

## REVISIONES DE BIOLOGIA TROPICAL

### Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: Revisión y perspectivas

Héctor M. Guzmán<sup>1</sup> y Jorge Cortés<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, Panamá.

<sup>2</sup> Escuela de Biología y Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

(Rec. 18-II-1993. Acep. 10-VIII-1993)

**Abstract:** This work reviews and summarizes published studies on: regional climate and hydrography, origin, Holocene history, growth, reproduction, synecology, natural and anthropogenic disturbances, recovery, recolonization, management and conservation of coral reefs in the tropical Eastern Pacific. Research fields which deserve immediate attention are: 1) taxonomy of scleractinian corals and other invertebrates; 2) dynamics of corals and associated organisms (reproduction, competition, predation, symbiosis, growth and diseases); 3) local and regional physical oceanography of coastal areas for the development of models on dispersion of organisms and pollutants; 4) an inventory as a basis for a regional management plan; 5) evaluation of ongoing environmental impacts (natural and anthropogenic); and 6) methods to diagnose the economical value of reef resources.

**Key words:** Eastern Pacific, coral reefs, corals, review paper.

Hasta hace poco tiempo, la costa occidental de América era considerada poco propicia para la formación de arrecifes coralinos (Rosenblatt 1963, Stoddart 1969). No es sino a comienzos de la década de los setenta, con el aumento en las exploraciones en comunidades coralinas, cuando se demuestra la presencia de verdaderos arrecifes coralinos en la región. Los estudios sobre taxonomía de corales y arrecifes, antes de los años setentas, se concentraron en las islas oceánicas de la región (Galápagos e Isla del Coco: Durham y Barnard 1952 [esa monografía contiene un resumen de trabajos más antiguos], Durham 1966; Clipperton: Sachet 1962) y en el Mar de Cortez (Squires 1959). Estudios más recientes han cubierto casi todo el Pacífico Oriental: México (Dana y Wolfson 1970, Greenfield *et al.* 1970, Brusca y Thomson 1977, Wilson 1988, 1990, Reyes-Bonilla 1990, 1993a, b, Robinson & Thomson 1992), El Salvador (Gierloff-Emden 1976, Orellana 1985), Costa Rica (Bakus 1975, Glynn *et al.*

1983, Cortés y Murillo 1985, Guzmán y Cortés 1989a, 1992, Cortés 1990a, b, 1991, 1992), Panamá (Glynn *et al.* 1972, Glynn y Stewart 1973, Glynn 1976, 1977, Guzmán *et al.* 1991), Colombia (Birkeland *et al.* 1975, Prahll *et al.* 1979, Glynn *et al.* 1982, Cantera 1983, Prahll y Erhardt 1985, Prahll 1986a, Vargas-Angel 1989, en prep., López-Giraldo 1992), y Ecuador (Glynn y Wellington 1983).

La costa del Pacífico americano ha sido subdividida en seis provincias biogeográficas (Brusca y Wallerstein 1979), que abarcan tanto regiones subtropicales como tropicales, a saber: Provincia Californiana, Corteziana, Mexicana, Panámica, Galapaguense y Peruano-Chilena (Fig. 1). Las provincias de principal interés en esta revisión son la Panámica y la Galapaguense (Fig. 1); no mencionaremos aquí las características de las demás, aunque en todas estas provincias, con la excepción de la Peruano-Chilena, se ha encontrado arrecifes o comunidades coralinas.

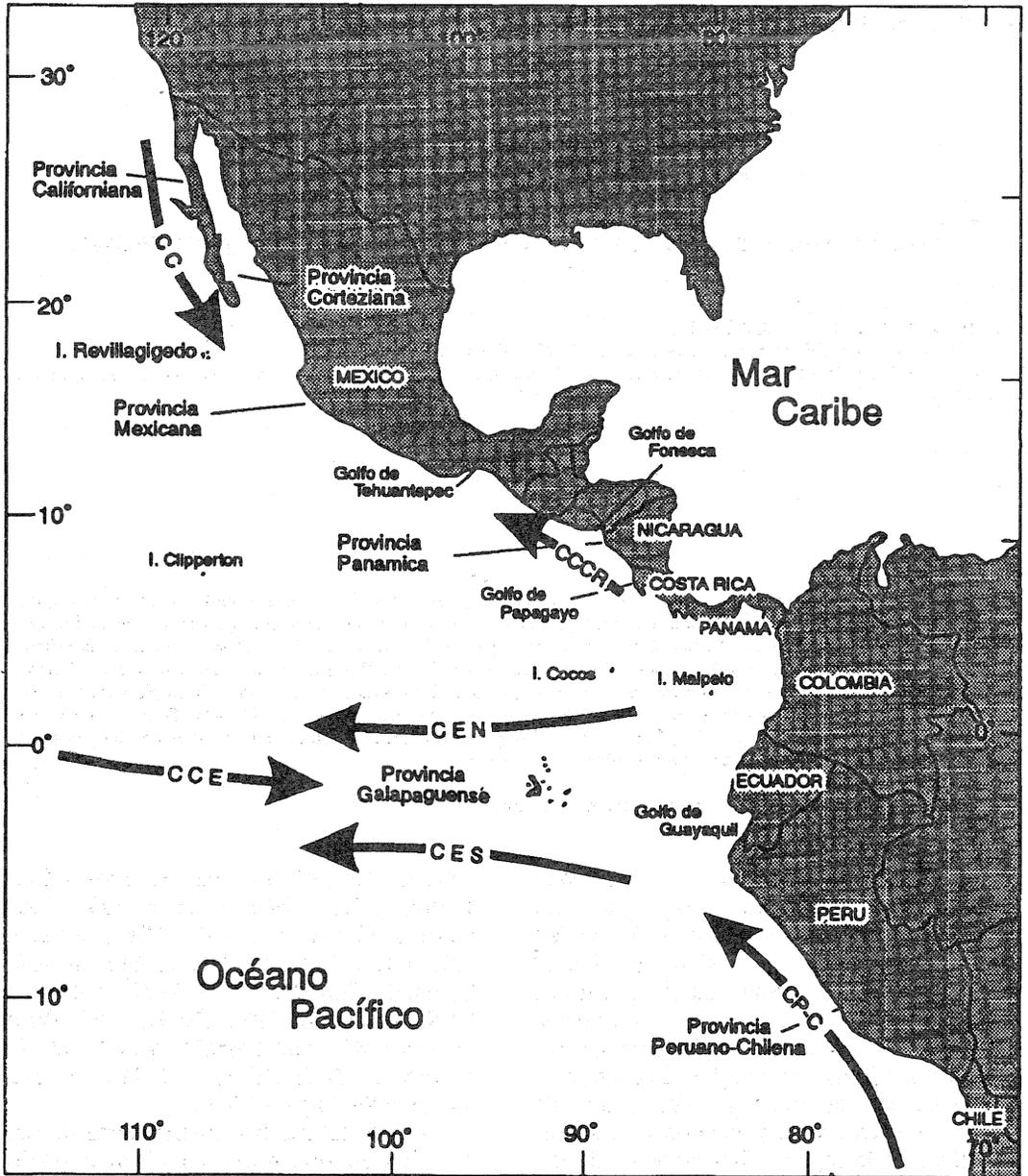


Fig. 1. Pacífico Oriental, con indicación de las provincias biogeográficas y principales corrientes superficiales.

Generalmente se reconoce como Provincia Panámica a la región continental comprendida entre el Golfo de Tehuantepec, México (16°N) y el Golfo de Guayaquil, Ecuador (3°S). En esta provincia se incluyen las islas oceánicas de Clipperton, Cocos y Malpelo. Esta provincia contiene la mayor diversidad de especies tropi-

cales del Pacífico de América. Desde el límite norte de esta provincia, donde se encuentra una zona de afloramiento importante (Golfo de Tehuantepec: Blackburn 1966, Glynn *et al.* 1983), en dirección sureste hasta el Golfo de Fonseca, Honduras, no existen arrecifes -- con la excepción de pequeños arrecifes en Los

Cóbanos, El Salvador (Orellana 1985) -- debido a que esta área consiste de playas arenosas y lagunas costeras, que no son apropiadas para su desarrollo (Springer 1958, citado en Glynn y Wellington 1983). La zona costera comprendida entre el Golfo de Fonseca y la parte central de Costa Rica contiene corales pero no arrecifes, debido al afloramiento de Papagayo (McCreary *et al.* 1989) y a la presencia de estuarios (Cortés y Murillo 1985).

Desde Costa Rica hasta Ecuador se conocen gran cantidad de arrecifes: en Costa Rica se ha descrito la distribución de éstos, desde el Golfo de Papagayo hasta Golfo Dulce; se incluye además la Isla del Caño (Glynn *et al.* 1983, Cortés y Murillo 1985, Guzmán y Cortés 1989a, Cortés 1990b, 1992). En Panamá los arrecifes mejor desarrollados se encuentran en las islas Secas y Contreras y en la Isla de Coiba, Golfo de Chiriquí, que es un área donde no se dan afloramientos, y en el Archipiélago de las Perlas, Golfo de Panamá, área de afloramientos (Glynn *et al.* 1972, Glynn 1977, Guzmán *et al.* 1991). En Colombia, únicamente se han encontrado o se tienen informes de arrecifes en la Isla Gorgona y en la Ensenada de Utría, situada lo suficientemente lejos al norte y al este del continente, como para no ser influenciada por la corriente fría del Perú o por el afloramiento del Golfo de Panamá (Prahl *et al.* 1979, Glynn *et al.* 1982, Prahl 1986a, Vargas-Angel 1989, en prep.). Se sabe de otros arrecifes al norte de la Ensenada de Utría pero éstos no se han descrito todavía. Finalmente, en el Ecuador existe un pequeño arrecife continental, en Machalilla (1° 28' S), que sería el arrecife más meridional que se conoce, ya que hacia el sur el crecimiento de coral es restringido por la isoterma superficial localizada en Cabo Blanco, Perú (Glynn y Wellington 1983).

Los demás arrecifes perteneciente a la provincia Panámica, están en islas oceánicas, y presentan un estado de desarrollo comparable con los continentales, a pesar de encontrarse en condiciones oceanográficas muy distintas a los ya mencionados, *e.g.* Isla del Coco, Costa Rica (Bakus 1975, Guzmán y Cortés 1992); Isla Malpelo, Colombia (Birkeland *et al.* 1975). La otra provincia biogeográfica con arrecifes coralinos en el Pacífico Oriental es la Provincia Galapaguense, que incluye las Islas Galápagos (Glynn y Wellington 1983).

No obstante el esfuerzo realizado durante la última década por conocer con más detalle la ecología de estos arrecifes y su posible recuperación de perturbaciones naturales, todavía existen, en algunos países de la región, muchos arrecifes cuyo estado actual es desconocido, o que no han sido descritos. Con base en los trabajos recientes, se ha llegado a la conclusión de que los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental son: a) pequeños en tamaño (unas hectáreas), b) de distribución discontinua, c) baja diversidad de especies y, d) en áreas afectadas por afloramientos y cercanas a desembocaduras de ríos presentan un desarrollo y crecimiento pobres (Glynn y Wellington 1983). Los arrecifes de la región son principalmente construidos por el coral ramificado *Pocillopora damicornis* (Panamá y Colombia: Glynn *et al.* 1972, Prahl *et al.* 1979) o por el coral masivo *Porites lobata* (Galápagos y Costa Rica: Glynn y Wellington 1983, Cortés y Murillo 1985). La zonación de corales es similar en toda la región, independientemente de la especie dominante. En zonas someras (< 5 m) generalmente predominan los *Pocillopora* y en zonas profundas (> 5m) los corales masivos.

El presente trabajo tiene dos objetivos: 1) presentar una revisión de lo que se conoce hasta el momento sobre la biología, ecología y geología de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental, a fin de aclarar y orientar nuevas perspectivas de investigación en la región. 2) Estimular a los investigadores del Pacífico Oriental a presentar los resultados inéditos e información sobre los arrecifes que no han sido descritos hasta la fecha, de forma tal que incrementemos el conocimiento de las áreas arrecifales de la región y conozcamos el estado actual de esos arrecifes.

## CLIMA E HIDROGRAFIA REGIONAL

Por lo general, en la región del Pacífico Oriental tropical se conocen dos estaciones: la seca (con garúas en Galápagos y Ecuador continental) y la lluviosa. Esta última es la más larga ya que se inicia a mediados de mayo y finaliza en noviembre (Gramzow y Henry 1971), con un máximo en setiembre y octubre (Coen 1983). La precipitación disminuye durante los meses de julio y agosto (Peterson 1960, Bennett 1966a). El clima de la región

fluenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Arx 1962). Normalmente la ZCIT se desplaza hacia el sur a inicios del año y hacia el norte a mediados; además, la presión del aire en el nivel del mar es más alta hacia el norte y más baja hacia el sur, en cualquier punto de la ZCIT. En general, la presión alta corresponde a una baja precipitación y a un aumento en la velocidad de los vientos, principalmente del norte y noreste (Bennett 1966a).

El sistema de corrientes del Pacífico de América está influenciado estacionalmente por la Contracorriente Ecuatorial (CCE), la Corriente Ecuatorial del Norte (CEN), la Corriente Costanera de Costa Rica (CCCR), y por cierta acción intermedia de la Corriente Ecuatorial del Sur (CES) y de la Corriente de California (CC) (Fig. 1). Los cambios en la pauta de la circulación están claramente relacionados con las variaciones en la intensidad y localización del sistema principal de vientos. La primera pauta típica aparece de agosto a diciembre; la CCE se desarrolla totalmente y la CES es muy fuerte, sobre todo al norte del Ecuador. La segunda pauta se desarrolla de febrero a abril, cuando la ZCIT se encuentra en una posición más meridional, cerca de los 3°N; en este período, la CC es muy fuerte y penetra al sur y suple así la mayor parte del agua a la CEN. La CCE se ausenta durante este período (Wyrski 1965, Dana 1975). La tercera y última pauta se da de mayo a julio, cuando la CCE se forma de nuevo y la CC sigue fuerte. Durante este período, la ZCIT está de nuevo cerca de los 10°N permitiendo así el desarrollo de la CCE. La mayor parte del agua de la CCE se dirige al norte y penetra la CCCR, mientras que la CC no penetra mucho hacia el sur (Wyrski 1965). Por lo tanto, se tiene que durante junio y julio, la CCCR se mantiene paralela a las costas de Centroamérica, mientras que en agosto el eje de la corriente cambia al alejarse de la costa a la altura de México. Ese patrón prevalece hasta diciembre, cuando la CCCR se introduce en la CEN. De enero a marzo, la corriente se mueve directamente al oeste, entre los 9° y los 12°N, después de abandonar las costas de Costa Rica (Wyrski 1965).

La salinidad superficial de las aguas del Pacífico Oriental Tropical es máxima entre marzo-abril, cuando es superior a 34‰, mínima entre octubre-noviembre, cuando es inferior a 28‰. Un máximo secundario de salinidad

se da en agosto. Estos valores están fuertemente relacionados con la precipitación en la región (Bennett 1966a, b). En general, el área de la Ensenada de Panamá (Panamá Bight) y el sur de América Central, tienen baja salinidad durante los últimos meses de cada año (Bennett 1966b).

Las aguas del Pacífico Oriental, y en especial las de la costa del Perú, se ven anualmente afectadas por la corriente cálida conocida como "El Niño", debido al debilitamiento de los vientos del sureste a finales de cada año. Cada cierto tiempo, este fenómeno de calentamiento de las aguas superficiales se hace más pronunciado y resulta en un catastrófico desequilibrio de los ecosistemas marinos de toda la región (Glynn 1990, Grigg y Hey 1992). Esta fluctuación oceánica y atmosférica es conocida actualmente como El Niño-Oscilación Sureña (ENSO) (Rasmusson 1985, Cane 1986). Básicamente, el fenómeno se presenta cuando ocurre un debilitamiento de los vientos del este en el Ecuador, acompañado de un relajamiento en el gradiente de presión este-oeste (Bjerkness 1969), que trae como consecuencia un fuerte flujo de aguas tropicales cálidas desde el oeste hacia el este por medio de la Contracorriente Ecuatorial del Norte (Wyrski *et al.* 1976, Grigg y Hey 1992).

#### ORIGEN Y DIVERSIDAD DE LOS CORALES

Actualmente, existe una gran controversia sobre el origen de los corales del Pacífico Oriental. Dos teorías opuestas intentan explicar el proceso: a) Dispersión de larvas a larga distancia (Dana 1975, Richmond 1987a, b, 1990a, b, Guzmán 1988a), la cual manifiesta que las comunidades actuales son modernas y provienen del transporte de larvas del Pacífico Central, ocurriendo luego de las extinciones posteriores a la formación del istmo Centroamericano, y b) Vicarismo (McCoy y Heck 1976, Heck y McCoy 1978, Prah 1986b, 1988), que explica la formación de comunidades coralinas como remanentes de una biota Pan-Tética ampliamente distribuida, que ha sido modificada por eventos tectónicos, especiaciones, y extinciones. La primera hipótesis asume una distribución de especies a través de largas distancias y en cortos períodos de tiempo, y

la segunda hipótesis, cortas distancias durante largos períodos de tiempo (Glynn y Wellington 1983).

Durante el Plioceno desaparece toda conexión entre el Caribe y el Pacífico (Coates *et al.* 1992), y se dividen los océanos en dos grandes provincias coralinas: Caribe-Atlántico e Indo-Pacífico (Wells 1956). Esto resultó en una alta diversidad de corales en el Indo-Pacífico (90 géneros) y una diversidad reducida en el Caribe (26 géneros), debido quizás al aislamiento entre ambas regiones y a las extinciones que ocurrirían durante el Mioceno (Newell 1971, Stehli y Wells 1971); posteriormente, durante el Pleistoceno, comenzó a originarse las aunas del Pacífico de América. (Dana 1975, Cortés 1986). Durante el período comprendido entre el Plioceno Superior y el Pleistoceno, las regiones tropicales de América fueron afectadas por varias glaciaciones. Los cambios en la temperatura y nivel del mar (Stanley y Campbell 1981), causaron la extinción de 18 géneros del Pacífico Oriental, lo que trajo como consecuencia una reducción en la afinidad (del 89% al 72%) entre el Atlántico y esta región, pero a la vez, se aumentó al doble la afinidad entre las especies de coral del Indo-Pacífico Occidental y del Pacífico Oriental (del 39% al 78%). Del registro fósil, aunque difuso e incompleto, se puede inferir algo sobre la dispersión oeste-este; por ejemplo, la aparición de los géneros *Fungia* (*Cycloseris*) y *Gardineroseris* se dio en el Indo-Pacífico durante el Mioceno y más tarde en el Pacífico Oriental (Wells 1954). Recientemente, se informó de la presencia de *Acropora valida* en la región (Prahly y Mejía 1985).

La discusión anterior sugiere que la fauna del Pacífico Oriental derivó del Pacífico Occidental (Glynn y Wellington 1983). Un examen de los géneros contemporáneos del Pacífico Oriental muestra una gran afinidad (100%) con los del Indo-Pacífico Occidental y una débil afinidad con los del Atlántico Occidental (17%); aunque los centros de origen están separados entre sí por miles de kilómetros en el primer caso, y por menos de cien kilómetros -a través del Istmo de Panamá- en el segundo caso (Glynn 1972, Porter 1972).

¿Cómo explicar la dispersión de larvas a través del Pacífico? La posibilidad de dispersión se atribuye a las corrientes contraecuatoriales, principalmente a la del norte (Dana 1975).

Asimismo, es posible que un transporte de larvas del Pacífico Central ocurra durante los episodios de El Niño-Oscilación Sureña (Dana 1975, Glynn y Wellington 1983, Richmond 1990a, Grigg y Hey 1992), debido al movimiento de masas de agua en dirección oeste-este característico de estos eventos (Quinn 1974, Rasmussen 1985).

Existe evidencia que indica que la larva de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) puede permanecer sin fijarse al sustrato por más de 212 días (Harrigan 1972), y en ciertos casos puede posponer su asentamiento si no consigue un sustrato adecuado, detener su metamorfosis, o presentar una metamorfosis reversible si las condiciones después del asentamiento cambian (Richmond 1985a). Finalmente, la larva de *P. damicornis* tiene una gran capacidad para sobrevivir por mucho tiempo ya que, en términos energéticos, contiene suficientes reservas de grasa, y un 13-27% del carbono fijado por las zooxantelas es transferido a la larva (Richmond 1981, 1987a).

Otra hipótesis a favor de la dispersión es la posibilidad de que colonias adultas y reproductivas sean transportadas en materiales flotantes (*e.g.*, piedra pómez, maderas, boyas) a la deriva, del Pacífico Central al Pacífico Oriental (Jokiel 1990a). Todo parece indicar que este mecanismo de dispersión, subestimado hasta el presente, podría ser importante en la distribución de corales en todo el Pacífico (Jokiel 1990b).

Existen múltiples evidencias que contribuyen a dar un mayor peso a la hipótesis de dispersión y a debilitar la del vicarismo (ver Prahly 1988 para una opinión contraria). Una tercera alternativa para explicar el orden de la fauna coralina del Pacífico Oriental sería utilizando ambas teorías, pero habría que estudiar más a fondo las afinidades genéticas entre especies comunes, el registro fósil en el continente, y demostrar la habilidad de asentamiento y sobrevivencia de las larvas (Glynn y Wellington 1983).

Hasta el momento, en la región del Pacífico Oriental, se conocen 25 especies de corales zooxantelados y tres de hidrocorales (Cuadro 1). Esta diversidad es baja si se compara con la de otras regiones (75 en el Caribe: Wells 1973, 350 en Australia: Veron 1985), debido al aislamiento del Pacífico Oriental (Grigg y Hey 1992). Recientemente, Weerdt y Glynn (1991)

CUADRO 1

## Corales escleractineos hermatípicos del Pacífico Oriental

Especie	Localidad
<i>Acropora valida</i> Dana	COL
<i>Fungia (Cycloseris) curvata</i> (Verrill)	TOD
<i>Fungia (Cycloseris) distorta</i> Michelin	CR, ECU
<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana)	TOD
<i>Leptoseris papyracea</i> (Dana)	TOD
<i>Leptoseris</i> sp.	CR
<i>Millepora boschmai</i> Weerdt & Glynn	PAN
<i>Millepora intricata</i> Milne Edwards	PAN
<i>Millepora platyphylla</i> Hemprich & Ehrenberg	PAN
<i>Pavona clavus</i> Dana	TOD
<i>Pavona frondifera</i> (Lamarck)	CR, PAN
<i>Pavona gigantea</i> Verrill	TOD
<i>Pavona maldivensis</i> (Gardiner)	CR, ECU
<i>Pavona varians</i> Verrill	TOD
<i>Pavona</i> sp.	CR
<i>Pocillopora capitata</i> Verrill	TOD
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus)	TOD
<i>Pocillopora elegans</i> Dana	TOD
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne Edwards & Haimé	CR, PAN, COL
<i>Pocillopora meandrina</i> Dana	CR, PAN
<i>Porites lobata</i> Dana	TOD
<i>Porites panamensis</i> (Verrill)	CR, PAN, COL
<i>Porites (Synarea) rus</i> (Forskål)	CR
<i>Psammocora brighami</i> Vaughan	ECU
<i>Psammocora obtusangulata</i> (Lamarck)	CR, PAN, COL
<i>Psammocora stellata</i> Verrill	TOD
<i>Psammocora superficialis</i> Gardiner	TOD
<i>Siderastrea</i> sp. nov.	PAN

CR = Costa Rica; PAN = Panamá; COL = Colombia; ECU = Ecuador (Galápagos); TOD = Todas las localidades mencionadas anteriormente

Referencias: Durham y Barnard 1952, Durham 1966, Glynn *et al.* 1972, Dinesen 1980, Glynn y Wellington 1983, Prahly Erhardt 1985, Cortés y Murillo 1985, Guzmán y Cortés 1989a, 1992, Hoeksema 1989, Weerdt y Glynn 1991, S.D. Cairns, J.E.N. Veron y J.W. Wells com. pers.

informan de una nueva especie de *Millepora*, endémica de Panamá y uno de nosotros (HMG) ha encontrado una especie de *Siderastrea*, en la Bahía de Panamá, que probablemente sea nueva (A.F. Budd, com. pers. 1992); siendo este el primer informe de este género en arrecifes actuales del Océano Pacífico. Es posible que nuevas especies sean encontradas si se revisa la taxonomía de los corales de la región. Por ejemplo, los corales *Pavona* y *Psammocora*, abundantes en la región, tienen una gran cantidad de formas distintas. Ahora reconocemos otra especie de *Pavona*, *P. maldivensis*, que había sido confundida anteriormente con *P. gigantea*. Se sospecha que *Pavona varians* es realmente tres especies, y dentro del grupo del género *Psammocora* podría existir otra especie.

El grupo de los pocilloporidos es otro caso digno de estudio. En general, se ha sugerido que la gran variedad de "ecoformas" del coral *Pocillopora* -dentro de lo que se asume es una misma especie- es producto de su adaptación al ambiente (distribución en los arrecifes) o de influencias ejercidas por otros animales (depredación, formación de agallas) (Glynn y Wellington 1983, Cantera *et al.* 1989, Prahly Estupiñán 1990); sin embargo, la posibilidad de que sean especies diferentes no se puede descartar. Un caso similar ocurrió en el Caribe, donde la especie de coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander 1786), la más estudiada de toda la región, resultó ser tres especies (Knowlton *et al.* 1992).

En los arrecifes del Pacífico Oriental los índices de diversidad de corales son bajos, y Glynn (1976) lo atribuye a exposición de las zonas someras en mareas bajas, y a factores biológicos (competencia, depredación y bioerosión). Wellington (1980), por su parte, lo explica con base en el mecanismo potencial que tiene la digestión extracelentérica para mantener una alta diversidad de corales. El demostró que los arrecifes del Pacífico Oriental presentan una baja diversidad debido a que el mecanismo inicial se invierte en pocas semanas, y en consecuencia las especies de crecimiento rápido monopolizan el sustrato.

## ESPESOR DE LOS ARRECIFES E HISTORIA HOLOCENICA

El crecimiento de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental está influenciado por varios factores abióticos, como son la baja temperatura en áreas de afloramiento, la termoclina superficial permanente -que limita el crecimiento a aguas someras (Glynn y Stewart 1973, Dana 1975)-, y menos frecuentemente, por el fenómeno de El Niño (Colgan 1990, Glynn y Colgan 1992). En la actualidad, el crecimiento de arrecifes continentales se ha visto afectado por perturbaciones antropogénicas como la contaminación y la sedimentación (Glynn *et al.* 1984, Vargas-Angel 1989, Cortés 1991).

Para determinar el crecimiento vertical de un arrecife hay que medir su espesor. Existen muchas formas para determinar el espesor de un arrecife, desde técnicas muy sofisticadas (perforaciones con taladros hidráulicos:

1975), hasta otras sencillas pero de gran utilidad (e.g., penetración de la estructura arrecifal con una varilla o tubo: Glynn y Macintyre 1977). Al penetrar un arrecife, se puede medir su espesor y a la vez obtener muestras para dataciones; así, es posible calcular su edad, dilucidar su estructura interna, determinar su tasa de crecimiento e inclusive detectar la ausencia o presencia de otros organismos arrecifales (Glynn y Macintyre 1977, Glynn 1985a, Cortés 1990a).

La técnica más sencilla consiste en obtener muestras de la base de las colonias grandes. De esta forma se han obtenido muestras en las islas del Caño y Coco, Costa Rica (Macintyre *et al.* 1992, Guzmán *et al.* en revisión) y en las Islas Galápagos (Macintyre *et al.* 1992). Otra técnica consiste en introducir manualmente en la estructura arrecifal un tubo de acero galvanizado, hasta que éste toque arena, coral masivo o el basamento rocoso, y de esa forma, medir el espesor. Esta técnica se ha aplicado en diversos arrecifes de la región: Panamá (Glynn y Macintyre 1977), Isla Gorgona, Colombia (Glynn *et al.* 1982), diversos arrecifes de la costa de Costa Rica (Glynn *et al.* 1983, Guzmán 1986, Guzmán *et al.* en revisión), y Galápagos, Ecuador (Glynn y Wellington 1983). También, utilizando un taladro hidráulico, se han perforado arrecifes en Panamá (Glynn y Macintyre 1977), Costa Rica (Cortés 1991, Macintyre *et al.* 1992), y Galápagos (Macintyre *et al.* 1992).

Gracias a los trabajos antes mencionados, se conoce el espesor de ciertos arrecifes de la región (Cuadro 2). Hasta el momento, para los

arrecifes coralinos del Pacífico Oriental, se han obtenido edades que van desde 200 a 5 600 años, y espesores desde 0.2 a 13.4 m. Las edades y espesores máximos se obtuvieron en el Golfo de Chiriquí, Panamá (Glynn y Macintyre 1977).

Macintyre *et al.* (1992) proponen que en el Pacífico Oriental se forman dos grupos de arrecifes. Por un lado, están los expuestos a extremos de temperatura -altas por El Niño o bajas por afloramiento-, donde las interrupciones en el crecimiento son comunes. Estos arrecifes son de espesores y edades mínimas. El otro tipo lo constituyen arrecifes protegidos de los extremos de temperatura, y muestran crecimientos continuos durante largos periodos de tiempo, lo que resulta en espesores de más de 6 m. Ejemplos de estos dos tipos de arrecifes han sido estudiados en Costa Rica. Los arrecifes de la Isla del Caño, ambiente expuesto, tienen como máximo 3.8 m de espesor y 2 000 años de edad (Guzmán 1986, Macintyre *et al.* 1992, Guzmán *et al.* en revisión). El arrecife de Punta Islotes, Golfo Dulce, ambiente protegido, tiene un espesor de hasta 9 m y una edad de 5 500 años (Cortés 1990a, Cortés *et al.* 1993).

El crecimiento Holocénico del arrecife en Punta Islotes se estudió en detalle y se pudieron reconocer cuatro etapas de desarrollo (Cortés 1990a, 1991, Cortés *et al.* 1993). Una primera etapa de asentamiento de *Pocillopora* sobre un sustrato basáltico en aguas someras, seguido por una etapa larga de crecimiento lento, durante la cual se define la morfología del arrecife. Viene luego un período de crecimiento acelerado que dura aproximadamente 1000 años y en

CUADRO 2

*Espesor de las estructuras arrecifales de varias localidades del Pacífico Oriental. Se da el promedio y el ámbito*

Localidad	Espesor (m)	Referencias
Costa Rica		
Guanacaste	1.6 (0.6-3.0) <sup>1</sup>	Glynn <i>et al.</i> 1983
Isla del Caño	1.0 (0.2-2.35) <sup>1</sup>	Guzmán 1986
Golfo Dulce	6.3 (2.5-9.0) <sup>2</sup>	Cortés 1990a
Panamá		
Golfo de Chiriquí	8.3 (4.3-13.4) <sup>1</sup> 7.8 (2.4-12.0) <sup>2</sup>	Glynn & Macintyre 1977
Golfo de Panamá	4.1 (1.8-6.1) <sup>1</sup> 5.6 <sup>2</sup>	Glynn & Macintyre 1977
Colombia		
Isla Gorgona	4.8 (1.9-8.3) <sup>1</sup>	Glynn <i>et al.</i> 1982
Ecuador		
Galápagos	1.0 (0.8-1.2) <sup>1</sup>	Glynn & Wellington 1983

<sup>1</sup> Espesor determinado penetrando la estructura arrecifal con una varilla o tubo (método en Glynn y Macintyre 1977).

<sup>2</sup> Espesor determinado mediante perforación con taladro hidráulico (método en Macintyre 1975).

el que se da la mayor parte de la acumulación de la estructura arrecifal. Finalmente, en los últimos 500 años, ocurre un decaimiento en el crecimiento del arrecife, proceso que se asocia a un deterioro de las condiciones ambientales del Golfo, y que culmina en el presente, con la muerte casi total del arrecife causada por la sedimentación de origen terrestre.

### CRECIMIENTO DE LOS CORALES

La existencia de arrecifes coralinos es el resultado de la alta tasa de crecimiento y de acumulación de los corales. Mediciones del crecimiento de los corales nos pueden dar indicios sobre el estado de salud de un arrecife.

El crecimiento de los corales se ha relacionado con diversos factores, físicos y biológicos (Glynn 1976, 1977, Glynn y Wellington 1983, Guzmán y Cortés 1989b). Entre los factores físicos que más influyen en el crecimiento de los corales están la exposición al aire de corales someros, la temperatura del agua y la nubosidad. El factor biótico que más influencia tiene sobre el crecimiento de los corales es el efecto de los coralívoros (Glynn 1976, 1977, Glynn y Wellington 1983, Wellington y Glynn 1983, Guzmán y Cortés 1989b).

Todos estos factores, tanto bióticos como abióticos, o combinaciones de ambos, afectan el crecimiento de corales de forma variable en la región. Esta variación se debe a que las condiciones locales del clima y latitud son diferentes, lo que afecta también a las especies asociadas y a su abundancia en cada arrecife. De manera que grado de desarrollo, zonación vertical y presencia de coralívoros no son similares en los diferentes arrecifes de la región.

La esclerocronología es uno de los métodos más empleados para medir el crecimiento de corales, por su eficacia y por proporcionar información sobre largos periodos de tiempo, año tras año (Buddemeier 1974, Buddemeier y Kinzie 1976). Es generalmente empleada para el estudio del crecimiento de colonias masivas, ya que las bandas de diferentes densidades que depositan se pueden interpretar como resultado de los cambios estacionales a través del año (Highsmith 1979, Dodge 1980, Wellington y Glynn 1983). La técnica consiste en cortar los especímenes de corales masivos a lo largo del eje principal de crecimiento, y obtener así una

lámina con un grosor que oscila entre 5-8mm, dependiendo de la especie de coral. A esta lámina se le hacen radiografías (ver Dodge 1980) y positivos de contacto, los cuales permitirán, posteriormente, realizar las mediciones de las bandas de crecimiento anual. El crecimiento de corales ramificados se puede determinar tñendo los especímenes con rojo de Alizarina, y midiendo el crecimiento lineal después de un período determinado; o se puede determinar mediante mediciones periódicas a partir de una marca (e.g., un alambre amarrado a una ramificación).

Actualmente se está empleando la esclerocronología en combinación con otras técnicas (e.g., isótopos estables, elementos traza, bandas fluorescentes) para reconstruir condiciones ambientales del pasado (Isdale 1984, Carriquiry *et al.* 1988, Aharon 1991, Shen *et al.* 1991).

Las tasas de crecimiento de los corales en diferentes localidades se presenta en el Cuadro 3. Aunque se utilizan diversas técnicas (i.e., Alizarina, rayos-X), la variación observada entre localidades es esperada. Cabe destacar que el crecimiento de especies ramificadas es menos conocido, debido, sobre todo, a que sólo se ha estudiado la especie *Pocillopora damicornis*, aunque en todas las localidades. Se cuenta con poca información sobre el crecimiento de ciertas especies que presentan una distribución restringida y una abundancia reducida (e.g., *Pocillopora eydouxi*, *P. capitata*, *Acropora valida*, *Millepora* spp.), especies que podrían estar actualmente en peligro de extinción local o regional. Sólo se conoce de dos informes de crecimiento de corales en arrecifes costeros, uno en Colombia (Prah y Vargas-Angel 1990) y otro en Costa Rica (Cortés 1990a). Llama la atención las bajas tasas de crecimiento de corales en estos ambientes (Cuadro 3).

Comparando las tasas de crecimiento de diversas especies en la región se observan ciertas diferencias que, aparentemente corresponden a condiciones locales. En general, el crecimiento es mayor en áreas con temperatura y radiación solar altas (Glynn y Stewart 1973, Glynn y Wellington 1983, Wellington y Glynn 1983, Guzmán y Cortés 1989b), y menor en áreas donde ocurren afloramientos y bajas temperaturas (Glynn y Stewart 1973, Glynn y Wellington 1983, Wellington y Glynn 1983), y en los que la sedimentación es alta (Cortés 1990a, Prah y Vargas-Angel 1990).

## CUADRO 3

## Tasa de crecimiento promedio de corales en el Pacífico Oriental

Especie	mm/año	Localidad	Referencia
<i>Gardineroseris planulata</i>	13.2	Panamá	Glynn 1985a
	10.4	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
<i>Millepora intricata</i>	8.4	Panamá	Glynn & Weerdt 1991
<i>Pavona clavus</i>	13.2	Panamá <sup>1</sup>	Wellington & Glynn 1983
	9.3	Panamá	Wellington & Glynn 1983
<i>Pavona gigantea</i>	12.2	Galápagos <sup>2</sup>	Glynn & Wellington 1983
	9.6	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
	8.5	Panamá <sup>1</sup>	Wellington & Glynn 1983
	8.6	Galápagos <sup>3</sup>	Glynn & Wellington 1983
	8.3	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
<i>Pavona varians</i>	3.5	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
<i>Pocillopora damicornis</i>	38.6	Panamá	Glynn 1977
	31.0	Panamá <sup>1</sup>	Glynn 1977
	27.0	Galápagos <sup>4</sup>	Glynn & Wellington 1983
	23.7	Colombia	Prahl 1986c
	32.2	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
<i>Pocillopora elegans</i>	12.7	Colombia <sup>5</sup>	Prahl & Vargas 1990
	31.0	Galápagos <sup>4</sup>	Glynn & Wellington 1983
	33.2	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
<i>Porites lobata</i>	8.1	Galápagos	Glynn & Wellington 1983
	8.4	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b
	4.0	Costa Rica <sup>5</sup>	Cortés 1990a
<i>Porites panamensis</i>	3.6	Panamá	Smith 1991
<i>Psammocora superficialis</i>	6.2	Costa Rica	Guzmán & Cortés 1989b

1. Area de afloramiento (Golfo de Panamá).
2. Promedio de siete islas del archipiélago.
3. Promedio de cuatro islas.
4. Valor aproximado obtenido a partir de las medianas y no promedio.
5. Arrecife cercano al continente.

No se ha estudiado el crecimiento de las especies restantes que aparecen en el Cuadro 1 pero no en este.

## REPRODUCCION DE LOS CORALES

Hasta el momento, se conoce poco sobre la biología reproductiva de casi todas las especies de corales del Pacífico Oriental. Sin embargo, durante las dos últimas décadas se ha especulado bastante sobre el origen, dispersión y colonización de los corales del Pacífico Oriental (Glynn y Wellington 1983, Richmond 1985b, 1987a, b, 1990b, Prahl *et al.* 1990).

Irónicamente, estas reflexiones se han llevado a cabo sin contar con estudios completos sobre la reproducción sexual de las especies. Estudios muy básicos y suscintos caracterizaron la década pasada (Wellington y Glynn 1983, Richmond 1985b), y únicamente incluyeron dos especies, *Pocillopora damicornis* y *Pavona gigantea*.

Los estudios existentes indican que el mecanismo de reproducción más común y posiblemente más importante es asexual, o sea, por

fragmentación (ver Glynn y Wellington 1983, Guzmán y Cortés 1989a, Guzmán y López 1991). Con los cambios en las comunidades arrecifales ocurridos después de El Niño 1982-83 (Glynn 1990, 1992), y dada la necesidad de entender los procesos de recuperación de los arrecifes, ha aumentado el interés en la reproducción sexual. Hasta el momento, se han estudiado en detalle, simultáneamente y en varios arrecifes de la región (Glynn *et al.* 1991), las especies *Pocillopora damicornis* y *P. elegans*. Se encontró que ambas especies no producen larvas, si no que más bien expulsan gametos (basado en observaciones de las gonadas después de la luna llena: Glynn *et al.* 1991), lo que es opuesto a lo esperado, ya que, en el resto del Pacífico los pocilopóridos planulan (Richmond y Hunter 1990). Sin embargo, recientemente se informó (Ward 1992) de la presencia de ambas formas reproductivas -planulación y expulsión de gametos- en *Pocillopora damicornis*.

Se pretende completar el estudio de la reproducción sexual en corales utilizando nuevas especies, principalmente los corales masivos, *Pavona clavus*, *P. gigantea*, y *Gardineroseris planulata*. *Porites lobata* posee sexos separados y la fecundación es externa (Glynn *et al.* 1993). La especie *Porites panamensis*, es la única cuya reproducción y comportamiento larval se han estudiado en detalle (Smith 1991, Glynn *et al.* 1993). Dicha especie posee sexos separados (gonocórica), desarrollo larval interno, y una alta tasa de reclutamiento, lo que, luego de la mortalidad masiva asociada a El Niño 1982-83, resultó en una alta proliferación en lugares donde existía substrato disponible (Smith 1991).

Consideramos importante incrementar los estudios de reproducción en otras regiones del Pacífico Oriental, donde existen poblaciones de ciertas especies que no son abundantes. *Pocillopora meandrina* y *P. eydouxi* son ejemplos de especies que fueron abundantes en ciertos países (Costa Rica, Cortés y Murillo 1985), y que fue explotada hasta -localmente- extinguir la casi por completo. En la actualidad, *P. eydouxi* se encuentra en estudio en Isla Gorgona, Colombia (Guzmán *et al.*, en prep.) y en Panamá (P.W. Glynn, com. pers.). *Millepora intricata*, importante constructor de arrecifes en Panamá, y otras especies de *Millepora*, están consideradas extintas regionalmente o su abundancia es mínima (Glynn y Weerdt 1991). Sus formas de reproducción no han sido estudiadas; sin embargo, existen algunas muestras en poder de P. W. Glynn.

#### RELACIONES CORALES - OTROS ORGANISMOS

Existen una gran cantidad de especies asociadas a los corales y en el Pacífico Oriental se han estudiado algunas de estas relaciones. Aquí presentaremos varios casos bien conocidos: los coralívoros y su efecto en los arrecifes, los bioerosionadores, y las relaciones entre corales y crustáceos.

**Organismos depredadores (coralívoros) :** Los coralívoros son organismos que se alimentan de corales y, dentro de ellos encontramos una gran diversidad de grupos (Cuadro 4). Todas estas especies son agentes que influyen y

modifican la estructura y crecimiento de los arrecifes (Glynn *et al.* 1972, 1982, Glynn 1973, 1974, 1985a, b, Glynn y Wellington 1983, Guzmán 1988b, c, Guzmán y Robertson 1989, Guzmán y López 1991).

*Jenneria pustulata* y *Quoyula monodonta* (= *Coralliophila madreporara*) son dos de los más importantes gastrópodos depredadores de *Pocillopora* spp. de la región. Son capaces de destruir colonias enteras de coral en poco tiempo y debilitar sus bases (Glynn *et al.*, 1972, Guzmán 1988c). Después del fenómeno de El Niño 1982-83, en la mayor parte de los arrecifes, las poblaciones de *J. pustulata* disminuyeron o desaparecieron (Glynn 1985b, Guzmán 1988b), pero, al menos las poblaciones del Archipiélago de Las Perlas, Panamá y de la Isla Gorgona, Colombia se han recuperado (H.M. Guzmán, obs. per. 1992).

Otros dos organismos depredadores de coral son la estrella de mar *Acanthaster planci* y el pez timboril *Arothron meleagris*. *A. planci* es de distribución más restringida; se encuentra solamente en Panamá, Costa Rica y la Isla Malpelo, Colombia (B. Vargas-Angel com. pers. 1992), aunque existen informes no confirmados para Galápagos (Glynn y Wellington 1983).

*Acanthaster* puede matar colonias pequeñas de coral y muestra cierta preferencia por corales masivos (Glynn *et al.* 1972, Glynn 1985a, b, Guzmán y Cortés 1992), aunque en Costa Rica se le ha observado alimentándose de ramas de pocilopóridos (Guzmán 1988b). *Arothron* puede tener impacto en los arrecifes si la cobertura de coral es relativamente baja, pudiendo incluso limitar la recuperación (Guzmán y Robertson 1989, Guzmán y Cortés 1992). Su distribución es amplia, con una abundancia notable en Colombia y Panamá (Glynn *et al.* 1972, Glynn 1985b, Guzmán y Robertson 1989). Además, este pez tiene la habilidad de cambiar su dieta en relación con la abundancia de las especies de corales que haya en el arrecife (Guzmán 1988b, Guzmán y Robertson 1989, Guzmán y López 1991).

**Bioerosión:** El proceso de destrucción biológica del sustrato se puede dividir entre externo e interno (Cuadro 5). Los bioerosionadores externos raspan, desgastan, o arrancan las capas superficiales de corales o de sustratos carbonatados. En el Pacífico Oriental los erizos

## CUADRO 4

## Distribución de organismos coralívoros en el Pacífico Oriental

Especie	Localidad	Referencia
<b>Pisces (Teleosteos)</b>		
<b>Tetraodontidae</b>		
<i>Arothron meleagris</i> (Bloch & Schneider)	TOD	Glynn & Wellington 1983 Guzmán & Robertson 1989 Guzmán & López 1991 Guzmán & Cortés 1992
<i>Arothron hispidus</i> (Linnaeus)	TOD	Glynn & Wellington 1983 Guzmán 1988b
<b>Balistidae</b>		
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks)	COL CR	Glynn <i>et al.</i> 1982 Guzmán 1988b
<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Jordan & Starks)	CR	Guzmán 1988b
<b>Pomacentridae</b>		
<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill)	CR	Guzmán 1988b
<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler)	COL PAN CR	Glynn <i>et al.</i> 1982 Wellington 1982 Guzmán 1988b
<b>Scaridae</b>		
<i>Scarus ghobban</i> Forskål	PAN COL	Glynn <i>et al.</i> 1972 Glynn <i>et al.</i> 1982
<b>Chaetodontidae</b>		
<i>Johnrandallia nigristrotris</i> (Gill)	ECU, PAN	Glynn & Wellington 1983
<b>Mollusca (Gastropoda)</b>		
<i>Jenneria pustulata</i> (Solander)	COL PAN CR	Glynn <i>et al.</i> 1982 Glynn & Wellington 1983 Guzmán 1988b
<i>Quoyula monodonta</i> (Blainville)	ECU COL CR	Glynn & Wellington 1983 Borrero <i>et al.</i> 1986 Guzmán 1988c
<i>Muricopsis zeteki</i> (Hertlein & S'rong)	ECU COL	Glynn & Wellington 1983 Borrero <i>et al.</i> 1986
<i>Latiaxis hindsii</i> (Carpenter)	ECU	Glynn & Wellington 1983
<i>Calliostoma mcleani</i> Shasky & Cambell	COL	Glynn <i>et al.</i> 1982
<b>Crustacea (Decapoda)</b>		
<i>Trizopagurus magnificus</i> (Bouvier)	PAN ECU CR	Glynn <i>et al.</i> 1972 Glynn & Wellington 1983 Guzmán 1988b
<i>Aniculus elegans</i> (Stimpson)	PAN ECU CR	Glynn <i>et al.</i> 1972 Glynn & Wellington 1983 Guzmán 1988b
<b>Echinodermata (Asteroidea y Echinoidea)</b>		
<i>Acanthaster planci</i> (Linnaeus)	PAN CR	Glynn & Wellington 1983 Guzmán 1988b Guzmán & Cortés 1992
<i>Nidorellia armata</i> (Gray)	ECU COL	Glynn & Wellington 1983 Neira & Prah 1986
<i>Pharia pyramidata</i> (Gray)	ECU COL	Glynn & Wellington 1983 Neira & Prah 1986
<i>Diadema mexicanum</i> (Agassiz)	CR	Guzmán 1988b
<i>Eucidaris thoursii</i> (Valencienns)	ECU COL CR	Glynn <i>et al.</i> 1979 Neira & Prah 1986 Guzmán 1988b

Localidad: CR = Costa Rica; PAN = Panamá; COL = Colombia; ECU = Ecuador; TOD = Todas las localidades.

CUADRO 5

Bioerosionadores del Pacífico Oriental: distribución y tasas de bioerosión

	Localidad	Tasa de Bioerosión
<b>Bioerosionadores externos</b>		
Pisces (Teleosteos)		
Balistidae		
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks)	TOD	Desconocida
<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Jordan & Starks)	TOD	Desconocida
Scaridae		
<i>Scarus ghobban</i> Forskål	TOD	Desconocida
Echinodermata (Echinoidea)		
<i>Diadema mexicanum</i> (Agassiz)	PAN CR RES	3.7 - 28.5 <sup>1</sup> 1.6 - 7.7 <sup>1</sup> Desconocida
<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valencienns)	ECU RES	19.8 - 99.0 <sup>1</sup> Desconocida
<b>Bioerosionadores internos</b>		
Varios grupos juntos <sup>2</sup>	PAN ECU	23.8 ± 2.77 <sup>1</sup> 20.9 ± 5.00 <sup>1</sup>
Mollusca (Bivalvia)		
<i>Lithophaga</i> spp.	CR RES	23.1 ± 0.05 <sup>3</sup> Desconocida
<i>Gastrochaena rugulosa</i> Sowerby	CR RES	0.5 ± 0.01 <sup>3</sup> Desconocida
Crustacea (Decapoda)		
<i>Upogebia rugosa</i> (Lockington)	CR	0.8 ± 0.01 <sup>3</sup>
Porifera (Demospongea)		
<i>Cliona ensifera</i> Sollas	CR	1.4 ± 0.01 <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Tasa de bioerosión = remoción de carbonato de calcio por unidad de tiempo, g CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>día (PAN: (Glynn 1988, CR: Guzmán en prep. valores medios).

<sup>2</sup> Varios grupos juntos = esponjas cliónidas, *Lithophaga* spp. y gusanos.

<sup>3</sup> Tasa de bioerosión = porcentaje del esqueleto removido, determinado en láminas de *Porites lobata* (Cortés 1991).

Localidades: CR = Costa Rica; PAN = Panamá; ECU = Ecuador; TOD = Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador; RES = Todas las localidades menos las indicadas.

de mar *Eucidaris thouarsii* y *Diadema mexicanum* son los principales bioerosionadores externos (Glynn *et al.* 1979, Eakin 1988, Glynn 1988, Colgan 1990, Guzmán y Cortés 1992). Otro grupo importante lo constituyen los peces, de los cuales sólo *Sufflamen verres* y *Pseudobalistes naufragium* han sido estudiadas (Glynn y Wellington 1983, Guzmán 1988b, Guzmán y Cortés 1989a). El efecto de los acantúridos y de los peces loro no ha sido evaluado, a pesar de su abundancia en la mayoría de los arrecifes de la región.

El comportamiento de los peces damisela (*Microspathodon* y *Stegastes*) en el arrecife es ambiguo. Por un lado, se consideran importantes en la zonación de corales en el arrecife, ya que matan colonias de coral masivo para ampliar sus territorios de alimentación (Wellington

1982, Guzmán 1988b). Por otro, son beneficiosos porque al excluir de sus territorios a otros depredadores y bioerosionadores de coral, reducen la destrucción del arrecife (Glynn y Wellington 1983, Eakin 1987, Glynn 1988). Además, la abundancia de peces damisela parece responder a las tasas de reclutamiento en el arrecife y no a la disponibilidad de recursos alimenticios y espaciales (Wellington y Victor 1985).

Las poblaciones de los erizos *Eucidaris thouarsii* y de *Diadema mexicanum* aumentaron en aquellos arrecifes en donde el fenómeno de El Niño causó mortalidades de corales de más de un 80% (Glynn 1988, Guzmán y Cortés 1992). Hasta tal punto han aumentado, que se consideran una amenaza, debido a que están destruyendo aceleradamente muchos de los

arrecifes. Se ha calculado que en arrecifes de Panamá y Galápagos la tasa de destrucción excede la tasa de calcificación (Glynn 1988).

Otro grupo importante de bioerosionadores son los organismos crípticos, los cuales causan destrucción interna gradual de las colonias. Diversos grupos han sido identificados (Cantera y Contreras 1988, Glynn 1988, Cortés 1992), y, dentro de ellos los más importantes son los bivalvos *Lithophaga* spp. y *Gastrochaena rugulosa*, las esponjas perforadoras *Cliona* spp. y el crustáceo perforador *Upogebia rugosa*. Es necesario realizar más estudios en esta área a fin de evaluar el efecto -a largo plazo- de estos organismos en los arrecifes de la región.

Igualmente, consideramos que es importante monitorear periódicamente las poblaciones de coralívoros y bioerosionadores en los diversos arrecifes de la región, ya que cambios en abundancia a nivel local podrían ser indicadores sensitivos de posibles cambios a nivel de comunidad, generados a su vez por cambios globales.

**Corales - crustáceos:** La relación entre corales y crustáceos ha sido bien estudiada en el Pacífico Oriental (Garth 1974, Glynn 1976, 1983a, Patton 1976, Prahil *et al.* 1978, Castro 1982, Abele 1984). Existen dos tipos de relaciones: por un lado tenemos la relación simbiótica de defensa entre los pocilopóridos y los crustáceos *Trapezia* spp. y *Alpheus lottini* Guérin, y por otro lado, se observan relaciones entre especies de corales y crustáceos que inducen la formación de agallas.

Inicialmente, la relación defensiva pocilopóridos-crustáceos se consideró como una relación parasítica (Knudsen 1967). Sin embargo, estudios posteriores demostraron que hay un beneficio mutuo en esta relación, debido a que los corales son defendidos de los coralívoros, especialmente de *Acanthaster planci*, por los crustáceos (Glynn 1974, 1976, 1983a). También, éstos limpian a los corales (Glynn 1983b). Por su parte, los crustáceos simbioses obtienen varios beneficios de los corales, el primero de los cuales es la protección que, al vivir entre las ramas de los pocilopóridos, encuentra de sus depredadores. Además, se alimentan del mucus (Glynn 1983a, b) y los glóbulos de lípidos que éstos producen (Stimson 1990).

La relación corales-crustáceos agalleros no ha sido suficientemente estudiada en el Pacífico

Oriental. La especie de cangrejo *Hapalocarcinus marsupialis* Stimpson forma agallas de más de 2 cm en pocilopóridos (Prahil 1982). Estas agallas se forman al asentarse una hembra en maduración sobre una rama del coral y permanecer en el mismo lugar hasta producir alteraciones en el crecimiento del coral. Este proceso culmina con la formación de una pústula (agalla) con hendiduras para el intercambio de aguas (Patton 1976, Prahil 1982).

El cangrejo *Opecarcinus crescentus* (Edmondson) (*Pseudocryptochirus crescentus* en Garth y Hopkins 1968) forma pequeñas cuevas (de menos de 1 cm) en agaricidos (Kropp 1989), principalmente en *Pavona gigantea*, en el Pacífico Oriental (obs. pers. y no en *P. varians* o *Gardineroseris planulata* como indica Kropp 1989). Un material recolectado recientemente en la Isla del Caño, Costa Rica, contenía varias especies de la familia Cryptochiridae, algunas de las cuales podrían ser nuevas para la ciencia. Esto nos indica que aún nos falta mucho por conocer sobre la biodiversidad de organismos asociados a los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental.

#### PERTURBACIONES NATURALES Y ANTROPOGENICAS

Los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental han sido afectados por perturbaciones naturales, tales como El Niño, afloramiento de aguas frías, tectonismo, vulcanismo y mareas rojas, y por perturbaciones antropogénicas, tales como sedimentación terrígena, extracción de corales y contaminación.

Durante 1982-1983, el fenómeno de El Niño-Oscilación Sureña afectó a todos los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental (Glynn 1990). Este evento natural, ha sido el más fuerte y duradero de este siglo (Rasmusson 1985, Cane 1986). La muerte de corales ocurrida no solo en el Pacífico Oriental, sino también en la Polinesia Francesa, en la Gran Barrera Australiana, en otras islas del Pacífico, y en ciertas regiones del Caribe, se ha relacionado con aumentos en la temperatura del agua (Coffroth *et al.* 1990, Glynn 1992). Los resultados fueron catastróficos hasta los 18m de profundidad, causando una mortalidad del 10-95% del coral vivo, de la cual un 80-100% ocurrió en *Pocillopora* (tres especies), el cual es

derado como el principal constructor de arrecifes en ciertas regiones del Pacífico de América (Glynn *et al.* 1988).

En los años 1987, 1989 y 1992 se observó blanqueamiento de corales, informándose de mortalidad de estos en Costa Rica (Cortés *et al.*, en prep.), y en el arrecife El Pulmo en Baja California, México (Wilson 1990, Reyes-Bonilla 1993b).

El afloramiento de aguas frías altera la distribución y reduce el crecimiento de los arrecifes de la región (Glynn y Stewart 1973, Glynn 1976, 1977, Glynn y Macintyre 1977, Glynn y Wellington 1983). Más importante que la temperatura baja del agua es el aporte de nutrientes de las aguas afloradas, los cuales son utilizados por macro y micro algas que compiten con los corales (Birkeland 1977). Se ha observado que períodos prolongados de temperaturas bajas conducen al blanqueo de corales. Sin embargo, la mortalidad inducida por las aguas frías nunca ha sido tan extensa como la producida por el calentamiento asociado a El Niño (Glynn y D'Croz 1990).

El Pacífico Oriental Tropical es una región muy activa geológicamente. En las Islas Galapágos, arrecifes completos han quedado expuestos por levantamiento asociado a actividad volcánica (Glynn y Wellington 1983, Colgan y Malmquist 1987). Asimismo, las altas tasas de levantamiento tectónico posiblemente han limitado el desarrollo de arrecifes de la Isla del Caño (Guzmán *et al.* en revisión).

El Pacífico Oriental es una región que experimenta mareas rojas (explosiones demográficas de dinoflagelados) anualmente que causan problemas a las pesquerías (Hargraves y Víquez 1981). En 1985 se dio una marea roja muy extensa e intensa que causó la muerte de corales en Costa Rica y Panamá (Guzmán *et al.* 1990). Posiblemente los corales murieron al ser aislados del medio por el mucus de los dinoflagelados.

Muchos arrecifes de la región están seriamente afectados por la intervención humana directa (extracción de coral, daños por anclas y por barcos encallados) o indirectos (sedimentación, contaminación) (Cortés 1990, Vargas-Angel 1989, Guzmán *et al.* 1991). Afortunadamente, la extracción de corales en la región no es tan marcada como en otras regiones del Pacífico. Sin embargo, especies poco abundantes y de distribución restringida, si se

explotan, son vulnerables a desaparecer, como se ha observado en Bahía Culebra, Costa Rica (Cortés y Murillo 1985), e Isla Taboga, Panamá (obs. pers. 1992). Recientemente, en Panamá se detuvo la extracción masiva de corales para exportación, y además, se promulgó una ley nacional que prohíbe la extracción en toda la República.

Los efectos de la sedimentación en arrecifes son bien conocidos (resumen en Rogers 1990). En el Pacífico Oriental la sedimentación no es un problema muy serio excepto en arrecifes continentales, *e.g.*, costa central de Costa Rica (Cortés y Murillo 1985) y Ensenada de Utría, Colombia (Vargas-Angel 1989, en prep., Prahll y Vargas-Angel 1990). En el Golfo Dulce, Costa Rica, se ha demostrado que los sedimentos terrígenos han matado los corales y detenido el crecimiento de los arrecifes (Cortés 1990b, 1991).

Por último, en estos momentos, la contaminación química es una amenaza latente. Únicamente en Panamá se ha evaluado la presencia de plaguicidas en arrecifes (Glynn *et al.* 1984), y, en áreas alejadas y supuestamente aisladas de la influencia del continente, se detectaron concentraciones relativamente altas en *Pocillopora*. Los autores sugieren que esto se debe a que existe una constante descarga de contaminantes que están entrando a los arrecifes. Además, indican que según el compuesto, bastan tan solo 0.02 ppm de herbicidas para producir un efecto dañino en los corales. Es probable que estas descargas de agroquímicos sumadas a los derrames de petróleo que ocurren durante el lavado de buques tanques en alta mar (Acuña y Murillo 1987), afecten la conservación de los arrecifes coralinos. Es necesario evaluar e identificar las zonas con mayor potencial de contaminación a lo largo de la región, así como su cercanía a arrecifes y áreas protegidas. Además, es importante identificar cuales especies de corales u organismos asociados podrían ser utilizados como indicadores de contaminación.

## RECUPERACION Y RECOLONIZACION

Hasta el momento, existen pocos estudios sobre aspectos tan importantes de la comunidad arrecifal, como recolonización y recuperación después de su destrucción -total o parcial- por

causas naturales o inducidas por humanos (Pearson 1981). Recientemente se le ha puesto más atención a este problema, pero ciertas divergencias entre los autores han causado confusión en cuanto a cuál es la mejor metodología (Johannes 1975).

Principalmente se utilizan los índices de diversidad y los porcentajes de cobertura como índice de recuperación (Pearson 1981), aunque se piensa que ambos índices tienen sus pros y contras en las distintas zonas de un arrecife (Pichon 1978).

Regionalmente, desde 1983, se ha estado empleando el método de mapear áreas de arrecifes, para lo cual se establecieron áreas permanentes de estudios en Galápagos, Panamá y Costa Rica (Glynn 1984, Guzmán 1986, Guzmán y Cortés 1992) y en 1987 en Isla Gorgona, Colombia (Prahel *et al.* 1988). Dichas áreas son marcadas de forma permanente, para que se puedan visitar periódicamente y poder detectar así cambios demográficos más sutiles en los arrecifes (*e.g.*, reclutamiento, mortalidad total o parcial, competencia).

Muchos métodos se pueden emplear para el estudio de asentamiento larval, pero es mejor hacerlo en áreas permanentes, establecidas y conocidas (ambiente natural), que en sustratos artificiales. Un sustrato artificial ideal lo constituirían láminas de coral, por su similitud con el sustrato natural y porque los resultados serían comparables al asentamiento en el arrecife (Wallace 1985). En arrecifes de la región el reclutamiento sexual parece ser poco común, ya que se ha empleado todo tipo de sustrato (plástico, cerámica, asbesto y coral) pero muy poco o ningún asentamiento ha ocurrido.

Después de la mortalidad masiva de 1982-83 que afectó a muchos arrecifes de la región, se ha observado una recuperación gradual en algunos arrecifes en Panamá (P.W. Glynn com. pers. 1993), pero no en otros arrecifes de la región, por lo contrario, el deterioro es notorio. Muchas especies de corales están o amenazadas o extintas (Glynn y Weerdt 1991), y todavía se desconoce la biología básica de la mayor parte de ellas. Es de vital importancia iniciar estudios relacionados con la dinámica de poblaciones para lograr el completo entendimiento de las comunidades arrecifales del Pacífico Oriental.

## MANEJO Y CONSERVACION

Para el manejo y conservación de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental es necesario la colaboración de investigadores en toda la región. En estos momentos es imprescindible describir el estado actual de los arrecifes continentales e insulares, ya que se espera una mayor presión ambiental como consecuencia de la actividad humana. Desde comienzos de la década pasada, se conoce de arrecifes continentales en Costa Rica seriamente afectados por extracción de corales, sedimentos y elevadas temperaturas (Glynn *et al.* 1983, Cortés *et al.* 1984, Cortés y Murillo 1985, Prahel 1985, Guzmán *et al.* 1987). En arrecifes estudiados recientemente en Colombia (Vargas-Angel 1989) y Costa Rica (Cortés 1990b), como consecuencia de la alta sedimentación y del creciente deterioro ambiental, se encontraron coberturas de coral vivo muy inferiores a las esperadas lo cual pone en peligro estos arrecifes, y disminuye su posibilidad de recuperación natural. En Panamá, se conocen varios arrecifes costeros (Glynn y Macintyre 1977) pero no han sido visitados durante los últimos 15-18 años, y su estado actual es desconocido. Recientemente se describieron la distribución y abundancia de corales en Isla Iguana, Golfo de Panamá, y en Isla Gorgona, Colombia, encontrándose coberturas de coral vivo de 30% y casi 50%, respectivamente (Guzmán y López 1991, Guzmán *et al.* 1991, López-Giraldo 1992). Esta cobertura viva de coral podría ser considerada alta al compararse con otros arrecifes del Pacífico Oriental donde la gran mayoría se encuentra con menos de 10% de coral vivo (resumen en Guzmán y Robertson 1989). Estos resultados indican que existe la imperante necesidad de evaluar de nuevo los arrecifes de la región, y así actualizar su estado. La información se usaría en la preparación de planes de manejo y en la creación de reservas o parques, si se identificaran áreas críticas que proteger.

Hasta el momento conocemos de un solo caso en donde los resultados de un estudio de manejo resultase en un control mejor del uso turístico y científico de algunos arrecifes: Isla Gorgona, Colombia (López-Giraldo 1992). En cambio en Costa Rica, después de más de una década de estudios dentro de la Reserva Biológica Isla del Caño, hasta ahora (1993) se

está empezando a ordenar y controlar las actividades en los ambientes marinos de la isla. En Panamá, los arrecifes de las Islas Coiba e Iguana están protegidos, sin embargo en ninguno existe un plan de manejo que evite la destrucción.

Una vez que se tenga un plan maestro regional se pueden analizar posibles estrategias para la protección y conservación de los arrecifes coralinos, los cuales podrían incluir la restauración de arrecifes degradados (*sensu* Guzmán 1991). De esta forma, especies que se consideran en peligro de extinción (*Millepora* spp., *Pocillopora eydouxi*, *P. meandrina*) podrían ser manipuladas de forma tal que se incrementen las poblaciones en las áreas donde eran abundantes anteriormente. Por ejemplo, las poblaciones de *P. eydouxi* ya están incrementándose en lugares como Isla Gorgona, Colombia (Guzmán, en prep.), y en 1993 se comenzará a restaurar dichas poblaciones en el norte de Costa Rica. Para este tipo de manejo es ideal conocer la variabilidad genética dentro de y entre poblaciones de corales.

Preliminarmente, se ha probado que existe una baja variabilidad genética dentro de y entre poblaciones de *Pocillopora damicornis*, en arrecifes del Archipiélago de Las Perlas, Panamá (Guzmán y Sanjur en prep.). Esto indica, en parte, la presencia de una alta clonalidad en las poblaciones, y a la vez respalda las evidencias de que en el Pacífico Oriental el modo principal de reproducción es por fragmentación y que la reproducción sexual es limitada (Glynn *et al.* 1991, 1993).

#### PERSPECTIVAS

La intención de esta revisión es proveer una perspectiva regional para futuras investigaciones y promover el intercambio entre científicos e instituciones de América Latina. A continuación presentamos algunas líneas de investigación que consideramos prioritarias para la región.

I) La taxonomía de los corales del Pacífico Oriental actual es confusa dada la diversidad de morfologías y estrategias reproductivas que se observan en lo que se considera a veces una sola especie (ver Wells en Glynn y Wellington 1983, Cantera *et al.* 1989, Glynn *et al.* 1991). Más estudios son necesarios sobre la genética de las especies del Pacífico Oriental.

II) Se deben realizar más investigaciones sobre la dinámica de poblaciones arrecifales (competencia, depredación, simbiosis, crecimiento y enfermedades), teniendo en mente que existe una gran variabilidad natural, tanto temporal como espacial, en los arrecifes, por lo que sugerimos que se aumente el número de parcelas de estudio en los arrecifes y el número de arrecifes a estudiar.

III) Se debe continuar con el estudio de la biología reproductiva de todas las especies de la región. Es importante realizar, además de estudios histológicos, estudios en el campo durante las épocas reproductivas, con el fin de entender mejor el comportamiento de larvas y gametos una vez que son liberados al medio.

IV) Estudios sobre la oceanografía física regional y sobre las zonas costeras son necesarios para desarrollar modelos que puedan explicar la dispersión de larvas y contaminantes. Estos modelos ayudarían a predecir tanto la recuperación de arrecifes después de perturbaciones severas, como el posible impacto de derrames de petróleo o de agroquímicos.

V) Se debe hacer pronto un inventario completo de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental para desarrollar un plan regional de conservación y manejo. Este inventario debe incluir al menos un estudio preliminar de todos los arrecifes no descritos hasta la fecha, información actualizada de los arrecifes estudiados, y una lista de los científicos que trabajan en los arrecifes y comunidades coralinas de la región. Se espera que cumpla con este objetivo la Sociedad Latinoamericana de Arrecifes Coralinos creada en agosto de 1992.

VI) Los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental deben ser estudiados periódicamente para poder evaluar los cambios naturales de las poblaciones y los cambios debidos a perturbaciones por la actividad humana. El monitoreo periódico consiste en la revaloración de parámetros físicos, químicos y biológicos y en el mapeo de parcelas permanentes. Lo ideal sería un monitoreo continuo de parámetros físicos y químicos, por lo menos en algunos arrecifes representativos de la región.

VII) Otra línea de investigación que consideramos importante, no solo para el Pacífico Oriental, sino también para otras regiones, consiste en determinar el valor económico de un arrecife (*sensu* Spurgeon 1992). Este ejercicio ha sido realizado en los arrecifes de los Cayos

de la Florida (Mattson y DeFoor 1985) y ha sido usado en los juicios contra barcos que han encallado en arrecifes. En Filipinas se ha comprobado que económicamente es más rentable cuidar los arrecifes coralinos, que extraer la madera de las islas y matar los corales con sedimentos (Hodgson y Dixon 1988). Necesitamos demostrar y divulgar que los corales valen más vivos en el arrecife que muertos (ya sea por extracción -para traficar con ellos- o indirectamente -por contaminación o sedimentación). En relación con este tema, es necesario evaluar la importancia de los arrecifes coralinos de la región para la industria pesquera.

VIII) Se necesitan más estudios sobre la diversidad biológica de los arrecifes y de las comunidades coralinas del Pacífico Oriental. Hay grupos importantes, octocoralarios y esponjas, que apenas si se conocen (Prah *et al.* 1986). Conforme aumenta el estudio detallado de esos arrecifes, aparecen nuevas especies y se amplia significativamente la distribución registrada de especies conocidas.

Finalmente, proponemos la creación de una base de datos que agrupe a todos los investigadores y todas las referencias bibliográficas de la región del Pacífico Oriental. La sede para administrar la información podría ser el Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian, en Panamá, el cual velaría por la organización de la base de datos y la transferencia de dicha información a los investigadores interesados en la región.

#### AGRADECIMIENTOS

Dedicamos esta revisión a Peter W. Glynn, Medalla Charles Darwin de la Sociedad Internacional sobre Arrecifes Coralinos, por su dedicación al estudio de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental, y por el apoyo y el ejemplo que, como científico y como persona, nos ha dado. Agradecemos la revisión detallada del manuscrito que hicieron P.W. Glynn, M.M. Kandler, C.E. Jiménez, J.A. Vargas, J. Maté y dos revisores anónimos, así como a A. León y X. Guerra por preparar la figura. El Smithsonian Tropical Research Institute y la Universidad de Costa Rica contribuyeron con nuestros salarios mientras se preparó este documento. J. Cortés agradece al CONICIT su apoyo al proyecto de arrecifes coralinos de Costa Rica.

#### RESUMEN

Este trabajo revisa y resume los estudios publicados sobre: clima e hidrografía regional, origen, diversidad, historia holocénica, crecimiento, reproducción, sinecología, impacto de perturbaciones naturales y antropogénicas, recuperación, recolonización, manejo y conservación de los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental. Investigaciones que requieren de atención inmediata son: 1) taxonomía de los corales escleractinios y otros grupos de invertebrados; 2) dinámica poblacional de los corales y otros organismos (reproducción, competencia, depredación, simbiosis, crecimiento y enfermedades); 3) oceanografía física local y regional, para modelar la dispersión de organismos y de contaminantes; 4) un inventario como base para un plan de manejo regional; 5) evaluaciones de impacto ambiental (natural y antropogénico); y 6) métodos de evaluación económica de los arrecifes.

#### REFERENCIAS

- Abele, L.G. 1984. Biogeography, colonization, and experimental community structure of coral-associated crustaceans, p. 123-137 *In* D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A. B. Thistle (Eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University, Nueva Jersey.
- Acuña, J.A. & M.M. Murillo. 1987. La contaminación por hidrocarburos de petróleo en la Isla del Caño. *Ing. Cien. Quím. (Costa Rica)* 11:95-98.
- Aharon, P. 1991. Recorders of reef environment histories: stable isotopes in corals, giant clams, and calcareous algae. *Coral Reefs* 10: 71-90.
- Arx, W.S. von. 1962. *An introduction to physical oceanography*. Addison-Wesley, Reading, Mass. 422p.
- Bakus, G.J. 1975. Marine zonation and ecology of Cocos Island, off Central America. *Atoll Res. Bull.* 179: 1-9.
- Bennett, E.B. 1966a. Influence of the Azores High on sea level pressure and wind, and on precipitation, in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 12: 1-23.
- Bennett, E.B. 1966b. Monthly charts of surface salinity in the eastern Pacific Ocean. *Inter-amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 11:1-41.
- Birkeland, C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp* 1: 15-21.

- Birkeland, C., D.L. Meyer, J.P. Stames & C.L. Buford. 1975. Subtidal communities of Malpelo Island. *Smithson. Contrib. Zool.* 176: 55-68.
- Bjerkness, J. 1969. Atmospheric teleconnections from the equatorial Pacific. *Mon. Weather Rev.* 97: 163-172.
- Blackburn, M. 1966. Biological oceanography of the eastern Tropical Pacific: summary of existing information. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. 540:1-18.
- Borrero, F.J., R. Contreras R. & J. Cantera. 1986. Lista anotada de la especies de la superfamilia Muricea en la Isla de Gorgona y la Costa Pacifica Colombiana: p. 131-146. *In* H. von Prahl & M. Alberico (eds.). Isla de Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá.
- Brusca, R.C. & D.A. Thomson. 1977. Pulmo Reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 2: 37-53.
- Brusca, R.C. & B.R. Wallerstein. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 3: 67-105.
- Buddemeier, R.W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proc. 2nd. Int. Coral Reef Symp.* 2: 259-267.
- Buddemeier, R.W. & R.A. Kinzie. 1976. Coral growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 14: 183-225.
- Cane, M.A. 1986. El Niño. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 14: 43-70.
- Cantera, J.R. 1983. Distribution des peuplements de scléractiniaires sur un récif frangeant de L'île de Gorgona (côte Pacifique de Colombie). *Tethys* 11: 25-31.
- Cantera, J.R. & R. Contreras R. 1988. Bivalvos perforadores de esqueletos de corales escleractinios en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 36: 151-158.
- Cantera, J.R., H. von Prahl, J.C. Escobar & E. Peña. 1989. Sistemática de los corales del género *Pocillopora* del Pacífico Colombiano utilizando taxonomía numérica. *Rev. Biol. Trop.* 37: 23-28.
- Carriquiry, J.D., M.J. Risk & H.P. Schwarcz. 1988. Timing and temperature record from stable isotopes of the 1982-1983 El niño warming event in eastern Pacific corals. *Palaos* 3: 359-364
- Castro, P. 1982. Notes on symbiotic decapod crustaceans from Gorgona Island, Colombia, with a preliminary revision of the eastern Pacific species of *Trapezia* (Brachyura, Xanthidae), symbionts of scleractinian corals. *An Inst. Inv. Mar. Punta de Betín* 12: 9-18.
- Coates, A.G., J. B. C. Jackson, L. S. Collins, T. M. Cronin, H. J. Dowsett, L. M. Bybell, P. Jung & J.A. Obando. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record in Costa Rica and western Panama. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 104: 814-828.
- Coen, E. 1983. Climate, p. 35-46. *In* D. H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago, Chicago.
- Coffroth, M. A., H. R. Lasker & J. K. Oliver. 1990. Coral mortality outside the eastern Pacific during 1982-1983: relationship to El Niño: p. 141-182. *In* P. W. Glynn (ed.). *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Colgan, M. W. 1990. El Niño and the history of eastern Pacific reef building, p. 183-229. *In* P. W. Glynn (ed.). *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Colgan M. W. & D. C. Malmquist. 1987. The Urvin Bay uplift: a dry trek through a coral community. *Oceanus* 30: 61-66.
- Cortés, J. 1986. Biogeografía de caracoles hermatípicos: El istmo Centro Americano. *An Inst. Cien. Mar. Limn. UNAM.* 13: 297-304.
- Cortés, J. 1990a. Coral reef decline in Golfo Dulce, Costa Rica, eastern Pacific: antropogenic and natural disturbances. Tesis PhD, University of Miami. 147 p.
- Cortés, J. 1990b. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.* 334: 1-37.
- Cortés, J. 1991. Los arrecifes de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos geológicos. *Rev. Geol. Amér. Central* 13: 15-24.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.* 40: 19-26.
- Cortés, J. & M.M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: 197-202.
- Cortés, J., M.M. Murillo, H.M. Guzmán & J. Acuña. 1984. Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Atlántico y Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32: 227- 231.
- Cortés, J., I. G. Macintyre & P. W. Glynn. 1993. Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reefs*.
- Dana, T. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar.* 33: 355-374.
- Dana, T. & A. Wolfson. 1970. Eastern Pacific crown-of-thorns starfish populations in the lower Gulf of California. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 16: 83-90.
- Dinesen, Z.D. 1980. A revision of the coral genus *Leptoseris* (Scleractinia: Fungiina: Agariciidae). *Mem. Qd. Mus.* 20: 181-235.

- Dodge, R.E. 1980. Preparation of coral skeletons for growth studies, p. 615-618. *In* D.C. Rhoads & R.A. Lutz (ed.). *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. Plenum, London.
- Durham, J.W. 1966. Coelenterates, especially stony corals from the Galápagos and Cocos Islands, p. 123-135. *In* R.I. Bowman (ed.). *The Galápagos*. University of California, 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): 1-110.
- Eakin, C.M. 1987. Damselfishes and their algal lawns: a case of plural mutualism. *Symbiosis* 4: 275-288.
- Eakin, C.M. 1988. Avoidance of damselfish lawns by the sea urchin *Diadema mexicanum* at Uva Island, Panama. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.* 2: 21-26.
- Garth, J. S. 1974. On the occurrence in the Eastern Tropical Pacific of Indo-West Pacific decapod crustaceans commensal with reef-building corals. *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp.* 1: 397-404.
- Garth, J. S. & T.S. Hopkins. 1968. *Pseudocryptochirus crescentus* (Edmondson): a second crab of the corallicolous family Haplalocarcinidae (Crustacea, Decapoda) from the eastern Pacific with remarks on phragmosis, host specificity, and distribution. *Bull. So. Cal. Acad. Sci.* 67: 40-48.
- Gierloff-Emden, H.G. 1976. La costa de El Salvador, Monografía Morfológica-Oceanográfica. Dirección de Publicaciones, Ministerio de Educación, San Salvador. 286p.
- Glynn, P.W. 1972. Observations on the ecology of the Caribbean and Pacific coasts of Panamá. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 2: 13-30.
- Glynn, P.W. 1973. *Acanthaster*: effect on coral reef growth in Panamá. *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. 1983a. Crustacean symbionts and the defense of corals: coevolution on the reef?: p. 111-178. *In* M.H. Nitecki (ed.). *Coevolution*. University of Chicago, Chicago.
- Glynn, P.W. 1983b. Increased survivorship in corals harboring crustacean symbionts. *Mar. Biol. Lett.* 4: 105-111.
- Glynn, P.W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982/1983 El Niño warming event. *Environ. Conserv.* 11: 133-146.
- Glynn, P.W. 1985a. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 295-300.
- Glynn, P.W. 1985b. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-1983) associated coral mortality in Panamá. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* 4: 183-188.
- 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. 1990. Coral mortality and disturbance to coral reefs in the tropical eastern Pacific: p. 55-126. *In* P.W. Glynn (ed.). *Global Ecological Consequence of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Glynn, P.W. 1992. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12: 1-17.
- Glynn, P.W. & M.W. Colgan. 1992. Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Niño and coral reef development in the eastern Pacific. *Amer. Zool.* 32: 707-718.
- Glynn, P.W. & L. D'Croz. 1990. Experiment evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8: 181-191.
- Glynn, P.W. & I.G. Macintyre. 1977. Growth rate and age of coral reefs on the Pacific coast of Panamá. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.* 2: 251-259.
- 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. & W.H. de Weerd. 1991. Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event. *Science* 253: 69-71.
- 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) Univ. California Press, Berkeley. 330 p.
- 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.
- Glynn, P.W., H. von Prael & F. Guhl. 1982. Coral reefs of Gorgona Island, Colombia with special references to corallivores and their influence on community structure and reef development. *An. Inst. Inv. Mar., Punta de Betín* 12: 185-214.
- 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., J. Cortés, H.M. Guzmán & R.H. Richmond. 1988. El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proc. 6th Int. Coral Reefs Symp.* 3: 237-243.
- Glynn, P.W., L.S. Howard, E. Corcoran & A.D. Freay. 1984. The occurrence and toxicity of herbicides in reef building corals. *Mar. Pollut. Bull.* 15: 370-374.
- Glynn, P.W., N.J. Gassman, C.M. Eakin, J. Cortés, D.B. Smith & H.M. Guzmán. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador), Part I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.* 109: 355-368.
- Glynn, P.W., S.B. Colley, C.M. Eakin, D.B. Smith, J. Cortés, N.J. Gassman, H.M. Guzmán, J.B. del Rosario & J.S. Feingold. 1993. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador), Part II. Poritidae. *Mar. Biol.*
- Gramzow, R.H. & W.K. Henry. 1971. The rainy season of Central America. Texas A & M University, College Station. 25 p.
- Greenfield, S.W., D. Hensley, J.L. Wiley & S.T. Ross. 1970. The Isla Jaltamba coral formation and its zoogeographical significance. *Copeia* 1: 180-181.
- Grigg, R.W. & R. Hey. 1992. Paleooceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science* 255: 172-178.
- Guzmán, H.M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis MSc, Universidad de Costa Rica, San Pedro. 179p.
- Guzmán, H.M. 1988a. Primer informe de un coral acropórido para el Pacífico Oriental: crítica a Prahll y Mejía. *Rev. Biol. Trop.* 36: 163-166.
- Guzmán, H.M. 1988b. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 36: 191-207.
- Guzmán, H.M. 1988c. Feeding behavior of the gastropod corallivore *Quoyula monodonta* (Blainville). *Rev. Biol. Trop.* 36: 209-212.
- Guzmán, H.M. 1991. Restoration of coral reefs in Pacific Costa Rica. *Conserv. Biol.* 5: 189-195.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1989a. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.* 10: 23-41.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1989b. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 44: 1186-1194.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.* 40: 309-324.
- Guzmán, H.M. & J.D. López. 1991. Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 39: 203-206.
- Guzmán, H.M. & D.R. Robertson. 1989. Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 121-131.
- Guzmán, H.M., D.R. Robertson & M.L. Díaz. 1991. Distribución y abundancia de corales en el arrecife de Isla Iguana, Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 39:225-231.
- 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 coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35: 325-332.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, P.W. Glynn & R.H. Richmond. 1990. Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 299-303.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, P.O. Baumgartner, C. Baumgartner-Mora. En revisión. Origin and formation of Caño Island, Costa Rica and its coral reefs. *Mar. Geol.*
- Hargraves, P.E. & R. Viquez. 1981. The dinoflagellate red tide in Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 29: 31-38.
- Harrigan, J. 1972. Behavior of the planula larva of the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* (L.). *Amer. Zool.* 12: 723-752.
- Heck, K.L., Jr. & E.D. McCoy. 1978. Long-distance dispersal and the reef-building corals of the eastern Pacific. *Mar. Biol.* 48: 349-356.
- Highsmith, R.C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 105-125.
- Hodgson, G. & J.A. Dixon. 1988. Logging versus fisheries and tourism in Palawan. *Occasional Papers of the East-West Environmental and Policy Institute* 7: 1-95.
- Hoeksema, B.W. 1989. Taxonomy, phylogeny and biogeography of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae). *Zool. Verh. Leiden* 254: 1-295.
- Isdale, p. 1984. Fluorescent bands in massive corals record centuries of coastal rainfall. *Nature* 310:578-579.
- Johannes, R.E. 1975. Pollution and degradation of coral reef communities: p. 13-51. In E.J. Ferguson-Wood & R.E. Johannes (eds.). *Tropical Marine Pollution*. Elsevier, New York.

- Jokiel, P.L. 1990a. Transport of reef corals into the Great Barrier Reef. *Nature* 347: 665-667.
- Jokiel, P.L. 1990b. Long-distance dispersal by rafting: re-emergence of an old hypothesis. *Endeavour* 14: 66-73.
- Knowlton, N., E. Weil, L.A. Wight & H.M. Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastrea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255: 330-333.
- Knudsen, J.W. 1967. *Trapezia* and *Tetralia* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as obligate ectoparasites of pocilloporid and acroporid corals. *Pac. Sci.* 21: 51-57.
- Kropp, R. K. 1989. A revision of the Pacific species of gall crabs, genus *Opecarcinus* (Crustacea: Crystoichiridae). *Bull. Mar. Sci.* 45: 98-129.
- López-Giraldo, J.D. 1992. Study of marine zonation at the Gorgona and Gorgonilla National Park (Colombia) for management purposes. Tesis MSc, University of Newcastle, Newcastle-upon-Tyne, 98 p.
- Macintyre, I.G. 1975. A diver-operated hydraulic drill for coring submerged substrates. *Atoll Res. Bull.* 185: 21-26.
- Macintyre, I.G., P.W. Glynn & J. Cortés. 1992. Holocene reef history in the eastern Pacific: mainland Costa Rica, Caño Island, Cocos Island, and Galápagos Islands. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.* In Press.
- Mattson, J.S. & J.A. DeFoor, II. 1985. Natural resource damages: restitution as a mechanism to slow destruction of Florida's natural resources. *J. Land Use Environ. Law* 1:295-319.
- McCoy, E.D. & K.L. Heck, Jr. 1976. Biogeography of corals, seagrasses, and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Syst. Zool.* 25: 201-210.
- McCreary, J.P., H.S. Lee & D.B. Enfield. 1989. The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with application to circulation in the gulfs of Tehuantepec and Papagayo. *J. Mar. Res.* 47:81-109.
- Neira, R. & H. von Prah. 1986. Notas sobre los equinodermos de la Isla de Gorgona: P. 31-55. *In* H. von Prah & M. Alberico (eds.). Isla de Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá
- Newell, N.D. 1971. An outline history of tropical organic reefs. *Am. Mus. Novit.* 2465: 1-37.
- Orellana A., J.J. 1985. Marine fishes of Los Cobanos. Sigma Foundation, New York, 126 p.
- Patton, W.K. 1976. Animal associates of living corals: p. 1-36. *In* O.A. Jones & R. Endean (eds.). *Biology and geology of coral reefs*, Vol. III, *Biology* 2. Academic, New York.
- Pearson, R.G. 1981. Recovery and recolonization of coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4: 105-122.
- Peterson, C.L. 1960. The physical oceanography of the gulf of Nicoya, Costa Rica. A tropical estuary. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 4: 137-216.
- Pichon, M. 1978. Problems of measuring and mapping coral reef colonies: p. 219-230. *In* D.R. Stoddart & R.E. Johannes (eds.). *Coral Reefs: Research Methods*. UNESCO, Paris.
- Porter, J.M. 1972. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panamá. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 2: 89-116.
- Prah, H. von. 1982. Las formaciones de pústulas coralinas por el cangrejo *Haplocarcinus marsupialis* Stimpson (Crustacea: Decapoda) en Gorgona, Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín* 12: 97-103.
- Prah, H. von. 1985. Blanqueo masivo y muerte de corales hermatípicos en el Pacífico colombiano atribuidos al Fenómeno de El Niño 1982-83. *Boletín ERFEN*, 12: 22-24.
- Prah, H. von. 1986a. Corales y arrecifes coralinos en la isla de Gorgona, p. 61-87. *In* H. von Prah & M. Alberico (eds.). Isla de Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá.
- Prah, H. von. 198b. Notas sobre la zoogeografía de corales, crustáceos, moluscos y peces, p. 91-127. *In* H. von Prah & M. Alberico (eds.). Isla de Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá.
- Prah, H. von. 1986c. Crecimiento del coral *Pocillopora damicornis* durante y después del fenómeno de El Niño 1982-1983 en la Isla Gorgona, Colombia. *Boletín ERFEN* 18: 11-13.
- Prah, H. von. 1988. Respuesta a la crítica de Guzmán al trabajo de Prah y Mejía. *Rev. Biol. Trop.* 36: 167-169.
- Prah, H. von & H. Erhardt. 1985. Colombia: Corales y arrecifes coralinos. Editorial Presencia, Bogotá. 295 p.
- Prah, H. von & F. Estupiñán. 1990. Estudio sobre las ecoformas coralinas del género *Pocillopora* en las Ensenadas de Utría, Pacífico Colombiano. *Rev. Cienc., Univer. Valle*, 2: 45-54.
- Prah, H. von & A. Mejía 1985. Primer informe de un coral *Acropora valida* (Dana, 1846) (Scleractinia: Astrocoeniida; Acroporidae) para el Pacífico americano. *Rev. Biol. Trop.* 33: 39-44.
- Prah, H. von & B. Vargas-Angel. 1990. Tasa de crecimiento del coral *Pocillopora damicornis* en un arrecife costero del Pacífico Colombiano. *Rev. Cienc., Univer. Valle* 2: 37-44.
- Prah, H. von, D. Escobar & G. Molina. 1986. Octocorales (Octocorallia: Gorgonidae y Plexauridae) de aguas someras del Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 34: 13-33.
- Prah, H. von, J.C. Escobar & E. J. Peña. 1988. Diversidad de especies de un arrecife de coral de la Isla Gorgona,

- Pacífico Colombiano. Memorias VI Seminario Nacional de Ciencias del Mar: 571-577.
- Prahl, H. von, J.C. Escobar & E.J. Peña. 1990. Biogeografía de los corales hermatípicos del Pacífico Colombiano. *Rev. Cienc., Univer. Valle* 2: 55-64.
- Prahl, H. von, F. Guhl & M. Grögl. 1978. Crustáceos decápodos comensales del coral *Pocillopora damicornis* L. en la Isla de Gorgona, Colombia. *An. Inst. Inv. Mar., Punta Betón* 10:81-93.
- Prahl, H. von, F. Guhl & M. Grögl. 1979. Gorgona. Grupo Editorial, Bogotá. 279p.
- Quinn, W.H. 1974. Monitoring and predicting El Niño invasions. *J. Appl. Meteor.* 13: 825-830.
- Rasmusson, E.M. 1985. El Niño and variations in climate. *Amer. Sci.* 73: 168-177.
- Reyes-Bonilla, H. 1990. Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz.
- Reyes-Bonilla, H. 1993a. Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Reyes-Bonilla, H. 1993b. 1987 coral reef bleaching at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 52: 832-837.
- Richmond, R.H. 1981. Energetic considerations in the dispersal of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) planulae. *Proc. 4th Int. Coral Reef Sump.* 2: 153-156.
- Richmond, R.H. 1985a. Reversible metamorphosis in coral planula larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 181-185.
- Richmond, R.H. 1985b. Variations in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific ocean. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* 6: 101-106.
- Richmond, R.H. 1987a. Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 93: 527-533.
- Richmond, R.H. 1987b. Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Bull. Mar. Sci.* 41: 594-604.
- Richmond, R.H. 1990a. 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 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Richmond, R.H. 1990b. Relationship among reproductive mode, biogeographic distribution patterns and evolution in scleractinian corals: p. 317-322. *In* M. Hoshi & O. Yamashita (eds.) *Advances in invertebrate reproduction* 5. Elsevier, Amsterdam.
- Richmond, R.H. & C.L. Hunter 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific, and the Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 185-203.
- Robinson, J.A. & D.A. Thomson 1992. Status of the Pulmo coral reefs in the lower Gulf of California. *Environ. Conserv.* 19: 261-264.
- Rogers, C.S. 1990. Response of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 185-202.
- Rosenblatt, R.H. 1963. Some aspects of speciation in marine shore fishes: p. 17-180. *In* J.P. Harding & N. Tebble (eds.) *Speciation in the sea*. The Systematics Association, London.
- Sachet, M.H. 1962. Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Res. Bull.* 86: 1-115.
- Shen, G.T., T.M. Campbell, R.B. Dunbar, G.M. Wellington, M.W. Colgan & P.W. Glynn. 1991. Paleochemistry of manganese in corals from the Galapagos Islands. *Coral Reefs* 10: 91-100.
- Smith, D.B. 1991. The reproduction and recruitment of *Porites panamensis* Verrill at Uva Island, Pacific Panama. Tesis MSc, University of Miami, Miami. 65 p.
- Spurgeon, J.P.G. 1992. The economic valuation of coral reefs. *Mar. Pollut. Bull.* 11: 529-536.
- Squires, D.F. 1959. Results of the Puritan-American Museum of Natural History expedition to western Mexico: 7. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 118: 371-431.
- Stanley, S.M. & L.D. Campbell. 1981. Neogene mass extinction of western Atlantic molluscs. *Nature* 293: 457-459.
- Stehli, F.G. & J.W. Wells. 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Syst. Zool.* 20: 115-126.
- Stimson, J. 1990. Stimulation of fat-body production in the polyps of the coral *Pocillopora damicornis* by the presence of mutualistic crabs of the genus *Trapezia*. *Mar. Biol.* 106: 211-218.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.* 44: 433-498.
- Vargas-Angel, B. 1989. Contribución al conocimiento de la dinámica y distribución de las formaciones coralinas de la Ensenada de Utría, Chocó, Colombia. Tesis de Grado, Universidad del Valle, Cali, 98 p.
- Veron, J.E.N. 1985. Aspects of the biogeography of hermatypic corals. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* 4: 83-88.

- Wallace, C.C. 1985. Four years of juvenile coral recruitment to five reef front sites. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong. 4: 385-390.
- Ward, S. 1992. Evidence for broadcast spawning as well as brooding in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. Mar. Biol. 112: 641-646.
- Weerdt, W.H. de & P.W. Glynn. 1991. A new and presumably now extinct species of *Millepora* (Hydrozoa) in the eastern Pacific. Zool. Med. Leiden 65: 267-276.
- 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.
- Wellington, G.M. & P.W. Glynn. 1983. Environmental influences on skeletal banding in eastern Pacific (Panama) corals. Coral Reefs 1: 215-222.
- Wellington, G.M. & B.C. Victor. 1985. El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reefs damselfish population. Oecologia 68: 15-19.
- Wells, J.W. 1954. Fossil corals from Bikini Atoll. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 260-P: 609-617.
- Wells, J.W. 1956. Scleractinia: p. F328-444. In R. C. Moore (ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F: Coelenterata. Geol. Soc. Amer. & University of Kansas, Kansas.
- Wells, J.W. 1973. New and old scleractinian corals from Jamaica. Bull. Mar. Sci. 23: 16-58.
- Wilson, E.C. 1988. The hermatypic coral *Pocillopora* at Cabo San Lucas, México. Bull. So. Calif. Acad. Sci. 87: 79-83.
- Wilson, E.C. 1990. Mass mortality of the reef coral *Pocillopora* on the south coast of Baja California Sur, Mexico. Bull. So. Calif. Acad. Sci. 89: 39-41.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the eastern Pacific ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Vull. 9: 279-303.
- Wyrtki, K., E. Stroup, W. Patzert, R. Williams & W. Quinn. 1976. Predicting and observing El Niño. Science 191: 343-346.