancia relativa: mf = muy frecuente (presente en más del 75% de las áreas visitadas), f = frecuente (presente en menos del 75% pero más del 25% de las áreas visitadas), y r = raro (presente en menos del 25% de las áreas visitadas).

Especie	Abundancia relativa
<i>Astrangia browni</i> Palmer	r
<i>Oulangia bradleyi</i> Verrill	r
<i>Pavona gigantea</i> Verrill	f
<i>Pavona varians</i> Verrill	f
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus)	mf
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne Edwards & Haime	r
<i>Porites lobata</i> Dana	mf
<i>Psammocora stellata</i> Verrill	mf
<i>Tubastrea coccinea</i> Lesson	r

significativamente mayor (ANOVA,  $F= 21.12$ ,  $p<0.05$ ) en los arrecifes del Golfo Externo que en los arrecifes del Golfo Interno, donde la cobertura de coral muerto y arena/escombros es mayor.

Además de los cuatro arrecifes descritos arriba, se observaron arrecifes y comunidades coralinas en otras zonas de Golfo Dulce (Fig. 1). Cinco arrecifes muertos se encontraron cerca de la boca del Río Esquinas y uno se encontró al lado este de la boca del Río Tigre.

En Punta Adela se encontró una comunidad pequeña de corales, con algunas colonias vivas de *Porites lobata*, por lo menos una colonia viva de *Pavona gigantea* Verrill y muchas colonias muertas de *P. lobata*, *P. damicornis* y *P. stellata*.

En Bajo La Viuda, frente a Punta Gallardo se encontraron en forma abundante dos corales, *Tubastrea coccinea* Lesson y *Pavona gigantea*, los cuales son raros o están ausentes en los otros arrecifes de Golfo Dulce.

**Especies de corales:** En Golfo Dulce se encontró un total de nueve especies de corales escleratinios (Cuadro 2). *Porites lobata*, *Pocillopora damicornis* y *Psammocora stellata* han estado presentes en el arrecife de Punta Islotes desde sus inicios hace unos 5,500 años (Cortés *et al.* en preparación). Son además, las principales especies formadoras de arrecifes actuales en el Pacífico Oriental (Glynn *et al.* 1972, 1982, Birkeland *et al.* 1975, Glynn &

Wellington 1983, Wells 1983, Cortés & Murillo 1985, Guzmán y Cortés 1989 y en preparación).

Los dos géneros principales del Pacífico Oriental, *Porites* y *Pocillopora*, han estado presentes desde el Eoceno y el Oligoceno, respectivamente (Colgan 1990), pero su presencia en los arrecifes actuales, al igual que otros corales, es probablemente un fenómeno reciente (Dana 1975, Glynn & Wellington 1983, Cortés 1986, Colgan 1990). Existe evidencia de que la mayoría de las especies de corales en el Pacífico Oriental fueron eliminadas después de la separación final del mar Caribe y el Océano Pacífico, por el surgimiento del Istmo Centroamericano, hace unos 3 millones de años (Dana 1975, Cortés 1986, Colgan 1990). La eliminación de especies de corales estuvo relacionada con uno o más de los siguientes fenómenos: enfriamiento de las aguas por la intensificación de fenómenos de surgencia ("upwelling") (Keigwin 1982); intensificación de la bioerosión por la eutroficación de las aguas (Hallock 1988); cambios en el nivel del mar durante las glaciaciones (Cortés 1986) e inicio de las perturbaciones térmicas por la presencia del fenómeno de El Niño (Colgan 1990). La mayoría de las especies presentes actualmente en el Pacífico Oriental probablemente llegaron por dispersión a larga distancia de larvas o por colonias adultas adheridas a objetos flotantes (Dana 1975, Glynn & Wellington 1983, Cortés 1986, Jokiel 1989, Richmond 1990).

**Organismos asociados:** Los organismos asociados a los arrecifes incluyen peces y bioerosionadores.

**PECES:** Se reconocieron 24 especies de peces (nombres según López & Bussing 1982) (Cuadro 3). Quince de ellas son de alguna importancia comercial desde el punto de vista de la pesca artesanal (A. Segura, com. pers. 1990). Destacan entre éstas, los jureles, pargos y roncadore. Otras especies son comercializadas ocasionalmente.

Muchas de las especies observadas tienen cierta influencia en los arrecifes coralinos. Están los géneros de herbívoros, e.g., *Acanthurus* y *Scarus*, que limitan el desarrollo de las algas que compiten con los corales. En Sándalo los *Acanthurus* fueron el grupo más abundante. Dos especies de balistidos, *Pseudobalistes naufragium* y *Sufflamen verres* se alimentan del bivalvo perforador

## CUADRO 3

*Lista de peces observados en los censos en Golfo Dulce y los nombres usados por los pescadores de la región*

<b>Holocentridae</b>	
1.	<i>Adioryx suborbitalis</i> (Gill) - pez ardilla.
<b>Serranidae</b>	
2.	<i>Diplectrum macropoma</i> (Günther) - mero.
<b>Carangidae</b>	
3.	<i>Caranx caballus</i> Günther - bonito
4.	<i>Caranx caninus</i> (Günther) - jurel ojón
5.	<i>Gnathanodon speciosus</i> (Forsskal) - come arena
<b>Lutjanidae</b>	
6.	<i>Hoplopagrus guntheri</i> Gill - pargo roquero
7.	<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters) - pargo cola amarilla
8.	<i>Lutjanus guttatus</i> (Steindachner) - pargo de la mancha
9.	<i>Lutjanus novemfasciatus</i> (Gill) - pargo negro
<b>Haemulidae</b>	
10.	<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill) - roncador
11.	<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert) - roncador
<b>Kyphosidae</b>	
12.	<i>Kyphosus elegans</i> (Peters) - chopas
<b>Chaetodontidae</b>	
13.	<i>Chaetodon humeralis</i> Günther - mariposa
<b>Pomacanthidae</b>	
14.	<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes - ángel
15.	<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Gill) - ángel
<b>Pomacentridae</b>	
16.	<i>Abudefduf troschelli</i> (Gill) - sargento
17.	<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler) - damisela café
<b>Labridae</b>	
18.	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill)
19.	<i>Thalassoma lutescens</i> (Lay & Bennett)
<b>Scaridae</b>	
20.	<i>Scarus ghobban</i> Forsskal - pez loro
<b>Acanthuridae</b>	
21.	<i>Acanthurus</i> sp. - cirujano
<b>Balistidae</b>	
22.	<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Jordan & Starks) - chancho
23.	<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks) - chancho
<b>Tetraodontidae</b>	
24.	<i>Sphoeroides</i> sp. - timboril

*Lithophaga*, para lo cual arrancan fragmentos de *Porites lobata*, como se ha observado en la Isla del Caño (Guzmán & Cortés 1989). La especie más abundante en Punta Islotes fue *Abudefduf troschelli*, que es un pomacéntrido omnívoro.

BIOEROSIONADORES: La especie de pez loro, *Scarus ghobban*, y tal vez el pez timboril, *Sphoeroides* sp., son importantes bioerosionadores externos. La mayoría de las colonias de *Porites lobata* y el sustrato calcáreo mostraban rastros de los mordiscos de peces.

Otras especies de bioerosionadores externos importantes en el Pacífico Oriental son los equinoideos (Glynn *et al.* 1979, Glynn 1988, Guzmán & Cortés en prensa), *Diadema mexicanum* (Agassiz) y *Eucidaris thouarsii* (Valenciennes), pero en Golfo Dulce no están presentes o lo están en densidades muy bajas.

En Golfo Dulce, al igual que en la Isla del Caño (Guzmán 1988, Guzmán & Cortés 1989) la bioerosión interna es más importante que la externa. En Golfo Dulce los principales bioerosionadores internos son los bivalvos perforadores del género *Lithophaga*, que estaban presentes en todas las colonias examinadas. Las densidades oscilaron entre 1 y 200 individuos/100 cm<sup>2</sup> y removieron un promedio de 23.4 ± 21.64% del esqueleto calcáreo de las colonias en que están presentes, en Punta Islotes y 6.3 ± 5.47% en Sándalo.

El segundo grupo más importante en porcentaje de material removido fueron las esponjas perforadoras, principalmente la especie *Cliona ensifera* (Rützler). Esta especie está presente en 95% de las colonias examinadas de Sándalo (remoción: 1.6 ± 1.47% del esqueleto calcáreo) y en 76% de las colonias de Punta Islotes (remoción: 1.9 ± 1.92%).

El crustáceo perforador *Upogebia rugosa* (Lockington) se encontró en 14% de las colonias analizadas de Sándalo (remoción: 0.6 + 0.35%) y en 33% de las colonias de Punta Islotes (remoción: 2.5 ± 2.22%). Este es el primer registro de esta especie al sur de Baja California (Williams 1986, A.B. Williams com. pers. 1990).

*Gastrochaena rugulosa*, apareció en densidades de 0 a 8 individuos/100 cm<sup>2</sup>. Estaba presente en 9.5% de las colonias de Sándalo (remoción: 0.7 ± 0.07%) y en 23% de las colonias de Punta Islotes (remoción entre 2.3 ± 2.81%).

Hutchings (1986) ha indicado en forma convincente que las tasas de bioerosión no son constantes a través del tiempo o entre arrecifes, como se había creído. Aquí se demuestra que hay una diferencia entre ambos arrecifes. En Punta Islotes la bioerosión es mayor que en Sándalo, tal vez por tres factores.

1. Mayor retención de las aguas en la parte interna del golfo, lo que tendría como consecuencia mayor retención de larvas de bioerosionadores allí (Quirós 1989, Cortés 1990). 2. Se ha observado que la bioerosión aumenta al remover la capa de tejido del coral (McCloskey

1970). En Punta Islote el porcentaje de coral muerto es mayor que en Sándalo. 3. Debido a la escorrentía, la concentración de nutrientes en la parte interna del golfo debe ser mayor que en Sándalo, lo que tiene como consecuencia una mayor productividad primaria, que redundaría en una mayor abundancia de bioerosionadores, ya que la mayoría son filtradores (Highsmith 1980).

**Recomendaciones para la restauración de los arrecifes:** Es urgente que se tomen medidas para reducir la deforestación en la cuenca, con el fin de disminuir la entrada de sedimentos. Si se logra una reducción en las tasas de sedimentación, se puede empezar un programa de restauración de los arrecifes mediante el trasplante de corales. Las dos principales especies de corales de Golfo Dulce han demostrado ser buenas candidatas para un programa así. *Porites lobata* se puede encontrar en muchos arrecifes formando colonias nuevas a partir de fragmentos producidos por balistidos al alimentarse de bivalvos perforadores (Guzmán 1988, Guzmán & Cortés 1989). La otra especie, *Pocillopora damicornis*, ha sido transplantada con éxito en la Isla del Caño (H.M. Guzmán com. pers. 1990). Estas dos especies forman y formaron los arrecifes coralinos de Golfo Dulce (Cortés 1990, Cortés *et al.* en preparación).

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se basa principalmente sobre la tesis para optar al grado de Doctor en la Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami (Miami, Florida, E.U.A.). Tanto la tesis como otras publicaciones relacionadas se beneficiaron enormemente por los comentarios de I.G. Macintyre, P.W. Glynn, R.N. Ginsburg, A.M. Szmant y P.K. Swart. Elsa De La O Campos levantó el texto. J.A. Vargas, R. Soto y tres revisores anónimos criticaron y mejoraron esta publicación.

Las investigaciones biológicas de los arrecifes coralinos de Golfo Dulce fueron posibles gracias al aporte económico de Smithsonian Institution (Scholarly Study Grant a I.G. Macintyre), U.S. National Science Foundation (Proyecto de P.W. Glynn OCE 8716726), Fulbright y la Universidad de Costa Rica (CI-MAR) (proyecto 808-88-567). Se agradece la colaboración en el campo de A. Segura y A. Romero.

## RESUMEN

Se describen todos los arrecifes y comunidades coralinas de Golfo Dulce. Cuatro arrecifes fueron estudiados en detalle usando transectos de 10 m de largo por 2 m de ancho (para un total de 20 m<sup>2</sup>). Los arrecifes de Golfo Dulce se pueden dividir en dos grupos: los del Golfo Interno y los del Golfo Externo.

Los arrecifes del Golfo Interno se caracterizan por un relieve topográfico pronunciado, baja diversidad y cobertura de coral vivo, y alta cobertura de coral muerto. Estos arrecifes presentan 3 zonas bien definidas: 1. Bajo arrecifal, donde *Pocillopora* y *Psammocora* muertas predominan, junto con microatolones vivos y muertos de *Porites lobata*. 2. Borde arrecifal, donde se da un cambio fisionómico marcado, de un bajo relativamente horizontal a un frente arrecifal casi vertical. Esta es la zona con el porcentaje de coral vivo más alto y es en su mayor parte *Porites lobata*. 3. Frente arrecifal, se extiende de 2 a 10 m de profundidad, y consiste principalmente de *Porites lobata* muerto.

Los arrecifes del Golfo Externo se caracterizan por un bajo relieve topográfico, una alta diversidad y cobertura de coral vivo, y una baja cobertura de coral muerto.

Un total de 9 especies de corales escleractinios se encontraron en Golfo Dulce. Las tres más abundantes son *Porites lobata*, *Psammocora stellata* y *Pocillopora damicornis*, que también han estado presente a través del Holoceno.

Veinte y cuatro especies de peces se censaron en dos arrecifes. La mayoría de las especies son de importancia para la pesca artesanal de Golfo Dulce. Otras especies son importantes herbívoros arrecifales o coralívoros.

La bioerosión interna en Golfo Dulce es más significativa que la bioerosión externa. Los principales bioerosionadores son los bivalvos perforadores del género *Lithophaga*.

Las condiciones ambientales en Golfo Dulce, en el pasado reciente, eran conducentes al crecimiento de arrecifes, pero están ahora deteriorándose como resultado de un aumento en la presencia de sedimentos terrígenos. La deforestación, prácticas agrícolas dañinas y minería en la región de Golfo Dulce deben controlarse y la erosión reducirse. Si es posible esto, se podría empezar un programa de restauración mediante trasplantes de corales, para tratar de recuperar algunos de los arrecifes.

## REFERENCIAS

- Birkeland, C., D.L. Meyer, J.P. Stemes & C.L. Buford. 1975. Subtidal communities of Malpelo Island. Smith. Contr. Zool. 176: 55-68.
- Bohnsack, J.A. & S.P. Bannerot. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA Technical Report NMFS 41, 15 p.
- Colgan, M.W. 1990. El Niño and the history of eastern Pacific reef building, p. 183-232. In P.W. Glynn (ed.). Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier, Amsterdam.
- Cortés, J. 1986. Biogeografía de corales hermatípicos: el istmo Centro Americano. Anal. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM 13: 355-374.
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. Atoll Res. Bull. 344:1-37.
- Cortés, J. & M.M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 33: 197-202.
- Dana, T.F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. Mar. Biol. 33:355-374.
- Dodge, R.E., A. Logan & A. Antonius. 1982. Quantitative reef assessment studies in Bermuda: a comparison of methods and preliminary results. Bull. Mar. Sci. 32: 745-760.
- Glynn, P.W. 1988. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. Galaxea 7: 129-160.
- Glynn, P.W. & G.M. Wellington. 1983. Corals and Coral Reefs of the Galápagos Island (With an annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos by J.W. Wells). University of California Press, Berkeley. 330 p.
- Glynn, P.W., E.M. Druffel & R.B. Dunbar. 1983. A dead Central America coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. J. Mar. Res. 41: 605-637.
- Glynn, P.W., H. von Prael & F. Gühl. 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 Betún 12: 185-214.
- Glynn, P.W., R.H. Stewart & J.E. McCosker. 1972. Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution and predators. Geol. Rundsh. 61: 483-519.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington & C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galápagos: limited by sea urchins. Science 203:47-49.

- Guzmán, H.M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 36(2A): 191-207.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1989. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 10:23-41.
- Hallock, P. 1988. The role of nutrient availability in bioerosion: consequences to carbonate build ups. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 53:275-291.
- Hein, F.J. & M.J. Risk. 1975. Bioerosion of coral heads: inner patch reefs, Florida Reef Tract. *Bull. Mar. Sci.* 25: 133-138.
- Highsmith, R.C. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46: 177-196.
- Hutchings, P.A. 1986. Biological destruction of coral reefs: A review. *Coral Reefs* 4: 239-252.
- Jokiel, P.L. 1989. Rafting of reef corals and other organisms at Kwajalein Atoll. *Mar. Biol.* 101:483-493.
- Keigwin, L.D., Jr. 1982. Isotopic paleoceanography of the Caribbean and east Pacific: role of Panama uplift in late Neogene time. *Science* 217:250-353.
- López, M.I. & W.A. Bussing. 1982. Lista provisional de los peces marinos de la costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 30:5-26.
- McCloskey, L.R. 1970. The dynamics of the community associated with a marine scleractinian coral. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 55:13-81.
- Quirós, G.E. 1989. Corrientes residuales Golfo Dulce. Informe Técnico, Sección Oceanografía, Universidad Nacional. 25 p.
- Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observation in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16:43-50.
- Richmond, R.H. 1990. The effects of the El Niño/Southern Oscillation on the dispersal of corals and other marine organisms, p. 127-140. *In* P.W. Glynn (ed.). *Global Ecological Consequences of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 44: 433-498.
- Wells, J.W. 1983. Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos, p. 213-295. *In* P.W. Glynn & G.M. Wellington (eds.). *Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands*. University of California Press, Berkeley.
- Williams, A.B. 1986. Mud shrimps, *Upogebia*, from the eastern Pacific (Thalassinidea: Upogebiidae). *San Diego Soc. Nat. Hist. Mem.* 14: 1-60.