

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIOEROSIÓN Y BIOACRECCIÓN  
EN ESCALOS CORALINOS DEL  
PACÍFICO SUR DE COSTA RICA

Tesis sometida a consideración  
del Programa de Posgrado en *Biología*  
para optar al grado de *Magister Scientiae*

ANA CECILIA FONSECA ESCALANTE

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

1999

## **DEDICATORIA**

Tesis dedicada a todas las mujeres científicas: el método científico no es una receta de cocina es un proceso creativo, intuitivo, preciso y culinario.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Jorge Cortés por su fe en mi y por hacer mi sueño realidad.

Al resto de miembros del comité de mi tesis,  
M. Sc. Federico Bolaños y Dr. José Vargas por sus comentarios y el tiempo invertido.

Al M. Sc. Gilbert Barrantes por la revisión voluntaria de la propuesta de investigación y del documento final.

Al Dr. Alvaro Morales por su ayuda en la búsqueda de financiamiento.

Al Lic. Eleazar Ruíz por su apoyo técnico en el trabajo de campo y la identificación de los peces coralívoros.

A la M. Sc. Rita Vargas por la identificación de crustáceos y bivalvos perforadores.

Al M. Sc. Ricardo Soto por la identificación de las algas epiliticas.

Al Dr. Harlan Dean y al Dr. Edward Cutler, de la Universidad de Harvard por la identificación de las especies de poliquetos y sipuncúlidos perforadores.

Al Dr. Karl Kleemann de la Universidad de Viena por la identificación de las especies de bivalvos perforadores.

Al Dr. Austin Williams del Museo de Historia Natural de Washington por la identificación del crustáceo perforador.

Al Dr. Robert Van Syos de la Academia de Ciencias de California por la identificación del cirripedio perforador.

Al Dr. Juan B. Chavarría, Edward Ruiz y a Róger Bonilla por su ayuda con el análisis estadístico.

A la Dra. Mireille Peyrot-Clausade, del Instituto Oceanográfico de Marseille, y a la Dra. Moshira Hassan y al Dr. William Kiene por sus recomendaciones sobre la metodología y el análisis de los datos.

A Guillermo Vargas por la toma de fotografías de los perforadores en la Unidad de Microscopía Electrónica.

A José Segura y Alvaro Valverde por ayudarme a preparar la presentación de la tesis.

A todo el personal  
del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR),  
las Escuelas de Biología, Geología, Ingeniería y Odontología  
por todo el apoyo logístico brindado.

Un agradecimiento especial  
a Carmen Durán del CIMAR,  
a Odalisca Breedy, Daniel Briceño, Martín Zamora, Ricardo Valverde, Estéban Estrada,  
Melania Figueroa, Ana Lucrecia Araya, Silvia Solís, Karina Arroyo y Mauricio Marín  
de la Escuela de Biología,  
a Sergio Hernández, Teresita Aguilar, Javier Alvarado y Marieta Bravo  
de la Escuela Centroamericana de Geología,  
y a Ana Luisa Berrocal de la Unidad de Radiología de la Escuela de Odontología,  
que me apoyaron durante gran parte de los análisis de laboratorio.

A la Vicerrectoría de Investigación y el Sistema de Estudios de Posgrado  
por el apoyo logístico y financiero.

A la familia Feoli por facilitarme una gira de colecta en el velero “Panikiniki”.

A toda mi familia y amigos por su apoyo incondicional.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae.

Dr. Manuel María Murillo Castro  
*Representante de la Decana del Sistema de Estudios de Posgrado*



---

Dr. Jorge Cortés Núñez  
*Director de Tesis*



---

M. Sc. Federico Bolaños Vindas  
*Miembro del Comité Asesor*



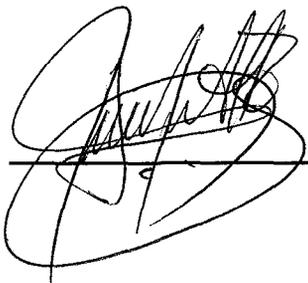
---

Dr. José A. Vargas Zamora  
*Miembro del Comité Asesor*



---

Dr. Alvaro Morales Ramírez  
*Representante de la Directora del Posgrado en Biología*



---

# TABLA DE CONTENIDOS

DEDICATORIA .....	iii
AGRADECIMIENTOS .....	iii
TABLA DE CONTENIDOS .....	vi
RESUMEN .....	viii
<b>Cap. 1. INTRODUCCIÓN GENERAL .....</b>	<b>1</b>
1.    Importancia de la estructura arrecifal .....	2
2.    Bioacreción .....	3
3.    Bioerosión .....	4
4.    Antecedentes .....	12
5.    Objetivos .....	15
<b>Cap. 2. DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO .....</b>	<b>16</b>
1.    Introducción .....	17
2.    Métodos .....	26
3.    Resultados .....	28
4.    Discusión .....	30
5.    Conclusión .....	33
<b>Cap. 3. COMPOSICIÓN, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE MACROPERFORADORES EN COLONIAS DE CORAL VIVO Y MUERTO .....</b>	<b>35</b>
1.    Introducción .....	36
2.    Métodos .....	42
3.    Resultados .....	44
4.    Discusión .....	55
5.    Conclusión .....	73
<b>Cap. 4. PATRÓN DE COLONIZACIÓN Y SUCESIÓN DE EPIBIOTA EN BLOQUES DE CORAL MUERTO .....</b>	<b>76</b>
1.    Introducción .....	77
2.    Métodos .....	78
3.    Resultados .....	81
4.    Discusión .....	89
5.    Conclusión .....	94
<b>Cap. 5. BIOEROSIÓN Y BIOACRECIÓN EN CORAL MUERTO .....</b>	<b>96</b>
1.    Introducción .....	97
2.    Métodos .....	99
3.    Resultados .....	104
4.    Discusión .....	114
5.    Conclusión .....	128
<b>Cap. 6. CRECIMIENTO Y BIOEROSIÓN EN COLONIAS DE CORAL VIVO .....</b>	<b>130</b>
1.    Introducción .....	131
2.    Métodos .....	135

3.	Resultados .....	137
4.	Discusión .....	139
5.	Conclusión .....	143
Cap. 7.	<b>BALANCE ESTRUCTURAL DE LOS ARRECIFES CORALINOS .....</b>	<b>144</b>
1.	Introducción .....	145
2.	Métodos .....	147
3.	Resultados .....	151
4.	Discusión .....	157
5.	Conclusión .....	168
Cap. 8.	<b>CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>170</b>
1.	Patrón de bioerosión y bioacreción como bioindicadores .....	171
	TESTIMONIO POST - PARTO .....	180
	REFERENCIAS .....	181
Apéndice 1	<b>Mecanismos de perforación .....</b>	<b>198</b>
Apéndice 2	<b>¿Por qué un coral hospedaría bivalvos perforadores? .....</b>	<b>203</b>
Apéndice 3	<b>Participantes del “Segundo Taller Internacional de bioerosión”. Instituto Oceanográfico de Harbor Branch, Fort Pierce, Fla. ....</b>	<b>205</b>

## LISTA DE CUADROS

	Página No.
Cuadro 1	Análisis sedimentológico de los tres arrecifes de estudio (n=3) ..... 30
Cuadro 2	Lista de especies de poliquetos perforadores encontrados ..... 45
Cuadro 3	Densidad promedio y diversidad de macroperforadores por sitio y categoría de mortalidad ..... 48
Cuadro 4	Densidad promedio de macroperforadores a nivel de familia, según el total de las colonias vivas y muertas por sitio ..... 49
Cuadro 5	Ecuaciones generadas a partir de una regresión simple entre el porcentaje de mortalidad del coral, y la densidad y abundancia relativa de macroperforadores no coloniales en cada sitio de estudio ..... 51
Cuadro 6	Comparación de la densidad promedio de quitones y gatrópodos entre sitios y categorías de mortalidad ..... 55
Cuadro 7	Distribución de macroperforadores de corales dentro del Pacífico oriental ..... 57
Cuadro 8	Macroperforadores de corales del Pacífico oriental y sus afinidades biogeográficas ..... 60
Cuadro 9	Tamaño promedio, ámbito de profundidad y otros tipos de sustrato utilizados por macroperforadores de coral del Pacífico oriental ..... 65
Cuadro 10	Abundancia relativa (%) de macroperforadores no coloniales en diferentes provincias arrecifales ..... 70
Cuadro 11	Lista de algas epilíticas ..... 81
Cuadro 12	Lista de organismos formadores de tubos calcáreos o conchas responsables de la bioacreción ..... 82
Cuadro 13	Comparación entre sitios del porcentaje promedio de cobertura superficial de epibiota sobre sustratos muertos con 18 meses de expansión ..... 84
Cuadro 14	Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según la posición en el bloque (n=57). Después de los 18 meses en total para los tres sitios ..... 86
Cuadro 15	Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según el tiempo de exposición total para los tres sitios de estudio ..... 88
Cuadro 16	Diversidad (H'), equitatividad (J) y densidad (int./hr) de peces coralívoros por sitio de muestreo (n=8) ..... 105
Cuadro 17	Tasas de bioerosión interna, externa y total y de bioacreción por sitio y tiempo de exposición ..... 109
Cuadro 18	Comparación de las tasas de bioerosión total y de bioacreción de este estudio con las obtenidas con métodos similares en otros estudios en le Mar Rojo, el Indo Pacífico y el Pacífico central ..... 125
Cuadro 19	Comparación entre sitios de las tasas de crecimiento de <i>Porites lobata</i> en los últimos años estimada por cada método y corregidas con el porcentaje de bioerosión interna en coral vivo ..... 138
Cuadro 20	Tasa de crecimiento de <i>P. lobata</i> en este estudio y otros estudios de otras regiones, utilizando el método de radiografías ..... 140
Cuadro 21	Cuadro comparativo entre los tres arrecifes de estudio en cuanto a cobertura promedio del sustrato arrecifal para el año 1996 ..... 159
Cuadro 22	Comparación entre arrecifes de tasas de producción y destrucción del CaCO <sub>3</sub> po m <sup>2</sup> de sustrato arrecifal ..... 154
Cuadro 23	Tasas de bioerosión total y producción, bruta y neta por m <sup>2</sup> arrecifal, según el menor y el mayor tiempo de exposición. Arrecifes Platanillo y Pta. Islotes ..... 155
Cuadro 24	Producción neta por sitio de estudio tomando en cuenta sólo la tasa de crecimiento del coral y la tasa de bioerosión total ..... 156
Cuadro 25	Cuadro comparativo del índice de diversidad y cobertura de coral vivo y muerto encontrados en este estudio, con los de investigacioens similares en los mismos sitios ..... 159
Cuadro 26	Comparación entre las tasas de bioerosión, producción bruta y producción neta por m <sup>2</sup> de sustrato arrecifal de este estudio y obtenidas con métodos similares en el estudio de Hassan (1997) en el Golfo de Aqaba, Mar Rojo, y en el estudio de Eakin (1992, 1996) ..... 164

# LISTA DE FIGURAS

	Página No.
Fig. 1. Mapa de Costa Rica con indicación de los sitios de estudio (estrellas): Arrecife Punta Islotes y arrecife Sándalo en Golfo Dulce, y Arrecife Platanillo en Isla del Caño . . . . .	17
Fig. 2. Foto aérea de Isla del Caño (IGN 1991). La flecha indica la posición del arrecife Platanillo. . .	18
Fig. 3. Foto aérea de la pluma de sedimento que sale de la desembocadura del Río Esquinas (A) y del arrecife Punta Islotes (B), Golfo Dulce (IGN 1992); hay una distancia de 5 a 6 km entre ambos	20
Fig. 4. Foto aérea de la pluma de sedimento de la desembocadura del Río Tigre (A) y del arrecife Sándalo (B), (IGN 1992); hay una distancia de 0.5 a 1 km entre sí. . . . .	22
Fig. 5. Coral <i>Porites lobata</i> perforado por una alta densidad del bivalvo <i>Lithophaga</i> . (aperturas de las perforaciones en forma de 8 con un borde de bajo relieve). . . . .	23
Fig. 6. Bivalvo perforador <i>Lithophaga aristata</i> (Mytillidae) dentro de su perforación . . . . .	46
Fig. 7. Perforaciones del bivalvo <i>Lithophaga plumula</i> (Mytillidae) con sobrecrecimiento de serpúlicos en las paredes de la perforación . . . . .	46
Fig. 8. Perforaciones del bivalvo <i>Gastrochaena</i> sp. (Gastrochaenidae) . . . . .	46
Fig. 9. Los sipuncúlidos <i>Aspidosiphon elegans</i> (Aspidosiphonidae) y <i>Phascolossoma perlucens</i> (Phascolossomatidae) dentro de sus perforaciones . . . . .	46
Fig. 10. Perforación del sipuncúlido <i>Antillesoma antillarum</i> (Sipunculidae) . . . . .	46
Fig. 11. Poliqueto perforador de la familia Eunicidae . . . . .	46
Fig. 12. Poliqueto perforador <i>Notaulax</i> sp. (Sabellidae) . . . . .	47
Fig. 13. Comparación entre sitios de la abundancia relativa de macroperforadores en colonias vivas y muertas de <i>P. lobata</i> . . . . .	50
Fig. 14. Composición de macroperforadores en colonias de <i>P. lobata</i> según dos categorías de mortalidad	52
Fig. 15. Correlación entre el porcentaje de bivalvos y el porcentaje de sipuncúlidos ( $r=-0.9$ , $n=49$ ). . .	52
Fig. 16. Análisis de Correspondencia (COA) con base en dos factores: Factor 1= Categorías de mortalidad por sitio; Factor 2=Densidad respectiva de familias de macroperforadores. . . . .	54
Fig. 17. Afinidad biogeográfica relativa en cuanto a especies de macroperforadores entre el Pacífico oriental y otras provincias arrecifales. . . . .	63
Fig. 18. Colecta de coral muerto por exposición en el Terremoto de Limón del 21 de abril de 1991, para la fabricación de los bloques experimentales. Portete, Limón . . . . .	79
Fig. 19. Transporte de las colonias de coral colectadas en Portete, Limón para la fabricación de bloques experimentales. Portete, Limón . . . . .	79
Fig. 20. Bloques experimentales instalados sobre parrillas de varilla de construcción (40x80 cm.). Estos bloques tienen 3 meses de exposición en el arrecife Platanillo, Isla del Caño). . . . .	79
Fig. 21. Superficie de los bloques de Platanillo a 5 y 10 metros de profundidad con 3 y 6 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques	87
Fig. 22. Superficie de los bloques de Platanillo, a 5 y 10 metros de profundidad con 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques	87
Fig. 23. Superficie de los bloques de Pta. Islotes, a 6 y 12 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques. . . . .	87
Fig. 24. Superficie de los bloques de Sándalo, a 3 y 6 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques. Nótese la bioerosión externa por parte de peces coralívoros especialmente a 3 metros de profundidad. . . . .	87

Fig. 25	Esquema de un bloque experimental cortado después de haber sido expuesto en el arrecife. La mitad derecha se cortó en cuatro tajadas triangulares. Los números romanos indican el número de cada sección (I a V). Los números arábigos identifican las superficies analizadas.	101
Fig. 26	Pez loro <i>Scarus compressus</i> (Allen y Robertson 1994).	105
Fig. 27	Pez loro <i>Scarus perrico</i> (Allen y Robertson 1994).	105
Fig. 28	Tinaboril <i>Arothron meleagris</i> (Allen y Robertson 1994).	106
Fig. 29	Pez chancho <i>Pseudobalistes naufragium</i> (Allen y Robertson 1994).	106
Fig. 30	Pez chancho <i>Sufflamen verres</i> (Allen y Robertson 1994).	107
Fig. 31	Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición. Arrecife Platanillo.	108
Fig. 32	Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición. Arrecife Punta Islotes.	108
Fig. 33	Muestra de cortes transversales de bloques según el tiempo de exposición. Arrecife Sándalo.	108
Fig. 34	Correlación entre la tasa de bioerosión interna y el tiempo de exposición en total para los tres sitios.	111
Fig. 35	Correlación entre la tasa de bioacreción y el tiempo de exposición en total para los tres sitios	111
Fig. 36	Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según la tasa promedio de bioerosión interna.	112
Fig. 37	Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según la tasa promedio de bioacreción.	113
Fig. 38	Correlación entre la tasa de bioerosión total y el porcentaje de cobertura por algas tapete en el tope de los bloques experimentales ( $r=0,7$ , $n=38$ ).	113
Fig. 39	Producción bruta tomando en cuenta la tasa de crecimiento y de bioacreción (P bruta 1) y tasa de bioerosión total por sitio.	154
Fig. 40	Producción neta 1 por sitio.	154
Fig. 41	Producción bruta tomando en cuenta la tasa de crecimiento y de bioacreción (P bruta 1) y tasa de bioerosión total por sitio.	156
Fig. 42	Producción neta 2 por sitio.	156

## RESUMEN

En los arrecifes coralinos existe un balance muy delicado entre procesos constructivos y destructivos. El punto en que la tasa de construcción de la estructura arrecifal iguala la tasa de erosión de la misma se ha definido como el punto de prendido y apagado del arrecife, del cual depende el crecimiento del mismo. La construcción se produce principalmente por bioacreción, o sea por el crecimiento de corales y por la calcificación de organismos incrustantes. A la destrucción causada por organismos se le llama bioerosión. Hay bioerosión interna causada por perforadores y bioerosión externa causada por coralívoros o herbívoros que erosionan el carbonato superficialmente. En el capítulo 1 se discute ampliamente sobre la interacción, función y factores determinantes de estos dos procesos en los arrecifes coralinos.

El objetivo principal de esta tesis es determinar el patrón y balance entre bioerosión y bioacreción de sustrato arrecifal muerto y vivo. Se realizaron experimentos entre 2 y 12 m de profundidad, en dos arrecifes del Golfo Dulce: Sándalo (8°34'28"N y 83°20'15" W) y Punta Islotes (8°43'41"N y 83°23'8" W); y en un arrecife de la Isla del Caño: Platanillo (8°42'53"N y 83°52' 35"W), Pacífico sur de Costa Rica. Se describen los sitios de estudio con base en lo encontrado en la literatura y con base en medidas de las variables físico-químicas del agua que se realizaron en este estudio (Capítulo 2). En cada arrecife se colectaron y descalcificaron fragmentos coralinos con diferentes porcentajes de mortalidad y se identificaron y cuantificaron los macroperforadores no coloniales; los datos de diversidad, abundancia relativa y densidad se presentan en el Capítulo 3. También se utilizó el método de bloques coralinos experimentales expuestos por períodos de 3 a 18 meses para determinar, por el método de conteo de puntos, el patrón espacial y temporal de colonización por parte de organismos epilíticos, entre ellos los organismos incrustantes responsables de la bioacreción, y el porcentaje de bioerosión externa; también se identificaron y cuantificaron los responsables de esta última (Capítulo 4). Los bloques también se descalcificaron para determinar las tasas de bioacreción, y de bioerosión interna y externa, y la producción neta por área superficial muerta, con base en el cambio de

peso de los bloques y la estimación del porcentaje de bioerosión en cortes transversales de los mismos (Capítulo 5). Seguidamente, en el capítulo 6, se estimó la tasa de crecimiento por parte del principal constructor de estos arrecifes, *Porites lobata*, medida con el método de bandas en radiografías, y corregida con el porcentaje de bioerosión interna en coral vivo, la cual se estimó a partir del volumen ocupado por macroperforadores dentro de las colonias. En el capítulo 7 se describe la cobertura y el relieve topográfico del sustrato arrecifal con el método de transectos lineales y se ajustan a toda la superficie arrecifal las tasas de bioerosión total, bioacreción, producción bruta y neta, para determinar el balance entre producción y destrucción en los arrecifes de estudio. Finalmente en el Capítulo 8, se integran las conclusiones de cada capítulo y se discute la posibilidad de utilizar las variables consideradas como indicadores de salud arrecifal.

Con este estudio se aumentó la lista de macroperforadores (>1 mm) no coloniales del Pacífico oriental a un total de 36 especies, y se encontró a nivel de familias un alto endemismo (21%) y mayor afinidad con arrecifes del Indo-Pacífico (64%) que con los del Caribe, Atlántico y Mediterráneo (45%). En los arrecifes de estudio los macroperforadores que causan mayor bioerosión por su abundancia y volumen son los bivalvos de la familia Mytillidae. La densidad de los macroperforadores aumenta directamente con el porcentaje de mortalidad del coral ( $r=0.6$ ;  $n=53$ ). Se presentan una serie de ecuaciones generadas por regresiones simples y se encuentra que la predictibilidad de la densidad total de macroperforadores y la abundancia relativa de cada tipo es alta en Punta Islotes y Platanillo pero no en Sándalo. En Sándalo la bioerosión externa (62%) es más importante que la interna (38%), y es causada principalmente por el pez loro *Scarus compressus*. En los otros sitios la bioerosión externa es inapreciable, mientras que la bioerosión interna es importante. La bioacreción ocurre principalmente en las bases de las colonias coralinas y excede la tasa de bioerosión en los tres sitios. En los arrecifes del Golfo Dulce los principales responsables de la bioacreción son los serpúlidos y bivalvos, asociados en la literatura con grandes concentraciones de nutrientes, contrasta con Platanillo donde las algas coralinas son las responsables de la bioacreción, asociadas a aguas de bajos nutrientes. Se da una correlación logarítmica alta y significativa entre el porcentaje de algas

filamentosas de menos de 1 cm de alto (césped) y las tasas de bioerosión externa ( $r = 0.5$ ,  $n = 33$ ), interna ( $r = 0.8$ ,  $n = 34$ ), y total ( $r=0.6$ ,  $n=0.7$ ,  $n=38$ ). Específicamente, en Sándalo tanto la cobertura por césped como la bioerosión son muy altas, y significativamente mayores que en los otros sitios de estudio.

Los arrecifes coralinos donde se llevó a cabo este estudio presentan el siguiente gradiente de menor a mayor salud: Sándalo<Punta Islotes<Platanillo. Este gradiente y las diferencias entre sí están relacionados principalmente con la mayor o menor cercanía de estos arrecifes a fuentes de sedimento alóctono y nutrientes, y a las diferencias en hidrodinámica, y se refleja en la mayoría de las variables que fueron consideradas y que pueden seguirse utilizando como bioindicadores. Los siguientes parámetros siguen el gradiente Sándalo<Punta Islotes<Platanillo: 1-La visibilidad del agua (3.74m, 6.25m y 11.0m, respectivamente). 2-La densidad total de macroperforadores en coral con más de 50% de mortalidad (102.7, 202.5, y 340.5 ind./100 cm<sup>2</sup>). 3- La abundancia relativa de sipuncúlidos (17.1%, 26.0%, 48.9%); 4-La cobertura de sustratos muertos por algas calcáreas costrosas (0.00%, 0.12%, 16.73%); 5-La diversidad ( $H'$ ) de peces coralívoros (0, 0.98 y 1.69); 6-La producción bruta ( $P_{bruta 1}$ ) tomando en cuenta la tasa de bioacreción por área de superficie arrecifal recién muerta y la calcificación por parte del coral dominante *P. lobata* (3.73, 6.33 y 7.48 kg/m<sup>2</sup>/año); 7-La producción bruta ( $P_{bruta 2}$ ) sólo en función de la calcificación del coral (0.56, 0.41y 2.76 kg/m<sup>2</sup>/año), debido a que la tasa de bioacreción disminuye con el tiempo de exposición; y 8-La producción neta 1 (+1.12, +5.62 y +7.48 kg/m<sup>2</sup>/año) y la producción neta 2 (-2.05, -0.30 y 2.76 kg/m<sup>2</sup>/año).

Los siguientes parámetros siguen el orden inverso Sándalo>Pta. Islotes>Platanillo: 1-El porcentaje de materia orgánica en los sedimentos (0.97%, 0.38% y 0.28%); 2-La densidad de macroperforadores en coral con menos del 50% de mortalidad (80.3, 58.2 y 19.7 ind./100 cm<sup>2</sup>); 3-La abundancia relativa de bivalvos (71.7%, 56.4% y 37.6%); 4-La cobertura de sustratos muertos por césped (60.93%, 35.35%, 32.23%); bivalvos (1.35%, 0.96% y 0.06%); gastrópodos (2.78%, 0.94%, 0.41%) y esponjas (4.13%, 0.51% y 0.22%). 5-La densidad total de peces coralívoros (1792.5+/-2076.3 ind./hr, 625.7+/-309.6 ind./hr y 105.0+/-53.2 ind./hr respectivamente); 6-El ámbito del porcentaje de bioerosión interna en coral vivo (0-32.7%, 3-27%, 0-16.4%); y 7-La tasa de

bioerosión total por área arrecifal (2.61, 0.71, y 0.002 kg/m<sup>2</sup>/año). La diversidad en colonias con más del 50% de mortalidad es mayor en el Pta. Islotes, sitio de disturbio intermedio.

En los arrecifes del Golfo Dulce la bioerosión es mayor que la bioacreción, están expuestos a altos grados de sedimentación y nutrientes, y sin oleaje. El sector este del arrecife de Sándalo se vió muy afectado por el sedimento removido durante el huracán César del 27 de julio de 1996. En el arrecife Punta Islotes no hay producción neta; a la tasa de destrucción actual (0.30 kg/m<sup>2</sup>/año), toman unos 6400 años más la erosión de la estructura arrecifal; si la tasa de sedimentación sobre el arrecife se mantiene o aumenta, y todo el coral que construye el arrecife se muere, lo cual puede ocurrir en menos de 10 años, el arrecife dejaría de crecer. En este último caso, a la tasa de bioerosión actual el arrecife quedaría destruído en unos 2700 años, poco menos de la mitad de los 5500 años que duró en formarse. El arrecife Platanillo es un arrecife en que la bioacreción es mayor a la bioerosión, expuesto al oleaje, pero que no sufre tanto el problema de sedimentación alóctona por estar en una isla a 15 km del continente. Este arrecife tiene una producción neta positiva pero baja y vulnerable a convertirse en negativa en cualquier momento especialmente a la tasa actual de cambio ambiental global.

El problema de la sedimentación en los ríos y mares de Costa Rica debe declararse emergencia nacional, porque ha afectado intensamente la calidad de estas aguas y sus recursos.

# LISTA DE CUADROS

	Página No.
Cuadro 1	Análisis sedimentológico de los tres arrecifes de estudio (n=3) . . . . . 30
Cuadro 2	Lista de especies de poliquetos perforadores encontrados . . . . . 45
Cuadro 3	Densidad promedio y diversidad de macroperforadores por sitio y categoría de mortalidad . . . . . 48
Cuadro 4	Densidad promedio de macroperforadores a nivel de familia, según el total de las colonias vivas y muertas por sitio . . . . . 49
Cuadro 5	Ecuaciones generadas a partir de una regresión simple entre el porcentaje de mortalidad del coral, y la densidad y abundancia relativa de macroperforadores no coloniales en cada sitio de estudio . . . . . 51
Cuadro 6	Comparación de la densidad promedio de quitones y gatrópodos entre sitios y categorías de mortalidad . . . . . 55
Cuadro 7	Distribución de macroperforadores de corales dentro del Pacífico oriental . . . . . 57
Cuadro 8	Macroperforadores de corales del Pacífico oriental y sus afinidades biogeográficas . . . . . 60
Cuadro 9	Tamaño promedio, ámbito de profundidad y otros tipos de sustrato utilizados por macroperforadores de coral del Pacífico oriental . . . . . 65
Cuadro 10	Abundancia relativa (%) de macroperforadores no coloniales en diferentes provincias arrecifales . . . . . 70
Cuadro 11	Lista de algas epilíticas . . . . . 81
Cuadro 12	Lista de organismos formadores de tubos calcáreos o conchas responsables de la bioacreción . . . . . 82
Cuadro 13	Comparación entre sitios del porcentaje promedio de cobertura superficial de epibiota sobre sustratos muertos con 18 meses de expansión . . . . . 84
Cuadro 14	Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según la posición en el bloque (n=57). Después de los 18 meses en total para los tres sitios . . . . . 86
Cuadro 15	Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según el tiempo de exposición total para los tres sitios de estudio . . . . . 88
Cuadro 16	Diversidad (H'), equitatividad (J) y densidad (int./hr) de peces coralívoros por sitio de muestreo (n=8) . . . . . 105
Cuadro 17	Tasas de bioerosión interna, externa y total y de bioacreción por sitio y tiempo de exposición . . . . . 109
Cuadro 18	Comparación de las tasas de bioerosión total y de bioacreción de este estudio con las obtenidas con métodos similares en otros estudios en el Mar Rojo, el Indo Pacífico y el Pacífico central . . . . . 125
Cuadro 19	Comparación entre sitios de las tasas de crecimiento de <i>Porites lobata</i> en los últimos años estimada por cada método y corregidas con el porcentaje de bioerosión interna en coral vivo . . . . . 138
Cuadro 20	Tasa de crecimiento de <i>P. lobata</i> en este estudio y otros estudios de otras regiones, utilizando el método de radiografías . . . . . 140
Cuadro 21	Cuadro comparativo entre los tres arrecifes de estudio en cuanto a cobertura promedio del sustrato arrecifal para el año 1996 . . . . . 159
Cuadro 22	Comparación entre arrecifes de tasas de producción y destrucción del CaCO <sub>3</sub> por m <sup>2</sup> de sustrato arrecifal . . . . . 154
Cuadro 23	Tasas de bioerosión total y producción, bruta y neta por m <sup>2</sup> arrecifal, según el menor y el mayor tiempo de exposición. Arrecifes Platanillo y Pta. Islotes . . . . . 155
Cuadro 24	Producción neta por sitio de estudio tomando en cuenta sólo la tasa de crecimiento del coral y la tasa de bioerosión total . . . . . 156
Cuadro 25	Cuadro comparativo del índice de diversidad y cobertura de coral vivo y muerto encontrados en este estudio, con los de investigaciones similares en los mismos sitios . . . . . 159
Cuadro 26	Comparación entre las tasas de bioerosión, producción bruta y producción neta por m <sup>2</sup> de sustrato arrecifal de este estudio y obtenidas con métodos similares en el estudio de Hassan (1997) en el Golfo de Aqaba, Mar Rojo, y en el estudio de Eakin (1992, 1996) . . . . . 164

## LISTA DE FIGURAS

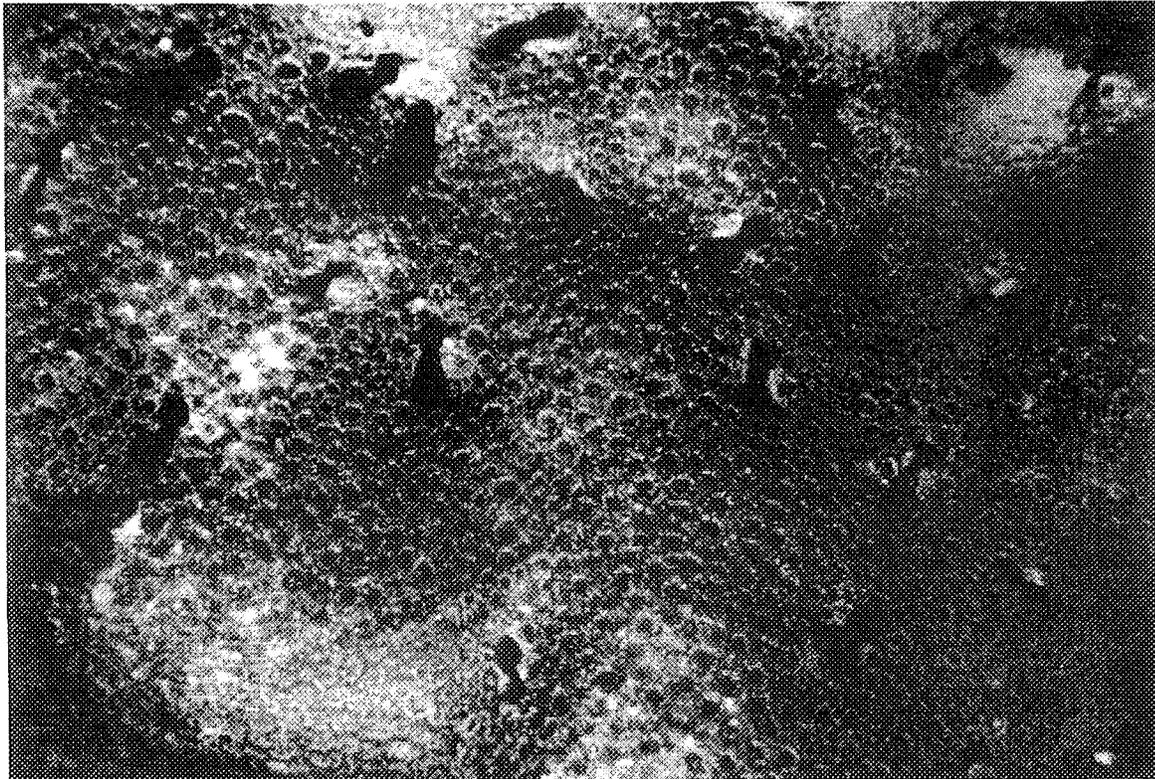
	Página No.
Fig. 1. Mapa de Costa Rica con indicación de los sitios de estudio (estrellas): Arrecife Punta Islotes y arrecife Sándalo en Golfo Dulce, y Arrecife Platanillo en Isla del Caño . . . . .	17
Fig. 2. Foto aérea de Isla del Caño (IGN 1991). La flecha indica la posición del arrecife Platanillo. . .	18
Fig. 3. Foto aérea de la pluma de sedimento que sale de la desembocadura del Río Esquinas (A) y del arrecife Punta Islotes (B), Golfo Dulce (IGN 1992); hay una distancia de 5 a 6 km entre ambos	20
Fig. 4. Foto aérea de la pluma de sedimento de la desembocadura del Río Tigre (A) y del arrecife Sándalo (B), (IGN 1992); hay una distancia de 0.5 a 1 km entre sí. . . . .	22
Fig. 5. Coral <i>Porites lobata</i> perforado por una alta densidad del bivalvo <i>Lithophaga</i> . (aperturas de las perforaciones en forma de 8 con un borde de bajo relieve). . . . .	23
Fig. 6. Bivalvo perforador <i>Lithophaga aristata</i> (Mytillidae) dentro de su perforación . . . . .	46
Fig. 7. Perforaciones del bivalvo <i>Lithophaga plumula</i> (Mytillidae) con sobrecrecimiento de serpulidos en las paredes de la perforación . . . . .	46
Fig. 8. Perforaciones del bivalvo <i>Gastrochaena</i> sp. (Gastrochaenidae) . . . . .	46
Fig. 9. Los sipuncúlidos <i>Aspidosiphon elegans</i> (Aspidosiphonidae) y <i>Phascolossoma perlucens</i> (Phascolosomatidae) dentro de sus perforaciones . . . . .	46
Fig. 10. Perforación del sipuncúlido <i>Antillesoma antillarum</i> (Sipunculidae) . . . . .	46
Fig. 11. Poliqueto perforador de la familia Eunicidae . . . . .	46
Fig. 12. Poliqueto perforador <i>Notaulax</i> sp. (Sabellidae) . . . . .	47
Fig. 13. Comparación entre sitios de la abundancia relativa de macroperforadores en colonias vivas y muertas de <i>P. lobata</i> . . . . .	50
Fig. 14. Composición de macroperforadores en colonias de <i>P. lobata</i> según dos categorías de mortalidad	52
Fig. 15. Correlación entre el porcentaje de bivalvos y el porcentaje de sipuncúlidos ( $r=-0.9$ , $n=49$ ). . .	52
Fig. 16. Análisis de Correspondencia (COA) con base en dos factores: Factor 1= Categorías de mortalidad por sitio; Factor 2=Densidad respectiva de familias de macroperforadores. . . . .	54
Fig. 17. Afinidad biogeográfica relativa en cuanto a especies de macroperforadores entre el Pacífico oriental y otras provincias arrecifales. . . . .	63
Fig. 18. Colecta de coral muerto por exposición en el Terremoto de Limón del 21 de abril de 1991, para la fabricación de los bloques experimentales. Portete, Limón . . . . .	79
Fig. 19. Transporte de las colonias de coral colectadas en Portete, Limón para la fabricación de bloques experimentales. Portete, Limón . . . . .	79
Fig. 20. Bloques experimentales instalados sobre parrillas de varilla de construcción (40x80 cm.). Estos bloques tienen 3 meses de exposición en el arrecife Platanillo, Isla del Caño). . . . .	79
Fig. 21. Superficie de los bloques de Platanillo a 5 y 10 metros de profundidad con 3 y 6 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques	87
Fig. 22. Superficie de los bloques de Platanillo, a 5 y 10 metros de profundidad con 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques	87
Fig. 23. Superficie de los bloques de Pta. Islotes, a 6 y 12 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques. . . . .	87
Fig. 24. Superficie de los bloques de Sándalo, a 3 y 6 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila de superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques. Nótese la bioerosión externa por parte de peces coralívoros especialmente a 3 metros de profundidad. . . . .	87

Fig. 25	Esquema de un bloque experimental cortado después de haber sido expuesto en el arrecife. La mitad derecha se cortó en cuatro tajadas triangulares. Los números romanos indican el número de cada sección (I a V). Los números arábigos identifican las superficies analizadas.	101
Fig. 26	Pez loro <i>Scarus compressus</i> (Allen y Robertson 1994).	105
Fig. 27	Pez loro <i>Scarus perrico</i> (Allen y Robertson 1994).	105
Fig. 28	Tinaboril <i>Arothron meleagris</i> (Allen y Robertson 1994).	106
Fig. 29	Pez chanco <i>Pseudobalistes naufragium</i> (Allen y Robertson 1994).	106
Fig. 30	Pez chanco <i>Sufflamen verres</i> (Allen y Robertson 1994).	107
Fig. 31	Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición. Arrecife Platanillo.	108
Fig. 32	Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición. Arrecife Punta Islotes.	108
Fig. 33	Muestra de cortes transversales de bloques según el tiempo de exposición. Arrecife Sándalo.	108
Fig. 34	Correlación entre la tasa de bioerosión interna y el tiempo de exposición en total para los tres sitios.	111
Fig. 35	Correlación entre la tasa de bioacreción y el tiempo de exposición en total para los tres sitios	111
Fig. 36	Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según la tasa promedio de bioerosión interna.	112
Fig. 37	Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según la tasa promedio de bioacreción.	113
Fig. 38	Correlación entre la tasa de bioerosión total y el porcentaje de cobertura por algas tapete en el tope de los bloques experimentales ( $r=0,7$ , $n=38$ ).	113
Fig. 39	Producción bruta tomando en cuenta la tasa de crecimiento y de bioacreción (P bruta 1) y tasa de bioerosión total por sitio.	154
Fig. 40	Producción neta 1 por sitio.	154
Fig. 41	Producción bruta tomando en cuenta la tasa de crecimiento y de bioacreción (P bruta 1) y tasa de bioerosión total por sitio.	156
Fig. 42	Producción neta 2 por sitio.	156

---

# *Capítulo 1*

## Introducción General



Bioerosión por *Lithophaga laevigata*  
en colonia de *Porites lobata* (Poritidae)  
(Fotógrafo: Jorge Cortés).

---

## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN GENERAL\*

El tema principal de este estudio es la modificación de la estructura arrecifal por procesos de bioerosión y bioacreción. El propósito fundamental de esta introducción general es definir los principales conceptos que se utilizan a través de todo el documento, presentar los antecedentes sobre el tema y plantear los objetivos específicos de este estudio. A continuación se caracteriza y se resalta la importancia de la estructura que conforman los arrecife coralinos, los procesos que ocurren dentro de la misma y los factores que determinan dichos procesos.

#### 1. IMPORTANCIA DE LA ESTRUCTURA ARRECIFAL

Un arrecife coralino es una estructura carbonatada extensa que se forma en el fondo de los océanos, compuesta más que todo por varias capas de esqueletos de organismos muertos cubiertos por una delgada capa de materia orgánica viva (Birkeland 1997). Como en Grecia y Roma, los arrecifes se erigen sobre las ruinas de sus antecesores y están sometidos a una lucha entre procesos constructivos y destructivos, físico-químicos y biológicos. En todos los arrecifes coralinos los procesos constructivos y destructivos se encuentran en un equilibrio muy delicado (Scoffin *et al.* 1980; Glynn 1988). El punto en que la tasa de construcción iguala la tasa de destrucción fue definido por Buddemeier y Hopley (1988) como el “punto de prendido y apagado” del arrecife. Una señal de salud de un arrecife es que la tasa de producción de carbonato de calcio sea mayor a la tasa de destrucción, esto lo definiría como un arrecife constructivo, con gran resistencia y capacidad para recuperarse a fenómenos naturales como tormentas intensas pero intermitentes; y a la inversa, un arrecife dañado y erosivo es aquel en que la tasa de destrucción es mayor. El punto de equilibrio, aun en arrecifes muy saludables, es frágil especialmente ante la combinación de intensos fenómenos naturales y crónicos impactos humanos, y en estos casos la inclinación de la balanza

\* Esta tesis sigue las normas de presentación de la Revista de Biología Tropical.

hacia el terreno de la destrucción puede ser irreversible (Wilkinson 1992), y los arrecifes se pueden convertir en sedimentos lagunares (Peyrot-Clausade *et al.* 1992).

La estructura arrecifal posee gran valor intrínseco, biológico, geológico, y económico. Es de gran valor intrínseco por la belleza de sus formas. Es de mucho interés biológico por la alta diversidad de organismos especialmente a nivel de taxones superiores como filos y reinos, con representantes de gran variedad de planos corporales básicos (Connel 1978, Birkeland 1997); sin embargo, también a nivel de especies se calcula que es alta la diversidad principalmente por la gran cantidad de invertebrados bentónicos pequeños (“fauna liliputiense”) que aún no se han identificado (Reaka-Kudla 1991). El valor económico es enorme por un lado, por la gran variedad de refugios que provee a una gran diversidad de organismos de interés farmacéutico (Bayer 1974), turístico, y pesquero (Birkeland 1997); y también por la protección que brinda a zonas costeras, como playas, lo cual es más difícil de cuantificar en términos de mercado, pero no deja de ser un factor que debe ser tomado en cuenta (Jackson 1995); esto se puede calcular según el costo que representaría la construcción de tajamares de las mismas dimensiones si desaparecieran los arrecifes por ejemplo. El interés geológico es invaluable; por un lado le da gran estabilidad a las formaciones y comunidades costeras (Lowry y Wickremaratne 1987, Birkeland 1997), y por otro lado es grande su potencial de fosilización y encierra la evidencia de fenómenos ambientales de muchos años atrás (Hubbard *et al.* 1997).

Es importante tomar en cuenta la interacción entre bioerosión y bioacreción en la descripción de arrecifes actuales y en la reconstrucción de ambientes arrecifales antiguos (Kiene 1988; Macintyre *et al.* 1992, Perry 1998 a).

## 2. BIOACRECIÓN

Los procesos constructivos en un arrecife son todos aquellos fenómenos físico-químicos y biológicos que contribuyen a la precipitación del carbonato de calcio. La cementación química o también conocida como criptocristalización puede ocurrir en cavidades con contenido orgánico que han perdido contacto con el agua exterior (Littler y Littler 1984). La bioacreción es el proceso fisiológico de producción de carbonato de calcio por parte de organismos vivos. Los principales productores

de carbonato de calcio y constructores de arrecifes son los corales escleractíneos a través de sus esqueletos, cuya formación se facilita por la asociación de los corales con algas unicelulares llamadas zooxantelas. Los arrecifes coralinos precipitan por lo menos  $6 \times 10^8$  toneladas de carbonato de calcio por año (Smith 1978). No existe otro ser vivo que haya superado en extensión y resistencia las construcciones de los corales, capaces de prestar refugio y alimentación a gran diversidad de organismos, y de proteger extensas áreas costeras de interés humano (Birkeland 1997). Las estructuras carbonatadas formadas por arrecifes coralinos pueden alcanzar hasta 1400 m de espesor, desde la superficie del agua hasta un basamento de roca volcánica en el arrecife Enewetak Atoll del Pacífico central (Ladd *et al.* 1970), y más de 2000 km de largo en la Gran Barrera Australiana, en el Pacífico occidental (Birkeland 1997). Sin embargo, otros organismos incrustantes como algas calcáreas, moluscos y poliquetos serpúlidos, también productores de esqueletos, conchas o tubos calcáreos que se fijan a la superficie de un sustrato, pueden formar sus propios arrecifes o contribuyen en el proceso bioacretor a cementar los esqueletos del coral para que formen las sólidas estructuras que los caracteriza (Barnes 1989, Kirtley 1992).

En este estudio se utiliza el término bioacreción para designar la acreción, causada por organismos incrustantes, y utilizamos el término crecimiento para designar la producción de carbonato de calcio por parte de los corales vivos.

Como vimos el potencial productivo, principalmente el de los corales es alto, pero ¿cómo se relaciona este potencial con el crecimiento real del arrecife? En primer instancia vale la pena aclarar que la alta diversidad de especies que caracteriza a los arrecifes no afecta directamente la fisiología, ni la acreción del arrecife. Un arrecife puede existir y crecer con pocas especies también (Birkeland 1977). La tasa a la que un arrecife puede crecer realmente está determinada por el balance entre procesos constructivos y destructivos

### 3. BIOEROSIÓN

Los procesos destructivos en un arrecife son todos aquellos fenómenos físicos-químicos y biológicos responsables de la disolución, erosión o fragmentación de la estructura carbonatada. La erosión física puede ser provocada por fenómenos

ambientales (e.g. olas, huracanes, tormentas, movimientos tectónicos) o antropogénicos (e.g. buceadores principiantes o inconscientes, dragado). La erosión química parece ser insignificante (Wells 1957;  $0.46 \text{ kg/m}^2/\text{a}$  según Le Campion-Alsumard *et al.* 1993) en comparación con los valores que se han informado hasta ahora de bioerosión (ver discusión del capítulo 5).

La bioerosión específicamente es un término propuesto por Neumann (1966 citado en Smyth 1990) para la erosión causada por organismos vivos como organismos perforadores o coralívoros. Las tasas de bioerosión son muy variables según el tipo y estado de desarrollo del arrecife, la zona dentro del arrecife, el tipo de coral, y el tipo y edad del perforador, sin embargo, se encuentran muchas contradicciones en la literatura sobre que factores la favorecen.

A pesar de que la erosión mecánica puede ser espectacular, después del paso de un huracán por ejemplo, la bioerosión predomina por la diversidad, intensidad y constancia de sus acciones (Peyrot-Clausade *et al.* 1995). Los agentes de erosión física a su vez tienen mayor efecto en estructuras que ya han sido debilitadas por la bioerosión (Highsmith 1980; Scott y Risk 1988). Se ha mencionado que en sitios protegidos las tasas de bioerosión son más altas que las de erosión física, y en lugares expuestos las tasas se igualan. Está confirmado que la bioerosión es una de las mayores fuerzas determinantes de la estructura, y por ende del potencial geológico y económico de los arrecifes (Bonem 1977; Hutchings 1986 a), y puede ser interna o externa.

### 3.1. Bioerosión interna

Los responsables de la bioerosión interna en arrecifes coralinos son los organismos perforadores que taladran por disolución química y/o acción mecánica un túnel o cámara a través de los esqueletos de carbonato, dejando una apertura en la superficie del coral vivo o muerto, la cual representa su única conexión con el exterior para alimentarse, respirar y liberar gametos (Hutchings 1986 a). La mayoría de estos organismos sólo pueden perforar el sustrato muerto y sólo pocas especies, como por ejemplo el bivalvo *Lithophaga laevis* en el Pacífico oriental, tienen la capacidad de pasar la barrera de nematocistos asentarse y perforar el esqueleto de corales vivos. Algunos mecanismos de perforación se describen con más detalle en

el apéndice 1. La estrategia de perforación debe brindar al menos un alto grado de protección; para darse una idea del costo de perforar hay que pensar que la relación entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de las estructuras perforadoras de un sipuncúlido por ejemplo, equivale a que un ser humano, con una altura de 1.5 m, trate de perforar en una pared un túnel de su tamaño, de 1.5 m de profundidad, con una piqueta de 1 cm.

Se ha dicho que los organismos perforadores, especialmente aquellos con concha, no sólo juegan un papel importante en la destrucción del arrecife, sino que también de cierta manera contribuyen en la formación del mismo, ya sea por liberación de carbonato de calcio disuelto (Peyrot-Clausade *et al.* 1995) o cementando la estructura con sus esqueletos; además retienen parte del sedimento producido (30-50% según Eakin 1996): Según esta opinión, la duración de la fase destructiva depende de la acumulación de los materiales finos desprendidos; estos materiales se acumulan hasta que los perforadores son sofocados por sus propios detritos y se suspende la bioerosión o fragmentación. Los fragmentos y sedimentos finos, van a parar a las grietas y agujeros, relleno así con mortero calcáreo muy lentamente los espacios que hay entre piezas estructurales de mayor tamaño (Barnes 1989).

Sin embargo, otros autores afirman que los perforadores contribuyen poco en la formación del arrecife por cementación de sus propios esqueletos, ya que estos depósitos contribuyen sólo a expensas de la destrucción de otras partes del arrecife, por lo que no se está adicionando material nuevo (Wells 1957). Además, se ha demostrado que los perforadores alteran la resistencia de los esqueletos coralinos, quedando estos más susceptibles a erosión física por fenómenos ambientales desfavorables (MacGeachy y Stearn 1976; Highsmith 1981 a; Highsmith *et al.* 1983; Kiene 1988; Scott y Risk 1988) y con menor probabilidad de recuperación (Colgan 1987; Glynn 1988). Por otro lado, si como se ha dicho, la tasa de bioerosión sobrepasa la de construcción en todo el sistema arrecifal, los perforadores se pueden ver autolimitados por sobredestrucción de su propio sustrato, y se reduce la vida media de la estructura arrecifal (Hutchings 1986 a; Peyrot-Clausade *et al.* 1992).

En el caso de colonias de coral vivo o parcialmente muerto la bioerosión puede estar favoreciendo la reproducción asexual por fragmentación (Hein y Risk 1975;

Guzmán 1986; 1988; Hutchings 1986 a; Guzmán y Cortés 1989 a; Scott y Risk 1988; Scott *et al.* 1988 a; Glynn 1997).

Los perforadores son parte de una diversa litobiota que en este estudio se define como todos aquellos organismos coloniales o no coloniales que se refugian en el sustrato coralino vivo o muerto. Hay organismos epilíticos sésiles que se fijan en la superficie del coral (e.g. anémonas), perforadores que forman sus propios túneles (e.g. bivalvos), y algunos organismos móviles casmolíticos que se definen como aquellos que utilizan cavidades naturales de la colonia coralina o se refugian en los túneles formados por los perforadores (e.g. cangrejos, peces). Entre los organismos epilíticos y casmolíticos (*sensu* Golubic *et al.* 1975) también hay agentes de bioerosión externa, más que todo herbívoros que raspan el coral mientras comen algas e.g. gastrópodos, erizos (Glynn 1997). Hutchings (1981) sugiere que todos estos organismos deben ser considerados oportunistas porque están adaptados para una vida corta en un ambiente impredecible especialmente en cuanto a la disponibilidad de sustrato.

El término litobiota sustituye otros varios términos que se han propuesto en la literatura; reemplaza al término infauna, ya que este es utilizado generalmente para referirse a los invertebrados de sedimentos lodosos; al término endo-criptofauna (Hutchings y Weate 1978) el cual se considera redundante ya que la endofauna es parte de la criptofauna, y además sólo considera a los animales perforadores y excluye a organismos perforadores de otros reinos como algas, bacterias y hongos; y al término criptobiota (Kobluk 1988), ya que asume que estos organismos viven protegidos de la exposición directa a factores ambientales.

Por lo menos 13 filos de invertebrados marinos del reino Animalia (e.g. esponjas, poliquetos, bivalvos, crustáceos, sipuncúlidos y algunos grupos de algas, bacterias y hongos) tienen representantes que perforan sustratos coralinos; algunos son organismos coloniales y otros individuales (Hutchings *et al.* 1992; Glynn 1997). Aquellos organismos como algas, bacterias y hongos, que requieren de métodos microscópicos para estudiarlos se les llama microperforadores (<100  $\mu\text{m}$ ), y a los invertebrados marinos se les llama macroperforadores (Glynn 1997). En ningún estudio del Pacífico oriental, incluido este estudio, se ha cuantificado la microbioerosión,

aunque se ha comprobado en otras regiones que ésta es importante y capaz de alterar el potencial de fosilización de un arrecife (Tudhope y Risk 1985; Kiene *et al.* 1995; Peyrot-Clausade *et al.* 1995; Peyrot-Clausade 1996; Vogel *et al.* 1996; Kiene 1997; Perry 1998 b).

Existen también diferentes moluscos y crustáceos marinos perforadores de la madera, que son los responsables de que muelles, diques y barcos queden como pañales. Cristóbal Colón perdió todos los barcos de su cuarto viaje por culpa de estos perforadores (Fongerousse 1968; Balakrishnan y Saraswathy 1971; Southwell y Bultman 1971). Estos se diferencian de los perforadores del carbonato en que son xilófagos, y conforme construyen sus túneles digieren la celulosa de la madera; algunos además complementan su dieta con microorganismos asociados. Los xilófagos marinos no fueron considerados en este estudio.

Según Hutchings (1986 a) se necesita aún mucha información sobre los factores determinantes de la distribución de la litobiota en general, y hacen falta trabajos cuantitativos en diferentes arrecifes y microambientes.

### *Sueños perforadores \**

*Algunos sueñan con perforar un túnel en una pared para fugarse de prisión, otros sueñan con perforar un arrecife y conocer su historia de formación, muchos sueñan con perforar un ser para adueñarse de él, y la mayoría soñamos con perforar un pozo de petróleo que nos esclavice al dinero.*

*Muchos invertebrados sueñan con perforar un esqueleto para quedar encerrados y nunca ser molestados por depredadores, ni aguas turbulentas.*

*Hay muchos modos de perforar pero todos dependen del esfuerzo y la perseverancia, del uso de las herramientas correctas y de la capacidad de creerse los sueños.*

---

\* Inspirado en la película "Sueños de fuga" producida por Niki Marvin y dirigida por Frank Darabont; basada en la novela corta "Shawhank Redemption" de Stephen King.

### 3.2. Consideraciones evolutivas

Trazas de microorganismos perforadores de carbonatos se pueden encontrar a través de la mayor parte de la historia de la Tierra (Gektidis y Golubic 1996). En el Precámbrico, hace 1500 millones de años (MA) ya existía la cianobacteria perforadora *Hyella* (Zhang y Golubic 1987). La litofauna (endocriptofauna *sensu* Kobluk 1988), siempre ha sido parte abundante del total de la biota arrecifal, y los Arqueozátidos, o primeros metazoarios constructores de arrecifes, en el Cámbrico (hace 550 MA), ya presentaban perforaciones abundantes aunque poco diversas. Las macroperforaciones conocidas más antiguas se encontraron en los arrecifes fósiles de arqueociátidos del Cámbrico Temprano del sur de Labrador, y pertenecen a esponjas y a organismos similares a los sipuncúlidos modernos (James *et al.* 1977; Vogel 1993). Estas perforaciones no aparecen restringidas a esqueletos de metazoarios, sino que explotaron también cavidades en parches arrecifales de algas. En esqueletos de estromatoporoides del Silúrico se encuentran densidades de 3 000 a 5 700 perforaciones/m<sup>2</sup>, lo cual es comparable con las densidades modernas (Kobluk *et al.* 1978).

Las asociaciones de perforadores modernas se han encontrado en arrecifes del Mioceno (Perry 1996), Oligoceno (Pleydell y Jones 1988) y son especialmente abundantes en el Jurásico (Fürsich *et al.* 1994; Wood 1997). Con el desarrollo de arrecifes construídos por esqueletos, en el Ordovícico medio y en el Devónico, lo cual coincide con la evolución de los peces depredadores arrecifales modernos, los macroperforadores muestran una rápida especiación y un aumento dramático de diversidad (Kobluk *et al.* 1978; Wood 1997). Reaka-Kudla (1991) es de la hipótesis de que la depredación por peces es uno de los factores responsables de la evolución de una gran diversidad en los arrecifes coralinos, ya que organismos bentónicos empezaron a perforar el arrecife para escapar de la depredación, creando criptas tridimensionales dentro de las cuales hubo una radiación de otros organismos bentónicos. Además, los huecos perforados limitan la litofauna subsecuente a tamaños pequeños y bajo potencial de dispersión, lo cual aumenta las tasas de evolución (Mooran y Reaka 1988).

### 3.3. Bioerosión externa

La bioerosión externa es la destrucción provocada por organismos al comer o al desplazarse sobre la superficie del sustrato coralino. Los responsables de la bioerosión externa son muy diversos, principalmente peces comedores de coral vivo, gastrópodos, erizos y quitones que en su búsqueda de algas erosionan la superficie del coral (Hutchings 1986 a; Glynn 1997).

Hutchings (1986 a) y Glynn (1997) resumen algunas de las tasas de bioerosión por grupo taxonómico de bioerosionadores internos y externos encontrados en la literatura Glynn (1997) además, incluye anotaciones sobre densidad, tamaño de partículas producidas, y tipo de hábitat.

### 3.4. Factores físico-químicos que favorecen la bioerosión

La bioerosión puede ser estimulada por dos tipos de circunstancias (Glynn 1997):

1. Condiciones que proveen directamente una ventaja de crecimiento a los bioerosionadores en comparación con las especies calcificadoras: eutroficación, sedimentación.

2. Condiciones que provocan la liberación de sustrato por muerte del tejido del coral aumentando indirectamente la oportunidad de que las colonias sean invadidas por perforadores y las tasas de pérdida de la estructura carbonatada; por ejemplo, tormentas, grandes concentraciones de materia particulada en suspensión, baja visibilidad del agua, altas tasas de sedimentación, exposición por cambios de marea, cambios de temperatura (e.g. Fenómeno de El Niño, afloramientos) y salinidad fuera de los rangos tolerados por los corales, eutroficación, y contaminación.

### 3.5. Factores biológicos que afectan la bioerosión

Los arrecifes coralinos son ecosistemas tan complejos que en general los factores tanto biológicos como físico-químicos provocan una red de efectos tanto positivos como negativos, y es muy difícil separar unos de otros.

Factores biológicos que favorecen la mortalidad del coral como la expansión de enfermedades causadas por hongos y bacterias, o la sobrepoblación por parte de

depredadores de corales, como la estrella de mar (*Acanthaster planci*) en el Pacífico, pueden favorecer la bioerosión (Glynn 1997). Por otro lado las enfermedades pueden atacar directamente a los bioerosionadores y disminuir la tasa de bioerosión, como es el caso de la muerte del erizo *Diadema antillarum* en arrecifes del Caribe (Lessios 1988). Sin embargo, con la disminución de los erizos también aumenta el crecimiento de algas filamentosas y macroalgas, la mortalidad del coral, y finalmente la bioerosión interna del coral.

La depredación es un factor importante de control de poblaciones, y se ha mencionado que la disminución de consumidores secundarios, como por ejemplo por sobrepesca de peces chanco (Balistidae) que ayudan a controlar las poblaciones de erizos, puede favorecer la bioerosión por parte de estos últimos (Glynn 1997). Por otro lado, estos mismos peces erosionan el coral alimentándose de los bivalvos perforadores del género *Lithophaga*, por lo tanto su disminución también puede disminuir las tasas de bioerosión (Guzmán 1986). Por otro lado, a pesar de que los perforadores adultos están bastante protegidos contra la depredación (Wolf *et al.* 1983; Reaka 1985; Mooran y Reaka 1988), peces y crustáceos pequeños que viven dentro de cavidades del coral pueden estar ingiriendo las larvas de estos perforadores (Patton 1976).

Se ha mencionado además la importancia de los peces damiselas que, por un lado matan corales para agrandar sus territorios, y mantienen comunidades de algas que favorecen el asentamiento de larvas de perforadores (Risk y Sammarco 1982; Klumpp *et al.* 1988), pero por otro lado reducen la bioerosión externa (hasta 2000 kg/año en Isla Uva, Panamá), ya que combaten la entrada de erizos y peces coralívoros en sus territorios (Glynn y Wellington 1983; Eakin 1992).

### **3.6. Balance de la estructura carbonatada**

Las tasas de bioerosión son muy variables en el tiempo y en el espacio y, en corales vivos, algunas veces sobrepasan las tasas de calcificación (Peyrot-Clausade *et al.* 1992). El proceso de bioerosión es capaz de destruir la estructura arrecifal tan rápido como se produce; en estudios de los años 1970 y algunos de los 1980, se demostró en varios arrecifes sanos que la diferencia entre la tasa de bioerosión y la de

biocalcificación era muy pequeña (Hein y Risk 1975; Scoffin *et al.* 1980; Davies y Hutchings 1983; Hallock y Schlager 1986).

La velocidad a la que un arrecife puede crecer depende del balance entre la productividad de carbonato del arrecife y los procesos destructivos (Hassan 1997). El equilibrio entre ambos procesos es muy delicado, pero la condición para que los arrecifes se sigan formando es que la tasa de construcción sea mayor a la de destrucción. Un arrecife productivo y en equilibrio dinámico es aquel donde se mantenga un balance entre colonias vivas y muertas, y un balance entre tasas de calcificación, bioerosión y bioacreción. (Hutchings 1986 a).

Durante la evolución de un arrecife, áreas donde domina el crecimiento pueden irse transformando gradualmente en áreas de bajo crecimiento y altas tasas de bioerosión (Hutchings 1986 a). En los últimos años al parecer las tasas de producción han disminuído a la vez que las tasas de destrucción han aumentado (Glynn 1988; Kiene 1988; Eakin 1992, 1996; Hassan 1997). La producción neta se ha definido como la tasa de producción menos la tasa de destrucción. Los arrecifes con una producción neta negativa se consideran erosivos y aquellos con una producción neta positiva se consideran constructivos (*sensu* Eakin 1996). El número de arrecifes que está siendo dañado ha ido aumentando rápidamente, y sólo el tiempo y la comprensión de estos procesos podrá indicarnos si el balance entre crecimiento y destrucción arrecifal está revertido, en cuyo caso los arrecifes están destinados a transformarse en sedimentos lagunares (Peyrot-Clausade *et al.* 1992). Los arrecifes han demostrado ser robustos y resistentes, en el tiempo geológico, a disturbios naturales severos pero intermitentes; sin embargo en los últimos años han demostrado al mismo tiempo ser muy frágiles y vulnerables ante disturbios antropogénicos crónicos (Smith *et al.* 1981; Wilkinson 1992)

#### 4. ANTECEDENTES

En Costa Rica específicamente, el primer trabajo sobre bioerosión fue el de Fisher (1978) que describe la estructura y composición de una perforación del bivalvo *Lithophaga (rupiphaga) hastasia* en un fragmento de una concha de *Conus (Asprella)* sp. Risk *et al.* (1980) identifica y cuantifica a los organismos perforadores

de colonias muertas y vivas del arrecife coralino de Cahuita. Al año siguiente, Fisher (1981 a y b) identifica y cuantifica la tasa de bioerosión en la costa Pacífica de nuestro país, causada mecánicamente por poliquetos (eunícidos y espiónidos), sipuncúlidos, erizos y camarones, con anotaciones sobre la vida media de estos basaltos; y Laurito (1990) analiza la distribución de trazas de bioerosión en rocas carbonáticas en un sitio específico de la costa del Pacífico central. Seguidamente, Montoya (1983) presenta una lista de moluscos marinos de la Isla del Coco en la que incluye a los bivalvos perforadores del género *Lithophaga*. Aguilar (1984) informa la presencia de esponjas perforadoras en arrecifes fósiles del Oligoceno del Valle Central. Cortés (1985) realiza observaciones preliminares del camarón perforador *Alpheus simus* (Alpheidae) en coral muerto de la costa Caribe. Fisher y Meyer (1985) describen algunos aspectos de la distribución, ecología y comportamiento de *Alpheus saxidomus*, perforador de rocas de la costa Pacífica. Guzmán (1986, 1988) en su estudio de la estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, identifica y estima la densidad de algunos de los agentes destructores como perforadores y coralívoros. Scott y Risk (1988), por su lado, estiman el efecto de las perforaciones del bivalvo *Lithophaga* (Mytilidae) sobre la resistencia del coral *Porites lobata* (Poritidae) en Isla del Caño. Ese mismo año, Scott *et al.* (1988 a) cuantifican los bivalvos perforadores de corales muertos y vivos de Isla del Caño (Costa Rica), Isla Uva (Panamá) y Santa Cruz (Galápagos). En el caso del Golfo Dulce, Cortés (1991, 1992) identifica algunos de los bioerosionadores internos y externos con observaciones sobre su densidad y frecuencia. Guzmán y Cortés (1992) estiman en Isla del Coco, la densidad de bioerosionadores externos como coralívoros (estrella *Acanthaster planci* y pez *Arothron meleagris*), y erizos (*Diadema mexicanum*), asegurando que estos son responsables de gran parte de la erosión de la estructura arrecifal. Aguilar (1997) confirma la presencia de bivalvos perforadores y encuentra épocas con altas tasas de bioerosión en parches arrecifales fósiles del Oligoceno superior-Mioceno inferior. Por último, Fonseca y Cortés (1998) presentan una lista de 18 especies de perforadores del coral identificados hasta ese momento en el Pacífico oriental, con datos sobre su distribución en esta provincia arrecifal. En esa publicación se informa

por primera vez para Costa Rica y el Pacífico oriental la presencia del sipuncúlido perforador *Aspidosiphon elegans* (Aspidosiphonidae), y se confirma la extensión de ámbito del camarón *Pomatogebia rugosa* (Upogebiidae).

Otros trabajos sobre bioerosión realizados en el Pacífico oriental son los siguientes: Williams (1986), Williams y Ngoc-Ho (1990), y Lemaitre y Ramos (1992), los cuales hacen aclaraciones sistemáticas sobre el camarón perforador *Pomatogebia rugosa* (Upogebiidae). Glynn (1988) estima la bioerosión producida por erizos en Isla Uva (Panamá) e Isla Floreana (Galápagos). Cantera y Contreras (1988) presentan consideraciones sistemáticas sobre los bivalvos perforadores de corales de la Isla Gorgona (Colombia). Kleemann (1990) hace transplantes de bivalvos perforadores provenientes de diferentes regiones del mundo, incluido el Pacífico oriental (Isla Urabá, Panamá), en túneles artificiales de bloques coralinos para medir las tasas de bioerosión de cada especie. Finalmente, Eakin (1992 y 1996) estudia las tasas de bioerosión interna y externa en arrecifes panameños antes y después del Fenómeno de El Niño 1982-1983, y propone un modelo para comparar el balance del carbonato de calcio antes y después de este Fenómeno. Este modelo de la fase sólida del carbonato incluye las fuentes de carbonato producidas en el arrecife por algas calcáreas y corales, las pérdidas por bioerosión y la retención de sedimentos producidos por la bioerosión.

En general Risk and MacGeachy (1978), Macintyre (1984), Hutchings (1986 a), y Glynn (1997) hacen una revisión sobre la destrucción biológica en arrecifes coralinos, sintetizan los tipos de organismos responsables de la bioerosión moderna, y discuten sobre las implicaciones y los controles sobre la distribución de los macroperforadores. Para consultar datos sobre diversidad, abundancia relativa, y distribución de perforadores, y sobre patrones temporales y espaciales de bioerosión del Caribe y del Atlántico ver los trabajos de Hein y Risk (1975), Vittor (1975), MacGeachy (1977), Bromley (1978), Rice y Macintyre (1982), Choi y Ginsburg (1983), Scott (1985; 1987) y Perry (1998 a). Para consultar datos del Índico y el Pacífico occidental y central, buscar los trabajos de Scott (1980), Tsuyiya *et al.* (1986), Hutchings y Peyrot-Clausade (1988), Kiene (1988), Klumpp *et al.* (1988), Peyrot-Clausade y Brunel (1990), Preston y Doherty (1990), Sammarco y Risk (1990), Hutchings *et al.* (1992),

Musso (1992), Peyrot-Clausade *et al.* (1992); Kiene y Hutchings (1994), Chazotes *et al.* (1995), Risk *et al.* (1995). Para mayor información sobre cualquier tema de bioerosión en general se recomienda consultar la lista de literatura disponible hasta la fecha sobre bioerosión macroscópica y microscópica en Radtke *et al.* (1997).

## 5. OBJETIVOS DE LA TESIS

### 5.1. Objetivo general

Estudiar la composición, densidad, distribución y afinidades biogeográficas de las poblaciones de macroperforadores, y determinar el balance entre bioerosión y bioacreción de la estructura carbonatada en coral vivo y muerto de arrecifes coralinos con diferentes grados de salud dentro del Pacífico sur de Costa Rica.

### 5.2. Objetivos específicos

- Generar una lista de especies de macroperforadores del Pacífico Oriental, y su distribución.
- Determinar las relaciones biogeográficas de los diferentes macroperforadores identificados a nivel de especie.
- Determinar la composición y densidad de macroperforadores en colonias muertas y vivas del coral *Porites lobata*, en arrecifes con diferentes grados de salud, arrecifes Sándalo y Punta Islotes (Golfo Dulce), y Platanillo (Isla del Caño).
- Estimar la tasa de bioerosión interna y externa, la tasa de bioacreción y el patrón de colonización de macroperforadores en sustratos muertos de *P. lobata*, en cada uno de estos arrecifes.
- Medir las tasas de calcificación y bioerosión en colonias vivas de *P. lobata* en estos arrecifes.
- Estimar el estado de salud de cada arrecife de estudio.
- Determinar la relación tasa de bioerosión/tasa de bioacreción en coral muerto y vivo y estimar el balance entre la producción y destrucción de la estructura carbonatada de cada arrecife dominado por el coral *P. lobata*.
- Determinar la importancia de los macroperforadores y el balance del carbonato como bioindicadores.

---

# *Capítulo 2*

## Descripción de los sitios de estudio



Isla del Caño (Costa Rica)

(Fotógrafa: Ana C. Fonseca E.).

---

## CAPÍTULO 2

### DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

#### 1. INTRODUCCIÓN

##### 1.1. Isla del Caño

###### 1.1.1. Descripción geológica, climática y oceanográfica

La Isla del Caño ( $8^{\circ}43'N$ ,  $83^{\circ}52'W$ ) está localizada en el Pacífico sur de Costa Rica, 15 km al noroeste de la Península de Osa (Fig. 1); tiene forma triangular, con una superficie de aproximadamente 300 ha, un perímetro de costa de 7 km, y una altitud máxima de 90 m sobre el nivel del mar. Toda la isla hasta 3 km mar adentro está protegida por la categoría de Reserva Biológica. La isla está cubierta por bosque tropical lluvioso. La precipitación promedio anual es de 5150 mm, con los máximos encontrados para los meses de setiembre y noviembre. La temperatura promedio es de  $27.5^{\circ}C$ , con una máxima de  $30^{\circ}C$  y una mínima de  $17.5^{\circ}C$  (Guzmán, 1986).

Geológicamente la isla es muy interesante por ser la tierra más cercana a la Fosa Mesoamericana. La isla ha sido afectada por un fuerte tectonismo producto de

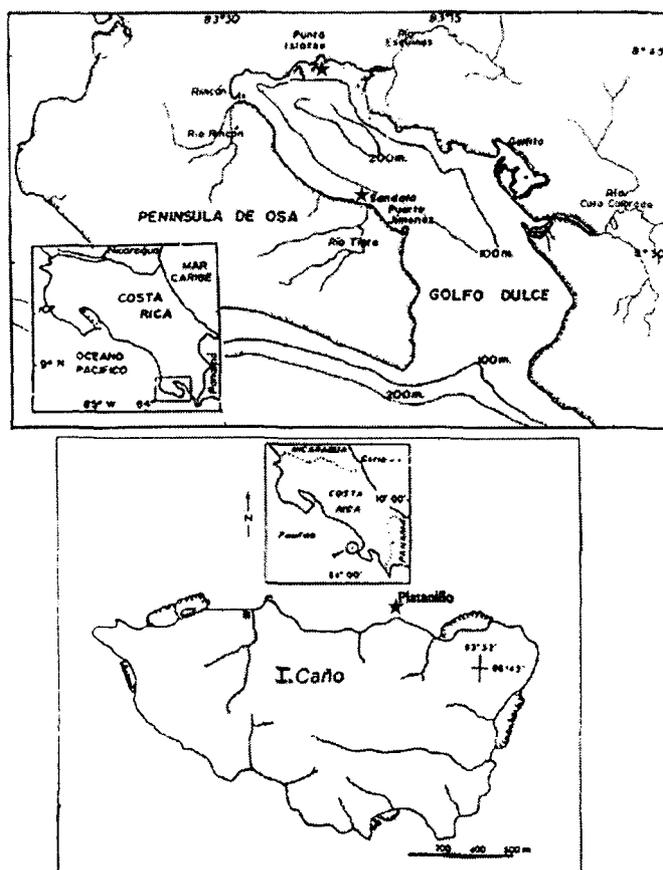


Fig. 1. Mapa de Costa Rica con indicación de los sitios de estudio (estrellas): Arrecife Punta Islotes y arrecife Sándalo en Golfo Dulce (modificado de Fonseca y Cortés 1998), y Arrecife Platanillo en Isla del Caño (modificado de Guzmán *et al.* 1987).

la subducción de la Placa Cocos bajo la fosa Mesoamericana, la cual a su vez causa un levantamiento de la Placa Caribe y por lo tanto de la isla. La formación de múltiples terrazas a diferentes alturas sobre el nivel del mar, y acantilados que no han sido erosionados, ni mecánicamente, ni por bioerosionadores, sugieren un levantamiento muy rápido. Sin embargo, actualmente se observa que las terrazas rocosas a pocas decenas de metros de la playa, están fuertemente erosionadas por la acción del oleaje y los bioerosionadores, lo que sugiere que el levantamiento ha disminuído (Guzmán 1986).

La isla está rodeada por arrecifes que consisten en plataformas con diferentes estados de desarrollo. Hasta ahora se han reportado 15 especies de corales de las cuales 12 son hermatípicas. Los arrecifes someros de Isla del Caño, a diferencia de otros sitios del Pacífico oriental (e.g. Panamá y Galápagos), están dominados por microatolones del coral *P. lobata*, tienen baja cobertura de coral vivo, poco espesor (0.2 a 2.4 m), y están en aguas más superficiales, donde la acción del oleaje es severo (Fig. 2) (Guzmán 1986; Guzmán *et al.* 1987). Estos arrecifes son relativamente recientes evidenciado por su poco espesor y porque no tienen más de 2000 años de edad (Guzmán 1986; Guzmán y Cortés 1989 a; Macintyre *et al.* 1992); al parecer su formación se ha visto limitada por fluctuantes temperaturas del agua debido a frecuentes Fenómenos de El Niño. Durante El Niño 1982-83, especialmente, murió 51.3% del coral, aumentando en gran medida el grado de bioerosión y disminuyendo el grado de recuperación (Guzmán *et al.* 1987; Glynn *et al.* 1988; Scott *et al.* 1988 a; Macintyre *et al.* 1992; Glynn 1997).

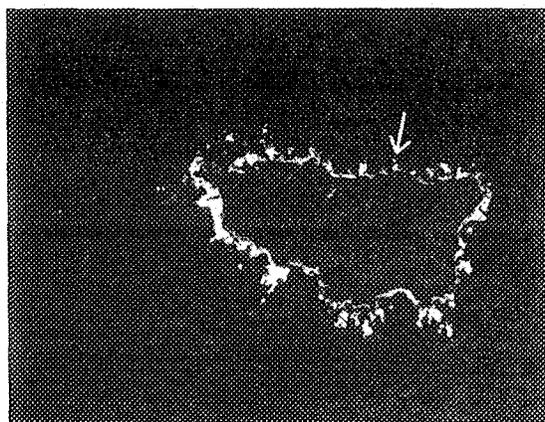
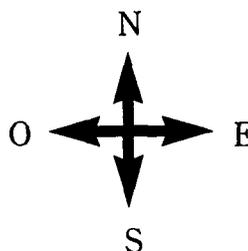


Fig. 2. Foto aérea de Isla del Caño (IGN 1991). La flecha indica la posición del arrecife Platanillo.



### 1.1.2. Arrecife Platanillo

El arrecife de Platanillo en Isla del Caño se localiza en el lado norte de la isla a  $8^{\circ}42'53''\text{N}$  y  $83^{\circ}52'35''\text{W}$  (Figs. 1 y 2) (Guzmán 1986). En este estudio se realizó el muestreo en la zona somera (5 m) y en la zona profunda (10 m), profundidades medidas durante la marea alta.

## 1.2. Golfo Dulce

### 1.2.1. Descripción geológica, climática y oceanográfica

El Golfo Dulce se localiza entre  $8^{\circ}26'$  y  $8^{\circ}45'\text{N}$  y entre  $83^{\circ}05'$  y  $83^{\circ}29'\text{W}$  en el extremo sur de la costa del Pacífico de Costa Rica (Fig. 1). Es un estuario con un área de  $680\text{ km}^2$ , 50 km de largo y de 10 a 15 km de ancho. La máxima profundidad es de 200 m (Richards *et al.* 1971). El Golfo es de origen tectónico y se formó desde hace 1 a 2 millones de años por un proceso de subsidencia (Berrangé 1987; Berrangé y Thorpe 1988). Se encuentra separado del océano Pacífico abierto por la montañosa y boscosa Península de Osa. Hebbeln *et al.* (1996) hacen un estudio sobre su morfología y la estructura de sus sedimentos.

En Golfo Dulce el clima es de húmedo a muy húmedo, y de tibio a caliente. De enero a julio de 1997 en la estación de Palmar Sur, la más cercana al Golfo Dulce, la temperatura promedio varió de  $24.90^{\circ}\text{C}$  a  $28.17^{\circ}\text{C}$ ; la humedad relativa varió de 86.14% a 96%; el viento presentó velocidades de 1.71 a 4.73 km/hr (IMN 1997). Lluve durante todo el año (4000-5000 mm/año). La estación lluviosa está determinada por el movimiento estacional norte-sur de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Conforme la ZCIT se desplaza hacia el norte del Ecuador ( $6^{\circ}\text{N}$ ), de mayo a diciembre, los húmedos vientos ecuatoriales suroccidentales traen lluvias torrenciales a la costa del Pacífico Sur. Durante la época más seca, de enero a marzo, dominan los vientos orientales y nororientales, y la brisa marina local trae lluvias ocasionales. La precipitación excede la evaporación y los suelos pasan saturados durante 7 a 8 meses al año, excepto en el río Esquinas donde esta situación es permanente. El alto grado de saturación de los suelos favorece una erosión rápida de los suelos expuestos y da lugar a inundaciones frecuentes (Herrera 1985).

La mayoría de los ríos que desembocan en el Golfo son pequeños, tienen pendientes pronunciadas y presentan pocos signos de contaminación. Los niveles de

oxígeno son altos, las concentraciones de fosfatos son bajas, las de nitratos son altas en pocos de ellos, y la materia particulada en suspensión es alta en casi todos (Umaña 1998). La entrada al Golfo de aguas de escorrentía ricas en sedimentos, asociados a altos contenidos de materia orgánica terrestre ha aumentado considerablemente durante los últimos 25 años, debido a la deforestación y la expansión de la agricultura y la actividad minera a lo largo de las cuencas que rodean el Golfo (Chamorro 1989; Cortés 1992; González 1992; Thandrup *et al.* 1996). No se ha hecho un estudio sistemático sobre productividad en el Golfo, pero se ha sugerido que es baja en relación con otros golfos del Pacífico oriental (Córdoba com. pers. 1999), y se determinó que las concentraciones de pesticidas en el mismo son mínimas (Sponberg y Davis 1998).

La circulación a lo largo de la columna de agua del Golfo es termohalina y se parece a la de los fiordos de altas latitudes, situación que se refleja en la composición de sus masas de agua. En la entrada del golfo hay un umbral de 50-60 m de profundidad que obstaculiza durante la mayor parte del año la circulación del agua a lo largo de toda la columna. Se observan dos capas: una capa superficial cuyo espesor coincide con la profundidad umbral (50-60 m); esta es una capa estratificada de agua tibia (19-30°C) y diluida (salinidad < 34‰); la circulación de aguas superficiales está dirigida por las mareas principalmente, y por la entrada de agua dulce periódicamente. La otra capa es profunda (ámbito: 60 - 200 m de profundidad), con una temperatura mínima de 15.4°C y salinidades de hasta 34.8‰. La frontera entre estos cuerpos de agua está delimitada por la isoterma de 19°C (Brenes y León 1988). La mezcla de estas masas de agua depende de las mareas, el viento, la entrada de aguas de escorrentía, la topografía, el afloramiento de agua subsuperficial costera y su advección hacia el Golfo (Quirós 1989). La renovación del agua profunda aparentemente ocurre por lo menos una o dos veces al año, en períodos de 8 a 16 días, especialmente durante la época seca, lo cual evita que el Golfo sea anóxico totalmente (Richards *et al.* 1971; Thandrup *et al.* 1996; Córdoba y Vargas 1996).

Se encuentran manglares alrededor de todo el Golfo Dulce y cubren en total un área de aproximadamente 2 100 ha. y al parecer son unos de los mayores contribuyentes a la productividad primaria del Golfo (Allen 1956; Jiménez y Soto 1985).

Los arrecifes coralinos del Golfo han sido estudiados en detalle (Cortés 1990 a y b, 1991, 1992; Cortés *et al.* 1994); estos arrecifes consisten de parches continentales, lo cual contrasta con la gran mayoría de los arrecifes del Pacífico oriental que son insulares (Guzmán y Cortés 1993). Cortés (1992) informó para Golfo Dulce 9 especies de corales escleractineos.

Los arrecifes se establecieron en el Golfo hace aproximadamente 5500 años. El crecimiento de los arrecifes fue relativamente rápido hasta hace unos 500 años, época en la que empezó a decrecer su desarrollo debido a la introducción de agua dulce; aparentemente los ríos Esquinas (Fig. 3) y Rincón empiezan a fluír hacia la parte interna del Golfo entre hace 1000 y 500 años. Hace unos 50 años, el crecimiento al parecer se detiene debido a un aumento en la sedimentación terrígena asociado a la deforestación de la cuenca del Golfo, la construcción de carreteras y la actividad minera (Cortés *et al.* 1994). Como las corrientes cerca de la costa son muy lentas y el oleaje es muy débil, las tasas de sedimentación cerca de la costa son muy altas, haciendo que los arrecifes de coral corriente abajo de las fuentes de sedimento se vean seriamente afectados (Fig. 3). El sedimento se acumula entonces rápidamente y durante una larga estación lluviosa. Yukihiro (1991) encuentra un pico en la claridad del agua en la segunda mitad de la estación seca (prof. del disco Secchi entre 7 y 15 m) en comparación con la estación lluviosa (prof. del disco Secchi menor a 7 m).

Hasta la fecha no se ha cuantificado el efecto del calentamiento de las aguas sobre sus arrecifes, pero parece ser menor que el sufrido en islas mar adentro de la región (Macintyre *et al.* 1992).

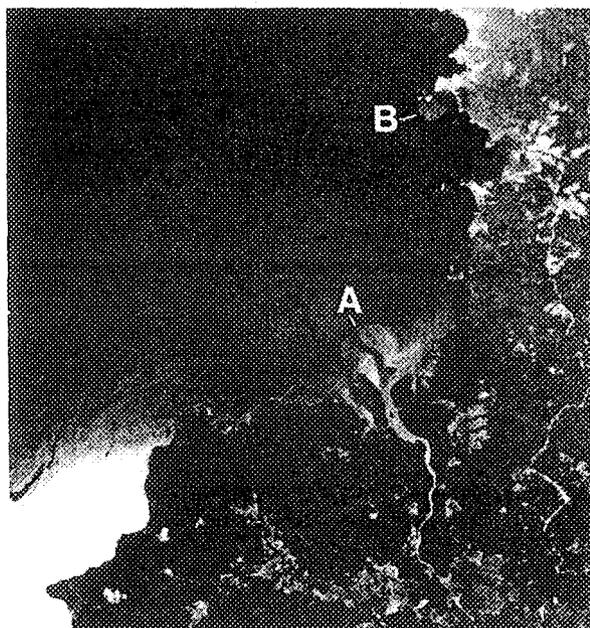


Fig. 3. Foto aérea de la pluma de sedimento que sale de la desembocadura del Río Esquinas (A) y del arrecife Punta Islotes (B), Golfo Dulce (IGN 1992); hay una distancia de 5 a 6 km entre ambos.

### 1.2.2. Arrecife Punta Islotes

El arrecife Punta Islotes (Fig. 1), se encuentra en la parte interna al norte del Golfo ( $8^{\circ} 43'41''$  N y  $83^{\circ} 23'8''$  W), entre 5 y 6 km de distancia del río Esquinas (Fig. 3). El río Esquinas tiene un 80% de cobertura forestal, aproximadamente 150 mg/l de materia particulada en suspensión (Umaña 1998) y sus sedimentos contienen gran número de pesticidas persistentes, aunque en bajas concentraciones (Spongberg y Davis 1998). En total este arrecife mide 12 ha y tiene un espesor de 9 m en promedio (Cortés 1991), bastante alto en comparación con otros arrecifes del Pacífico oriental (Macintyre *et al.*1992). Este arrecife presenta un alto relieve (hasta 12 m); consiste de un bajo arrecifal con microatolones de *Porites lobata*, un borde o zona de transición, con el mayor porcentaje de coral vivo, y un frente con una pendiente mayor a  $45^{\circ}$  que baja hasta 10 ó 12 m de profundidad. Los muestreos para este estudio se realizaron en la parte profunda (12 m) y somera (6 m) del borde del arrecife, profundidades que fueron medidas durante la marea alta.

### 1.2.3. Arrecife Sándalo

El arrecife Sándalo (Fig. 1) se encuentra en la vertiente sur y la parte más externa del Golfo ( $8^{\circ} 34'28''$  N y  $83^{\circ} 20'15''$  W), entre 0.5 y 1 km al oeste del río Tigre (Fig. 4). El río Tigre presenta un 60 % de cobertura forestal y aproximadamente 600 mg/l de materia particulada en suspensión (Umaña 1998). Este arrecife cubre aproximadamente 5 hectáreas, dominadas por el coral *P. lobata*, con una profundidad máxima de 6 m, un relieve topográfico bajo, y mucha sedimentación (Cortés 1992). En



Fig. 4. Foto aérea de la pluma de sedimento de la desembocadura del Río Tigre (A) y del arrecife Sándalo (B). (IGN 1992); hay una distancia de 0.5 a 1 km entre sí.

este estudio se realizó el muestreo en una profundidad promedio (3 m) y en la máxima profundidad (6 m), en marea alta.

El arrecife Sándalo no se pudo muestrear durante el primer año por falta de visibilidad. Este arrecife se vio afectado severamente por la pluma de sedimento proveniente del Río Tigre, que creció considerablemente después del huracán César del 27 de julio de 1996.

### 1.3. Características del coral *Porites lobata*

*Porites lobata* Dana es el coral más común en todos los arrecifes de la costa Pacífica de Costa Rica (Cortés y Murillo 1985). Por esta razón dicha especie se presta para un estudio exhaustivo y comparativo de diversidad de bioerosionadores.

*P. lobata* es un coral masivo (Fig. 5) conocido por su alta resistencia al estrés ambiental. Su alta porosidad y baja fortaleza debe estar facilitando su bioerosión y eventual reproducción por fragmentación bio-mecánica (Hein y Risk 1975; Guzmán 1986; 1988; Huchings 1986 a; Guzmán y Cortés 1989 a; Scott y Risk 1988; Scott *et al.* 1988 a; Glynn 1997). Los peces balistidos, en vías de alimentarse de bivalvos macroperforadores, arrancan, transportan y dejan caer fragmentos de *P. lobata*, los cuales se fijan y crecen aparte de la colonia madre, algunas veces fijos y otras en forma de "Cabecitas Rodantes" ("Rolling Stones"), (Glynn 1974; Guzmán 1986; Guzmán y Cortés 1989 a). Un pez balistido puede producir de 3 a 75 fragmentos de *P. lobata*, en su búsqueda de bivalvos, y de esos de 30 a 50% sobreviven (Guzmán y Cortés 1989 a). Es posible que la reproducción en esta especie de coral sea principalmente asexual por ese tipo de fragmentación (Cortés



Fig. 5. Coral *Porites lobata* perforado por una alta densidad del bivalvo *Lithophaga* (aperturas de las perforaciones en forma de 8 con un borde de bajo relieve). (Fotógrafo: Jorge Cortés).

1997); se han encontrado gónadas pero no larvas (Glynn *et al.* 1994), y al parecer esta especie es dioica y hay más colonias femeninas que masculinas. La reproducción asexual por fragmentación de este coral puede ser una de las razones de que sea tan dominante (Highsmith 1982).

#### 1.4. Principal disturbio de los arrecifes coralinos

El principal problema que afrontan actualmente la mayoría de los arrecifes de las costas continentales, tanto en Costa Rica como en el resto del mundo, entre ellos los del Golfo Dulce, es el de la sedimentación crónica generada por el lavado de suelos expuestos por la deforestación y el mal uso de la tierra, y que es transportada a los arrecifes por las corrientes que salen de las desembocaduras de los ríos y por las aguas de escorrentía (Cortés 1992). En las figuras 3 y 4 se muestran fotos aéreas de la desembocadura de los ríos cercanos a los arrecifes de estudio, y se observa el alcance de la pluma de sedimento de los mismos.

La abundancia de litobiontes en general, incluidos los perforadores, se ha asociado algunas veces al flujo de sedimentos y/o aguas negras (Brock y Brock 1977; Risk y MacGeachy 1978; Smith *et al.* 1981; Jokiel *et al.* 1993; Brock y Smith 1983; Tsuchiya *et al.* 1989; Preston y Doherty 1994; Hutchings *et al.* 1992), y en general a áreas de alta productividad (>150-200 mgC/m<sup>2</sup>/día; Highsmith 1980). Se dice que su abundancia aumenta ya sea porque se alimentan del exceso de nutrientes y bacterias que acompaña a las aguas negras, y de la materia orgánica asociada al sedimento, o porque el crecimiento de algas favorecido por estos nutrientes le brinda mayor protección a sus larvas (Hutchings 1974; Risk y Mac Geachy 1978; Littler y Littler 1984; Hallock 1988; Scott *et al.* 1988 b); y en el caso de organismos asociados a coral vivo, porque además se pueden alimentar del mucus producido en mayor cantidad por el coral al haber más sedimento en la columna del agua (Patton 1976; Kropp y Birkeland 1981). Sin embargo, Coffroth (1990, 1991) encuentra en el mucus coralino de *Porites* tiene bajo valor nutritivo y que además la producción de mucus no se relaciona con las tasas de sedimentación, ni la concentración de materia particulada en suspensión. Por otro lado, estudios en la Gran Barrera Australiana (Vogel *et al.* 1996; Kiene 1997) encuentran que la concentración de nutrientes externos

no se correlaciona con el grado de bioerosión, y sugieren que posiblemente los perforadores más bien estén utilizando el alimento concentrado en las cavidades o los microperforadores (e.g. bacterias desnitrificadoras).

Como la sedimentación casi siempre viene acompañada de contaminación química, y como de por sí aunque el sedimento no esté contaminado por lo general mata a los corales, es difícil de separar los respectivos efectos sobre la abundancia de los litobiontes (Hatcher *et al.* 1989). Además, el aumento en la abundancia de litobiontes por sedimentación debe tener un umbral a partir del cual ya sea que los mismos sedimentos sofocan a los organismos habitando dentro de cavidades o que los perforadores acaben con el sustrato (Hutchings y Weate 1977; Hutchings 1981).

Por otro lado, los arrecifes del Pacífico oriental han sufrido gran porcentaje de mortalidad por el calentamiento de las aguas durante los conocidos y recurrentes fenómenos de El Niño (Guzmán *et al.* 1987; Glynn 1985; Glynn *et al.* 1988; Scott *et al.* 1988 a; Glynn 1997). Fenómenos ambientales naturales o antropogénicos estresantes como estos también pueden provocar la muerte del coral y por ende un aumento en la densidad de bioerosionadores (Preston y Doherty 1994), y en las tasas de bioerosión, siendo menor la probabilidad de recuperación de los corales (Glynn 1985; Colgan 1987; Guzmán y Robertson 1989; Glynn y Colgan 1992) y, entre otras funciones, el grado de protección que estos proveen a las costas. Sin embargo, según Scott *et al.* (1988 a), a partir de análisis preliminares de la estructura de edades de *Lithophaga laevigata* en coral vivo, y de *L. aristata* en coral muerto, indican que el reclutamiento de perforadores en coral vivo es bajo en los años de El Niño.

Los arrecifes de la Isla del Caño han sufrido los efectos del calentamiento que son intensos (Guzmán *et al.* 1987), pero no están tan expuestos al problema crónico de la sedimentación; luego, la visitación turística en la isla ha ido en aumento (Ministerio de Ambiente y Energía com. pers. 1999) pero no se ha medido su impacto en los arrecifes. Por el contrario, los arrecifes del Golfo Dulce están expuestos a altos grados de sedimentación crónica, pero no han estado tan expuestos al calentamiento (Cortés 1991, 1992; Macintyre *et al.* 1992). También están rodeados por comunidades pesqueras que pueden estar causando un impacto sobre las poblaciones de peces arrecifales pero tampoco este se ha cuantificado.

Los sitios de estudio Platanillo, Sándalo y Punta Islotes se eligieron más que todo para comparar los patrones de bioerosión y bioacreción entre arrecifes dominados por la misma especie de coral y afectados más que todo por diferentes grados de sedimentación.

Los macroperforadores se encuentran en sus túneles, protegidos contra la mayoría de depredadores potenciales (Wolf *et al.* 1983; Reaka 1985; Mooran y Reaka 1988), lo que lleva a pensar que su diversidad se ve afectada más que todo por disturbios físicos (Bonem 1977). El objetivo principal de este capítulo es presentar los resultados de las variables físico-químicas del agua, y del análisis granulométrico del sedimento del fondo medidos en los arrecifes de estudio.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Variables físico-químicas del agua

#### 2.1.1. Temperatura, salinidad y visibilidad

En cada visita a los sitios de estudio se midió la temperatura, la salinidad y la visibilidad del agua. La temperatura se midió por medio de un termómetro de mercurio, la salinidad por medio de un refractómetro y la visibilidad por medio del disco Secchi.

#### 2.1.2. Sedimentación Bruta (SB)

La sedimentación bruta se define como la concentración de sedimentos regularmente depositada sobre el sustrato coralino sin restar los efectos de la resuspensión por corrientes u oleaje. Esta medición es válida para efectos comparativos.

Se utilizó el método de trampas de sedimento. En cada zona de muestreo se enterraron dos varillas y en cada una, a una distancia de 50 cm del sustrato, se fijaron dos botellas plásticas Nalgene, con un área superficial colectora de 22.06 cm<sup>2</sup> (relación altura/diámetro de 4:1, buen radio para evitar los flujos verticales).

En cada arrecife se hizo un muestreo cada tres meses, y las trampas se dejaban expuestas durante 24 hrs. En el laboratorio estas muestras se filtraron, se lavaron con agua destilada y se secaron para determinar el peso seco. Los resultados se presentan en mg/cm<sup>2</sup>/día.

Además, en el arrecife de Sándalo, el cual fue seriamente afectado después del Huracán César del 27 de julio de 1996 por el barro proveniente del río Tigre que sólo está a 0.5-1 km, se midió la capa de barro que cubría el arrecife introduciendo una varilla de construcción en el sedimento hasta sentir un cambio abrupto en resistencia (*sensu* Sladek *et al.* 1997).

### 2.1.3. Materia Particulada en Suspensión (MPS)

Se tomaron muestras de 1 litro de agua que rodea de los arrecifes en estudio. El agua se filtró en papel Millipore tipo HA (0.45 micras).

## 2.2. Análisis granulométrico

### 2.2.1. Composición de los sedimentos del fondo

Se tomaron 3 muestras de sedimento del fondo en cada sitio de muestreo. La distribución de tamaños granulares se determinó por la técnica estándar utilizando tamices con los siguientes tamaños: 9.500-4.000-2.000-1.000-0.850-0.600-0.425-0.300-0.250-0.180-0.125-0.075 mm (McManus 1988). Se utilizó el método de clasificación sedimentológica de lodolitas de aguas profundas (Dean *et al.* 1985):

1. El primer término especifica el componente sedimentario presente en más de 50%, lo cual refleja el tamaño de las partículas. La escala estándar de tamaños granulares es:
  - a) Gravas: mayores a 1.000 mm.
  - b) Arenas gruesas: entre 0.500 y 1.000 mm.
  - c) Arenas medias: entre 0.250 y 0.500 mm.
  - d) Arenas finas: entre 0.075 y 0.250 mm.
  - e) Limos y arcillas: menores a 0.075 mm (se les aplica análisis de plasticidad).
2. El segundo término, relaciona los componentes presentes en cantidades entre 25-50% los cuales modifican el primer término: arcilloso, limoso, arenoso.
3. El tercer término concierne a los componentes presentes en cantidades entre 10-25%, y modifica los términos del primer término agregando el sufijo "con".
4. Constituyentes presentes en cantidades menores de 10% no se expresan en el término final.

### 2.2.1. Porcentaje de Carbonato de Calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) en los sedimentos

El porcentaje de  $\text{CaCO}_3$  se determinó por el método de pérdida de peso. Todas las muestras se lavaron con agua destilada para remover las sales, y luego se pesaron en seco aproximadamente 10 g de cada muestra para disolverlas en 30 ml de ácido clorhídrico. El residuo se filtró en papel Whatman N° 2, se lavó, se secó y se volvió a pesar (Seisser y Rogers, 1971). A las muestras con más del 50% de carbonatos se les agrego el adjetivo “carbonatado” a la hora de clasificarlas.

### 2.2.2. Porcentaje de Materia Orgánica (MO) en los sedimentos

Se determinó la materia orgánica en los sedimentos con el método de Walkley y Black (1938). En este método se oxida la materia orgánica con dicromato de potasio en medio ácido y se valora el exceso de dicromato con una solución de sulfato amónico ferroso o “Sal de Mohr”. Al parecer la sal de las muestras de sedimento no presentan ningún problema; en medio ácido baja el potencial de reducción y no se favorece la reacción del amonio de la Sal de Mohr con el cloruro.

## 2.3. Análisis de los datos

Los datos de las variables físico-químicas del agua se sometieron a análisis de varianza múltiple (MANOVA). La clasificación de los sedimentos se realizó por el método de Dean *et al.* (1985).

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Variables físico-químicas del agua

Tomando en cuenta todas las mediciones de profundidad del disco Secchi, se encuentran diferencias significativas ( $F=6.68$ ,  $gl=2/10$ ,  $P < 0.01$ ) de los promedios entre el arrecife Platanillo ( $11.0 \pm 0.9$  m,  $n=3$ ) y los dos arrecifes de estudio en el Golfo Dulce ( $6.2 \pm 2.6$  m,  $n=3$ , en Punta Islotes y  $3.7 \pm 3.3$  m,  $n=3$ , en Sándalo).

No se encontraron tendencias claras en los promedios de Sedimentación Bruta (SB) y Materia Particulada en Suspensión (MPS). En Platanillo la SB es de  $87.4 \pm 60.3$  mg/cm<sup>2</sup>/d ( $n=3$ ) y la MPS de  $3.7 \pm 2.8$  mg/l ( $n=2$ ). En Punta Islotes la SB

fue de  $8.2 \pm 6.4$  mg/cm<sup>2</sup>/d (n=3), y se encontró una MPS en el fondo de  $4.7 \pm 0.5$  mg/l (n=3). En Sándalo la SB fue de  $29.5 \pm 23.9$  mg/cm<sup>2</sup>/d (n=3) y la MPS en el fondo de  $3.0 \pm 2.3$  mg/l (n=3). Gran parte del arrecife Sándalo está cubierto por una capa de barro con un espesor promedio de 38 cm (n=10) y que alcanza un espesor de hasta 1 m en algunos sitios. La SB da mayor en Platanillo que en los arrecifes del Golfo. Dentro del Golfo la sedimentación bruta es mayor en Sándalo. La MPS resultó similar en los tres sitios.

No se encontró una diferencia significativa en cuanto a la salinidad del agua entre los sitios (F=0.54, gl=2/8, P>0.5). Sin embargo, en promedio la salinidad es un poco menor en Sándalo ( $27.6 \pm 3.7\%$ , n=3) que en los arrecifes Punta Islotes ( $29.8 \pm 1.1\%$ , n=5) y Platanillo ( $29.5 \pm 3.3\%$ , n=3). En Platanillo, el ámbito de salinidad durante todo el período de estudio fue de 25-32%; en Punta Islotes fue de 28-31%; y en Sándalo fue de 25-30%.

La temperatura promedio fue muy similar entre los tres sitios (F=0.94, gl=2/8, P>0.4). En Platanillo fue de  $28.0 \pm 0.4$  °C (n=3), en Punta Islotes es de  $29.5 \pm 1.8$  °C (n=5), y en Sándalo es de  $29.3 \pm 1.5$  °C (n=3).

### 3.2. Análisis Granulométrico

En Platanillo se encontró arena ( $97.47 \pm 0.74\%$ ) carbonatada ( $61.42 \pm 8.92\%$ ) pobremente gradada. En Punta Islotes se encontró grava ( $54.48 \pm 38.69\%$ ) arenosa ( $40.68 \pm 35.16\%$ ) carbonatada ( $95.59 \pm 0.00\%$ ) bien gradada. En Sándalo se encontró arcillas ( $51.12 \pm 0.00\%$ ) arenosas ( $39.58 \pm 0.00\%$ ) con  $39.36 \pm 22.34\%$  de carbonatos en promedio (Cuadro 1).

El tamaño principal promedio de grano tiende a ser mayor en Punta Islotes donde el sedimento está compuesto principalmente por gravas; seguido por Platanillo donde se encontraron arenas más que todo; y finalmente en Sándalo lo que se encontró fueron básicamente arcillas (Cuadro 1).

El porcentaje de finos es mucho mayor en Sándalo que en los otros dos arrecifes; en Punta Islotes y en Isla del Caño se encuentran bajos porcentajes, pero es significativamente mayor en Punta Islotes (F=326.67, gl=2/4, P = 0.00). El porcentaje de carbonatos es mucho mayor en Punta Islotes, le sigue la Isla del Caño y

Cuadro 1. Análisis sedimentológico de los tres arrecifes de estudio (n=3)  
(desviaciones estándar entre paréntesis).

Sitio	Clasificación	Tamaño principal de grano (mm)	% Fines	% Arenas	% Gravas	% CaCO <sub>3</sub>	% Materia orgánica
Platanillo	Arena Carbonatada Poco/muchas Gradada	4.09 (1.18)	1.12 (0.22)	97.47 (0.74)	1.42 (0.64)	61.42 (8.92)	0.32 (0.05)
Pta Islotes	Grava Arenosa Carbonatada Bien Gradada	9.00 (9.90)	4.84 (3.53)	40.68 (35.16)	54.48 (38.69)	95.59 (0.00)	0.45 (0.14)
Sándalo	Arcillas Arenosas con Carbonatos	-	51.12 (0.00)	39.58 (0.00)	9.30 (0.00)	39.36 (22.34)	0.97 (0.03)

finalmente Sándalo, ( $F=10.96$ ,  $gl=2/5$ ,  $P = 0.02$ ). El porcentaje de materia orgánica resultó significativamente mayor en sedimentos de Sándalo, seguido por Punta Islotes y finalmente Platanillo, ( $F=31.76$ ,  $gl=2/11$ ,  $P = 0.00$ ). El porcentaje de arena es mucho mayor en Platanillo, ( $F=9.05$ ,  $gl=2/4$ ,  $P = 0.03$ ). No se da una diferencia significativa entre sitios en cuanto al porcentaje de gravas ( $F=5.12$ ,  $gl=2/4$ ,  $P = 0.08$ ) (Cuadro 1). Tampoco se encontró una tendencia clara entre diferentes profundidades.

#### 4. DISCUSIÓN

La profundidad del disco Secchi, es equivalente a la visibilidad del agua. En los arrecifes del Golfo la profundidad promedio de penetración de la luz es menor a la profundidad máxima de crecimiento de coral, por lo que la luz puede ser un factor limitante. En Sándalo la profundidad promedio del disco Secchi es de 3.7 m y la profundidad máxima es de 6 m; en Islotes la profundidad promedio del disco Secchi es de 6.2 m y la profundidad máxima es de 12 m. En Platanillo, la luz penetra hasta la profundidad máxima de crecimiento del arrecife (11 m) y no parece ser un factor limitante para el crecimiento de los corales.

Los datos de Materia Particulada en Suspensión y de Sedimentación Bruta parecen confusos, y esto podría explicarse por las diferencias en cuanto a condiciones oceanográficas entre el Golfo Dulce y la Isla del Caño y por la diferencia de tamaños que se encuentra entre los tres arrecifes de estudio.

La sedimentación bruta es claramente mayor en Sándalo que en Punta Islotes, posiblemente por la mayor cercanía del primero a la desembocadura de un río con una amplia pluma de sedimento. En Punta Islotes el sedimento está constituido principalmente por gravas y en Sándalo por arcillas (Cuadro 1). En un análisis granulométrico preliminar realizado por la autora en 1993 en Sándalo, a las mismas profundidades a las que se realizó este estudio, se encontró un porcentaje promedio mayor de gravas (31.09%), menor porcentaje de finos (30.11%), y un porcentaje similar de arenas (38.75%). En esa época el porcentaje de finos también era alto a una profundidad de 3 m (44.60%) y el de gravas relativamente bajo (11.34%); en cambio a los 6 m el porcentaje de finos era bajo (15.62%) y el de gravas bastante alto (50.84%). En el presente estudio, la colecta se hizo después del huracán y puede ser que las gravas que se encontraron en 1993 en la zona más profunda se enterraran por acumulación de finos.

Por otro lado, la sedimentación bruta resultó mayor en Platanillo que en Sándalo; sin embargo, esto se debe a que en Platanillo el sedimento está constituido principalmente por arenas, más pesadas que las arcillas de Sándalo (Cuadro 1), y que son resuspendidas por oleaje y corrientes de marea fuertes (Guzmán 1986; Guzmán *et al.* 1987). En Sándalo no se da tanta resuspensión por oleaje y corrientes de marea, sin embargo, en este arrecife las arcillas son alóctonas, provienen de aguas de escorrentía de ríos y costas, se resuspenden al menor movimiento del agua, y no se vuelven a depositar fácilmente, causándole daño a los corales durante largos períodos de tiempo. En cambio en Platanillo el sedimento es autóctono y más grueso, y al ser resuspendido por el oleaje se deposita rápidamente, no obstaculizándole significativamente la luz al coral (Neil 1990). Rice y Hunter (1992) demuestran que la sensibilidad de los organismos arrecifales a estos efectos depende del tipo de sedimento.

Estas diferencias en tamaño de grano entre los arrecifes de la Isla y los del Golfo Dulce, afectan la comparación de la tasa de sedimentación bruta por diferencia de peso del sedimento colectado en las trampas. Comparando la tasa de sedimentación bruta entre los dos arrecifes del Golfo, resulta mayor en Sándalo ( $29.5 \pm 23.9$  mg/cm<sup>2</sup>/día) que en Punta Islotes ( $8.2 \pm 6.4$  mg/cm<sup>2</sup>/día); estas concentraciones de

sedimento alóctono pasan los límites de tolerancia de los corales los cuales requieren de una sedimentación menor a  $10 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$  (Rogers 1983). Pastorak y Bilyard (1985) clasifican el impacto sobre los arrecifes a diferentes niveles de sedimentación, y afirman que con tasas menores a  $10 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$ , el impacto es de bajo a moderado, y con tasas de 10 a  $50 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$  el impacto es de moderado a severo sobre los corales, favoreciendo la invasión por organismos oportunistas como es el caso de los macroperforadores. Loya (1976) informa una disminución en la diversidad y cobertura del coral por un aumento en la sedimentación de 3 a  $15 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$ . En cuatro arrecifes de la Isla Santa Lucía con diferente distancia de ríos continentales cercanos se midió el efecto del sedimento descargado por estos ríos 6 días después del huracán Debbie del 9 de setiembre de 1994. En los sitios a 0.5 km de un río se informan tasas de sedimentación entre 11.71 y  $64.32 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$  y una capa de barro de hasta 0.5 m en promedio (Sladek *et al.* 1997), y en Sándalo, cuya distancia al río Tigre es de 0.5 a 1 km, dos años después del huracán César la tasa de sedimentación es igual de alta  $29.5 \pm 23.9 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$ , y la capa de barro tiene un promedio de 0.38 m.

La materia particulada en suspensión (MPS) es mayor en Punta Islotes que en Sándalo y esto coincide con que en el río Esquinas la MPS es más alta que en el río Tigre (Umaña 1998).

Por otro lado, se encontró que el porcentaje de materia orgánica asociada al sedimento es mayor en los arrecifes del Golfo, lo cual puede estar favoreciendo directamente el crecimiento de perforadores y a la vez desfavoreciendo el crecimiento de corales. En general los contenidos de materia orgánica terrestre en el Golfo son altos especialmente en zonas someras (Thamdrup 1996).

Según los datos de materia orgánica (Cuadro 1) y de visibilidad se forma un gradiente de perturbación entre los sitios de estudio que va en el siguiente orden de menor a mayor porcentaje de materia orgánica y de mayor a menor visibilidad: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo.

Comparando con otros estudios, en Platanillo se encuentra un valor promedio de MPS en el fondo de  $5.6 \text{ mg/l}$ , para el mes de abril; Guzmán (1986) encuentra para este mismo mes, en la misma estación Platanillo (6m), valores menores de MPS

(2.2 mg/l en el fondo) hasta en noviembre obtiene valores parecidos a los de este estudio (5.3 mg/l).

En promedio la salinidad resultó baja en todos los arrecifes y un poco menor en Sándalo ( $27.6 \pm 3.7$ ,  $n=2$ ) que en los arrecifes Punta. Islotes ( $29.8 \pm 1.1$ ,  $n=5$ ) y Platanillo ( $29.5 \pm 3.3$ ,  $n=4$ ). En Platanillo, el ámbito de salinidad durante todo el período de estudio fue de 25-32‰, menor de lo reportado por Guzmán (1986) para toda la Isla (27-35‰). A salinidades inferiores a 30‰ se reduce la tolerancia de los corales a los aumentos de temperatura e intensidad lumínica (Guzmán 1986).

El mayor porcentaje de finos y la menor salinidad en Sándalo se puede explicar por la mayor cercanía del arrecife con respecto a un río el Tigre.

La temperatura promedio es muy similar entre los tres sitios (28-29.5°C). Esta temperatura es adecuada para la sobrevivencia de corales, pero se encuentra muy cerca del límite superior de tolerancia de los corales, especialmente si la salinidad del agua es baja. En Platanillo se obtuvo una temperatura promedio de 28°C, igual a la obtenida por Guzmán (1986).

## 5. CONCLUSIÓN

Se ha aceptado ampliamente que los factores más importantes en la determinación de la construcción arrecifal son la temperatura del agua, la luz y la concentración de nutrientes. Esto explica gran parte de la distribución latitudinal de los arrecifes (Highsmith 1980; Grigg 1982; Heiss 1994 citado en Hassan 1997). El efecto adverso de la alta concentración de nutrientes puede aumentar la productividad orgánica pero disminuir la tasa de calcificación, y a la vez aumentar las tasas de destrucción por parte de bioerosionadores, ya sea por el incremento directo de nutrientes en el agua o de las algas (Hassan 1997). Es claro que la sedimentación afecta la intensidad de la luz en el ambiente arrecifal, y además casi siempre viene asociado a altas concentraciones de nutrientes o materia orgánica (Wilkinson 1992; Guzmán y Cortés 1993).

Se forma un gradiente de perturbación entre los sitios de estudio que va en el siguiente orden de menor a mayor porcentaje de materia orgánica y de mayor a menor visibilidad: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo.

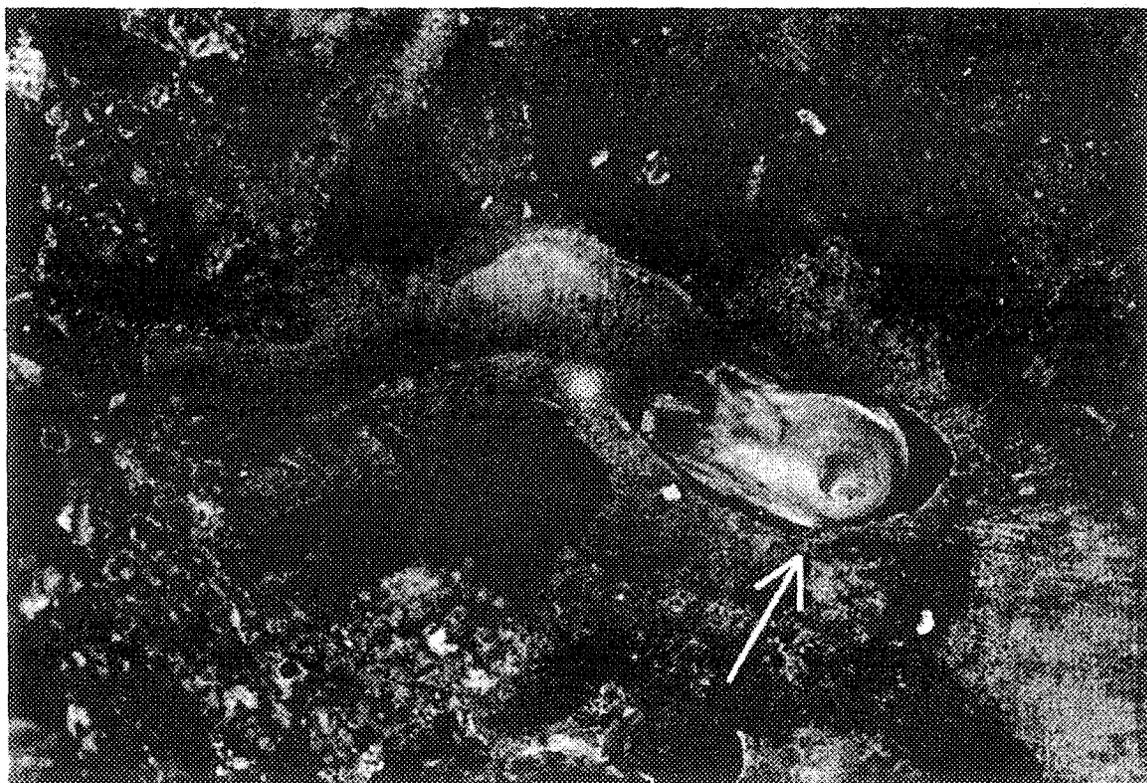
En los arrecifes del Golfo Dulce, la baja salinidad, la baja visibilidad, la alta sedimentación de finos alóctonos, y el alto porcentaje de materia orgánica asociada a los sedimentos provenientes de los suelos deforestados y expuestos casi todo el año a la precipitación, pueden estar favoreciendo la mortalidad del coral, y por lo tanto, disminuyendo la producción de carbonato por parte de los principales constructores, y aumentando la colonización y crecimiento de perforadores y las tasas de bioerosión.

Los arrecifes de la Isla del Caño están protegidos por las leyes nacionales por su categoría de Reserva Biológica. Estos arrecifes están rodeados por sedimentos autóctonos, las variables físico-químicas del agua permanecen relativamente constantes y adecuadas para el crecimiento de los corales durante la mayor parte del tiempo, y se pueden considerar más saludables porque no están expuestos directamente a los impactos humanos crónicos más devastadores. Sin embargo, el efecto de la visitación turística, la cual ha ido en aumento, puede estar causando o llegar a causar un impacto importante si no se toman medidas de control adecuadas. Por otro lado, la isla está expuesta a fenómenos naturales oceánicos, como los calentamientos de agua por El Niño (Glynn *et al.* 1988), con efectos intensos pero eventualmente reversibles (Wilkinson 1992).

---

# Capítulo 3

## Composición, densidad y distribución de macroperforadores en colonias de coral vivo y muerto



Bivalvo perforador *Gastrochaena* (Gastrochaenidae) dentro de su perforación.

(Fotógrafo: Guillermo Vargas).

---

CAPÍTULO 3  
**COMPOSICIÓN, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN  
DE MACROPERFORADORES EN COLONIAS  
DE CORAL VIVO Y MUERTO**

## 1. INTRODUCCIÓN

Las especies pequeñas y crípticas del mundo representan el reservorio más grande de diversidad aún desconocido del todo por la ciencia (Reaka-Kudla 1991). Como se mencionó en la introducción general, los litobiontes u organismos que se refugian en colonias coralinas son parte de esta gran diversidad, y dentro de los litobiontes se encuentran los perforadores del coral, algunos de los cuales son coloniales y otros individuales, unos macro y otros microscópicos (Hutchings *et al.* 1992).

Los litobiontes en general utilizan al coral como sustrato para refugiarse, y podría pensarse que nació como una estrategia para protegerse contra depredadores (Wolf *et al.* 1983; Reaka 1985; Mooran y Reaka 1988). Se ha visto que adultos que han sido expuestos durante tormentas que fragmentan corales, tienen poca posibilidad de sobrevivir y de volver a perforar antes de ser depredados (Hutchings 1986 a, b).

Según Bonem (1977) en la historia evolutiva, las cavidades en corales permiten que organismos de aguas profundas, donde la diversidad está determinada más que todo por depredación y competencia, vivan en profundidades someras, donde la diversidad debe estar determinada especialmente por disturbios físicos. Podría ser prueba de esto que las comunidades litobióticas asociadas a los corales generalmente se parecen a las comunidades encontradas en la superficie expuesta de sustratos de aguas profundas.

Los perforadores del coral, en densidades moderadas, de manera que no lleguen a convertir el arrecife en sedimento, benefician la entrada de más litobiontes al crear mayor cantidad de cavidades y esto favorece la biodiversidad (Aronson *et al.* 1994).

La mayoría de los litobiontes son filtradores o depositívoros, por lo que contribuyen al reciclaje de considerables cantidades de energía (Preston y Doherty 1990). Incluso se le atribuye a la litofauna la capacidad de fijar nitrógeno ya que se encuentran altos niveles de amonio regenerado en el agua dentro de las cavidades (Crossland y Barnes 1976, citado en D'Elia y Wiebe 1990, Risk y Müller 1983). El mecanismo de reciclaje consiste básicamente en que las cavidades atrapan y acumulan constantemente cantidades variables de sedimentos de diversas fuentes y materia fecal de peces e invertebrados, la materia orgánica en estos sedimentos es metabolizada rápidamente por microorganismos que regeneran los nutrientes y aprovechados eventualmente por el resto de la litobiota (Szmant 1983). A su vez los litobiontes sirven de alimento para animales de niveles tróficos más altos como peces y crustáceos (Preston y Doherty 1990). Las comunidades litobióticas se reproducen a intervalos regulares por lo que tienen tasas de cambio muy rápidas y se consideran mayores contribuyentes a la productividad del arrecife (Hutchings 1986 b). Las algas perforadoras tienen el potencial para jugar un papel importante como productores primarios una vez que las macroalgas han sido removidas por pastoreo, sin embargo esto no se ha probado (Littler y Littler 1984).

### **1.1. Factores determinantes de la distribución de los litobiontes**

Se han mencionado diferentes factores que pueden estar interviniendo en el patrón de distribución y abundancia de los litobiontes. El patrón varía entre sitios, dentro de cada sitio y dentro de cada grupo taxonómico. Por ejemplo, se ha encontrado litobiota en todas las provincias arrecifales, a diferentes profundidades, y en lugares tanto expuestos como protegidos a la energía del oleaje y a la sedimentación. Hay gran diferencia en número de especies y en abundancia entre sitios, regulados entre otras cosas por el tamaño, la porosidad, y el tiempo y porcentaje de mortalidad del coral, la disponibilidad del sustrato, y la cantidad de nutrientes del agua que los rodea.

En general la litofauna es abundante y diversa. Todos los autores coinciden en que su abundancia es mayor en hábitats de coral muerto; sin embargo se ha sugerido que cuando aumenta la cobertura por algas calcáreas o sedimentos arenosos,

disminuye la abundancia de litobiontes en estos hábitats. No hay un consenso en cuanto a la correlación entre el tipo, densidad y tamaño del coral, y la densidad de los perforadores (MacGeachy y Stearn 1976; Hutchings y Weate 1978; Highsmith 1980; Highsmith 1981 a, b; Highsmith *et al.* 1983; Hutchings 1986 a; Tsuchiya *et al.* 1986; Hutchings y Peyrot-Clausade 1988; Peyrot-Clausade y Brunel 1990; Hutchings *et al.* 1992; Peyrot-Clausade *et al.* 1992).

En cuanto a la influencia de la cantidad de nutrientes del agua se ha sugerido que en aguas muy productivas ( $>150-200 \text{ mgC/m}^2/\text{día}$ ; Highsmith 1980), eutroficadas por flujo de aguas negras o sedimentos con materia orgánica asociada, la densidad de perforadores aumenta, sin embargo cuesta distinguir si el aumento en abundancia se debe directamente a la alta concentración de nutrientes, a la mortalidad del coral o a ambas (Brock y Brock 1977; Risk y MacGeachy 1978; Highsmith 1980; Smith *et al.* 1981; Brock y Smith 1983; Glynn 1988; Hallock 1988; Tsuchiya *et al.* 1989; Hutchings *et al.* 1992; Jokiel *et al.* 1993; Preston y Doherty 1994). Además el aumento en la abundancia de litobiontes por sedimentación debe tener un umbral a partir del cual ya sea que los mismos sedimentos sofocan a los organismos habitando dentro de cavidades o que los perforadores acaben con el sustrato (Hutchings y Weate 1977; Hutchings 1981). Para tener una idea más clara de los factores que determinan la distribución de los litobiontes se deben controlar todos los que se han mencionado al mismo tiempo, lo cual resulta casi imposible.

Buss y Jackson (1979), con base en estudios realizados con la litofauna de Jamaica proponen un patrón muy complejo de redes o cadenas competitivas, no jerárquicas, afectadas principalmente por el tipo de crecimiento y la posición en el sustrato de cada organismo. Gracias a este patrón disminuyen las tasas de monopolización de recursos y se mantienen altos índices de diversidad, bajo una tasa determinada de renovación de recursos. Este modelo podría aplicarse a la litofauna de todos los arrecifes coralinos.

En el caso específico de los macroperforadores, se ha demostrado que hay competencia intra- e interespecífica entre bivalvos perforadores de los géneros *Lithophaga* y *Gastrochaena* vecinos, ya que son capaces de cambiar la dirección de sus perforaciones (Kleemann 1974). Con respecto a la depredación, por un lado

muchos peces son depredadores de larvas de perforadores (Wolf *et al.* 1983); por otro lado, en el Pacífico oriental hay dos especies de peces balistidos, *Pseudobalistes naufragium* y *Sufflamen verres*, que arrancan fragmentos del coral *P. lobata* y se comen a los bivalvos perforadores adultos (Guzmán 1986); incluso, Kohn (1970, citado en Hutchings 1981) sugiere que algunos peces y gastrópodos depredan directamente a los sipuncúlidos. La tasa a la que las perforaciones son vaciadas por mortalidad o depredación no se conoce (Hutchings 1981).

### 1.2. Afinidades biogeográficas

La provincia faunística Caribeña del Terciario incluía el Caribe y el Pacífico este (Coates *et al.* 1992). El surgimiento del istmo centroamericano en el Pleistoceno, hace por lo menos 3 millones de años, se constituye como una barrera para organismos marinos. Las faunas coralinas modernas a ambos lados del istmo son muy diferentes, y la del Pacífico oriental presenta gran afinidad con la del Pacífico central (Wells 1957; Glynn y Wellington 1983, Cortés 1986; Bud 1989; Glynn *et al.* 1996 Glynn 1997). Con base en estas faunas se considera que el istmo divide al océano Pacífico del océano Atlántico en dos grandes provincias biogeográficas: 1-Provincia del Indo-Pacífico, que se extiende desde la costa este de África y el Mar Rojo, a través del Mar Índico y el Pacífico, hasta la costa oeste del continente americano. 2-Provincia del Caribe Atlántico que se extiende desde la costa este de Norte América a través del Mar Caribe y la costa este de América del sur hasta la costa oeste de África.

Cortés (1986) hace un análisis de las dos hipótesis que han sido propuestas para explicar estas diferencias: 1- Eliminación completa de las comunidades coralinas del Pacífico este en el Pleistoceno y subsiguiente transporte transoceánico de plánulas de corales (Dana 1975) o dispersión de colonias adultas y reproductivas adheridas a objetos flotantes (Jokiel 1990), desde el Indo-Pacífico oeste por las corrientes contraecuatoriales, principalmente la del norte (Dana 1975), o durante los episodios de El Niño-Oscilación Sureña (Dana 1975; Glynn y Wellington 1983; Richmond 1990; Grigg y Hey 1992); 2-Modificación de las comunidades coralinas Pan-Téticas, pre-emersión del istmo, por eventos tectónicos, especiación y extinciones (McCoy y Heck, 1976, Heck y McCoy 1978).

Cortés (1986, 1992) presenta evidencias para la hipótesis de Dana (1975), y la principal razón por la cual la defiende es que la eliminación completa de las faunas coralinas del Pacífico este en el Pleistoceno es muy probable debida a los cambios en la temperatura y en el nivel del mar; y por otro lado se ha comprobado que algunas larvas de los organismos arrecifales contienen reservas de glicógeno y sobreviven el largo transporte transoceánico (Richmond 1987, Reaka-Kudla 1991); por ejemplo se sabe que la larva de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) tiene suficientes reservas de grasa y sus zooxantelas le transfieren un 13-27% de carbono (Richmond 1987), hay evidencia de que puede permanecer sin fijarse al sustrato por más de 212 días (Harrigan 1972), y en ciertos casos puede posponer su asentamiento y detener o revertir su metamorfosis (Richmond 1985).

Por otro lado el período de separación es muy corto como para que se haya dado un grado tan alto de divergencia evolutiva o especiación como lo proponen McCoy y Heck (1976) (Reaka-Kudla 1991). Sin embargo, se podría utilizar ambas teorías para explicar la distribución moderna de la fauna arrecifal del Pacífico oriental pero habría que estudiar más a fondo las afinidades genéticas entre especies comunes, el registro fósil del continente, y demostrar la habilidad de asentamiento y sobrevivencia de las larvas (Glynn y Wellington 1983, Glynn 1997).

### 1.3. Antecedentes

Los macroperforadores coloniales más importantes en todos los arrecifes son las esponjas (Glynn 1997). Entre los macroperforadores no coloniales, en el Caribe, el Atlántico noroeste y la Gran Barrera Australiana los más importantes son los poliquetos (Hein y Risk 1975; Wendt *et al.* 1985; Hutchings 1986 a; Scott 1987), y los sipuncúlidos lo son en Madagascar y en el Pacífico central (Peyrot-Clausade y Brunel 1990; Peyrot-Clausade *et al.* 1992).

En Costa Rica específicamente, el primer trabajo donde se identifican y cuantifican organismos perforadores de colonias muertas y vivas, fue el de Risk *et al.* (1980) en el arrecife coralino de Cahuita. Luego, Guzmán (1986, 1988) en su estudio de la estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, identifica y estima la densidad de algunos perforadores. Scott *et al.* (1988 a) cuantifican los

bivalvos perforadores de corales muertos y vivos de Isla del Caño (Costa Rica), junto con los de Isla Uva (Panamá) y Santa Cruz (Galápagos). En el caso del Golfo Dulce, Cortés (1991, 1992) identifica algunos de los bioerosionadores internos con observaciones sobre su densidad y frecuencia. No hay ningún estudio en el Pacífico oriental donde se identifiquen y cuantifiquen los perforadores de coral muerto.

Hasta ahora, se han informado para el Pacífico oriental 18 especies macroperforadoras del coral, pertenecientes a cuatro filos distintos, Porifera, Mollusca, Crustacea y Sipunculida (Fonseca y Cortés 1998). Sin embargo, la diversidad es mucho mayor ya que muchas esponjas y poliquetos que han sido extraídos de fragmentos de coral no se han identificado. Se ha considerado que los principales macroperforadores asociados a los arrecifes coralinos del Pacífico oriental son los bivalvos del género *Lithophaga* (Guzmán 1986, Cortés 1991, Scott *et al.* 1988 a). Scott *et al.* (1988 b) informan los bivalvos *L. aristata*, *L. plumula* y en menor frecuencia *L. attenuata*, para los corales muertos de Isla del Caño (Costa Rica), Panamá y Galápagos (202, 76 y 38 ind./kg respectivamente), y encontraron que estos bivalvos son más abundantes en la Isla del Caño. En segundo lugar, estos autores informan a las esponjas que están presentes en coral muerto en proporciones similares entre esos sitios (4, 1.5 y 0.6 [ml de espículas/kg de coral] respectivamente). Los corales vivos se encuentran perforados por *L. laevigata* en densidades promedio de 1870, 3060 y 480 ind./m<sup>2</sup> respectivamente. El coral más comúnmente atacado por los bivalvos perforadores es *Porites lobata* El único coral que no es atacado por estos es *Pocillopora* (Scott *et al.* 1988 a).

#### 1.4. Objetivos

En este estudio sólo se identifican y cuantifican, de entre toda la litofauna, los macroperforadores no coloniales (*sensu* Kobluk *et al.* 1978), con perforaciones de más de 0.5 mm, cuya densidad se puede determinar contando el número de individuos a simple vista.

Además, se presentan datos sobre distribución de las especies encontradas y se discuten las afinidades biogeográficas de la lista de macroperforadores del Pacífico oriental.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Recolección y descripción de fragmentos de coral

Cada sitio de estudio se dividió en dos zonas, una somera (3 m en Sándalo, 3 m en Islotes, 5 m en Platanillo) y una profunda (6 m en Sándalo, 12 m en Islotes, 10 m en Platanillo), según la estructura de cada arrecife. En cada sitio se realizaron dos muestreos, en dos épocas distintas del año. En cada muestreo se colectaron 5 fragmentos de coral vivo y 5 fragmentos de coral muerto por cada zona. Cada colonia muestreada se describió en términos de estado (i.e. vivas o muertas parcial o totalmente) y tamaño.

A cada fragmento de coral se le midió el área superficial viva y muerta disponible para los macroperforadores, el peso y el volumen. El peso se determinó con una balanza y el volumen por el método del líquido desplazado por fragmento (Peyrot-Clausade *et al.* 1992). Para medir el área superficial expuesta de cada fragmento de coral, se cubrió el área húmeda con una capa delgada de arena negra y fina de Puerto Viejo (Limón), con alto contenido de magnetita; la arena contaminada con pedazos de coral, se pasó por un tamíz de 300 micras antes de utilizarla; luego se decantó la arena utilizada en papel de filtro prepesado, se secó el papel filtro con la arena, y se pesó. El valor obtenido se interpoló en una curva de peso obtenida a partir del peso de la cantidad de arena que cubre en una capa delgada, pedazos de "papel marino" de diferente área conocida. El área muerta se midió por separado del área viva, y a cada fragmento se le asignó una categoría según el porcentaje de mortalidad. Luego del análisis detallado de los datos en cuatro categorías de mortalidad (1: 0-25%, 2: 26-50%, 3: 51-75%, 4: 76-100%), por medio de análisis de varianzas, se determinó que no habían diferencias significativas entre la primera y la segunda categoría, ni entre la tercera y la cuarta categoría. Por esta razón, en este estudio se presentan sólo dos categorías de análisis: Categoría 1-Coral vivo: (0-50% de mortalidad); Categoría 2-Coral muerto: (50-100% de mortalidad).

## 2.2. Descalcificación de fragmentos de coral y, separación e identificación de organismos

Los fragmentos de coral se guardaron por separado en una bolsa de plástico y se fijaron en formalina al 7% por varios días (Hutchings and Weate 1977). Se lavó cada fragmento con agua y se guardó la fauna dispersa en la bolsa. Los fragmentos fueron disueltos en una solución con 5% de formalina acidificada con ácido nítrico al 4% por volumen (Brock and Brock 1977), reemplazando todos los días el ácido neutralizado. Para la descalcificación de cada fragmento se utilizó 4 litros de solución (200 ml de formalina, 160 ml de ácido nítrico concentrado y 3640 ml de agua destilada) y un agitador magnético. Esta solución es recomendada para que se disuelva el esqueleto del coral que consiste en la forma aragonita del carbonato de calcio (densidad=2.95 g CaCO<sub>3</sub>/cm<sup>3</sup>), y que no se disuelva el esqueleto de calcita (densidad=2.72 g CaCO<sub>3</sub>/cm<sup>3</sup>) de organismos como bivalvos, cuya tasa de disolución es menor. En este estudio se disolvieron de todos modos las partes duras de estos organismos y no fue posible cuantificarlos a nivel de especie. A pesar de esto, este método es recomendado más que el de fragmentación por medio de mazo y cincel, ya que con este último no se garantiza la extracción y cuantificación total de todos los organismos. El resto de la fauna constituida por organismos individuales como moluscos, poliquetos, y sipuncúlidos se separó de la matriz orgánica que quedaba, constituida básicamente por el tejido de pólipos de coral, material sedimentario residual que es probablemente atrapado durante el crecimiento del coral y otros organismos coloniales como esponjas, briozoarios y algas (Brock and Brock 1977; Hutchings and Weate 1978).

Los macroperforadores se identificaron y almacenaron en alcohol al 70%. Se estimó el número de individuos por cada 100 cm<sup>2</sup>, por cada 100 cm<sup>3</sup> y por cada 100 g del coral húmedo. Una muestra de todas las diferentes especies se guardaron en alcohol al 70 % en el Museo de Zoología de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Además, una muestra de las especies de poliquetos y sipuncúlidos quedan en el Museo de Zoología Comparativa de la Universidad de Harvard y, una muestra del cirripedio perforador queda en la Academia de Ciencias de California.

### 2.3. Análisis de los datos

La correlación de Spearman tan significativa entre los macroperforadores y el área superficial muerta, y la falta de correlación de Spearman entre los mismos y el volumen y peso de la colonia, sugiere que las densidades deben informarse con base en el área superficial y no con base en el volumen o el peso (Highsmith 1981 b). En este estudio las densidades se informan principalmente en número de individuos/100 cm<sup>2</sup>, sin embargo se presentan algunas densidades con base en el volumen y el peso para efectos comparativos con otros estudios. Se aplicó una regresión simple para generar una ecuación que nos permita predecir la densidad total y la abundancia relativa por grupo de los perforadores a partir del porcentaje de mortalidad superficial de cada colonia coralina.

Los datos de densidad y abundancia relativa de macroperforadores se sometieron a análisis de correlación de Spearman, varianza múltiple (MANOVA), correspondencia (COA), índice de diversidad Shannon-Wiener (H') con logaritmo en base 2 y una prueba t-student, e índice de similitud de Morisita.

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Diversidad, abundancia relativa y densidad de macroperforadores

En este estudio se aumenta la lista de macroperforadores del Pacífico oriental informada por Fonseca y Cortés (1998) en 18 especies: se agregan a la lista dos especies de bivalvos encontradas en la literatura, *Lithophaga spatiosa* y *Leiosolenus hanckoki*, (Keen 1971) y se encuentran trece especies de poliquetos de las cuales se identifican 9 a nivel de especie (Cuadro 2) un cirripedio (*Weltneria* sp.), y dos sipuncúlidos (*Phascolosoma perlucens* y *P. nigrescens*); con esto la lista de macroperforadores del Pacífico oriental llega a 36 especies: 13 poliquetos (36.1%), 8 bivalvos (22.2%), 8 esponjas (22.2%), 4 sipuncúlidos (11.1%) y 3 crustáceos (8.3%). En este estudio sólo se encontró a la especie *L. laevigata* en coral vivo y el resto de perforadores estaban en las bases muertas de colonias vivas o en colonias muertas.

Los individuos perforadores que ocupan más volumen y remueven más carbonato de calcio por separado son los bivalvos del género *Lithophaga*. Existen muchos otros organismos asociados a los fragmentos coralinos pero en este informe sólo se toman en cuenta los que están perforando el esqueleto.

**Cuadro 2. Lista de especies de poliquetos perforadores encontrados**

Filo Annelida

Clase Polychaeta

Orden Spionida

Familia Spionidae

*Microscopio microcera* (Dorey)

F. Cirratulidae

*Aphelochaeta multifilus* (Moore)

*Dodecaceria concharum* Oersted

*Tharyx* sp.

O. Eunicida

F. Eunicidae

*Eunice afra* Peters

*Lysidice ninetta* Audouin y Milne-Edward

*Palola siciliensis* (Grube)

F. Dorvilleidae

*Dorvillea (Schistomeringos) annulata* (Moore)

*Dorvillea (Dorvillea) cerasina* (Ehlers)

*Schistomeringus* sp.A

O. Flabelligerida

F. Flabelligeridae

*Pherusa* sp.

O. Sabellida

F. Sabellidae

*Notaulax nudicollis* Kroyer

*Laonome* sp.

En los fragmentos colectados se encuentran en total 12 familias de macroperforadores entre los tres sitios de estudio: 2 familias de bivalvos, Mytilidae (Figs. 6 y 7) y Gastrochaenidae (Fig. 8), 3 familias de sipuncúlidos, Sipunculidae (Fig. 9), Aspidosiphonidae y Phascolosomatidae (Fig. 10); 6 familias de poliquetos, Eunicidae (Fig. 11), Dorvilleidae, Cirratulidae, Sabellidae (Fig. 12), Spionidae y Flabelligeridae; y una familia de crustáceos (Upogebiidae).

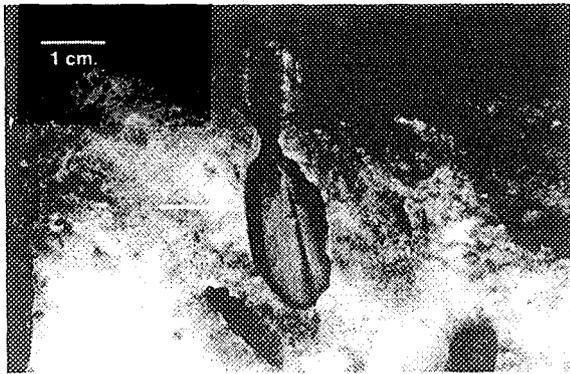


Fig. 6. Bivalvo perforador *Lithophaga aristata* (Mytilidae) dentro de su perforación (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

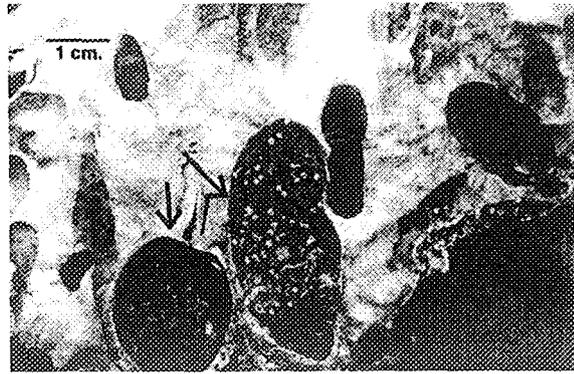


Fig. 7. Perforaciones del bivalvo *Lithophaga plumula* (Mytilidae) con sobrecrecimiento de serpulidos en las paredes de la perforación (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

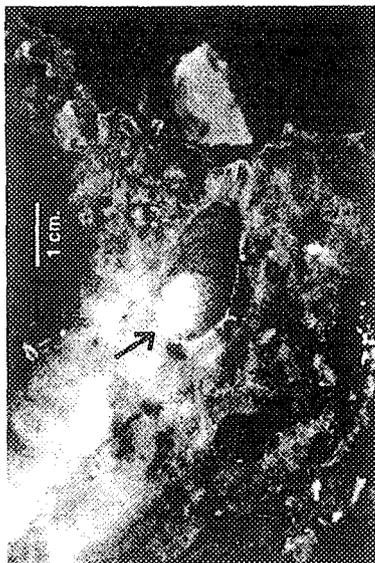


Fig. 8. Perforación del bivalvo *Gastrochaena* sp. (Gastrochaenidae) (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

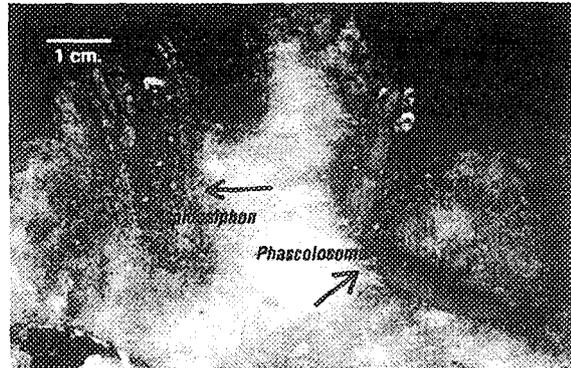


Fig. 9. Los sipuncúlidos *Aspidosiphon elegans* (Aspidosiphonidae) y *Phascolosoma perlucens* (Phascolosomatidae) dentro de sus perforaciones (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

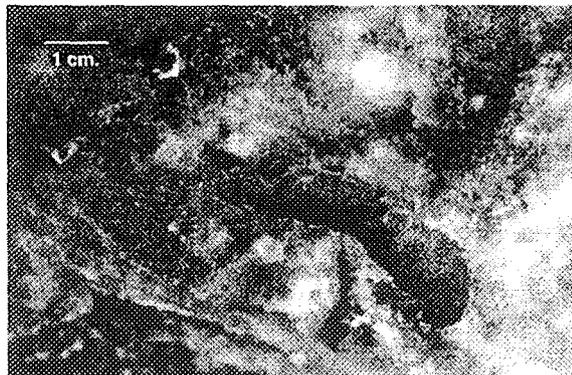


Fig. 10. Perforación del sipuncúlido *Antillesoma antillarum* (Sipunculidae), (Fotógrafo: Guillermo Vargas).



Fig. 11. Poliqueto perforador de la familia Eunicidae (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

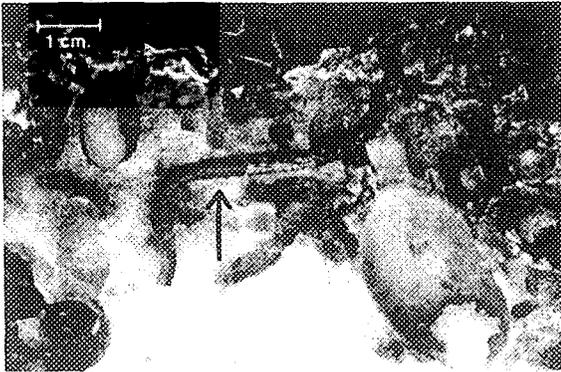


Fig. 12. Poliqueto perforador *Notaulax* sp. (Sabellidae) (Fotógrafo: Guillermo Vargas).

En los arrecifes del Golfo se encontraron 11 familias, ya que no se encontraron sipuncúlidos de la familia Phascolosomatidae. En el arrecife Platanillo de la Isla del Caño se encontraron 10 familias de perforadores ya que no se encontraron poliquetos de la familia Flabelligeridae, ni crustáceos de la familia Upogebiidae. En los bloques experimentales de Platanillo utilizados

en el Capítulo 4 se encontró una familia más de crustáceos cirripedios (Lithoglypteridae), la cual debe encontrarse en los fragmentos pero posiblemente pasó desapercibida; estos cirripedios son muy pequeños y difíciles de cuantificar por lo que no fueron tomados en cuenta en los análisis presentados a continuación.

Según el índice de similitud de Morisita se encuentran 9 familias en común de macroperforadores entre los arrecifes del Golfo y Platanillo. El índice de similitud en cuanto a diversidad y densidad de familias de macroperforadores es mayor entre Platanillo y Punta Islotes (0.92), luego entre Sándalo y Punta Islotes (0.84) y es menor entre Platanillo y Sándalo (0.81).

El índice de diversidad Shannon-Wiener ( $H'$ ) calculado a partir del número organismos por familia de macroperforadores en coral vivo (con menos de 50% de mortalidad) es significativamente mayor en Sándalo, seguido por Punta Islotes y finalmente Platanillo. En coral muerto (con más de 50% de mortalidad) es significativamente mayor en Punta Islotes, seguido por Sándalo y finalmente Platanillo ( $p < 0.001$ ) (Cuadro 3). La diversidad es significativamente mayor en coral muerto de los tres sitios ( $p < 0.001$ ), (Cuadro 3).

En los tres arrecifes los bivalvos perforadores dominantes son los Mytilidae (Figs. 6 y 7), los sipuncúlidos dominantes son los Aspidosiphonidae (Fig. 9), los poliquetos dominantes son los Eunicidae (Fig. 11) y los crustáceos dominantes son los Upogebiidae. Los bivalvos Mytilidae son más abundantes en Sándalo; los bivalvos Gastrochaenidae, los sipuncúlidos Antillesomatidae, y los poliquetos Dorvilleidae,

Cuadro 3. Densidad (nº ind/100 cm<sup>2</sup>) promedio (desviación estándar) y diversidad (H') de macroperforadores por sitio y categoría de mortalidad. (S: nº de familias, N: nº de individuos, J: índice de equitatividad) desviaciones estándar entre paréntesis.

Sitios	Categoría de mortalidad	Bivalvos	Sipuncúlidos	Poliquetos	Crustáceos	Total	S	N	H'	J
Platanillo	0-50 % (n = 11)	15.9 (22.3)	2.9 (4.7)	0.9 (1.7)	0.0 (0.0)	19.7 (25.0)	5	290	0.97	0.42
	50-100% (n = 7)	29.2 (16.2)	261.4 (141.6)	49.9 (42.1)	0.0 (0.0)	340.5 (167.2)	10	3247	1.23	0.37
	Total (n = 18)	21.1 (20.7)	103.4 (154.6)	20.0 (35.1)	0.0 (0.0)	144.5 (190.1)	12	2120	2.55	0.71
Punta Islotes	0-50 % (n = 10)	49.4(35.3)	2.3 (2.6)	5.9 (6.4)	0.6 (1.0)	58.2 (41.4)	10	1234	1.19	0.36
	50-100% (n = 8)	33.5 (29.8)	124.5 (120.8)	44.6 (35.2)	0.0 (0.0)	202.5 (162.4)	10	2557	1.93	0.58
	Total (n = 18)	42.3 (33.0)	56.6 (99.6)	23.1 (30.4)	0.3 (0.8)	122.4 (131.2)	12	3604	1.88	0.52
Sándalo	0-50 % (n = 9)	58.5 (54.2)	14.5 (40.5)	7.1 (6.9)	0.2 (0.5)	80.3 (85.4)	11	1377	1.47	0.42
	50-100% (n = 8)	102.7 (22.4)	55.1 (52.4)	35.1 (15.8)	12.1 (0.4)	102.7 (55.1)	11	1511	1.84	0.53
	Total (n = 17)	57.0 (41.1)	24.2 (46.2)	9.4 (11.9)	0.3 (0.4)	90.8 (71.5)	11	4492	2.21	0.64
Total	0-50% (n = 30)	39.9 (41.5)	6.2 (22.2)	4.4 (5.9)	0.3 (0.6)	50.7 (58.4)				
	50-100% (n = 24)	39.7 (25.5)	135.1 (140.5)	34.9 (35.4)	0.1 (0.3)	209.8 (163.1)				

Cirratullidae, Spionidae y Flabelligeridae lo son en Punta Islotes; los sipuncúlidos Aspidosiphonidae y Phascolosomatidae, y los poliquetos Eunicidae y Sabellidae lo son en Platanillo. Los Upogebiidae sólo se encontraron en el Golfo Dulce (Cuadro 4).

En el arrecife Punta Islotes los macroperforadores dominantes son los bivalvos (56%), especialmente los *Lithophaga* (Mytilidae), seguidos por los sipuncúlidos (26%), especialmente los *Aspidosiphon* (Aspidosiphonidae), luego los poliquetos (17%), especialmente los de la familia Eunicidae, y por último los crustáceos (1%), especialmente *Pomatogebia* (Upogebiidae), (Cuadro 4).

En el arrecife Sándalo los macroperforadores dominantes son los bivalvos (72%), especialmente los *Lithophaga* (Mytilidae), seguidos por los sipuncúlidos (17%), especialmente los *Aspidosiphon* (Aspidosiphonidae), luego los poliquetos (11%), especialmente los de la familia Eunicidae; y por último los crustáceos (0.3%), especialmente *Pomatogebia* (Upogebiidae), (Cuadro 4).

La abundancia relativa de bivalvos es mayor en Sándalo (71.7%), seguido por Punta Islotes (56.4%) y finalmente por Platanillo (37.6%); la abundancia relativa de sipuncúlidos se comporta a la inversa, es mayor en Platanillo (48.9%), seguido por Punta Islotes (26.0%), y finalmente por Sándalo (17.1%) (Fig. 13). En los tres sitios el cambio en dominancia de los bivalvos es inversamente proporcional al cambio de dominancia de los sipuncúlidos ( $r = -0.876$ ,  $n = 50$   $p < 0.05$ ).

**Cuadro 4. (Nº ind./100 cm<sup>2</sup>) Densidad promedio de macroperforadores a nivel de familias, según el total de las colonias vivas y muertas por sitio (desviación estándar entre paréntesis).**

SITIO		Platanillo n = 18	Pta. Islotes n = 18	Sándalo n = 17
BIVALVOS	Mytilidae	20.9 (20.6)	36.0 (30.2)	53.0 (40.3)
	Gastrochaenidae	0.2 (0.5)	6.4 (5.6)	3.9 (3.7)
SIPUNCÚLIDOS	Aspidosiphonidae	102.0 (153.4)	54.6 (97.3)	23.7 (45.6)
	Phascolosomatidae	0.9 (2.5)	0.0	0.0
	Antillesomatidae	0.4 (1.1)	2.0 (5.1)	0.4 (1.2)
CRUSTÁCEOS	Upogebidae	0.0	0.3 (0.8)	0.3 (0.4)
POLIQUETOS	Eunicidae	15.7 (30.3)	13.1 (16.7)	5.8 (8.4)
	Dorvilleidae	1.6 (3.3)	2.4 (2.5)	1.1 (1.6)
	Cirratulidae	0.3 (0.8)	5.4 (18.9)	0.6 (1.6)
	Sabellidae	1.9 (3.9)	0.9 (2.0)	1.7 (2.4)
	Spionidae	0.5 (1.1)	1.0 (1.7)	0.4 (0.9)
	Flabelligeridae	0.0	0.2 (0.5)	0.1 (0.3)

En Platanillo y Punta Islotes conforme aumenta el porcentaje de mortalidad de las colonias aumenta la densidad total de macroperforadores, especialmente la densidad de sipuncúlidos de la familia Aspidosiphonidae y poliquetos de la familia Eunicidae, cuyas poblaciones se encuentran limitadas a las bases de las colonias coralinas vivas. En coral con menos de 50% de mortalidad la densidad promedio de los macroperforadores es <2.6 ind./cm, cuando la mortalidad aumenta a más del 50% la densidad de macroperforadores aumenta y alcanza valores hasta de 6.7 ind./cm<sup>2</sup>. En el caso específico de los sipuncúlidos Aspidosiphonidae y poliquetos Eunicidae la densidad máxima en colonias con menos de la mitad muerta es de 1.2 y 0.2 ind./cm<sup>2</sup> respectivamente, y cuando más de la mitad de superficie muere la densidad alcanza un máximo de 5.2 y 1.1 ind./cm<sup>2</sup> respectivamente. En Sándalo el grado de mortalidad casi no tiene efecto sobre la densidad de los macroperforadores (Cuadro 5).

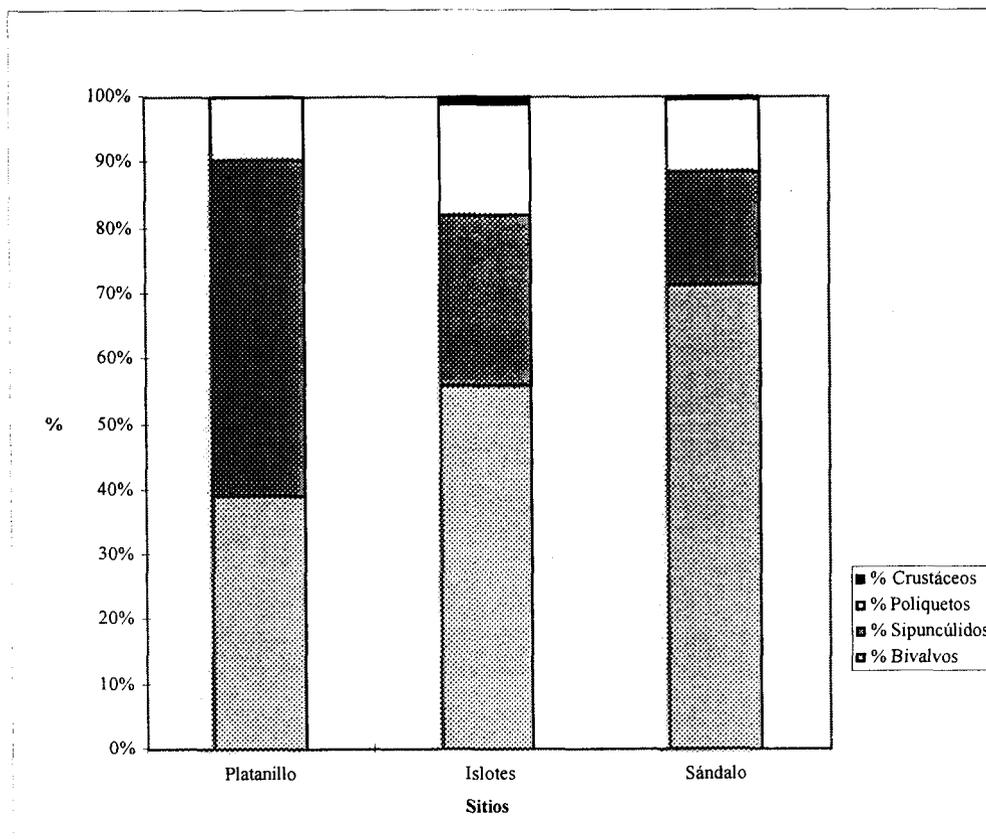


Fig. 13. Comparación entre sitios de la abundancia relativa de macroperforadores en colonias vivas y muertas de *P. lobata*.

En el Cuadro 5 se presenta, como resultado de la regresión simple, una serie de ecuaciones lineales y su significancia.

En Platanillo se puede predecir a partir del porcentaje de mortalidad con una significancia válida la densidad total de los macroperforadores no coloniales y la abundancia relativa de cada grupo, con excepción de los bivalvos ( $y_2$ ). En Punta Islotes se puede predecir a partir del porcentaje de mortalidad con una significancia válida la densidad total de los macroperforadores no coloniales y la abundancia relativa de cada grupo, con excepción de los crustáceos ( $y_5$ ). En Sándalo sólo se puede predecir a partir del porcentaje de mortalidad con una significancia válida la abundancia relativa de los bivalvos ( $y_2$ ) (Cuadro 5). A partir del resultado de la abundancia relativa de cada grupo se puede calcular la densidad de cada uno según la densidad total. A continuación se presenta un ejemplo: si la mortalidad de una

**Cuadro 5. Ecuaciones generadas a partir de una regresión simple entre el porcentaje de mortalidad del coral, y la densidad y abundancia relativa de macroperforadores no coloniales en cada sitio de estudio (x=% de mortalidad; y1=densidad total (ind./cm<sup>2</sup>) de macroperforadores no coloniales; y<sub>2</sub>=% de bivalvos; y<sub>3</sub>=% de sipuncúlidos; y<sub>4</sub>=% de poliquetos; y<sub>5</sub>=% de crustáceos)**

Sitio	Ecuación	r <sub>2</sub>	F	p<
Platanillo (gl=1, n=16)	y1= 0.032x-0.303	0.65	29.94	0.0001
	y2= -0.210x+39.053	0.06	1.06	0.4
	y3= 0.727x+2.193	0.78	58.03	0.0001
	y4= 0.145x+0.236	0.54	18.83	0.001
	<i>No se encontraron crustáceos upogébidos en Platanillo.</i>			
Punta Islotes (gl=1, n=17)	y1= 0.013x+0.011	0.26	6.12	0.05
	y2= -0.690x+94.442	0.64	30.46	0.00001
	y3= 0.520x-1.718	0.60	25.08	0.0001
	y4= 0.205x+5.498	0.37	9.86	0.01
	y5= -0.019x+2.124	0.06	1.04	0.4
Sándalo (gl=1, n=15)	y1= 0.003x+0.400	0.02	0.32	0.6
	y2= -0.146x+78.903	0.06	1.06	0.05
	y3= 0.123x+10.994	0.04	0.66	0.4
	y4= 0.021x+10.165	0.004	0.07	0.8
	y5= 0.004x+0.143	0.07	1.24	0.3

colonia en Platanillo resulta en 75%, la densidad total de macroperforadores se estima en 3.4 ind./cm<sup>2</sup> y la abundancia relativa de los sipuncúlidos resultaría en 56.72% de la densidad total, por lo que la densidad de los sipuncúlidos sería de 1.93 ind./cm<sup>2</sup>.

En coral vivo o con menos de un 50% de mortalidad, los bivalvos son los macroperforadores dominantes (81%), seguidos por los sipuncúlidos (10%), los poliquetos (8%), y finalmente los crustáceos (1%) con abundancias bajas. A excepción de Sándalo, la importancia de los bivalvos disminuye (33%) al aumentar la mortalidad del coral (r = -0.6, n = 49, p<0.001), y al ser este colonizado por más sipuncúlidos y poliquetos (r = 0.6, n = 50, p<0.001). En coral muerto o con más de 50% de mortalidad, los sipuncúlidos ocupan el primer lugar (49%), seguidos por los bivalvos (33%), luego los poliquetos (18%) y finalmente los crustáceos (0.15%) (Cuadro 3). La abundancia de poliquetos y crustáceos se mantiene relativamente constante

en los tres sitios, sin embargo conforme aumenta la mortalidad, la importancia de los poliquetos tiende a aumentar en Punta Islotes y Platanillo, y el porcentaje de crustáceos encontrados en el Golfo tiende a disminuir (Fig. 14). El cambio en dominancia de los bivalvos es inversamente proporcional al cambio de dominancia de los sipuncúlidos. Se da una correlación de Spearman lineal negativa entre los porcentajes de abundancia de estos dos grupos ( $r = -0.9$ ,  $n=49$ ,  $p<0.05$ ; Fig. 15).

Además, se encuentra un gradiente de densidad promedio total de macroperforadores entre sitios, que de mayor a menor densidad presenta el siguiente orden: Platanillo, Punta Islotes, y Sándalo; y este gradiente se sigue si tomamos en cuenta la categoría de coral muerto (50-100%); sin embargo si observamos la categoría de coral vivo (0-50%), el gradiente se da a la inversa y de mayor a menor densidad se da el siguiente orden: Sándalo, Punta Islotes, y Platanillo. Las diferencias son significa-

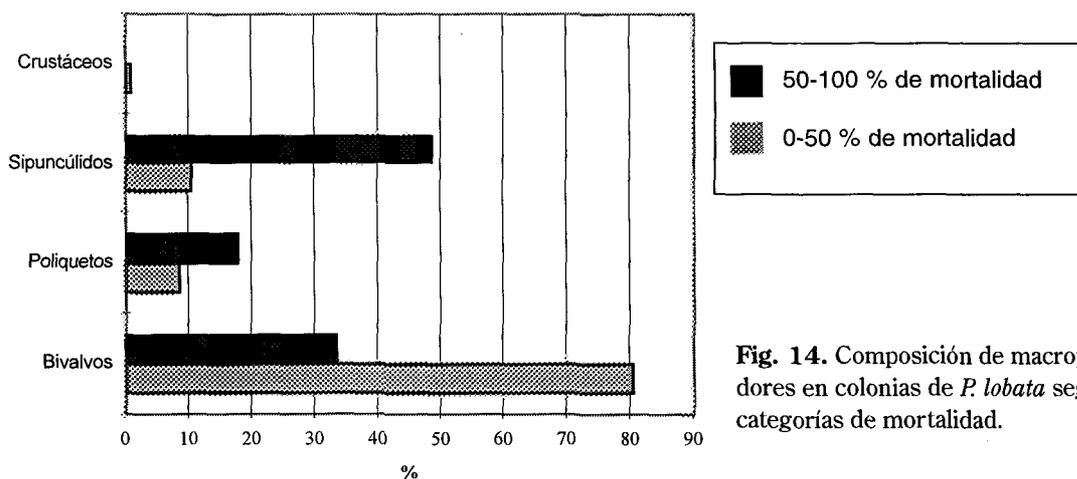


Fig. 14. Composición de macroperforadores en colonias de *P. lobata* según dos categorías de mortalidad.

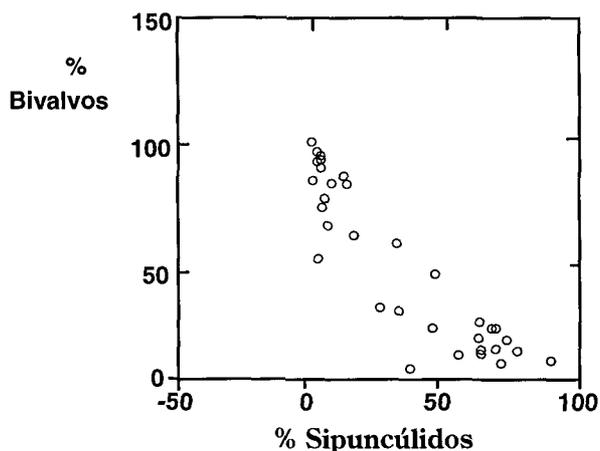
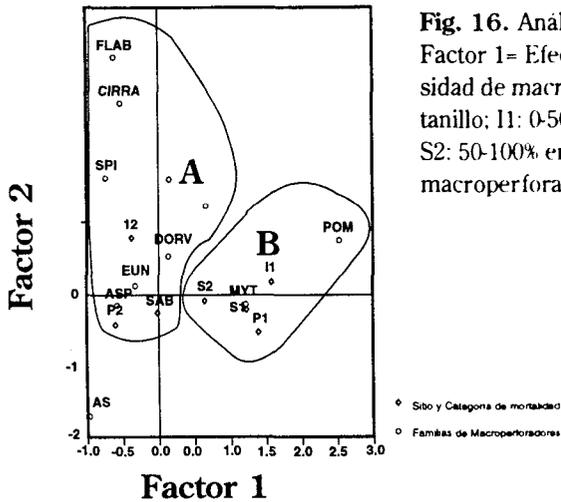


Fig. 15. Correlación entre el porcentaje de bivalvos y el porcentaje de sipuncúlidos ( $r=-0.9$ ,  $n=49$ ).

tivas ( $F=3.22$ ,  $gl=2/27$ ,  $p<0.05$ ) en cuanto a densidad de macroperforadores, especialmente de bivalvos ( $F=3.53$ ,  $gl=2/27$ ,  $p<0.05$ ) y poliquetos ( $F=3.79$ ,  $gl=2/27$ ,  $p<0.05$ ), sólo entre los sitios en los extremos del gradiente, o sea entre el arrecife Platanillo y el arrecife Sándalo. No hay diferencia significativa entre sitios en cuanto a densidad de sipuncúlidos ( $F=0.9$ ,  $gl=2/27$ ,  $p>0.4$ ) y crustáceos ( $F=3.2$ ,  $gl=2/27$ ,  $p>0.1$ ) (Cuadro 3).

Con base en un análisis múltiple de varianzas (MANOVA), se encuentra que en Platanillo y Punta Islotes, hay diferencias significativas entre la categoría de 0 a 50% y la de 50 a 100%, en cuanto a densidad total de macroperforadores, especialmente, sipuncúlidos y poliquetos, ( $F=10.11$ ,  $gl=2.47$ ,  $p<0.0001$ ). La abundancia de bivalvos es similar siempre, mientras que la abundancia de sipuncúlidos y poliquetos aumenta en colonias con más de 50% de mortalidad. En el arrecife Punta Islotes, en las colonias de coral vivo o con menos de un 50% de mortalidad, los bivalvos son los macroperforadores dominantes, seguidos por los poliquetos, los sipuncúlidos y por último los crustáceos. La importancia de los bivalvos disminuye conforme aumenta la mortalidad del coral ( $r=-0.8$ ,  $n=19$ ,  $p<0.001$ ), y este es colonizado por sipuncúlidos ( $r=0.7$ ,  $n=19$ ,  $p<0.001$ ) y poliquetos ( $r=0.6$ ,  $n=19$ ,  $p<0.001$ ). En colonias con más de un 50% de mortalidad los sipuncúlidos presentan mayores abundancias relativas y densidades que los poliquetos) y que los bivalvos. No se encontraron crustáceos perforadores en colonias con más de 50% de mortalidad en este arrecife. Los bioerosionadores internos más importantes en el arrecife Platanillo en colonias con menos del 50% de mortalidad son los bivalvos, en segundo lugar los sipuncúlidos, y en último lugar los poliquetos; mientras que en colonias de más de 50% muertas los sipuncúlidos toman el primer lugar, en segundo lugar los poliquetos, y en último lugar los bivalvos (Cuadro 3). En cambio en Sándalo los bivalvos siempre son dominantes, le siguen los sipuncúlidos, luego los poliquetos y finalmente los crustáceos, independientemente del porcentaje de mortalidad.

Finalmente, se aplicó un Análisis de Correspondencia (COA) de las densidades promedio de cada familia de macroperforador por sitio y por dos categorías de mortalidad para ilustrar mejor los resultados que se han venido comentando. La mayor variabilidad se explica por los dos primeros factores (Fig. 16). Si analizamos el factor 1, notamos que la segunda categoría (>50% de mortalidad) de los tres sitios, con alta densidad de macroperforadores, queda hacia la izquierda del eje, relacionadas con las familias de poliquetos y sipuncúlidos que se encuentran más que todo en coral muerto; por otro lado, la categoría 1 (<50% de mortalidad), con baja densi-



**Fig. 16.** Análisis de Correspondencia (COA) con base en dos factores: Factor 1= Efecto de las categorías de mortalidad por sitio sobre la densidad de macroperforadores (P1: 0-50% en Platanillo; P2: 50-100% en Platanillo; I1: 0-50% en Islotes; I2: 50-100% en Islotes; S1: 0-50% en Sándalo; S2: 50-100% en Sándalo); Factor 2=Efecto del sitio sobre la densidad de macroperforadores.

dad de macroperforadores queda hacia la derecha del eje y más relacionada con las familias de bivalvos mitílidos y crustáceos upogébidos. Sin embargo, la categoría 2 de Sándalo, no se diferencia mucho, especialmente en cuanto a la densidad de bivalvos mitílidos, y queda muy cerca de la categoría 1; en este sitio las densidades son más homogéneas. Por lo tanto, se forman dos grupos significativamente distintos: Grupo A, categoría 1 de los tres sitios y categoría dos de Sándalo, con baja densidad de macroperforadores, especialmente sipuncúlidos y poliquetos, y alta densidad de bivalvos; y Grupo B, categoría 2 de Punta Islotes y Platanillo, con alta densidad de macroperforadores, especialmente sipuncúlidos y poliquetos, y menor densidad de bivalvos. La diferencia de densidades promedio entre las categorías 1 y 2 es mayor en Platanillo, seguido por Punta Islotes y finalmente Sándalo (Fig. 16). Finalmente, si consideramos el factor 2, vemos que este se relaciona más con la diferencia entre los sitios, entonces se encuentra a los 2 sitios del Golfo hacia arriba del eje, más relacionados entre sí por el tipo de familias de macroperforadores encontradas. La categoría de coral con más de 50% de mortalidad de Punta Islotes es el sitio que refleja una mayor inercia o relación con el mayor número de familias, y esto coincide con que es el sitio y la categoría con la mayor diversidad (Cuadro 3, Fig. 16).

### 3.2. Composición de litobiontes agentes de cierto grado de bioerosión externa

Entre los litobiontes que se encontraron en la superficie de los fragmentos de coral colectados había bioerosionadores externos como quitones y gastrópodos

ramoneadores. No se cuantificó el porcentaje de bioerosión que estos organismos pueden estar causando pero se estimó su densidad en las colonias y la relación de su densidad con las diferentes categorías de mortalidad.

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de gastrópodos ni entre los sitios ( $F=0.92$ ,  $gl=2/50$ ,  $p<0.40$ ), ni entre las diferentes categorías de mortalidad ( $F=1.25$ ,  $gl=3/49$ ,  $p<0.3$ ). Sin embargo la densidad promedio de gastrópodos tiende a ser mayor en Punta Islotes seguido por Platanillo y finalmente Sándalo. La densidad de quitones es significativamente mayor ( $F=5.29$ ,  $gl=2/50$ ,  $p<0.01$ ) en Punta Islotes que en Sándalo y Platanillo. Además, en Punta Islotes la densidad de quitones es significativamente mayor ( $F=3.54$ ,  $gl=3/49$ ,  $p<0.02$ ) en los fragmentos con más de 50% de mortalidad, que en los fragmentos vivos o con menos de 50% de mortalidad, (Cuadro 6).

Los quitones y los gastrópodos encontrados con más frecuencia en los sitios de estudio son *Acanthochitona* spp. y *Calyptraea* spp. respectivamente.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Riqueza, distribución, y afinidades biogeográficas de los macroperforadores del Pacífico oriental.

Para el Pacífico oriental se habían informado hasta ahora 18 especies macroperforadoras del coral, pertenecientes a cuatro filos distintos Porifera, Mollusca,

**Cuadro 6. Comparación de la densidad (ind./100 cm<sup>2</sup>) promedio de quitones y gastrópodos entre sitios y categorías de mortalidad (entre paréntesis las desviaciones estándar).**

Sitio	Categoría de mortalidad	Quitones	Gastrópodos
Platanillo	0-50%	0.0 (0.2)	0.0 (0.0)
	50-100%	0.9 (0.7)	1.6 (3.3)
	Total	0.4 (0.6)	0.6 (2.1)
Pta. Islotes	0-50%	0.6 (1.5)	0.6 (1.3)
	50-100%	7.7 (6.8)	1.1 (1.4)
	Total	3.8 (5.8)	0.8 (1.3)
Sándalo	0-50%	0.5 (0.9)	0.1 (0.3)
	50-100%	0.8 (1.3)	0.2 (0.4)
	Total	0.6 (1.1)	0.2 (0.3)

Crustacea, Sipuncula y Porifera (Fonseca y Cortés 1998). Sin embargo, la diversidad es mucho mayor ya que muchas esponjas y poliquetos que han sido extraídos de fragmentos de coral, no se han identificado hasta ahora. En este estudio se agregan a la lista 18 especies más de macroperforadores, aumentándola a 36 especies en total. Del total, 29 quedan identificadas a nivel de especie (23 especies de macroperforadores no coloniales, más 6 especies de esponjas). Existen muchos otros organismos asociados a los fragmentos de coral pero en este informe se presenta sólo la lista de los que están perforando el esqueleto.

La Isla del Caño, las Islas Galápagos, Panamá y ahora el Golfo Dulce, son los sitios con mayor cantidad de perforadores identificados hasta la fecha (Cuadro 7). De los macroperforadores identificados a nivel de especie, tres especies de bivalvos (*Lithophaga aristata*, *L. plumula*, y *L. attenuata*) han sido reportadas para la mayor parte del Pacífico oriental. Seis especies son endémicas del Pacífico oriental (los bivalvos *Lithophaga attenuata*, *L. spatiosa*, *L. hancocki* y *Gastrochaena rugulosa* y los crustáceos *Pomatogobia rugosa* y *P. cocosia*). El bivalvo *Lithophaga aristata* presenta una distribución cosmopolita, y *Leisolenus laevigata* está distribuída a través de todo el Indo-Pacífico y en el Mar Caribe. *Gastrochaena ovata* se encuentra también en el Índico y en el Atlántico (Cuadro 8).

La distribución de los sipuncúlidos perforadores identificados es amplia (Cutler 1994). Fonseca y Cortés (1998) reportan por primera vez para el Pacífico oriental al sipuncúlido *Aspidosiphon (Aspidosiphon) elegans* (Chamisso and Eysenhardt, 1821), encontrado en todo el Indo-Pacífico y en el Caribe; en el presente estudio se reporta por primera vez para Costa Rica a los sipuncúlidos *Phascolossoma perlucens* encontrado en todo el Indo-Pacífico y en el Atlántico oriental y *P. nigrescens*, el cual es cosmopolita (Cuadro 8).

En este estudio además se presenta por primera vez para el Pacífico oriental, al cirripedio perforador *Weltneria* sp, y 13 poliquetos perforadores (9 a nivel de especie). Los poliquetos *Eunice afra*, *Lysidice ninetta*, y *Palola siciliensis* son cosmopolitas, *Notaulax nudicollis* también se encuentra en el Atlántico y *Dodecaceria concharum* también se ha informado en el Atlántico occidental (Cuadro 8).

Todas las esponjas identificadas en el Pacífico oriental también están presentes en el Índico, en el Pacífico occidental y en el Mar Mediterráneo; tres de ellas (*Cliona ensifera*, *Cliona lampa* y *Cliona vermifera*) también se encuentran en el Mar Caribe (Cuadro 8).

**Cuadro 7. Distribución de macroperforadores de corales dentro del Pacífico oriental (modificado de Fonseca y Cortés 1998).**  
**Referencia:** 1, Bernard (1983); 2, Cantera y Contreras (1988); 3, Cortés (1991, 1992); 4, Cutler *et al.* (1992); 5, Guzmán (1986, 1988); 6, Keen (1971); 7, Montoya (1983); 8, Scott and Risk (1988); 9, Scott *et al.* (1988 a); 10a, Bernard (1983), Finet (1985), Kleemann (1980) en Skoglund (1991); 10b, Poorman y Poorman (1988) en Skoglund (1991); 11, Williams (1986); 12, Fonseca y Cortés (1998); 13, este estudio.

Macroperforadores coloniales	Costas				Islas				
	Mar de Cortez	México	Costa Rica	Panamá	Clipperton	Coco	Caño	Gorgona	Galápagos
Phylum Porifera									
Class Demospongeae									
Family Clionidae									
<i>Cliona ensifera</i>			3						
<i>Cliona viridis</i>				9			9		9
<i>Cliona lampha</i>				9			9		9
<i>Cliona vermifera</i>				9			5		9
<i>Cliothosa hanckoki</i>				9			9		9
<i>Thoosa mollis</i>				9			5		9
<i>Aka</i> sp.				9			9		9
<i>Anthosigmella</i> sp.				9			9		9
Filo Mollusca									
Clase Pelecypoda									
Familia Mytilidae									
<i>Lithophaga (M.) aristata</i>			12	9		7	8	2	1
<i>Lithophaga (D.) plumula</i>			12	9	1		9	2	10a
<i>Lithophaga (L.) attenuata</i>				9		7	9		9
<i>Lithophaga spatiosa</i>	6								6
<i>Leiosolenus laevigata</i>				9	1		5	2	10a
<i>Leiosolenus hanckoki</i>				6				2	6
Familia Gastrochaenidae									
<i>Gastrochaena rugulosa</i>		10b	3						6, 10a
<i>Gastrochaena ovata</i>					1			2	1

Cuadro 7. Continuación...

Macroperforadores coloniales	Costas				Islas				
	Mar de Cortez	México	Costa Rica	Panamá	Clipperton	Coco	Caño	Gorgona	Galápagos
Filo Annelida									
Clase Polychaeta									
Familia Spionidae									
<i>Microscopio microcera</i>			13				13		
Familia Eunicidae									
<i>Eunice afra</i>			13						
<i>Lysidice ninetta</i>			13				13		
<i>Palola siciliensis</i>			13						
Familia Sabellidae									
<i>Notaulax nudicollis</i>			13				13		
<i>Laonome</i> sp.			13				13		
Familia Cirratulidae									
<i>Aphelochaeta multifilus</i>			13				13		
<i>Dodecaceria concharum</i>			13				13		
<i>Tharyx</i> sp.			13				13		
Familia Dorvilleidae									
<i>Dorvillea (Schistomeringos) annulata</i>			13				13		
<i>Dorvillea (Dorvillea) cerasina</i>			13				13		
<i>Schistomeringus</i> sp.			13				13		
Familia Flabelligerida									
<i>Pherusa</i> sp.			13						
Filo Crustacea									
Clase Malacostraca									
Familia Upogebiidae									
<i>Pomatogebia rugosa</i>	11		12						
<i>Pomatogebia cocosia</i>						11			
Clase Cirripedia									
Familia Lithoglyptidae									
<i>Weltneria</i>							13		

Cuadro 7. Continuación...

Macroperforadores coloniales	Costas				Islas				
	Mar de Cortez	México	Costa Rica	Panamá	Clipperton	Coco	Caño	Gorgona	Galápagos
Filo Sipuncula									
Clase Sipunculidea									
Familia Sipunculidae									
<i>Antillesoma antillarum</i>			4						
Clase Phascolosomatidea									
Familia Phascolosomatidae									
<i>Phascolosoma perlucens</i>		4	12	4			13		
<i>Phascolosoma nigrescens</i>									
Familia Aspidosiphonidae									
<i>Aspidosiphon elegans</i>									
Total de especies	2	2	23	13	3	3	23	5	15

**Cuadro 8. Macroperforadores de corales del Pacífico oriental y sus afinidades biográficas ( Cosmopolita,  
IP: Indo-Pacífico; I : Océano Indico; M R: Mar Rojo; P: Océano Pacífico; P or: Pacífico oriental;  
P oc: Pacífico occidental; A or: Atlántico oriental; M M: Mar Mediterráneo; A oc:Atlántico occidental; M C: Mar Caribe).**

**Referencias:** 1-Abbot 1974; 2-Bernard 1983; 3-Blake 1995 a; 4-Cantera & Contreras 1988; 5-Cortés 1991, 1992; 6-Cutler *et al.* 1992; 7-Cutler 1994; 8-Fauchald 1977; 9-Fisher 1981 a; 10-Fonseca & Cortes 1998; 11-Guzmán 1986, 1988; 12-Hutchings & Peyrot-Clausade 1988; 13-Keen 1971; 14-Kleeman 1990; 15-Mac Geachy & Stearn 1976; 16-Montoya 1983; 17-Perkins 1984; 18-Perry 1998 a; 19-Peyrot Clausade & Brunel 1990; 20-Peyrot-Clausade *et al.* 1992; 21-Scott 1987; 22-Scott & Risk 1988; 23-Scott *et al.* 1988 a; 24-Skoglund 1991; 24a-Bernard 1983, Finet 1985 & Kleeman 1983 en Skoglund 1991; 24b. Carter 1978 en Skoglund 1991; 24c-Kleeman 1980 en Skoglund 1991; 24d-Kleeman 1984 en Skoglund 1991; 24e. Poorman & Poorman 1988 en Skoglund 1991; 25-Vittor 1975; 26-Williams 1986; 27-Williams & Ngoc-Ho 1990; 27-Este estudio.

Macroperforadores coloniales	C	Indo-Pacífico						Océano Atlántico				
		Océano Indico			Océano Pacífico			Atlántico oriental			Atlántico occidental	
		IP	I	M R	P	P or	P oc	A	M M	A or	A oc	M C
Filo Porifera												
Clase Demospongiae												
Familia Clionidae												
<i>Cliona ensifera</i>		23				5			23			15
<i>Cliona viridis</i>		23							23			
<i>Cliona lampa</i>		23							23			15, 18
<i>Cliona vermifera</i>		23				11			23			15
<i>Cliothosa hanckoki</i>		23							23			
<i>Thoosa mollis</i>		23				11			23			
<i>Aka sp.</i>		23							23			
<i>Anthosigmella sp.</i>		23							23			
Macroperforadores no coloniales												
Filo Mollusca												
Clase Pelecypoda												
Familia Mytilidae												
<i>Lithophaga aristata</i>	10	13	1			1,2,4,9 14,16, 22,23			1,13	1,13	1	14,21
<i>Lithophaga plumula</i>		2, 24a			24	1,2,4, 13,14 23,24a 10	24d					
<i>Lithophaga attenuata</i>						1,13, 14,16 23, 24?						

Cuadro 8. Continuación...

Macroperforadores no coloniales	C	Indo-Pacífico						Océano Atlántico				
		Océano Indico			Océano Pacífico			Atlántico oriental		Atlántico occidental		
		IP	I	M.R	P	P. or	P. oc	A	M.M	A.or	A.oc	M.C
<i>Lithophaga spatiosa</i>						13,14						
<i>Leiosolenus laevigata</i>		24c			24	2,11, 14,23 24a	20					14
<i>Leiosolenus hanckoki</i>						4,13, 14						
Familia Gastrochaenidae												
<i>Gastrochaena rugulosa</i>						5,13, 24a 24e,10						
<i>Gastrochaena ovata</i>			1			1,2,4 13				1	1,13	1,15 21, 24b
<i>Gastrochaena cuneiformes</i>					14							14
Filo Crustacea												
Clase Malacostraca												
Familia Upogebiidae												
<i>Pomatogebia rugosa</i>						5,26, 27,10						
<i>Pomatogebia cocosia</i>						26,27						
Filo Sipuncula												
Clase Sipunculidae												
Familia Sipunculidae												
<i>Antillesoma antillarum</i>		7			6		12,20			7	7	7

Cuadro 8. Continuación...

Macroperforadores no coloniales	C	Indo-Pacífico						Océano Atlántico				
		Océano Índico			Océano Pacífico			Atlántico oriental			Atlántico occidental	
		IP	I	M.R	P	P. or	P. oc	A	M.M	A.or	A.oc	M.C
Clase Phascolosomatidea												
Familia Phascolosomatidae												
<i>Phascolosoma perlucens</i>		6,7	19			27				6,7		6,7,18
<i>Phascolosoma nigrescens</i>	6	27	19									
Familia Aspidosiphonidae												
<i>Aspidosiphon elegans</i>			7,12, 19	7		10	7,12, 20					7
Filo Annelida												
Clase Polychaeta												
Familia Eunicidae												
<i>Eunice afra</i>	8											
<i>Lysidice ninetta</i>	8										25	
<i>Palola siliensis</i>	8										25	
Familia Sabellidae												
<i>Notaulax nudicollus</i>						17				17	17	17
Familia Cirratulidae												
<i>Dodecaceria concharum</i>						3					3	

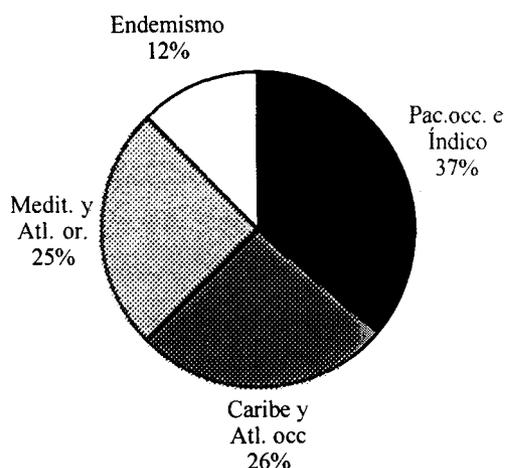


Fig. 17. Afinidad biogeográfica relativa en cuanto a especies de macroperforadores entre el Pacífico oriental y otras provincias arrecifales.

Hasta ahora de 32 macroperforadores coloniales y no coloniales identificados a nivel de especie y cuyos datos de distribución se conocen, 6 son endémicas del Pacífico oriental (12%); luego se encuentran 18 especies de macroperforadores (10 no coloniales y 8 esponjas) en común con el océano Índico y el Pacífico central y occidental, o sea un 37% de afinidad; 13 especies (10 no coloniales y 3 esponjas) en común con el Mar Caribe y el Atlántico occidental, o sea 26% de afinidad; y 13 especies (5 no coloniales y 8 esponjas)

en común con el Mar Mediterráneo y el Atlántico oriental, o sea 25% de afinidad (Fig. 17). El endemismo es bastante alto, y se ha dicho que es mayor el potencial de endemismo en el Pacífico oriental que en el resto del Indo-Pacífico porque la dispersión es más restringida en el primero (Reaka-Kudla 1991). Al parecer la afinidad de la fauna de macroperforadores del Pacífico oriental y central es mayor con otras regiones dentro del Indo-Pacífico que con otras regiones del Caribe y el Atlántico. Esto nos da una razón más para apoyar la hipótesis de Dana (1975) de que luego de la eliminación de una parte de la fauna arrecifal en el Pacífico oriental con el surgimiento del istmo centroamericano, el transporte transoceánico de larvas desde el Pacífico occidental y el Índico justifica la colonización de la fauna actual.

La mayor cantidad de perforadores se han encontrado en coral muerto. En colonias muertas los poliquetos espionidos al parecer perforan en la periferia mientras que sipuncúlidos y bivalvos mitílidos se concentran en las bases de las cabezas coralinas (Risk y MacGeachy 1978). En este estudio se encontraron sipuncúlidos y bivalvos juveniles asociados a esponjas que utilizaban el mismo sustrato coralino; según Wendt *et al.* (1985), las esponjas los proveen de comida en forma de plancton y partículas orgánicas concentradas en el agua que fluye a través de los canales incurrentes y excurrentes. Además se ha encontrado que los sipuncúlidos prefieren perforar en áreas ya debilitadas por las esponjas (Rice 1969; MacGeachy y Stearn 1976).

Por otro lado, muy pocas especies perforan el coral vivo. De las 36 especies de macroperforadores del Pacífico oriental 5 se han encontrado en coral vivo (*Litophaga laevigata*, *L. aristata*, *L. hanckoki*, *Gastrochaena ovata* y *Cliothesa* sp.); en este estudio sólo se encontró a la especie *L. laevigata* en coral vivo y el resto estaban en las bases muertas de colonias vivas o en colonias muertas (Cuadro 9).

#### 4.2. Diversidad, abundancia relativa y densidad de macroperforadores

La diversidad por familia de macroperforadores en coral vivo sigue el gradiente de mayor a menor perturbación Sándal>Punta Islotes>Platanillo. En coral muerto la diversidad resultó mayor en Punta Islotes, el cual presenta la categoría de perturbación intermedio; esto coincide con la hipótesis de Conell (1978). Por otro lado la diversidad tiende a ser mayor en coral muerto (Cuadro 3).

En total se encontraron 12 familias de macroperforadores entre los tres sitios de estudio, de las cuales sólo se encontraron 11 en los arrecifes del Golfo, ya que no se encontraron sipuncúlidos de la familia Phascolosomatidae, los cuales en cambio son abundantes en Platanillo. Esto puede deberse a que estos organismos ocurren más que todo en crestas arrecifales con fuerte acción del oleaje como es el caso de Platanillo (Rice y Macintyre 1982; Peyrot-Clausade y Brunel 1990). En Platanillo se encontraron 10 familias de perforadores ya que no se encontraron poliquetos de la familia Flabelligeridae, ni crustáceos de la familia Upogebiidae; en los bloques experimentales de Platanillo utilizados en el capítulo 4 se encontró una familia más de crustáceos cirripedios (Lithoglypteridae) que no se cuantifica en el caso de los fragmentos. El hecho de que los Upogébidos sólo se encuentran en Golfo Dulce puede deberse a que estos se alimentan de detritos suspendidos asociados al barro los cuales son abundantes en estos arrecifes y no así en Platanillo (Williams 1986).

La mayoría de especies de sipuncúlidos perforadores alrededor del mundo ocurren en las familias encontradas en este estudio: Aspidosiphonidae y Phascolosomatidae, y el tamaño y forma de sus perforaciones reflejan el tamaño, la forma y la actividad de cada especie (Rice 1969). Las familias de bivalvos perforadores encontradas, Mytilidae y Gastrochaenidae, también son dos de las más importantes en el mundo y sus densidades en los océanos estudiados van en el siguiente orden de mayor a menor: Pacífico oriental, Atlántico occidental, Índico y Pacífico occidental (Hutchings 1986 a). Estos bivalvos son los perforadores no coloniales que ocupan

**Cuadro 9. Tamaño promedio, ámbito de profundidad y otros tipos de sustrato utilizados por macroperforadores de coral del Pacífico Oriental\* (desviaciones estándar entre paréntesis).**

Referencias: 1-Abbot 1974; 2-Cantera & Contreras 1988; 3-Cortés 1992; 4-Cutler 1994 ; 5-Cutler *et al.* 1992; 6-Fisher 1981; 7-Keen 1971; 8-Kleeman 1984; 9-Kleeman 1990; 10-Peyrot-Clausade & Brunel 1990; 11-Skoglund 1991; 12-Scott 1987; 13-Scott *et.al.* 1988 a; 14-Williams & Ngoc-Ho 1990.

\* El cirripedio y los poliquetos perforadores encontrados en este estudio sólo se encuentran en coral muerto.

ESPECIE	LARGO (mm)	ANCHO (mm)	PROFUNDIDAD (m)	CORAL VIVO	CORAL MUERTO	CONCHAS	PLAT.CARBONATADA	BASALTO
<i>L. aristata</i>	25 (7)	32.8 (11)	10 (7)	0-300 (7)	(13)	(13,2)	(7)	(1,6)
<i>L. plumula</i>	45 (7)	15 (7)	1-37 (7)		(13,8)	(7)	6	
<i>L. attenuata</i>	61 (7)	16 (7)	1-80 (7)		(13)			(1)
<i>L. laevigata</i>				(9,11,13)				
<i>L. hancokii</i>	24 (7)		-24 (7)	(2)	(2)			
<i>G. rugulosa</i>			-20 (8)					
<i>G. ovata</i>	10 (7)	4.8 (7)		(2,12)	(2)			
<i>P. rugosa</i>					(3, 14)			
<i>P. cocosia</i>					(14)			
<i>P. perlucens</i>	35 (4)							
<i>A. elegans</i>	12.5 (4)				(4,10)		(4)	
<i>A. antillarum</i>	17.5 (4)				(4,5)		(4,5)	
<i>C. viridis</i>					(13)			
<i>C. lampa</i>					(13)			
<i>C. vermifera</i>					(13)			
<i>T. mollis</i>					(13)			
<i>Aka sp.</i>					(13)			
<i>Anthosigmella sp.</i>					(13)			
<i>Chiothosa sp.</i>				(11)				

más volumen y remueven más carbonato de calcio por separado. Los poliquetos perforadores más comunes en este estudio y en el mundo entero son los eunícidos (Hutchings 1986 a).

Los macroperforadores se pueden clasificar en diferentes gremios alimentarios. Los bivalvos (Barnes 1989), los camarones upogébidos (Kleemann 1984), y algunas familias de poliquetos (Sabellidae, Spionidae y Flabelligeridae) son principalmente filtradores de materia en suspensión; aunque estos poliquetos ocasionalmente también pueden alimentarse selectivamente de depósitos sobre la superficie del coral (Fauchald y Jumars 1979; Blake 1995 b). Los poliquetos eunícidos y dorviéidos son carnívoros (se alimentan de organismos pequeños atados a la colonia de coral), pero también pueden comer algas raspando el sustrato con sus mandíbulas (Hilbig 1995). Por otro lado, la coincidencia de muchos eunícidos con bandas de algas endolíticas, hace pensar que estos poliquetos pueden estar usando estas algas como fuente de alimento, raspándolas con sus mandíbulas (MacGeachy y Stearn 1976; Gathof 1984). Los poliquetos cirratúlidos (Blake 1995 a) y los sipuncúlidos (Rice 1969; 1976), son depositívoros. Rice (1976) describe el patrón de alimentación específico de *Phascolosoma perlucens*, el cual extiende el introverso por fuera de la abertura del túnel para alimentarse de los detritos acumulados en la superficie.

La abundancia relativa de los bivalvos y sipuncúlidos tiene una relación inversa (Fig. 15) y sigue el gradiente de menor a mayor disturbio Platanillo-Punta Islotes-Sándalo, la abundancia de bivalvos aumenta y la de los sipuncúlidos disminuye, desde Platanillo hacia Sándalo. Los bivalvos (filtradores) son los perforadores dominantes en los arrecifes de Golfo Dulce especialmente en Sándalo que son los más afectados por sedimentos finos alóctonos; y los sipuncúlidos (depositívoros) lo son en Platanillo que es el sitio menos disturbado por agentes externos con mayor oleaje y corrientes y mayor resuspensión de sedimentos autóctonos. En Platanillo presentan el siguiente orden de mayor a menor dominancia: Sipuncúlidos-Bivalvos-Poliquetos. En Golfo Dulce el orden es el siguiente: Bivalvos-Sipuncúlidos-Poliquetos-Crustáceos. Sin embargo, aún en Platanillo, los bivalvos son muy abundantes y son los que ocupan mayor volumen, siendo los mayores responsables de la bioerosión interna. Hasta ahora no se ha estimado la contribución relativa de los sipuncúlidos en la tasa de bioerosión del carbonato, pero su alta abundancia sugiere que su actividad puede ser significativa.

Tanto la diversidad como la densidad total de los macroperforadores, a excepción de Sándalo, aumenta conforme aumenta la mortalidad de las colonias coralinas (Cuadro 3). La densidad de sipuncúlidos y de poliquetos aumenta y la de bivalvos y crustáceos disminuye, conforme aumenta la mortalidad (Cuadro 3). En la literatura hay coincidencia en que la abundancia de los macroperforadores es mayor en hábitats de coral muerto (MacGeachy y Stearn 1976; Hutchings 1986 a; Peyrot-Clausade y Brunel 1990; Peyrot-Clausade *et al.* 1992). Peyrot-Clausade y Brunel (1990) también encuentran que los sipuncúlidos aumentan conforme aumenta la degradación del coral, y como en Sándalo, los bivalvos del género *Lithophaga* no muestran ninguna preferencia particular por ningún nivel de degradación.

En colonias con menos de 50% de mortalidad la densidad en coral vivo sigue el gradiente de mayor a menor perturbación: Sándalo>Punta Islotes>Platanillo. En cambio, la densidad en colonias muertas sigue de mayor a menor el gradiente inverso de menor a mayor disturbio: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo. La densidad promedio total de mayor a menor sigue el mismo gradiente inverso: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo, (Cuadro 3). En conclusión, en colonias vivas o con menor mortalidad la diversidad y la densidad aumentan conforme aumenta el disturbio. Por el contrario, la densidad total y en colonias muertas aumenta conforme disminuye el disturbio.

No existe información en las localidades de estudio sobre la productividad primaria por lo que no fue posible relacionar las densidades de macroperforadores directamente con la productividad. Brock y Smith (1983) sugieren que los organismos asociados a sustratos duros están más regulados por la carga de nutrientes del ambiente que los de sustratos suaves, por lo que pueden producir más información en estudios sobre el efecto de los sedimentos y aguas negras sobre los arrecifes.

En estudios que se han hecho en Jamaica para comparar la diversidad y abundancia de perforadores entre diferentes zonas del arrecife se ha obtenido que es mayor la actividad de macroperforadores en los arrecifes posteriores o lagunares, donde los contenidos de sedimentos y nutrientes son altos y estos últimos se reciclan rápidamente (Warme 1975; Hutchings y Weate 1977; Perry 1998 a). En este sentido los arrecifes del Golfo, podrían compararse con las lagunas arrecifales de los arrecifes de barrera por ser someros, por tener un alto grado de sedimentación alóctona, y por no tener casi oleaje ni corrientes (Hallock 1988).

Preston y Doherty (1994) sugieren que una alta concentración de sedimento orgánico proveniente de ríos puede provocar que la cantidad de depositívoros asociados a las colonias coralinas aumente. Sin embargo, en este estudio lo que se encuentra es que en un arrecife como el de Platanillo en que el sedimento es arenoso, autóctono, y la tasa de resuspensión del sedimento por el oleaje es mayor, los sipuncúlidos depositívoros son los perforadores dominantes, y su abundancia y diversidad son mayores que en el Golfo, donde el sedimento es arcilloso. Por un lado, puede ser que los sipuncúlidos prefieran alimentarse de depósitos asociados a granos gruesos. Por otro lado, se ha encontrado que la mayor concentración y diversidad de sipuncúlidos ocurren más que todo en lugares con oleaje fuerte como en Platanillo y en crestas arrecifales, lo que sugiere que la distribución de estas especies puede estar determinada más que todo por factores físicos (Rice y Macintyre 1982; Peyrot-Clausade y Brunel 1990; Perry 1998 b). Finalmente, en ambientes con poca energía del oleaje, como Golfo Dulce, al parecer los sedimentos ejercen un mayor control de las comunidades que en arrecifes donde el oleaje es intenso (Wells 1957).

Antes de tomar a los litobiontes como organismos indicadores de estos disturbios ambientales, es necesario medir exactamente y de modo estándar los grados de energía, sedimentación y nutrientes, y así determinar el ámbito de disturbio intermedio (*sensu* Connell 1978) determinante de la mayor diversidad de litobiontes (Hatcher *et al.* 1989).

Hasta el momento se han encontrado en este estudio algunos géneros de macroperforadores presentes en otras provincias arrecifales; sin embargo las comparaciones directas entre biomasa, número de individuos y composición de especies entre diferentes sitios es difícil, ya que, esos parámetros están influenciados por muchas variables de la naturaleza biofísica del coral, como el área superficial, el porcentaje de cobertura de epibiontes, la interacción entre especies litobióticas, la densidad y porcentaje de perforación del esqueleto coralino, y especialmente el tiempo de muerto del coral y la tasa de colonización y perforación determinantes de la edad de la asociación litobiótica (Hutchings y Weate 1978).

En los arrecifes de Moorea, Polinesia francesa, Peyrot-Clausade *et al.* (1992), al igual que en Platanillo encuentran que los bioerosionadores dominantes en colonias muertas de *P. lobata* son los sipuncúlidos, y que la especie *Aspidosiphon elegans* es la más importante (Cuadro 10). Sin embargo, en Moorea se encontró una composición relativamente estable entre colonias con diferente estado de mortalidad, a

excepción de los poliquetos, por el aumento de especies de eunícidos proporcional al porcentaje de mortalidad de la colonia. Según ellos lo que varía significativamente son las abundancias por especie.

En el Cuadro 10 se compara la abundancia relativa de macroperforadores no coloniales entre diferentes provincias arrecifales. Algunos de los estudios tomados en cuenta, utilizan métodos diferentes por lo que hay que tener precaución en la comparación.

En varias de las provincias arrecifales, es mayor la abundancia relativa de los gusanos perforadores que la de los bivalvos y crustáceos. Sin embargo eso no refleja el grado de bioerosión porque los bivalvos pueden ocupar mayor volumen aún con una abundancia relativa menor, como es el caso de Platanillo. En el Pacífico oriental, Polinesia francesa en el Pacífico central, Gran Barrera Australiana en el Pacífico occidental y Madagascar en el Índico, los sipuncúlidos son los gusanos dominantes; mientras que en Belize, Caribe, los poliquetos dominan entre los macroperforadores no coloniales. En Marshall Islands, en el Pacífico central, la abundancia relativa entre sipuncúlidos, poliquetos y crustáceos es similar, y la de los bivalvos es baja; la abundancia relativa de esta localidad no se parece a ninguno de los casos estudiados hasta ahora. A grandes rasgos la abundancia relativa de macroperforadores de Platanillo es similar a la de Tuléar en Madagascar y a la de Discovery Bay en Jamaica; la de Punta Islotes es similar a Lizard Island en la Gran Barrera Australiana. Sándalo presenta la mayor abundancia relativa de bivalvos.

Las esponjas presentan el mayor porcentaje promedio en arrecifes del Caribe (81.49% en Discovery Bay y 88.43% en Belize) y en el arrecife Enewetak del Pacífico central (82.3%); pero para comparar la abundancia relativa sólo de los macroperforadores no coloniales, en este estudio se excluyó el porcentaje promedio de esponjas del porcentaje total y se recalculó la abundancia relativa tomando en cuenta sólo los macroperforadores no coloniales (Cuadro 10). En este caso se encuentra que los gusanos perforadores dominan sobre los bivalvos en el Caribe (Highsmith 1983; Perry 1998 b), sin embargo, los primeros al parecer no tienen mucha importancia en la bioerosión (Highsmith *et al.* 1983; Wendt *et al.* 1985; Scott 1987).

**Cuadro 10. Abundancia relativa (%) de macroperforadores no coloniales en diferentes provincias arrecifales.**

Localidad	Bivalvos	Sipuncúlidos	Poliquetos	Crustáceos
Platanillo, Isla del Caño. Costa Rica, Pacífico oriental (este estudio).	14.6	71.6	13.8	*
Pta. Islotes, Golfo Dulce. Costa Rica, Pacífico oriental (este estudio).	34.6	46.2	18.9	0.2
Sándalo, Golfo Dulce. Costa Rica, Pacífico oriental (este estudio).	62.8	26.6	10.4	0.3
Enewetak. Marshall Islands, Pacífico central (Highsmith 1981 b).	8.62	31.03	30.46	29.88
Moorea. Polinesia Francesa, Pacífico central. (Hutchings y Peyrot-Clausade 1988).	3.5	84.2	12.3	-
Lizard Island. Gran Barrera Australiana, Pacífico occidental. (Hutchings y Peyrot-Clausade 1988).	24.4	46.7	28.9	-
Tuléar. Madagascar, Índico. (Peyrot-Clausade y Brunel 1990).	20	70	-	10
Carrie Bow Cay. Belize, Caribe. (Highsmith <i>et al.</i> 1983) **.	34.04	6.88	59.05	-
Discovery Bay. Jamaica, Caribe. (Perry 1998 a) **.	13.5	85.9 % de gusanos sipuncúlidos y poliquetos		0.5

\* En los fragmentos coralinos colectados y descalcificados no se cuantificaron los cirripedios ya que son muy pequeños y a simple vista era difícil de sortearlos de la matriz orgánica.

\*\* Se excluyó el porcentaje promedio de esponjas del porcentaje total y se recalculó la abundancia relativa tomando en cuenta sólo los macroperforadores no coloniales.

El área superficial de sustrato disponible es un factor limitante importante para la colonización por parte de los macroperforadores, por lo tanto la comparación de las densidades de estos organismos es significativa cuando el número de individuos se relaciona con el área superficial. Además, esto permite comparar los resultados con otros estudios en esta y otras regiones que informan los resultados con esta misma unidad.

Por ejemplo, Guzmán (1986) en Isla del Caño, encontró una densidad media de 33.4 ind./100 cm<sup>2</sup> (ámbito: 11-63 ind./100 cm<sup>2</sup>) del bivalvo *Lithophaga laevigata* en coral vivo, con una densidad significativamente mayor en los lados (41.14 ind./100 cm<sup>2</sup>) que en los topes (22.4 ind./100 cm<sup>2</sup>) de las colonias. En este estudio en el arrecife Platanillo se encontró menor densidad promedio de bivalvos en la categoría de corales vivos que incluyen corales con menos del 50% de mortalidad pero con un ámbito similar (promedio: 15.9 ind./100 cm<sup>2</sup>; ámbito: 0.0-55.6 ind./100 cm<sup>2</sup>); esta diferencia puede deberse a que Guzmán (1986) sólo toma en cuenta colonias vivas, con menos del 75% de mortalidad en las bases y con mayor densidad de bivalvos. Estas densidades de *L. laevigata* en coral vivo son altas en comparación con otros arrecifes de la región que a la vez presentan menores valores de productividad. Highsmith (1980) señala al Pacífico oriental como el área de mayor productividad y con mayor cantidad de bivalvos presentes en esqueletos de coral vivo. Los otros informes que existen sobre densidad de bivalvos macroperforadores en corales vivos son en el género *Pavona*, y en zonas de afloramientos, y la densidad promedio es menor a lo encontrado en este estudio 5.1 ind./100 cm<sup>2</sup> en el Golfo de Papagayo, y 2.8 ind./100 cm<sup>2</sup> en Galápagos (Glynn y Wellington 1983).

Scott *et al.* (1988 a) informa densidades promedio de bivalvos en corales muertos de Isla del Caño de 28.7 a 30.6 ind./100 cm<sup>2</sup>, valores similares al encontrado en este estudio en corales con más del 50% de mortalidad en el arrecife Platanillo, 29.2 ind./100 cm<sup>2</sup>.

Para el Golfo Dulce, Cortés (1992) informa densidades promedio de *Lithophaga* en coral vivo de 1 a 200 ind./100 cm<sup>2</sup>, lo cual coincide con el ámbito de densidades de bivalvos, encontrado en este estudio para coral con menos del 50% de mortalidad. Sándalo de 1 a 138 ind./100 cm<sup>2</sup>; Punta Islotes de 10 a 94.7 ind./100 cm<sup>2</sup>. Con

respecto al bivalvo *Gastrochaena*, Cortés (1992) lo encuentra en densidades con un ámbito de 0 a 8 ind./100cm<sup>2</sup>, en Golfo Dulce, y en este estudio la densidad máxima encontrada es un poco mayor de 17 ind./cm<sup>2</sup>.

Las densidades de sipuncúlidos y poliquetos encontradas en el presente estudio son altas en comparación con la mayoría de arrecifes del Pacífico central y occidental y del Caribe. Los sipuncúlidos *Phascolossoma perlucens* se han encontrado en arrecifes de Hawaii con densidades de 0.07 ind./100 cm<sup>2</sup> (Kohn y Rice 1971); mientras que en este estudio se encuentran en densidades mayores en Platanillo (0.9 ind./100 cm<sup>2</sup>). En Lizard Island, Gran Barrera Australiana, (Davies and Hutchings 1983) se encuentran densidades de poliquetos de 1.3 a 8.5 ind./ 100cm<sup>2</sup>, menores a los promedios encontrados en el presente estudio (9.4 a 23.1 ind./100 cm<sup>2</sup>). En este estudio la densidad de bivalvos, sipuncúlidos, y poliquetos estimado con base en el volumen de los fragmentos coralinos es de 4440.0 a 7640.0 ind./10 litros, 2580.0 a 18810.0 ind./10 litros, y 1220.0 a 2710.0 ind./10 litros, respectivamente, mucho mayor que lo encontrado en colonias de la Polinesia Francesa (12.29 ind./10 litros, 297.97 ind./10 litros y 43.59 ind./10 litros respectivamente) y de la Gran Barrera Australiana (31.21 ind./10 litros, 59.79 ind./10 litros, y 36.94 ind./10 litros, respectivamente) (Hutchings y Peyrot-Clausade 1988). En Belize los sipuncúlidos presentan densidades totales de 0.12 ind./m<sup>2</sup> (Rice and Macintyre 1982), bajísimas en comparación con lo encontrado en los sitios del presente estudio (103.4 ind./100 cm<sup>2</sup> en Platanillo, 56.6 ind./100 cm<sup>2</sup> en Punta Islotes y 24.2 ind./100 cm<sup>2</sup> en Sándalo).

La densidad de poliquetos encontrada en el Índico oriental es de 490 ind./100 cm<sup>2</sup> (Kohn y Loyd 1973 citados en Highsmith 1981 b) y en Guam, Pacífico Central, es de 435 ind./100 cm<sup>2</sup> (Kohn y White 1977 citados en Highsmith 1981 b). Estos valores son más altos que la densidad máxima de poliquetos encontrada en este estudio que fue de 113.5 ind./100 cm<sup>2</sup> en colonias de Punta Islotes y Platanillo con más de 50% de mortalidad.

En el Caribe se ha cuantificado la tasa de bioerosión de los quitones con valores de 0.227 a 0.394 kg/ m<sup>2</sup>/ año, con densidades de 5.5 a 22 ind./ m<sup>2</sup> (Glynn 1970, Rassmussen y Frankenberg 1990); y de los gastrópodos, de 19.2 a 154 kg / m<sup>2</sup>/ año, con densidades de 8 a 220 ind./ m<sup>2</sup> (MacLean 1967, Donn y Boardman 1988). En

este estudio las densidades de quitones (0.4-3.8 ind./100 cm<sup>2</sup>) y gastrópodos (0.2 - 0.8 ind./100 cm<sup>2</sup>) son comparativamente bajas, por lo que su influencia en la tasa de bioerosión se asume que es inapreciable.

Con respecto a otros bioerosionadores externos comunes en otros arrecifes del Pacífico oriental, como el gastrópodo coralívoro *Jenneria*, y los cangrejos hermitaños, o las densidades son muy bajas y/o no afectan tanto a *P. lobata* por la estructura de su esqueleto o por la forma de sus colonias (Guzmán 1988; Guzmán *et al.* 1987; Guzmán y Cortés 1989 a). No se ha observado un depredador específico para esta especie, y por el contrario, el pez que la depreda pareciera contribuir a su dispersión por fragmentación (Guzmán 1988).

Los resultados de este estudio nos da razones para pensar que vale la pena conservar la estructura arrecifal, aunque el coral muera, por la gran diversidad de organismos que encierra.

La determinación de los factores determinantes de la distribución de la litobiota y de las variables que tienen influencia sobre el comportamiento de estos organismos es muy importante bajo el marco de manejo de estructuras arrecifales, y deben constituir parte de monitoreos a corto y largo plazo de comunidades corallinas vivas y muertas, en especial si son recién muertas, como resultado de fenómenos naturales o actividades humanas (Hutchings 1986 a).

Gran parte de la riqueza de especies de los arrecifes coralinos reside en los litobiontes, los cuales son pequeños, difíciles de estudiar y frecuentemente de una distribución limitada. En este grupo se puede perder gran parte de la diversidad genética, bioquímica y organísmica, por cambios ambientales impuestos por el crecimiento de las poblaciones y actividades de desarrollo humanos. Por esta razón, los cambios en número de especies e individuos de esta fauna pueden utilizarse como indicadores sensibles de cambio ambiental natural y antropogénico (Choi 1982; Hatcher *et al.* 1989; Reaka-Kudla 1991).

## 5. CONCLUSIONES

Se aumenta a 36 especies (18 especies más) la lista de macroperforadores del Pacífico oriental debido principalmente a la gran diversidad de poliquetos que no se habían identificado hasta ahora. Además, se informa por primera vez para Costa Rica a los sipuncúlidos *Phascolossoma perlucens* encontrado en todo el Indo-Pacífico y en el Atlántico oriental y *P. nigrescens*, el cual es cosmopolita.

La afinidad entre el Pacífico oriental y el resto del Pacífico es alta (64.28%) y mayor que con las otras provincias arrecifales.

El endemismo en el Pacífico oriental es alto (21.43%) y mayor que en el resto del Indo-Pacífico.

Del total de macroperforadores, los dominantes entre los bivalvos son los mitílidos, entre los sipuncúlidos son los aspidosifónidos, entre los poliquetos son los eunícidos y entre los crustáceos son los camarones upogébidos.

La abundancia relativa de los bivalvos y sipuncúlidos siguen el gradiente de menor a mayor disturbio Platanillo-Punta Islotes-Sándalo, la abundancia de bivalvos aumenta y la de los sipuncúlidos disminuye, desde Platanillo hacia Sándalo. Los bivalvos son los perforadores dominantes en los arrecifes del Golfo Dulce que son los más disturbados por nutrientes y sedimentos; y los sipuncúlidos lo son en Platanillo, sitio menos disturbado por agentes externos y con más oleaje y corrientes. En Platanillo presentan el siguiente orden de mayor a menor dominancia: Sipuncúlidos-Bivalvos-Poliquetos. En Golfo Dulce el orden es el siguiente: Bivalvos-Sipuncúlidos-Poliquetos-Crustáceos. Sin embargo aún en Platanillo, los bivalvos son muy abundantes y son los que ocupan mayor volumen, siendo los mayores responsables de la bioerosión interna.

En el sitio intermedio del gradiente, Punta Islotes, la abundancia relativa es más homogénea; en este sitio los poliquetos y crustáceos tienen mayor importancia que en los otros y la diversidad total y en colonias muertas a nivel de familias de macroperforadores no coloniales.

En colonias vivas o con menor mortalidad la diversidad y la densidad aumentan conforme aumenta la degradación. En colonias muertas la densidad aumenta conforme disminuye la degradación y la diversidad es mayor en Punta Islotes sitio de perturbación intermedia.

Tanto la diversidad como la densidad total de los macroperforadores aumenta conforme aumenta la mortalidad de las colonias coralinas. La densidad de sipuncúlidos y de poliquetos aumenta y la de bivalvos y crustáceos disminuye.

En coral con menos de 50% de mortalidad los macroperforadores presentan el siguiente orden de mayor a menor dominancia: Bivalvos-Sipuncúlidos-Poliquetos-Crustáceos. Esto es cierto para Sándalo y Platanillo (a excepción de los crustáceos que no se encontraron en este arrecife). En coral con más de 50% de mortalidad el orden es el siguiente: Sipuncúlidos-Bivalvos-Poliquetos-Crustáceos. En Platanillo y

Punta Islotes en corales con esta misma categoría de coral muerto el orden es: Sipuncúlidos-Poliquetos-Bivalvos. En Sándalo tanto en coral vivo como muerto el orden es: Bivalvos-Sipuncúlidos-Poliquetos y Crustáceos.

La composición de macroperforadores en Platanillo está controlada por la energía del oleaje y en Golfo Dulce por los sedimentos orgánicos.

En el Indo-Pacífico los sipuncúlidos son los gusanos perforadores dominantes y en el Caribe son los poliquetos.

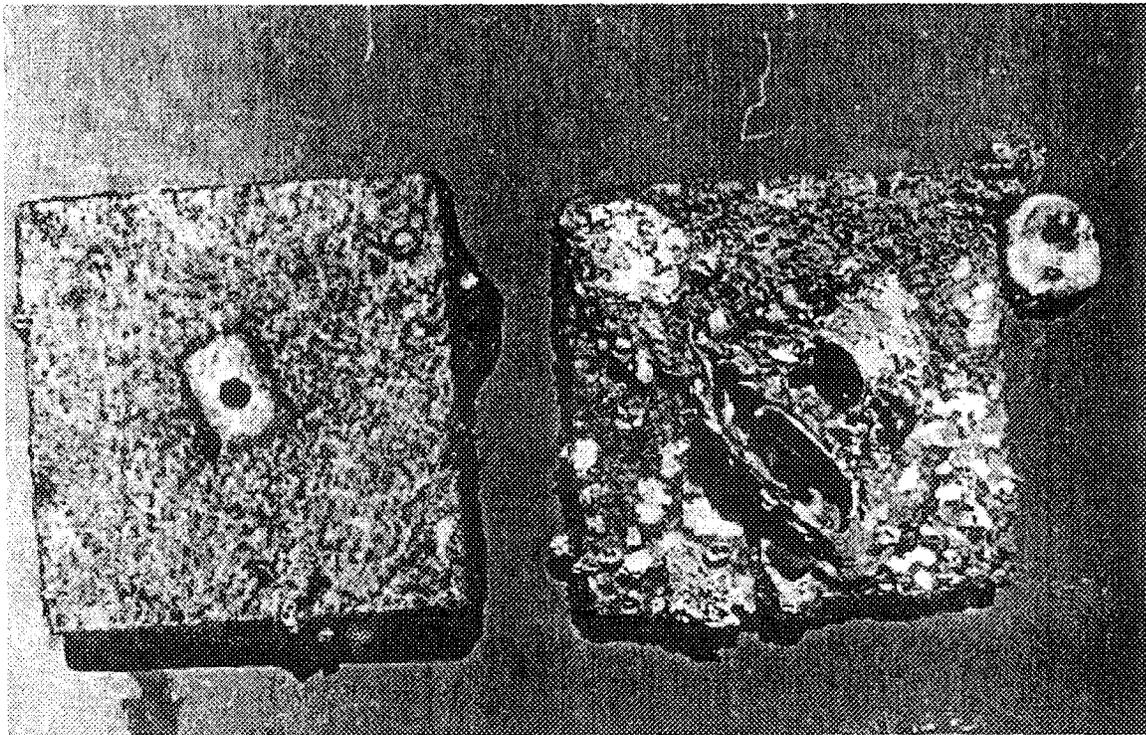
Las densidades de sipuncúlidos y poliquetos en el Pacífico oriental son altas en comparación con la mayoría de arrecifes del Pacífico central y occidental y del Caribe.

La composición y densidad de macroperforadores en coral vivo y muerto de puede formar como bioindicadores de disturbio.

---

# Capítulo 4

## Patrón de colonización y sucesión de epiobiota en bloques de coral muerto



Superficie de un bloque experimental expuesto en Sándalo durante 15 meses y colonizada por organismos epilíticos.

(Fotografía: Ana C. Fonseca E.).

---

---

## CAPÍTULO 4

# PATRÓN DE COLONIZACIÓN Y SUCESIÓN DE EPIBIOTA EN BLOQUES DE CORAL MUERTO

### 1. INTRODUCCIÓN

Entre los organismos epilíticos que colonizan la superficie de colonias coralinas muertas se encuentran invertebrados sésiles incrustantes (como bivalvos, vermétidos, anémonas, esponjas, briozoarios, poliquetos serpúlidos, y cirripedios), y organismos móviles (como poliquetos, crustáceos, quitones y gastrópodos). Los organismos sésiles que secretan carbonato de calcio contribuyen a la bioacreción. La mayoría de los organismos móviles bioerosionan la superficie del coral al raspar las algas que necesitan para alimentarse (Glynn 1997).

Algunas especies asentadas previamente pueden modificar el reclutamiento. Las especies filtradoras pueden prevenir el asentamiento de nuevas especies por generación de corrientes locales, o porque se alimentan de las larvas. Los organismos incrustantes pueden inhibir la colonización por parte de perforadores, bloqueando las aperturas ya establecidas. Otros organismos como, las algas epilíticas al parecer más bien ayudan al establecimiento y protección de larvas tanto de epibiontes como de perforadores (Rice 1969; Hutchings 1974; Patton 1976; Hutchings y Weate 1978; Wendt *et al.* 1985; Hutchings *et al.* 1992).

Sobre el patrón de reclutamiento de los organismos bentónicos en general, un modelo sugiere que los patrones de comunidad observados en arrecifes resultan del orden y densidades en los que los organismos alcanzan el bentos de un medio planctónico impredecible. Otro modelo asume que hay un suplemento relativamente consistente de reclutas al bentos y que los patrones observados resultan de la interacción entre procesos competitivos que dirigen la comunidad hacia un estado de clímax y factores de disturbio que interfieren con esta sucesión (Hatcher *et al.* 1989).

El reclutamiento es estacional y podría estar relacionado con la estacionalidad de la disponibilidad de nutrientes. Por lo tanto, el momento en que el coral muere,

lo cual es impredecible, puede o no coincidir con los picos de reclutamiento de los epibiontes. Por estas razones puede ser imposible predecir la composición y sucesión de especies en estas comunidades (Hutchings 1981; Hutchings *et al.* 1992). Además, las diferencias espaciales en el reclutamiento pueden resultar también por diferencias en la accesibilidad y estado de las colonias hospederas y por variaciones en las claves químicas emitidas por hospederos potenciales o por adultos de la misma especie (Hutchings y Murray 1982).

El objetivo de este capítulo es determinar los patrones de colonización y sucesión de organismos epilíticos en la superficie superior e inferior de sustratos coralinos muertos con diferentes tiempos de exposición.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Diseño experimental

En cada arrecife, en un ámbito de 3 a 12 m de profundidad, se ataron al sustrato arrecifal cuatro marcos rectangulares (80 x 40 cm<sup>2</sup>), cuadriculados (8 cuadrículas de 20 x 20 cm<sup>2</sup> c/u) compuestos de varilla de construcción (1/2" de grosor). En 10 de las intersecciones entre las cuadrículas de cada marco se soldó un tornillo de acero inoxidable (4 cm de largo) perpendicular a la rejilla, de donde se sostuvieron los bloques de coral. Se recolectaron colonias vivas de *Porites lobata* en Isla del Caño y colonias de *Siderastrea siderea*, expuestas en Portete (Limón) por el terremoto del 21 de abril de 1991 (Figs. 18 y 19). Se cortaron en total 40 bloques cuadrados (10 cm<sup>2</sup> x 2 cm de alto) para cada sitio, y se perforaron en el centro para sujetarlos a los tornillos de cada marco (Fig. 20). Los bloques se lavaron en agua dulce para remover la sal, se pesaron con una pesa de resorte en bolsas con una cantidad de agua prepesada y se expusieron en series de cinco bloques durante 3, 6, 15 y 18 meses.

Se colectaron los bloques expuestos durante 3, 6, 15 y 18 meses aproximadamente en los arrecifes de Punta Islotes y Platanillo. En el caso de Punta Islotes sólo se pudo realizar el experimento a 12 m de profundidad porque los bloques a 6 m de

profundidad fueron robados. En Platanillo se realizó a 5 y 10 m de profundidad. En el caso de Sándalo, se realizó a 3 y 6 m de profundidad, pero no se encontró el experimento durante un año, luego de que el Huracán César provocó una alta suspensión de sedimentos en el agua que rodea los arrecifes. En este sitio se colectaron 5 bloques expuestos durante 15 meses, y 5 bloques expuestos durante 18 meses aproximadamente; el resto de los bloques se colectaron a los 30 meses pero no han sido procesados en el laboratorio.



Fig. 18. Colecta de coral muerto por exposición en el Terremoto de Limón del 21 de abril de 1991, para la fabricación de los bloques experimentales. Portete, Limón (Fotografía: Ana C. Fonseca E.).

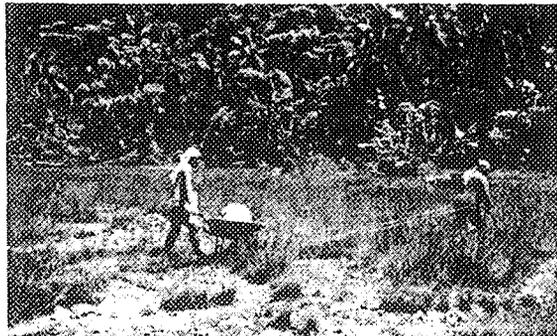


Fig. 19. Transporte de las colonias de coral colectadas en Portete, Limón para la fabricación de bloques experimentales. Portete, Limón (Fotografía: Ana C. Fonseca E.).



Fig. 20. Bloques experimentales instalados sobre parrillas de varilla de construcción (40x80 cm.) (Fotografía: Ana C. Fonseca E.). Estos bloques tienen 3 meses de exposición en el arrecife Platanillo, Isla del Caño.

## 2.2. Análisis de cobertura superficial de epibiota sobre bloques experimentales

Se estimó la cobertura por parte de organismos epilíticos sobre las superficies expuestas (tope, base y lados) de los bloques experimentales (10x10x2 cm<sup>3</sup>); el tope

del bloque (100 cm<sup>2</sup>) se consideró como la superficie que quedaba hacia arriba expuesta a la luz y a la sedimentación; la base del bloque (10 cm<sup>2</sup>) corresponde a la superficie que queda hacia abajo oculta a la luz y protegida de la sedimentación; y finalmente los bloques presentan cuatro lados de 2 x 10 cm. El porcentaje de cobertura por cada organismo se estimó por el método de conteo de puntos traslapando a cada superficie una cuadrícula de acetato de 100 cm<sup>2</sup>, con 100 puntos separados entre sí por 1 cm. En el caso de las superficies de los lados se utilizaron sólo 20 puntos de la cuadrícula.

### 2.2.1. Categorías utilizadas para el análisis de cobertura de algas epilíticas (Cuadro 11)

ALGAS TAPETE: maraña de algas con menos de 1 cm de alto. Incluye especies como *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Asparragopsis*, *Hypnea* y *Cladophora*.

MACRO-ALGAS PARDAS Y VERDES: Algas con tamaños de más de 1 cm. Incluye especies como *Dyctiota*, *Polyphysa* y *Lobophora*.

ALGAS CALCÁREAS COSTROSAS: Algas rojas calcáreas costrosas que no fueron identificadas.

ALGAS CALCÁREAS RAMIFICADAS: Algas rojas calcáreas ramificadas como *Jania* y *Amphyroa*.

MACRO-ALGAS ROJAS NO CORALINAS: Incluye especies como *Peysonnelia* y *Gelidiella*.

### 2.2.2. Categorías utilizadas para el análisis de cobertura de invertebrados epilíticos.

BRYOZOA: Colonias de los órdenes Cheilostomata y Ctenostomata.

SERPÚLIDOS: poliquetos que depositan tubos calcáreos y son responsables de gran parte de la bioacreción de sustratos muertos.

OTROS POLIQUETOS: poliquetos no identificados que forman tubos no calcáreos contruidos por tejido orgánico y granos de sedimento.

BIVALVOS: (Cuadro 12)

GASTRÓPODOS: (Cuadro 12)

QUITONES: (Cuadro 12)

ANÉMONAS: no identificadas.

ESPONJAS: no identificadas.

### 2.3. Análisis de los datos

El porcentaje de cobertura por organismos epilíticos se sometió a estadísticas de medición de tendencia central, y análisis de varianza (ANOVA).

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Patrón de cobertura superficial de epibiota

Trece especies de algas epilíticas (Cuadro 11) y 17 especies de invertebrados secretores de carbonato de calcio y responsables de la bioacreción (Cuadro 12), colonizaron la superficie expuesta de los bloques experimentales.

**Cuadro 11. Lista de algas epilíticas**

- División Rhodophyceae
  - Orden Ceramiales
    - Familia Ceramiaceae
      - Ceramium* sp.
    - F. Rhodomelaceae
      - Polysiphonia* sp.
  - O. Nemalionales
    - F. Bonnemaisoniaceae
      - Asparragopsis taxiformis*
  - O. Gigartinales
    - F. Hypneaceae
      - Hypnea* sp.
  - O. Cryptonemiales
    - F. Corallineae
      - Jania* sp.
      - Amphiroa* sp.
      - Alga calcárea costrosa
    - F. Squamariaceae
      - Peyssonnelia* sp.
  - O. Gelidiales
    - F. Gelidiaceae
      - Gelidiella* sp.
- D. Phaeophyceae
  - O. Dictyotales
    - F. Dictyotaceae
      - Dictyota adnata*
      - Lobophora variegata*
- D. Chlorophyceae
  - O. Cladophorales
    - F. Cladophoraceae
      - Cladophora* sp.
  - O. Siphonocladiales
    - F. Dasycladaceae
      - Polyphysa clavata*

**Cuadro 12. Lista de organismos formadores de tubos calcáreos  
o conchas responsables de la bioacreción.**

Filo Annelida

Clase Polychaeta

O. Sabellida

F. Serpulidae

*Olgaharmania glandiferum* (Rioja)

*Hydroides californicus* (Treadwell)

*Vermiliopsis annulata* (Schmarda)

*Dexiospira marioni?* (Caullery & Mesnil)

*Pomatostegus stellatus* (Abildgaard)

*Spirobranchus* sp.

Filo Mollusca

Clase Pelecypoda (Bivalvia)

O. Arcoida

F. Arcidae

*Barbatia* sp.

O. Mytiloida

F. Mytilidae

*Septifer zeteki* Hertlei & Strong, 1946

O. Pterioida

F. Isognomidae

*Isognomon (M.) janus* Carpenter, 1857

F. Pteriidae

*Pinctada mazatlánica* (Hanley, 1856)

O. Neotaenioglossa

*Brachidontes purpuratus?* (Lamarck, 1819)

O. Veneroida

F. Chamidae

*Chama* sp.

*Pseudochama* sp.

*Arcinella* sp.

Clase Gastropoda

O. Mesogastropoda

F. Hipponicidae

*Hipponix pilosus* (Deshayes, 1832)

F. Calyptraeidae

*Calyptraea* sp.

F. Vermetidae

Clase Polyplacophora

O. Chitonida

F. Acanthochitonidae

*Acanthochitona cf. hirudiniformis* (Sowerby, 1832)

Filo Crustacea

Clase Cirripedia

Filo Bryozoa

Clase Gymnolaemata

O. Cheilostomata

### 3.1.1. Comparación entre sitios

La epibiota dominante en la superficie total de los bloques de Platanillo desde los primeros meses y hasta los 18 meses de colonización es en primer lugar las algas tapete, en segundo lugar las algas calcáreas costrosas, y en tercer lugar las algas calcáreas ramificadas. En Punta Islotes, dominan las algas tapete, en segundo lugar los serpúlidos, y en tercer lugar los briozoarios. En Sándalo la mayor cobertura se da por algas tapete y en segundo lugar los serpúlidos. En los tres sitios, las algas tapete se encuentra más que todo en los topes y los lados, y los otros organismos como serpúlidos y briozoarios en el caso de Golfo Dulce y algas calcáreas en el caso de Platanillo se encuentran en las bases de los bloques (Cuadro 13).

En total los bloques de los tres sitios fueron cubiertos más que todo por algas filamentosas de menos de 1 cm de alto (algas tapete). El porcentaje promedio de cobertura por parte de algas tapete alcanza más de la mitad de la superficie en Sándalo, seguido por Punta Islotes y Platanillo. En Sándalo las algas tapete que cubre las colonias de coral y los bloques experimentales es muy denso y alto. En Platanillo el porcentaje de algas calcáreas ramificadas y costrosas también son altos. Algas calcáreas ramificadas y macroalgas pardas y verdes sólo se encontraron colonizando los bloques de Platanillo. El porcentaje de serpúlidos, briozoarios y anémonas son más altos en Punta Islotes. Por otro lado el porcentaje de bivalvos, gastrópodos y esponjas es más alto en Sándalo que en los otros arrecifes. En Sándalo también es alto el porcentaje de serpúlidos, (Cuadro 13).

Con base en un análisis de varianzas se encontró que las diferencias son significativas entre el arrecife Platanillo y los arrecifes del Golfo en cuanto a porcentaje de serpúlidos ( $F=25.56$ ,  $gl=2/225$ ,  $P<0.001$ ), algas calcáreas costrosas ( $F=42.45$ ,  $gl=2/225$ ,  $P<0.001$ ) y ramificadas ( $F=24.71$ ,  $gl=2/225$ ,  $P<0.001$ ), y macroalgas pardas y verdes ( $F=9.52$ ,  $gl=2/225$ ,  $P<0.001$ ). La cobertura por serpúlidos es mayor en el Golfo, y la cobertura por algas calcáreas y macroalgas es mayor en Platanillo. Entre Platanillo y Sándalo la diferencia es significativa en cuanto a la cobertura por algas tapete, esponjas, gastrópodos y bivalvos. Entre Platanillo y Punta Islotes la diferencia es significativa en cuanto al porcentaje de anémonas y briozoarios.

El tope de los bloques expuesto a la luz y la sedimentación fue colonizado principalmente por algas tapete compuesto principalmente por *Cladophora*; en algunos

**Cuadro 13. Comparación entre sitios del porcentaje promedio de cobertura superficial de epibiota sobre sustratos muertos con 18 meses de exposición (desviación estándar entre paréntesis).**

	PLATANILLO n=32	PUNTA ISLOTES n=16	SÁNDALO n=9
CÉSPED	32.23 (20.29)	35.35 (19.67)	60.93 (6.18)
MACRO-ALGAS PARDAS Y VERDES	6.73 (13.97)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
ALGAS CALCÁREAS COSTROSAS	16.73 (12.52)	0.12 (0.50)	0.00 (0.0)
ALGAS CALCÁREAS RAMIFICADAS	12.60 (13.19)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
MACRO-ALGAS ROJAS NO CORALINAS	0.94 (2.61)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
BRYOZOA	3.29 (3.53)	11.42 (8.12)	8.00 (10.92)
SERPÚLIDOS	5.26 (6.88)	21.83 (7.61)	18.94 (11.22)
OTROS POLIQUETOS	3.38 (5.88)	1.02 (1.38)	0.17 (0.50)
BIVALVOS	0.06 (0.25)	0.96 (2.42)	1.35 (2.34)
GASTRÓPODOS	0.41 (0.99)	0.94 (1.14)	2.78 (3.59)
QUITONES	0.01 (0.06)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
ANÉMONAS	0.03 (0.18)	7.98 (8.69)	0.44 (1.33)
ESPONJAS	0.22 (0.92)	0.51 (1.07)	4.13 (8.14)
OTROS	1.36 (2.87)	1.55 (2.70)	2.96 (4.42)
SUSTRATO DESNUDO	16.74 (12.24)	18.31 (16.49)	0.30 (0.89)

casos se acumulaba gran cantidad de sedimento vulnerable a ser resuspendido fácilmente. La base o parte inferior de los bloques, protegido de la luz y la sedimentación, estuvo sometido más que todo al proceso de bioacreción por parte de serpúlidos,

briozoarios y algas calcáreas costrosas cubiertos en su mayoría por una capa superficial de algas tapete, compuesto especialmente por *Asparragopsis*, que dominaba en la mayor parte de los casos la cobertura. La cobertura en los lados de los bloques es más similar a la cobertura en el tope de los mismos, sin embargo se presenta una mezcla de los organismos encontrados en el tope y en la base; los lados están dominados principalmente por algas tapete y algas calcáreas costrosas y ramificadas (Cuadro 14).

Las diferencias son significativas ( $P < 0.0001$ ) entre el tope y la base de los bloques, y entre la base y los lados, en cuanto a cobertura por algas tapete ( $F=11.38$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ), briozoarios ( $F=24.90$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.001$ ), serpúlidos ( $F=32.94$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.001$ ) y otros poliquetos ( $F=6.99$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.001$ ). También se dan diferencias significativas entre el tope y la base a nivel de algas calcáreas costrosas ( $F=6.27$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.001$ ), y entre la base y los lados a nivel de algas calcáreas ramificadas ( $F=4.26$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.01$ ). Entre el tope y los lados sólo se dan diferencias significativas a nivel de algas calcáreas costrosas ( $F=6.27$ ,  $gl=3/224$ ,  $p<0.001$ ).

En total los bloques experimentales más los organismos incrustantes están cubiertos por una fina capa de algas tapete, constituido por una maraña de algas verdes, pardas y rojas, de menos de 1 cm de alto, concentrada en los topes de los bloques. También es alta la cobertura por serpúlidos y algas calcáreas costrosas y ramificadas, concentrados en las bases de los bloques. En las figuras 21 a 24 se presentan fotos con muestras de la superficie de los bloques de cada sitio, a diferentes profundidades y tiempos de exposición.

Los colonizadores de los bloques en los primeros 3 meses de exposición son las algas tapete, las algas calcáreas costrosas, briozoarios, poliquetos, gastrópodos y las esponjas. Ya a los 6 meses de exposición también se pueden encontrar el resto de los organismos como macroalgas pardas, verdes y rojas no coralinas, algas calcáreas ramificadas, bivalvos, quitones y anémonas (Cuadro 15).

Con respecto a los diferentes grupos de algas, la cobertura por algas tapete es significativamente distinta entre los 15 primeros meses de exposición y los 18 meses de exposición ( $F=8.49$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ). A los 18 meses de exposición el porcentaje de algas tapete aumenta a un poco más de la mitad del sustrato ( $53.15\pm 32.62\%$ ). Las macroalgas pardas y verdes se encuentran hasta los 6 meses de

**Cuadro 14. Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según la posición en el bloque (n=57). Después de 18 meses en total para los tres sitios (desviación estándar entre paréntesis).**

CATEGORÍA	TOPE	BASE	LADOS	TOTAL
CÉSPED	49.04 (34.94)	19.54 (27.17)	44.34 (30.86)	37.64 (21.03)
MACRO-ALGAS PARDAS Y VERDES	3.33 (8.62)	3.56 (12.47)	4.44 (15.23)	3.78 (10.93)
ALGAS CALCÁREAS COSTROSAS	2.54 (7.91)	11.12 (18.90)	14.62 (18.98)	9.43 (12.51)
ALGAS CALCÁREAS RAMIFICADAS	6.95 (14.38)	2.30 (6.56)	11.98 (21.23)	7.08 (11.67)
MACRO-ALGAS ROJAS NO CORALINAS	0.14 (0.61)	1.05 (4.95)	0.39 (1.67)	0.53 (2.00)
BRYOZOA	0.00 (18.12)	15.61 (5.44)	3.33 (7.40)	6.32 (7.40)
SERPÚLIDOS	1.75 (4.51)	28.16 (26.30)	6.31 (9.29)	12.07 (11.00)
OTROS POLIQUETOS	0.18 (1.00)	5.82 (13.61)	0.63 (2.40)	2.21 (4.64)
BIVALVOS	0.12 (0.57)	1.24 (4.84)	0.19 (0.81)	0.52 (1.63)
GASTRÓPODOS	0.33 (1.43)	1.33 (3.84)	1.12 (3.13)	0.93 (1.85)
QUITONES	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.02 (0.13)	0.01 (0.04)
ANÉMONAS	0.77 (2.34)	2.74 (6.92)	3.47 (9.61)	2.33 (5.76)
ESPONJAS	0.00 (0.0)	2.50 (9.98)	0.25 (0.93)	0.92 (3.50)
OTROS	0.48 (3.24)	3.19 (7.37)	2.32 (7.15)	1.66 (5.94)
SUSTRATO DESNUDO	34.35 (31.56)	2.84 (6.11)	6.57 (13.22)	14.59 (13.97)

EN BLOQUES DE CORAL MUERTO

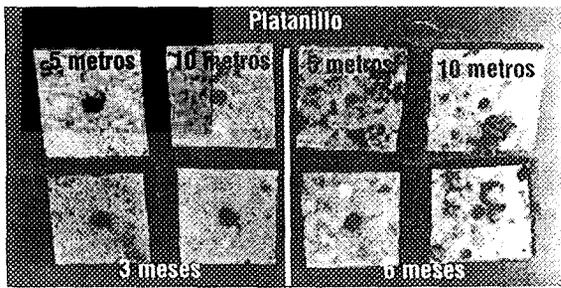


Fig. 21. Superficie de los bloques de Platanillo a 5 y 10 metros de profundidad con 3 y 6 meses de exposición. La fila superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques.

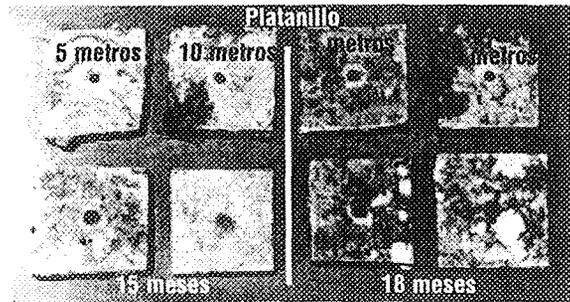


Fig. 22. Superficie de los bloques de Platanillo, a 5 y 10 metros de profundidad con 15 y 18 meses de exposición. La fila superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques.

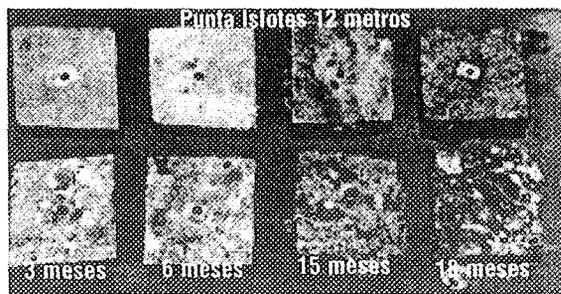


Fig. 23. Superficie de los bloques de Punta Islotes, a 6 y 12 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques.

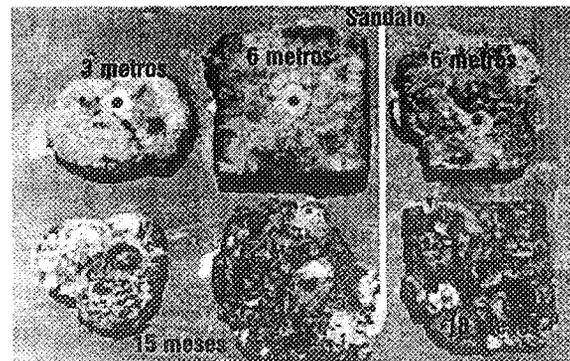


Fig. 24. Superficie de los bloques de Sándalo, a 3 y 6 metros de profundidad con 3, 6, 15 y 18 meses de exposición. La fila superior muestra el tope y la fila inferior muestra la base de los bloques. Nótese la bioerosión externa por parte de peces coralívoros especialmente a 3 metros de profundidad.

exposición, aumentan su cobertura a los 15 meses, y luego esta vuelve a disminuir a los 18 meses; las diferencias de cobertura por macroalgas son significativas sólo entre los 3 meses y los 15 meses de exposición ( $F=4.21$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ). La cobertura por algas calcáreas costrosas aumenta significativamente hasta los 15 meses de exposición y luego vuelve a disminuir significativamente ( $F=5.21$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ). Las algas calcáreas ramificadas también se empiezan a encontrar en Platanillo, hasta los 6 meses de exposición, en porcentajes significativamente mayores ( $F=8.08$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ), pero luego no aumentan ni disminuyen significativamente. Las macroalgas rojas no coralinas se encuentran desde la primera colecta pero se mantienen con una abundancia relativa baja y constante ( $F=1.02$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.4$ ).

**Cuadro 15. Porcentaje de cobertura superficial de epibiota según el tiempo de exposición total para los 3 sitios de estudio (desviación estándar entre paréntesis).**

CATEGORÍA	3 meses (n=60)	6 meses (n=44)	15 meses (n=72)	18 meses (n=52)
CÉSPED	38.42 (22.82)	23.48 (17.14)	34.44 (36.91)	53.15 (32.62)
MACRO-ALGAS PARDAS Y VERDES	0.00 (0.0)	3.51 (7.34)	7.27 (18.18)	3.53 (9.96)
ALGAS CALCÁREAS COSTROSAS	8.18 (10.74)	6.82 (9.31)	15.16 (23.40)	5.15 (8.54)
ALGAS CALCÁREAS RAMIFICADAS	0.00 (0.0)	13.15 (18.59)	8.13 (16.15)	8.64 (14.90)
MACRO-ALGAS ROJAS NO CORALINAS	0.00 (0.0)	0.73 (1.70)	0.61 (2.60)	0.85 (4.80)
BRYOZOA	6.56 (8.61)	10.18 (13.74)	5.35 (13.31)	4.10 (9.69)
SERPÚLIDOS	19.31 (17.62)	10.78 (12.35)	9.26 (20.90)	8.70 (16.53)
OTROS POLIQUETOS	7.20 (13.47)	0.94 (2.00)	0.27 (1.34)	0.20 (0.73)
BIVALVOS	0.00 (0.0)	0.09 (0.47)	0.62 (2.58)	1.33 (4.47)
GASTRÓPODOS	0.44 (1.61)	0.30 (1.13)	0.63 (1.55)	2.44 (4.81)
QUITONES	0.00 (0.0)	0.03 (0.16)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
ANÉMONAS	0.00 (0.0)	5.39 (9.10)	1.83 (5.80)	3.10 (8.30)
ESPONJAS	0.62 (2.22)	0.12 (0.49)	0.02 (0.12)	3.18 (10.72)
OTROS	0.51 (3.11)	0.79 (2.32)	2.09 (6.58)	3.15 (6.60)
SUSTRATO DESNUDO	18.76 (21.25)	23.67 (23.77)	14.32 (25.68)	2.46 (6.73)

Con respecto a los invertebrados, los briozoarios se encuentran desde la primera colecta pero se mantienen con una abundancia relativa baja y constante ( $F=2.46$ ,  $gl=3/224$ ,  $P>0.06$ ). Los serpúlidos ( $F=4.68$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ) y otros poliquetos ( $F=13.85$ ,  $gl=3/224$ ,  $P<0.001$ ) resultan muy abundantes en los primeros 3 meses de

exposición y luego disminuyen significativamente manteniendo una abundancia relativa baja y constante el resto del tiempo; esto ocurre debido a que sus tubos son cubiertos por esponjas u otros invertebrados. Los bivalvos tienden a aumentar gradualmente, pero sólo se encuentran diferencias significativas entre extremos del gradiente, o sea entre los 3 y los 18 meses de exposición ( $F=2.96$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p<0.03$ ). La abundancia relativa de los gastrópodos se mantiene baja y constante hasta los 15 meses de exposición y sigue siendo baja pero significativamente mayor a los 18 meses de exposición ( $F=7.47$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p<0.001$ ). Los quitones se encuentran sólo a los 6 meses de exposición y con una abundancia relativa muy baja ( $F=2.27$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p>0.08$ ). Las anémonas fueron encontradas principalmente en Punta Islotes y su abundancia relativa presenta un pico anual a mediados del año en época lluviosa (en marzo). Aparecen hasta los 6 meses de exposición (en el mes de julio), luego disminuyen significativamente a los 15 meses de exposición (en marzo) y vuelven a aumentar significativamente a los 18 meses de exposición (en el mes de junio) ( $F=6.22$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p<0.001$ ). La abundancia relativa de las esponjas se mantiene baja y constante hasta los 15 meses de exposición y sigue siendo baja pero significativamente mayor a los a los 18 meses de exposición ( $F=4.33$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p<0.01$ ). Otros invertebrados mantienen una abundancia relativa baja y constante ( $F=2.53$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p>0.06$ ). Se encuentra una alta proporción de sustrato desnudo hasta los 15 meses de exposición y luego disminuye significativamente con 18 meses de exposición ( $F=9.19$ ,  $gl=3/_{224}$ ,  $p<0.001$ ). El sustrato desnudo muchas veces está cubierto de sedimento.

La variabilidad en el patrón de colonización entre sitios, tiempo y posición en el bloque es bastante alta (Cuadros 13, 14 y 15).

#### 4. DISCUSIÓN

Las comunidades epilíticas se distribuyen en forma de parche y esto se debe tanto a disturbios impredecibles como a eventos predecibles (Winston y Jackson 1984). La mayor parte de la superficie total de los bloques está dominada por algas tapete. La cobertura por otros organismos aparte de algas es menor al 20% en casi todos los casos a excepción del análisis por posición donde la cobertura por serpúlidos es de 28% en las bases. Lo mismo encuentra Hassan (1997) en aguas someras

(5-15 m), pero no en aguas más profundas donde baja la cobertura por algas y aumenta la cobertura por otros organismos.

La orientación de los sustratos experimentales tiene una influencia notoria en el tipo de organismos capaces de asentarse. Toda la superficie de los bloques queda accesible a los reclutas planctónicos de los organismos epilíticos. Sin embargo, la gran diferencia entre la parte superior e inferior de los bloques demuestra claramente que los experimentos incluyen dos tipos de hábitat completamente distintos, típicos de los arrecifes coralinos. En el tope de los bloques se encuentran organismos como las algas tapete que ocupan luz, y en la base, organismos como invertebrados incrustantes que no ocupan luz y necesitan protegerse contra la mayor parte de depredadores. En los lados se encuentra una combinación de ambos pero más similar a lo encontrado en el tope (Cuadro 14).

La competencia espacial en el fondo se da entre organismos con requerimientos de sustrato similares (Jackson 1977 a). Un punto fijo para atarse es uno de los recursos más escasos y deseados. Un arrecife coralino genera su propio sustrato y por lo tanto mantiene su propio ambiente (Connell 1972). La colonización por organismos en los sustratos de coral depende inicialmente del reclutamiento de larvas y juveniles, la disponibilidad del sustrato y la posibilidad de sobrevivir a depredadores. El reclutamiento de larvas depende de su disponibilidad en el agua y está influenciado por la abundancia local de adultos. Las larvas prefieren asentarse en sustratos que ya han sido colonizados por organismos de la misma especie. Luego, la competencia por espacio se aplica entre organismos con requisitos de sustrato similares. La competencia entre algas y serpúlidos por ejemplo, se considera como una de las razones de que los serpúlidos prefieran asentarse en ambientes sombreados, como las bases de las colonias coralinas; aunque esta preferencia también está relacionada con su susceptibilidad a la sedimentación y depredación. El asentamiento de larvas y juveniles sólo es posible en las bases que están protegidas contra la mayoría de los depredadores directos y comedores de algas que afectarían a las larvas refugiadas dentro de las mismas (Hutchings y Murray 1982; Hassan 1997).

En los tres sitios las algas tapete (algas filamentosas con menos de 1 cm de alto), especialmente *Cladophora* domina el tope; en Sándalo resultó además más

denso y alto. En las bases de los bloques dominan los serpulidos en el caso de Golfo Dulce (44% en Punta Islotes y 53% en Sándalo) y las algas calcáreas costrosas (20%) en el caso de Platanillo. El porcentaje de cobertura de los sustratos experimentales por algas tapete, bivalvos, gastrópodos, y esponjas sigue directamente el gradiente de perturbación de mayor a menor que se forma entre los tres sitios de estudio: Sándalo-Punta Islotes-Platanillo. Mientras que el porcentaje de cobertura por algas calcáreas costrosas sigue el gradiente inverso. Todos estos factores reflejan que la concentración de nutrientes debe ser mayor en los arrecifes del Golfo, especialmente en Sándalo, ya que las algas tapete y la mayoría de organismos epilíticos son más abundantes en zonas con más nutrientes, (Birkeland 1977), y por otro lado, las algas calcáreas son muy sensibles a los mismos (Litler y Litler 1985). Las anémonas, briozoarios y serpulidos son más abundantes en el sitio intermedio del gradiente.

La diferencia principal entre Platanillo y los arrecifes del Golfo es la dominancia de algas calcáreas en las bases de los bloques de Platanillo y de serpulidos en las de Golfo Dulce. Además, sólo en Platanillo se encuentran algas calcáreas ramificadas. También esta es la diferencia principal encontrada por Hassan (1997) entre los arrecifes de Zabargad y Aqaba en el Mar Rojo. Los arrecifes de Golfo Dulce y los de Aqaba se asemejan en que la degradación es alta. Tanto el aumento en algas filamentosas como las densidades de peces loro herbívoros se consideran indicadores biológicos de eutroficación en Sándalo, al igual que en Aqaba. En el caso específico de Aqaba es por entrada de nutrientes a través del flujo de aguas negras, y en el Golfo Dulce es posiblemente por materia orgánica asociada a los sedimentos. Las altas concentraciones de nutrientes y sedimentos pueden afectar directamente el crecimiento de las algas coralinas, o lo afectan indirectamente por sobrecrecimiento y competencia de algas filamentosas que además atrapan sedimento dañino para las coralinas (Adey y Burke 1977; Littler y Littler 1985; Steneck 1997). En cambio tanto Platanillo como Zabargad son sitios deshabitados y relativamente aislados del impacto humano por lo que se ve favorecido el crecimiento de algas calcáreas. Las capas de algas calcáreas que se forman en los bloques experimentales son más gruesas en Zabargad (0.7 mm) que las encontradas en Platanillo (0.2 mm), y en Zabargad además se encuentran en los topes de las colonias; al parecer el factor

determinante es posiblemente una mayor presión por herbívoros, peces y erizos en Zabargad donde el impacto por turismo es menor por estar en manos de los militares (Steneck 1983).

También las macroalgas pardas y verdes sólo se encuentran en Platanillo, éstas posiblemente son controladas por las altas densidades de peces loro en el Golfo; éstas algas se encuentran en Platanillo hasta los 6 meses de exposición, aumentan su cobertura a los 15 meses, y luego vuelven a disminuir a los 18 meses, posiblemente por presión de herbivoría.

Entre los organismos incrustantes responsables de la bioacreción de Platanillo la cobertura es mayor por algas calcáreas costrosas y en Golfo Dulce por serpúlidos. El porcentaje de superficie coralina cubierta por bivalvos es relativamente baja en los bloques de los tres sitios, sin embargo por el gran volumen de cada bivalvo, su contribución al cambio neto de peso y por ende a la tasa de bioacreción, se considera importante, especialmente en Golfo Dulce donde su cobertura es un poco mayor. En este estudio también se encontraron briozoarios, gastrópodos y quitones que pueden estar contribuyendo al cambio neto de peso por sus estructuras calcáreas, pero su contribución es inapreciable y temporal debido a su movilidad. De todos modos los gastrópodos y quitones también contribuyen un poco a la bioerosión compensando en parte su contribución al peso.

Eakin (1992) encuentra, utilizando el mismo método de conteo de puntos, que en otro arrecife del Pacífico oriental, Isla Uva, las responsables de la bioacreción en discos acrílicos y de coral muerto, son las algas coralinas costrosas, al igual que en Platanillo.

Kiene (1988), en arrecifes de la Gran Barrera Australiana, también estima la contribución de organismos incrustantes al proceso de bioacreción en la superficie de discos de coral muerto por medio del método de conteo de puntos. Este autor encuentra que los principales responsables de la bioacreción son los briozoarios, las ostras, las algas coralinas, los gastrópodos verméticos y los serpúlidos, y que se concentran en las bases de los bloques experimentales.

En este estudio no se encontraron reclutas de corales en los bloques experimentales lo que apoya la hipótesis de que en los arrecifes de estudio la especie dominante *P. lobata* no se está reproduciendo sexualmente (Glynn *et al.* 1994).

La comunidad colonizadora está muy relacionada con la edad del sustrato, o en este caso con el tiempo experimental de exposición (Hassan 1997). Los epibiontes se asientan pocos días después de que se libera el sustrato (Schuhmacher 1977). Los colonizadores de los bloques en los primeros 3 meses de exposición de este estudio son las algas tapete, en primer lugar, y también algas calcáreas costrosas, poliquetos, briozoarios, gastrópodos y esponjas. Ya a los 6 meses de exposición también se pueden encontrar el resto de los organismos como macroalgas pardas, verdes y rojas no coralinas, algas calcáreas ramificadas, bivalvos, quitones y anémonas (Cuadro 15).

Sin embargo, el patrón de distribución de los organismos epilíticos en el tiempo y el espacio resultó muy variable (Cuadro 13, 14 y 15) y poco constante en el presente estudio. Esta alta variación es típica de la colonización de sustratos con espacio disponible en el ambiente arrecifal donde el espacio es tan limitado y tan codiciado, y refleja la impredecibilidad relativa del reclutamiento y la sucesión (Winston y Jackson 1984; Hassan 1997). Entre las pocas tendencias claras que se encontraron es que la cobertura por bivalvos, algas tapete, gastrópodos y esponjas aumentó un poco con el tiempo de exposición. Por su lado, los serpulidos ( $F=4.68$ ,  $gl=3$ ,  $P<0.001$ ) y otros poliquetos ( $F=13.85$ ,  $gl=3$ ,  $P<0.001$ ) resultan muy abundantes en los primeros 3 meses de exposición y luego disminuyen significativamente manteniendo una abundancia relativa baja y constante el resto del tiempo. Las anémonas en Punta Islotes presentan un pico alto de abundancia a mediados de año en época lluviosa.

La colonización de sustratos despoblados sufre definitivamente un proceso de sucesión. Los pioneros son especies oportunistas con cortos ciclos de vida y crecimiento rápido, que son reemplazados sucesivamente por una comunidad madura más diversa. Los poliquetos podrían considerarse colonizadores pioneros muy exitosos de las bases de los sustratos, que no persisten en el sustrato por la susceptibilidad de sus tubos a ser sobrecrecidos o taponeados por otros organismos que les ganan la competencia (Hassan 1997). Según Hutchings (1986 b) la disminución de cobertura por serpulidos en el tiempo se debe a que estos son cubiertos eventualmente por algas. Hassan (1997) también encuentra que en el Mar Rojo, los poliquetos son los pioneros dominantes en sustratos muertos. Los briozoarios y bivalvos,

aunque están presentes después de pocos meses sólo ganan importancia después del primer año de exposición. Esta autora encuentra un cambio de dominancia de bioacreción por serpúlidos a bioacreción por bivalvos en el segundo año. En otros estudios también se ha informado que las algas filamentosas pueden cubrir el sustrato homogéneamente en pocos meses y luego siguen las algas calcáreas, los vermetidos y los bivalvos (Schuhmacher 1977).

Los organismos incrustantes no sólo tienen una influencia importante en la forma de los corales, sino que también en algunos casos pueden afectar el número de perforadores y otros litobiontes presentes; su crecimiento puede bloquear aperturas de organismos ya establecidos y prevenir el asentamiento larval; o por el contrario su presencia puede proveer a otros organismos de refugio y alimentación. Algunos organismos incrustantes como esponjas, hidrozoarios, foraminíferos y briozoarios protegen el esqueleto coralino contra perforadores. Las algas calcáreas al parecer no tienen un efecto negativo ya que se encuentran perforadores debajo de ellas (MacGeachy y Stearn 1976; MacGeachy 1977).

## 5. CONCLUSIONES

El tapete de algas domina las superficies de sustratos coralinos muertos, especialmente aquellas expuestas a la luz.

Los organismos incrustantes responsables de la bioacreción se concentran en las bases de los sustratos coralinos muertos, donde se encuentran más protegidos contra depredadores y contra la competencia de las algas.

En Platanillo los mayores responsables de la bioacreción son las algas calcáreas costrosas y ramificadas y en Golfo Dulce son los serpúlidos y los bivalvos.

El porcentaje de cobertura de los sustratos experimentales por algas tapete, bivalvos, gastrópodos, y esponjas sigue directamente el gradiente de perturbación por sedimentos terrígenos que se forma entre los tres sitios de estudio: Sándalo>Punta Islotes>Platanillo. Mientras que la cobertura por algas calcáreas costrosas siguen el gradiente inverso.

La cobertura relativa de los organismos se pueden tomar como indicador de perturbación y refleja en este estudio que la concentración de nutrientes es mayor en los arrecifes del Golfo, especialmente en Sándalo.

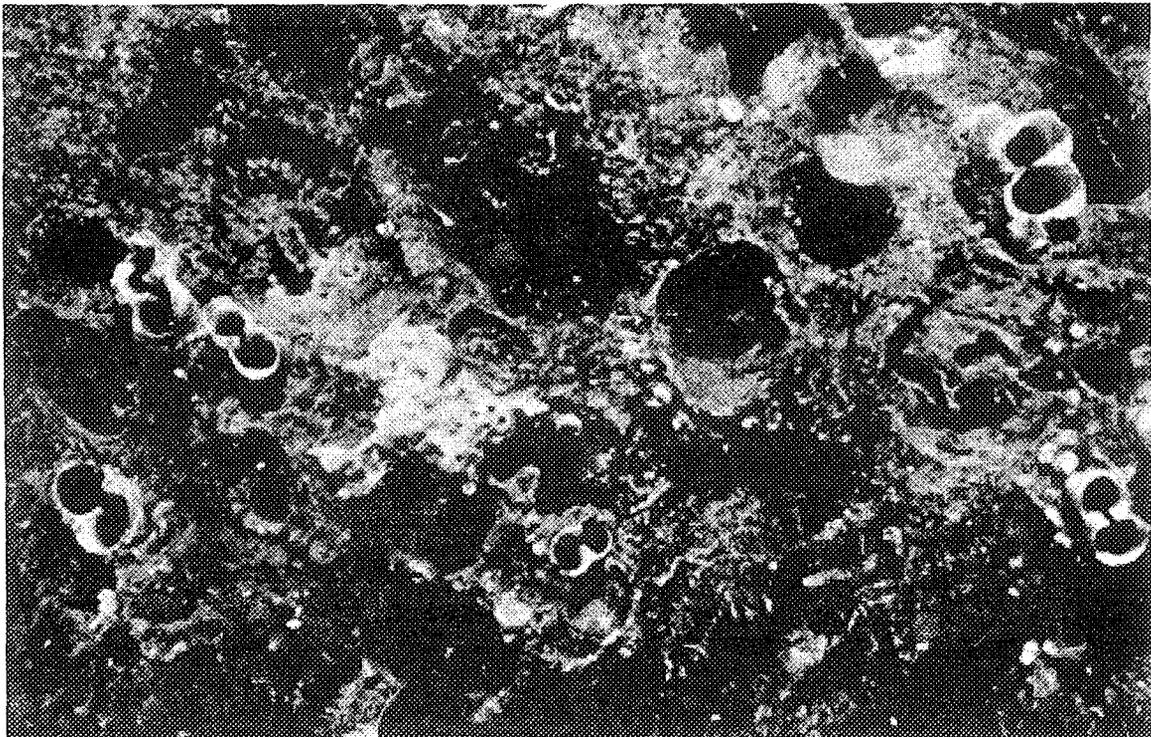
El patrón de distribución de los organismos epilíticos en el tiempo y el espacio es muy variable y refleja la impredecibilidad relativa del reclutamiento y la sucesión.

Los poliquetos son colonizadores pioneros muy exitosos de las bases de los sustratos principalmente, que no persisten en el sustrato por la susceptibilidad de sus tubos a ser sobrecrecidos o taponeados por otros organismos que les ganan la competencia.

---

# Capítulo 5

## Bioerosión y bioacreción en coral muerto



Coral muerto perforado por el bivalvo *Gastrochaena*. Nótese las aperturas de las perforaciones en forma de ocho con un borde calcificado de alto relieve.

(Fotógrafo: Jorge Cortés).

---

## CAPÍTULO 5

# BIOEROSIÓN Y BIOACRECIÓN EN CORAL MUERTO

### 1. INTRODUCCIÓN

Bioerosión y bioacreción son procesos integrales que ocurren todo el tiempo en los arrecifes coralinos. Los organismos responsables de estos procesos y su impacto en el arrecife son muy variables (Hassan 1997). Muchas investigaciones se han llevado a cabo tratando de cuantificar los procesos constructivos (Stearn *et al.* 1977; Littler y Littler 1984; Kinsey 1985; Hubbard *et al.* 1990; Heiss 1995), y también tratando de conjugarlos con los procesos destructivos dentro del arrecife (Scoffin *et al.* 1980; Davies y Hutchings 1983; Highsmith *et al.* 1983; Hutchings 1983; Hutchings y Bamber 1985; Eakin 1992, 1996; Kiene y Hutchings 1994; Chazottes *et al.* 1995; Peyrot-Clausade 1996; Hassan 1997; Pari *et al.* 1998).

Los responsables de la bioerosión interna en coral vivo y muerto son los litobiontes perforadores, y los responsables de la bioerosión externa son los organismos coralívoros o herbívoros que forragean sobre la superficie del coral. Los agentes bioacretores son los corales vivos, y otros organismos calcáreos que se incrustan sobre coral muerto (Hutchings 1986 a).

Las tasas de bioerosión y bioacreción difieren en el tiempo y el espacio; éstas pueden cambiar estacionalmente, interanualmente, y entre diferentes arrecifes, zonas dentro del mismo arrecife, y tipos de sustratos coralinos (Hutchings 1986 a, Peyrot-Clausade *et al.* 1992; Perry 1998 a). Hutchings (1986 a) sugiere que las tasas de bioerosión interna pueden cambiar con el tipo y edad del perforador (ciclo de vida y hábitos particulares), y con el tiempo de colonización de cada organismo, probablemente disminuyendo con las tasas de crecimiento, conforme madura el perforador, particularmente para organismos de mayor longevidad como los sipuncúlidos, bivalvos y eunícidos. Por otro lado, Hutchings y Peyrot-Clausade (1988) indican que la tasa de bioerosión es directamente proporcional al tamaño del bioerosionador. Según Rützler (1975) las tasas de bioerosión interna por parte de los perforadores deben

compararse cuidadosamente con las tasas de bioerosión externa por parte de pastadores y coralívoros, ya que la actividad de los perforadores es intermitente y afectada por interacciones biológicas y ambientales, mientras que la actividad de los bioerosionadores externos es constante y guiada por la necesidad de comida.

Hay dos formas de cuantificar la bioerosión. El enfoque organísmico, que se concentra en los organismos responsables y su habilidad para erosionar el sustrato, y el enfoque de la modificación del sustrato por diferentes procesos de construcción y destrucción. En este estudio para estimar las tasas de bioerosión interna y externa, y las de bioacreción, se utilizó la metodología aplicada por Kiene (1988) en la Gran Barrera Australiana, y por Hassan (1997) en el Mar Rojo, con base en el cambio del peso y el análisis del área removida de bloques (discos en el caso de Kiene) de *Porites* muerto de dimensiones y tiempos de exposición similares. Además, se estimó la modificación neta que es el resultado del carbonato producido por bioacreción menos el carbonato perdido por bioerosión, en los sustratos muertos expuestos por un máximo de 18 meses.

Hay estudios sobre este tema en otros arrecifes del Pacífico oriental, pero que a diferencia de los estudiados aquí, están dominados por el coral ramificado *Pocillopora*. Eakin (1992), en el arrecife Isla Uva (Panamá), estima las tasas de bioerosión y bioacreción con base en los cambios de peso y área removida en discos de coral muerto y acrílicos, y por cambios en la altura de la estructura arrecifal. En el presente estudio se comparan los resultados con los de Eakin (1992, 1996) pero sin perder de vista que la metodología difiere en cuanto al coral dominante, y los tiempos de exposición y análisis de los sustratos. También se comparan los resultados con el estudio de Glynn (1988) en Isla Uva (Golfo de Chiriquí, Panamá) e Isla Onslow (Galápagos), pero este autor utiliza un método completamente distinto, que consiste en la medición de la producción de sedimento por parte de los bioerosionadores, especialmente erizos, a partir de fragmentos muertos de *Pocillopora* colocados en baldes durante períodos de 24 a 72 horas, a una profundidad de 5 a 6 m.

En Isla del Caño, Scott *et al.* (1988 a) midieron la tasa de bioerosión con un método que en este estudio se considera no muy efectivo (Cortés com. pers.), el cual consistió en poner en los lados y las bases de las colonias de *P. lobata*, trampas

cilíndricas con malla de 30 micras, durante 5 meses aproximadamente, para coleccionar el sedimento producido tanto por perforadores como por fauna epilítica. El problema es que la malla se cubría y los animales morían.

En el Pacífico oriental no se han cuantificado las tasas de microbioerosión las cuales también son capaces de modificar el potencial de fosilización de un arrecife (Perry 1998 b). En otras regiones, como por ejemplo en arrecifes someros de Bahamas, las tasas de microbioerosión: 0.2 a 0.4 kg/m<sup>2</sup>/año, son comparables a las de macrobioerosión 0.2 kg/m<sup>2</sup>/año (Vogel *et al.* 1996). En La Reunión (Mar Índico), la tasa de bioerosión promedio por parte de microperforadores es de 0.04 kg/m<sup>2</sup>/año (Peyrot-Clausade 1996), en el arrecife de Moorea en la Polinesia Francesa (Pacífico central) de 0.3 kg/m<sup>2</sup>/año (Peyrot-Clausade *et al.* 1995), y en la Gran Barrera Australiana de 0.4 kg/m<sup>2</sup>/año (Tudhope y Risk 1985). Estos son muy bajos para los objetivos del presente estudio por lo que la microbioerosión se considera inapreciable.

El objetivo de este capítulo es estimar la tasa de bioacreción, las tasas de bioerosión interna, externa y total, y el resultado de su interacción en sustratos coralinos muertos; además se identifican los agentes responsables de la bioerosión externa.

## 2. MÉTODOS

Para cuantificar la modificación de corales muertos por bioerosión y bioacreción, se utilizó el método diseñado por Kiene (1985) en Lizard Island (Gran Barrera Australiana) que consiste en la exposición de bloques experimentales con dimensiones y tiempos definidos. En este estudio se montó el experimento utilizando 40 bloques en cada sitio de 10 cm<sup>2</sup> x 2 cm de alto; 20 bloques en cada profundidad, a profundidades de 3 y 6 m en Sándalo, de 6 y 12 m en Punta Islotes y de 5 y 10 m en Platanillo. Los bloques se instalaron en dos cuadrículas rectangulares con capacidad para 10 bloques cada una, y se expusieron en cada profundidad de cinco en cinco por periodos de 3, 6, 15 y 18 meses (ver detalles en el Capítulo 4). Es la primera vez que se utiliza este método en el Pacífico oriental. Este método también fue utilizado por Hassan (1997) en el Mar Rojo; métodos similares han sido utilizados en otros sitios del Pacífico oriental (Eakin 1996), en la Gran Barrera Australiana (Hutchings 1981; Davies y Hutchings 1983; Kiene 1988; Hutchings y Kiene 1989), en la Polinesia francesa (Pari *et al.* 1998), y en el Caribe (Perkins y Tsentas 1976).

Se colectaron los bloques expuestos durante 3, 6, 15 y 18 meses aproximadamente en los arrecifes de Punta Islotes y Platanillo. En el caso de Punta Islotes sólo se pudo realizar el experimento a 12 m de profundidad porque los bloques a 6 m de profundidad fueron robados. En el caso de Sándalo, no se encontró el experimento durante un año, luego de que el Huracán César provocó una alta suspensión de sedimentos en el agua que rodea los arrecifes. En este sitio se colectaron 5 bloques expuestos durante 15 meses, y 5 bloques expuestos durante 18 meses aproximadamente; el resto de los bloques se colectaron a los 30 meses pero no han sido procesados en el laboratorio.

### 2.1. Medidas de peso y área

Se calculó en metros cuadrados ( $m^2$ ) el área superficial total (AT) de cada bloque sumando las áreas de todos los lados (Kiene 1988):

**AT ( $m^2$ ) =  $2(L^2) + 4(L \cdot A)$ ; donde L= largo y A= alto.**

Luego los bloques fueron pesados en kilogramos (kg) antes (PI) y después (PF) de ser expuestos en el arrecife para determinar el cambio neto de peso (CNP) debido a la bioerosión y a la bioacreción: **CNP = PF - PI.**

### 2.2. Bioerosión externa

#### 2.2.1. Tasa de bioerosión externa

Los bloques de Sándalo, colectados a los 15 y 18 meses, fueron bioerosionados visiblemente por parte de peces. El porcentaje de bioerosión externa se estimó con el método de puntos, con la misma cuadrícula utilizada en el análisis de cobertura por organismos epilíticos. Los bloques medían originalmente  $100 \text{ cm}^2$ , por lo que cabían 100 puntos en el tope y en la base de los bloques; con los bloques comidos por peces se procedió entonces a contar los puntos que quedaban a los espacios vacíos. El porcentaje de área superficial faltante corresponde al porcentaje de bioerosión externa. La proporción erosionada externamente en cada bloque (%BE), se convirtió al peso perdido por bioerosión externa (PBE en kg), multiplicando la proporción erosionada por el peso inicial (PI en kg) del bloque: **PBE = %BE \* PI.**

Para el cálculo de la tasa de bioerosión externa (TBE,  $\text{kg}/\text{m}^2/\text{a}$ ) en coral muerto de Sándalo se dividió el peso perdido por bioerosión externa en kilogramos

(PBE) entre el área superficial total del bloque en metros cuadrados (AT) y el tiempo de exposición en años (t):  $TBE = PBE/(AT \cdot t)$ .

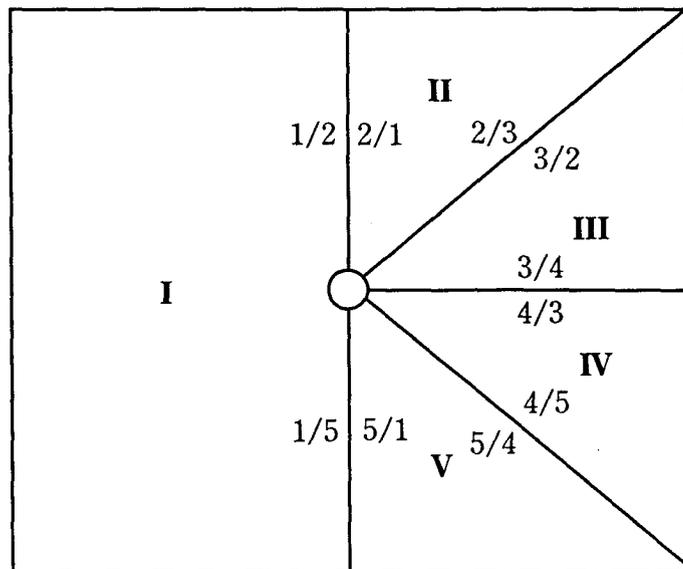
**2.2.2. Identificación de agentes responsables**

Para este efecto se procedió a realizar censos estacionarios de peces erosionadores con un radio de 4 m y un tiempo de observación de 10 minutos (Bannerot y Bohnsack, 1986). Estos censos se realizaron en los tres sitios de estudio (de 4 a 6 censos por sitio) para comparar las densidades. Los datos se reportan en número de individuos/hora de buceo (ind./hr); los datos del arrecife de Platanillo se comparan con los de Guzmán (1986) que contó peces en transectos de 10 metros de ancho anotando el tiempo de buceo; este autor utiliza la unidad ind./hr que resulta aproximadamente equivalente.

**2.3. Bioerosión interna**

**2.3.1. Cobertura con resina y corte de bloques colectados**

De 5 bloques que fueron colectados por profundidad y por cierto período de tiempo en cada sitio, 3 bloques fueron cubiertos con resina epóxica marca Paraloid 67 al 4%, para que al cortarlos en secciones no se desprendieran las conchas de bivalvos y tubos de poliquetos serpúlidos responsables de la bioacreción. Una mitad de cada bloque fue cortada en 4 secciones triangulares (II, III, IV, V), Kiene (1988); (1997) (Fig. 25). Se numeraron, según su posición, las dos superficies de cada sección que resultan de los cortes transversales de los



**Fig. 25.** Esquema de un bloque experimental cortado después de haber sido expuesto en el arrecife. La mitad derecha se cortó en cuatro tajadas triangulares. Los números romanos indican el número de cada sección (I a V). Los números arábigos identifican las superficies analizadas.

bloques. Por ejemplo la sección II tiene una superficie 2/1 que representa la superficie de la sección II adjunta a la sección I; la otra superficie de la sección II adjunta a la sección III se numera como 2/3.

### 2.3.2. Análisis de cortes transversales para determinar tasas de bioerosión

Para determinar el porcentaje de bioerosión interna, se analizó una de las superficies de cada tajada; por ejemplo entre la 1/2 y la 2/1 se escogía la primera. Las 5 superficies escogidas por bloque fueron escaneadas en la computadora con el programa Corel Photo Paint y analizadas con el programa Imagen NIH. A cada superficie se le midió el área total y el área de cada perforación. Luego, se sumaron las áreas de las perforaciones y se calculó el porcentaje de bioerosión interna (% BI) por superficie (senso Hassan 1997): **% BI de cada superficie = Área bioerosionada \* 100 / Área total.**

Para el porcentaje de bioerosión interna de cada bloque se promediaron los porcentajes de bioerosión de cada superficie. En el caso de Sándalo, donde algunos bloques estaban reducidos a menos de la mitad por los peces, al estimar el porcentaje de bioerosión interna, se tomó en cuenta sólo el área superficial efectiva, disponible para los perforadores. La proporción erosionada internamente en cada bloque (% BI) se convirtió al peso erosionado (PBI en kg), multiplicando la proporción erosionada por el peso inicial (PI en kg) del bloque: **PBI = % BI \* PI.**

Para el cálculo de la tasa de bioerosión interna (TBI), en kilogramos por metro cuadrado por año ( $\text{kg}/\text{m}^2/\text{a}$ ) en coral muerto, se dividió el peso perdido por bioerosión interna en kilogramos (PBI) entre el área superficial total del bloque en metros cuadrados (AT) y el tiempo de exposición en años (t): **TBI = PBI / (AT \* t).**

### 2.4. Tasa de bioerosión total

En Platanillo y Punta Islotes donde la bioerosión externa resultó inapreciable, el peso perdido por bioerosión interna corresponde a la bioerosión total. En Sándalo donde los bloques fueron erosionados externamente de forma significativa por peces, el peso de bioerosión total (PB en kg) se calculó sumando el peso de carbonato perdido por bioerosión interna (BI en kg) con el peso perdido por bioerosión externa. (PBE): **PB = PBI + PBE.**

Para el cálculo de la tasa de bioerosión total (TB), en kilogramos por metro cuadrado por año ( $\text{kg}/\text{m}^2/\text{a}$ ) en coral muerto, se dividió el peso perdido por bioerosión total en kilogramos (PB) entre el área superficial total del bloque en metros cuadrados (AT) y el tiempo de exposición en años (t):  $\text{TB} = \text{PB}/(\text{AT} \cdot \text{t})$ .

### 2.5. Tasa de bioacreción

El peso en kilogramos ganado por bioacreción (PAC) de conchas de bivalvos y serpulidos se calculó sumando el cambio de peso neto de los bloques después de ser expuestos (CNP) con el peso total perdido por bioerosión interna y externa (PB), cálculo derivado de la siguiente fórmula:  $\text{PF} = \text{PI} - \text{PB} + \text{PAC}$  entonces,  $\text{PAC} = \text{CNP} + \text{PB}$ ; ya que  $\text{CNP} = \text{PF} - \text{PI}$ ; donde PF es el peso del bloque después de ser expuesto, y PI es el peso del bloque antes de ser expuesto.

Para el cálculo de la tasa de bioacreción en  $\text{kg}/\text{m}^2/\text{a}$  (TAC), se dividió el peso ganado por acreción en kg (PAC) entre el área superficial total del bloque en metros cuadrados (AT) y el tiempo de exposición en años (t):  $\text{TAC} = \text{PAC}/(\text{AT} \cdot \text{t})$ .

### 2.6. Balance de carbonato en sustrato muerto:

#### Bioerosión vs. bioacreción

La producción neta de carbonato en coral muerto (PN) se calculó restando-le a la tasa de bioacreción (TAC) la tasa de bioerosión total (TB), de la siguiente manera:  $\text{PN} = \text{TAC} - \text{TB}$ .

### 2.7. Análisis de los datos

Los porcentajes y tasas de bioerosión y bioacreción se sometieron a análisis de correlación de Spearman y varianza múltiple (MANOVA), además, se realizó un análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según la tasa de bioerosión interna y de bioacreción. La diversidad y similitud entre sitios de los peces coralívoros se calculó por medio del índice de diversidad Shannon-Wiener ( $H'$ ), con logaritmo en base 2, y el índice de similitud de Morisita.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Descripción de sustratos colectados

Los bloques experimentales se encontraron completamente cubiertos de organismos después de 3 meses de exposición. Se encontró una diferencia marcada de organismos entre los topes y las bases de los bloques (Figs. 21a la 24; Cap. 4). En los topes dominan las algas tapete y las macroalgas, y los organismos incrustantes responsables de la bioacreción (e.g. algas calcáreas, bivalvos, serpúlidos y briozoarios) dominan en las bases (ver Capítulo 4 para mayor detalle sobre el patrón de colonización). Los principales organismos bioacretores fueron los serpúlidos y los bivalvos.

#### 3.1. Porcentaje de bioerosión externa

Los bloques colectados en Punta Islotes a 12 m de profundidad, y en Platanillo a 5 y 10 m de profundidad, no presentaron bioerosión externa evidente. En Sándalo, a 3 m de profundidad, 44% de los bloques fueron destruidos completamente por los peces loro (100% de bioerosión externa). En promedio los bloques presentaron una bioerosión externa de 41.7% del total del sustrato.

#### 3.2. Diversidad y densidad de coralívoros

En Platanillo y Pta Islotes se encontraron 4 especies de peces coralívoros; en el arrecife Sándalo, sólo se encontró al coralívoro *Scarus compressus*, el cual es responsable del alto grado de bioerosión externa en sustratos coralinos muertos (Figs. 26 a 30). La diversidad de peces coralívoros utilizando el índice de Shannon-Wiener, es mayor en Platanillo, en Punta Islotes es baja y en Sándalo es nula (Cuadro 16).

La similitud en cuanto a peces coralívoros es mayor entre los dos arrecifes del Golfo. El índice de Morisita es de 0.94 entre Sándalo y Punta Islotes y de 0.47 entre Punta Islotes, Platanillo, y de 0,42 entre Platanillo y Sándalo.

En Platanillo, los peces coralívoros más abundantes son *A. meleagris*, y en segundo lugar *S. compressus*; luego les sigue con bajas densidades los peces chanco. En Punta Islotes, los peces loro son los más abundantes, seguido por *Pseudobalistes naufragium* y finalmente *Arothron meleagris*. Se observa un gradiente en cuanto

**Cuadro 16. Diversidad ( $H'$ ), equitatividad ( $J$ ) y densidad (ind./hr) de peces coralívoros por sitio de muestreo (n=8) (entre paréntesis desviación estándar).**

Coralívoros/Sitios	Platanillo	Punta Islotes	Sándalo
<i>Scarus compressus</i>	30.0 (45.36)	480.0 (334.1)	1792.5 (2076.3)
<i>Scarus perrico</i>	-	120.0 (60.0)	-
<i>Arothron meleagris</i>	52.5 (38.4)	8.57 (22.7)	-
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	15.0 (27.8)	17.1 (29.3)	-
<i>Sufflamen verres</i>	7.5 (21.2)	-	-
<b>Densidad total</b>	<b>105.0 (53.2)</b>	<b>625.7 (309.6)</b>	<b>1792.5 (2076.3)</b>
Número de individuos	14	73	239
Número de especies	4	4	1
<b>H'</b>	<b>1.69</b>	<b>0.98</b>	<b>0.00</b>
J	0.85	0.49	-

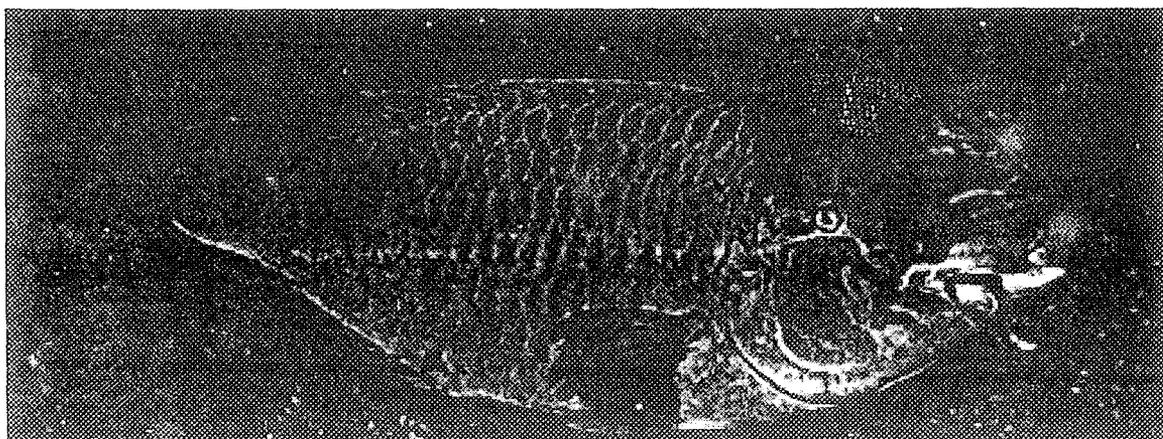


Fig. 26. Pez loro *Scarus compressus* (Tomado de Allen y Robertson 1994).

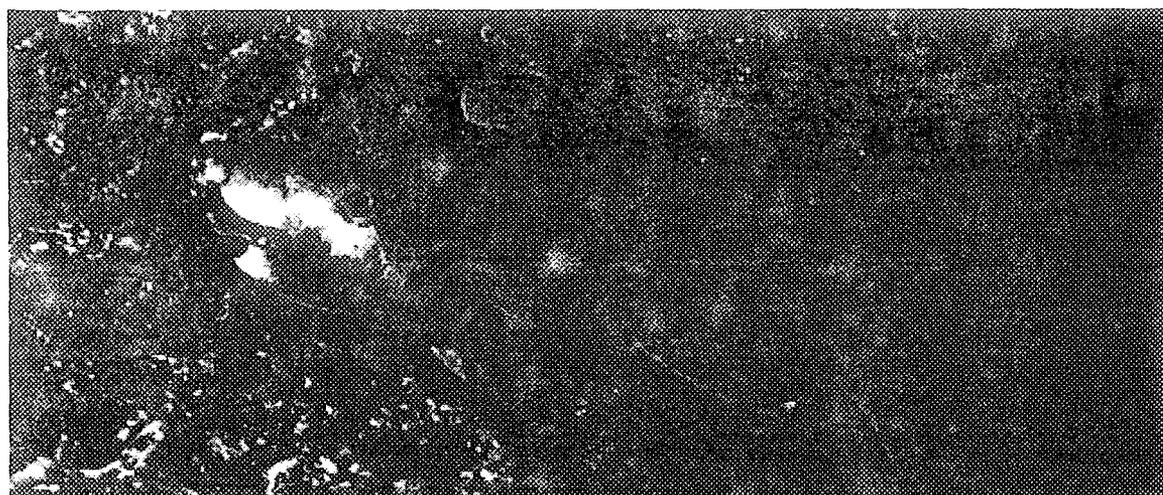


Fig. 27. Pez loro *Scarus perrico* (Tomado de Allen y Robertson 1994).

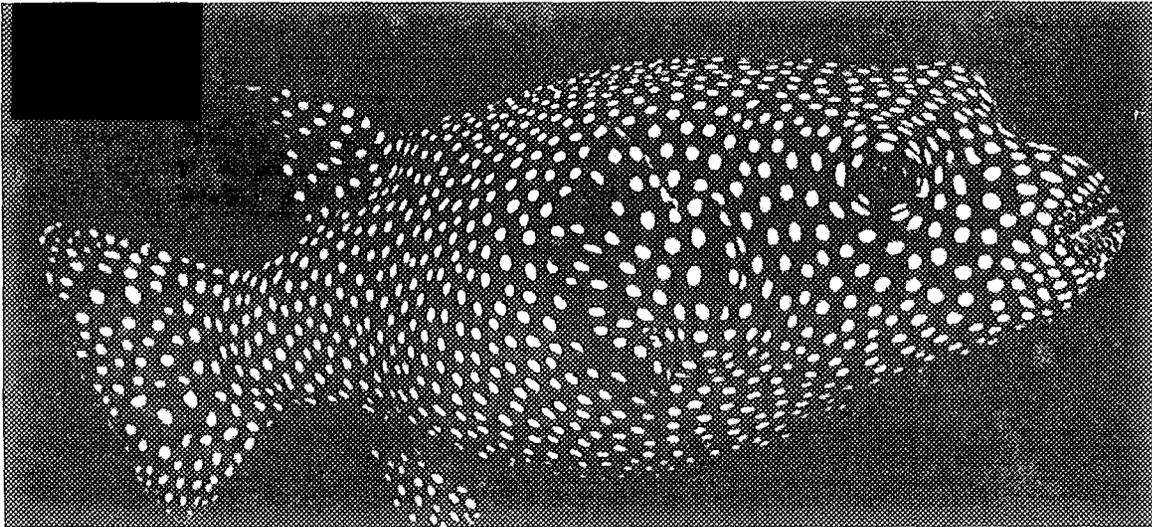


Fig. 28. Timboril *Arothron meleagris* (Tomado de Allen y Robertson 1994).

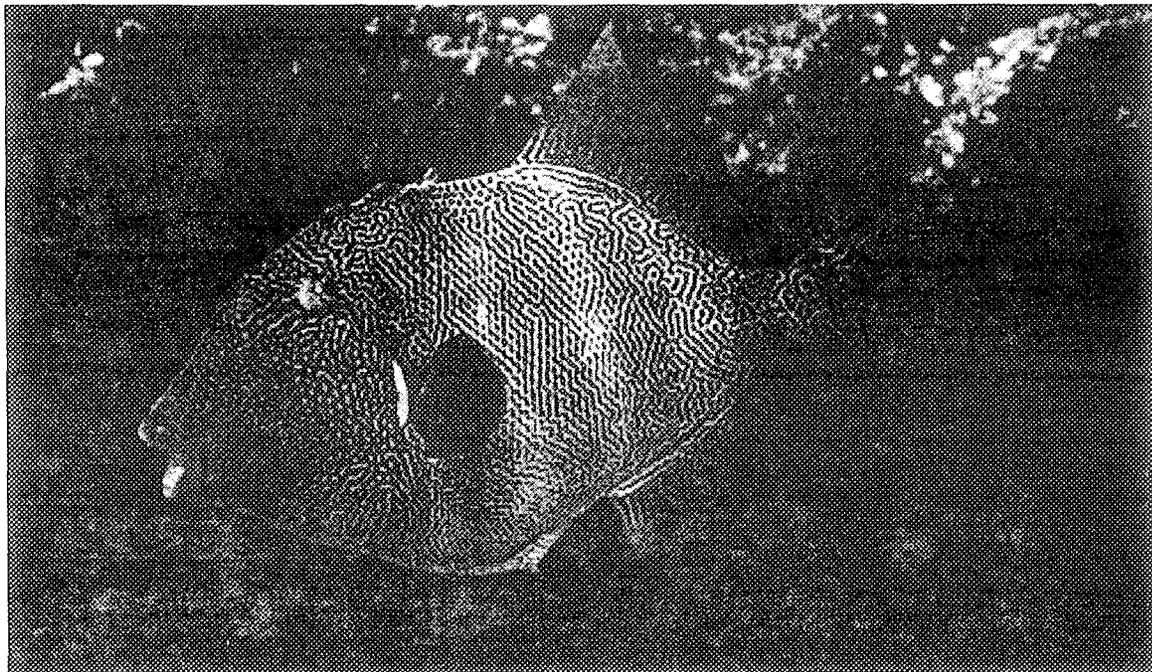


Fig. 29. Pez chancho *Pseudobalistes naufragium* (Tomado de Allen y Robertson 1994).

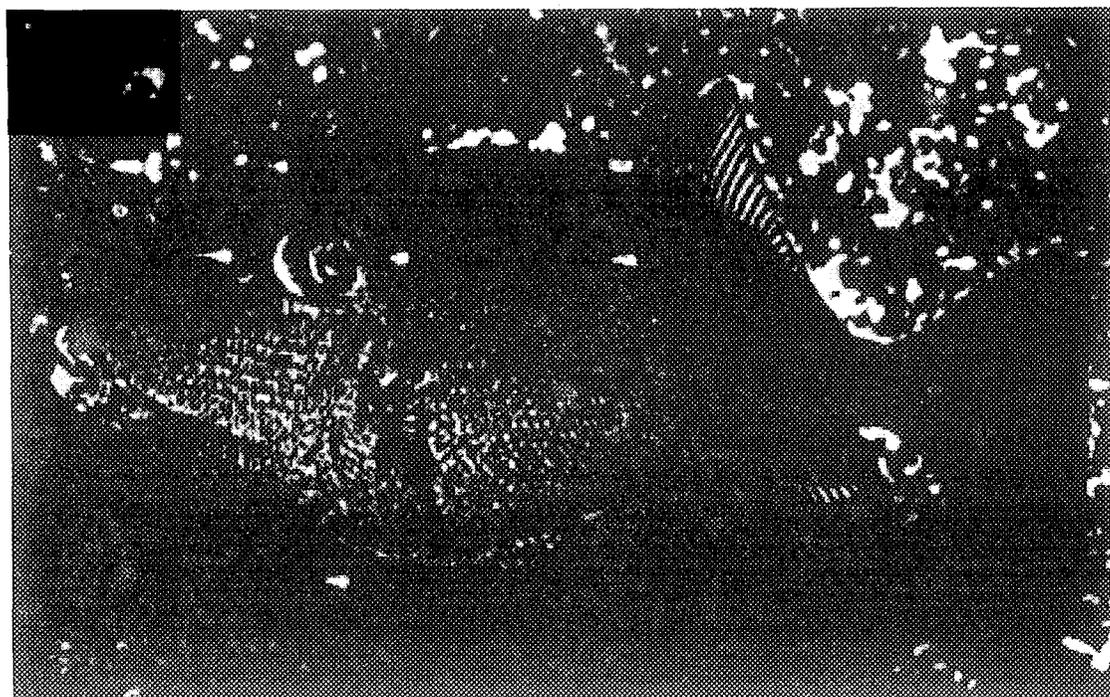


Fig. 30. Pez chancho *Sufflamen verres* (Tomado de Allen y Robertson 1994).

a la densidad total de peces coralívoros que va de menor a mayor en el siguiente orden: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo; la densidad es mucho mayor en Sándalo, y se debe sólo al pez loro, *S. compressus* (Cuadro 16). La diferencia en cuanto a densidad total entre los sitios al extremo del gradiente (Platanillo y Sándalo) es significativa ( $F=3.87$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.04$ ). No se encontraron diferencias significativas entre las diferentes profundidades de muestreo de cada arrecife ( $F=2.10$ ,  $gl=4$ ,  $P>0.1$ ).

### 3.3. Cambio neto del peso (CNP) de los bloques a través del tiempo.

Algunos de los bloques colectados en Platanillo con diferentes períodos de exposición pesaban más después de ser expuestos y otros pesaban menos (ámbito:  $-1.00$  a  $+43.10$   $kg/m^2$ ). Sin embargo, en total se obtuvo una ganancia promedio de  $+4.71 \pm 6.78$   $kg$  de carbonato por  $m^2$  de sustrato de coral muerto ( $n=38$ ).

Todos los bloques colectados en Punta Islotes con diferentes períodos de exposición pesaban más después de ser expuestos, lo que quiere decir que todos

sufrieron una bioacreción neta de carbonato (ámbito: +1.81 a +16.06 kg/m<sup>2</sup>). Se obtuvo una ganancia promedio de +5.04±3.04 kg de carbonato por m<sup>2</sup> de sustrato de coral muerto (n=18).

Algunos de los bloques colectados en Sándalo con diferentes períodos de exposición pesaron más antes de ser expuestos y otros pesaron menos (ámbito: -4.86 a +7.44 kg/m<sup>2</sup>). En total se obtuvo una ganancia promedio de +1.66±3.75 kg de carbonato por m<sup>2</sup> de sustrato de coral muerto (n=14).

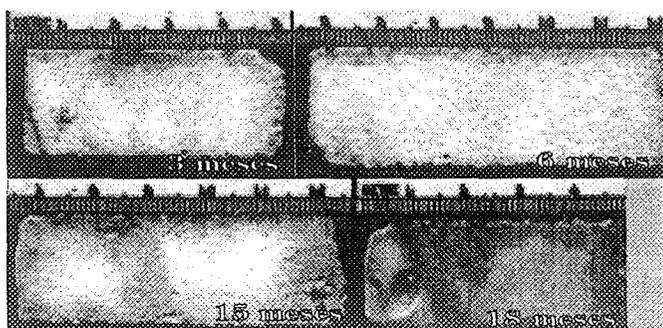


Fig. 31. Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición, en Platanillo.

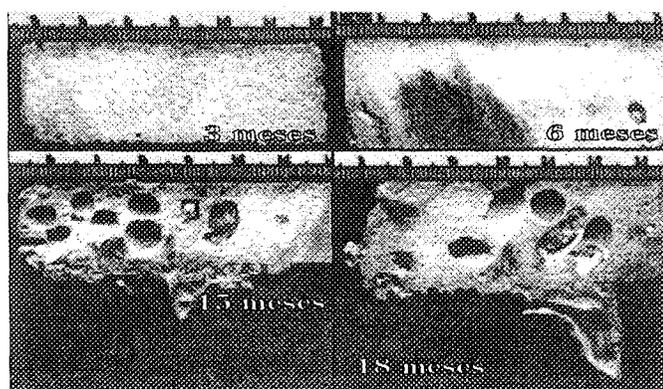


Fig. 32. Muestra de cortes transversales de bloques según los diferentes tiempos de exposición, en Punta Islotes.

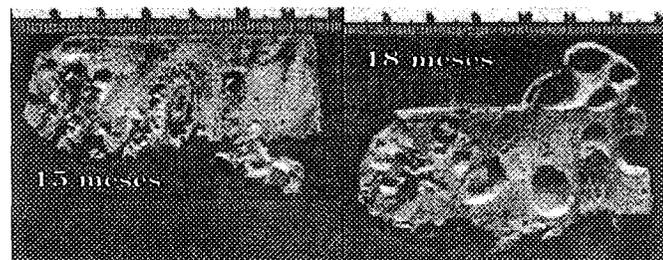


Fig. 33. Muestra de cortes transversales de bloques según el tiempo de exposición, en Sándalo.

No se da diferencia significativa entre sitios en cuanto al cambio neto de peso ( $F=1.85$ ,  $gl=^2/_{67}$ ,  $P>0.1$ ). Además, en ninguno de los tres arrecifes se dan diferencias significativas entre los bloques con diferentes tiempos de exposición en cuanto al cambio neto de peso ( $F=1.37$ ,  $gl=^9/_{60}$ ,  $P>0.2$ )

### 3.4. Tasas de bioerosión y bioacreción

En las figuras 31 a 33 se presentan muestras de la apariencia de los cortes transversales realizados a los bloques de cada sitio, según el tiempo de exposición. En Platanillo el porcentaje de bioerosión interna promedio es baja. En los bloques no se encontró bioerosión externa estimable. La tasa de bioacreción excede a la tasa de bioerosión. En

Punta Islotes sólo la bioerosión interna es importante. La tasa de bioacreción promedio excede a la de bioerosión. En Sándalo el porcentaje de bioerosión externa es mayor que el de bioerosión interna. En total el porcentaje de bioerosión es bastante alto. Obviamente, la tasa promedio de bioerosión externa también excede la tasa promedio de bioerosión interna, y la tasa de bioacreción excede la tasa de bioerosión total (Cuadro 17).

Se encuentra un gradiente en cuanto a la tasa de bioerosión interna y total entre sitios, que de mayor a menor presenta el siguiente orden: Sándalo-Punta Islotes-Platanillo. Tanto la bioerosión interna como la externa, y la total son significativamente mayores ( $F=17.59$ ,  $gl=2/51$ ,  $P < 0.0001$ ) en el arrecife de Sándalo que en la zona profunda (12 m) de Punta Islotes, donde la bioerosión externa resultó nula. Por otro lado, la tasa de bioerosión en los arrecifes del Golfo son significativamente mayores ( $F=3.84$ ,  $gl=2/42$ ,  $P < 0.0001$ ) que en el arrecife Platanillo de la Isla del Caño, (Cuadro 17).

**Cuadro 17. Tasas de bioerosión interna (Bi), externa (Be) y total (Bt), y de bioacreción (Ac) (kg/m<sup>2</sup>/año), por sitio y tiempo de exposición (n=5) (entre paréntesis desviación estándar).**

Sitio/Meses		3	6	15	18	Total
Platanillo	Bi	0.02 (0.05)	0.04 (0.05)	0.07 (0.07)	0.06 (0.04)	0.05 (0.05)
	Be	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
	Bt	0.02 (0.05)	0.04 (0.05)	0.07 (0.07)	0.06 (0.04)	0.05 (0.05)
	Ac	10.51 (4.21)	9.32 (9.85)	3.04 (0.68)	3.81 (1.66)	7.10 (5.70)
Punta Islotes	Bi	0.00 (0.0)	0.06 (0.06)	1.90 (0.22)	1.90 (0.04)	0.90 (1.00)
	Be	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)
	Bt	0.00 (0.0)	0.06 (0.06)	1.90 (0.22)	1.90 (0.04)	0.90 (1.00)
	Ac	12.07 (6.80)	7.15 (1.51)	6.46 (1.34)	5.00 (0.59)	7.50 (3.50)
Sándalo	Bi	-	-	1.88 (0.69)	1.04 (0.76)	1.50 (0.80)
	Be	-	-	3.44 (3.13)	1.38 (0.78)	2.90 (2.90)
	Bt	-	-	4.20 (2.59)	2.22 (1.16)	3.70 (2.40)
	Ac	-	-	5.19 (2.23)	2.53 (1.50)	4.50 (2.40)
Total	Bi	0.02 (0.05)	0.05 (0.04)	1.13 (1.04)	0.82 (0.88)	
	Be	0.00 (0.0)	0.00 (0.0)	3.44 (3.13)	1.38 (0.78)	
	Bt	0.02 (0.05)	0.05 (0.04)	2.22 (2.18)	1.20 (1.29)	
	Ac	12.02 (3.34)	8.39 (6.71)	4.14 (1.86)	3.72 (1.88)	

La tasa de bioacreción es similar entre el arrecife Platanillo y el arrecife Punta Islotes pero es un poco mayor en Punta Islotes, y es mayor en estos arrecifes que en el de Sándalo (Cuadro 17), sin embargo estas diferencias no son significativas ( $F=2.45$ ,  $gl=2/42$ ,  $P>0.1$ ).

No se da diferencia significativa entre sitios en cuanto al cambio neto de peso ( $F=1.85$ ,  $gl=2/67$ ,  $P>0.2$ ). En ninguno de los tres arrecifes se dan diferencias significativas entre los bloques con diferentes tiempos de exposición en cuanto al cambio neto de peso ( $F=1.37$ ,  $gl=9/60$ ,  $P>0.2$ ) y tasas de bioacreción ( $F=3.52$ ,  $gl=9/42$ ,  $P>0.05$ ). Sin embargo las tasas de bioacreción tienden a disminuir conforme aumenta el tiempo de exposición ( $r = -0.6$ ,  $n = 52$ ,  $p<0.05$ ). En el arrecife Platanillo tampoco se dan diferencias significativas en cuanto a tasas de bioerosión interna entre los distintos tiempos de exposición ( $F=24.67$ ,  $gl=9/34$ ,  $P > 0.05$ ). En el arrecife de Punta Islotes, se dan diferencias significativas ( $F=24.67$ ,  $gl=9/34$ ,  $P < 0.05$ ) en cuanto a tasas de bioerosión interna, entre los bloques con 3 y 6 meses y los bloques con 15 y 18 meses; en este arrecife la bioerosión interna aumenta en los bloques más expuestos. En el arrecife Sándalo no se pudieron coleccionar bloques a los 3 y 6 meses de exposición porque la visibilidad en el arrecife era nula durante el primer año después del huracán César; al igual que en Punta Islotes, no se dan diferencias significativas en cuanto a las tasas de bioacreción entre los 15 y los 18 meses de exposición. La diferencia es significativa en cuanto la tasa de bioerosión interna entre los bloques expuestos por 15 y 18 meses ( $F=24.67$ ,  $gl=9/34$ ,  $P<0.05$ ) y esta disminuye con el tiempo, (Cuadro 17). En general, agrupando los datos de los tres arrecifes, se da una correlación lineal positiva entre la tasa de bioerosión interna y el tiempo de exposición ( $r = 0.62$ ,  $n = 43$ ,  $p<0.001$ ), (Fig.34), y una correlación lineal negativa entre la tasa de bioacreción y el tiempo de exposición (El Niño-0.56;  $n=52$   $p<0.001$ ), (Fig. 35).

Agrupando los valores de bioerosión interna por tiempos de exposición se encuentran diferencias significativas entre los dos primeros períodos, con respecto a los dos últimos períodos ( $F=21.16$ ,  $gl=3/34$ ,  $P<0.001$ ), pero no hay diferencias entre los 3 y 6 meses ( $F=21.16$ ,  $gl=3/34$ ,  $P>1.0$ ), ni tampoco entre los 15 y los 18 meses ( $F=21.16$ ,  $gl=3/34$ ,  $P>0.2$ ). La tasa de bioerosión externa es un poco menor en los bloques con 18 meses que en los bloques con 15 meses de exposición, sin embargo las

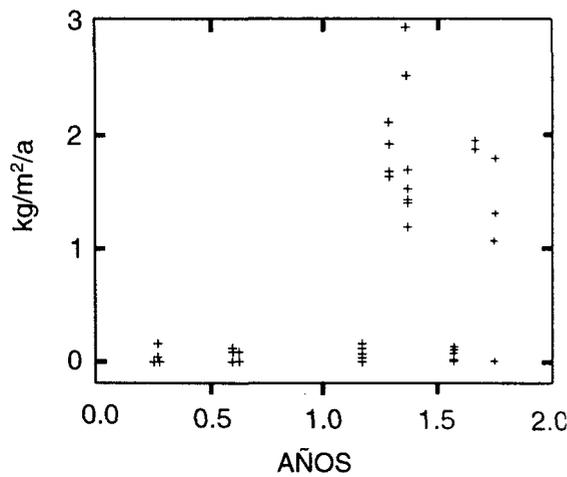


Fig. 34. Correlación entre la tasa de bioerosión interna y el tiempo de exposición en total para los tres sitios.

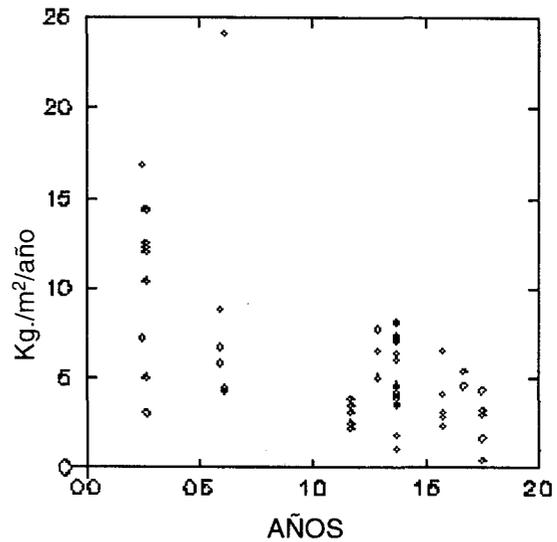
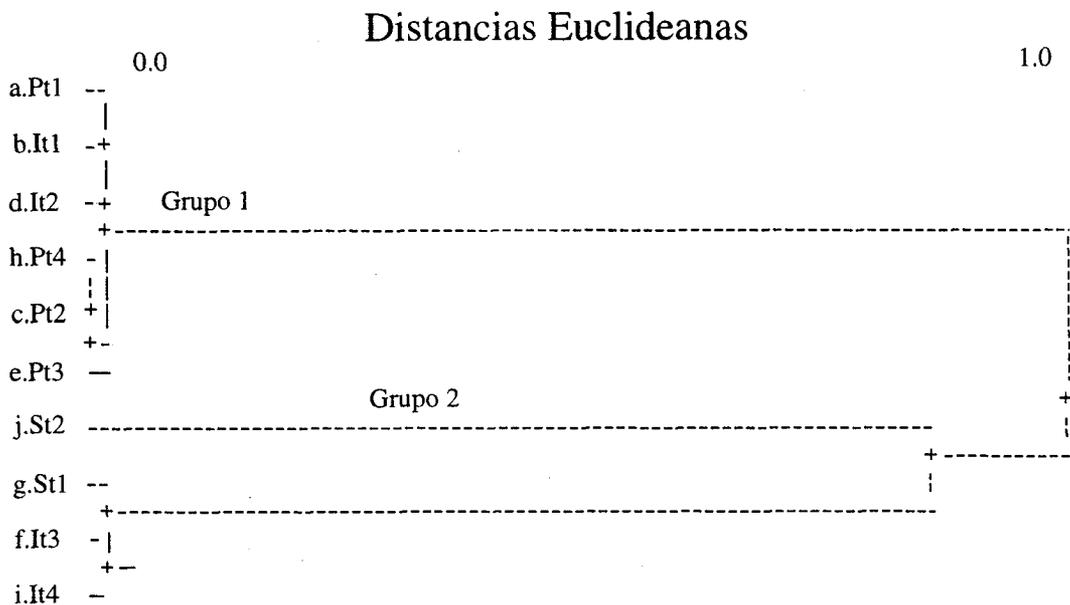


Fig. 35. Correlación entre la tasa de bioacreción y el tiempo de exposición en total para los tres sitios.

diferencias no son significativas ( $F=3.78$ ,  $gl=9/40$ ,  $P>0.5$ ). En cuanto a la tasa de bioerosión total, no hay diferencia significativa entre el primero y el segundo período ( $F=22.45$ ,  $gl=3/34$ ,  $P>1.0$ ), pero sí entre estos dos y el resto, y entre el tercero y el cuarto ( $F=22.45$ ,  $gl=3/34$ ,  $P<0.001$ ). Los valores de bioacreción son significativamente distintos entre los dos primeros períodos, y entre estos y el cuarto ( $F=48.96$ ,  $gl=3/34$ ,  $P<0.001$ ), pero no entre el tercero y el cuarto ( $F=48.96$ ,  $gl=3/34$ ,  $P>0.9$ ); estos tienden a disminuir con el tiempo (Cuadro 17).

El análisis de agrupamiento (“cluster”) basado en distancias Euclídeas entre los 4 tiempos de exposición de los arrecifes Platanillo y Punta Islotes y los dos tiempos de exposición del arrecife Sándalo, según la tasa promedio de bioerosión interna resulta en un grupo que incluye los bloques colectados a los 3 y 6 meses en Punta Islotes y todos los bloques de Platanillo (el promedio de bioerosión interna del grupo 1 es de  $0.04 \text{ kg/m}^2/\text{a}$ ) (Fig. 36). Lo anterior indica que durante los 18 meses de experimento las tasas de bioerosión no cambiaron significativamente en el arrecife Platanillo y mantienen un nivel bajo similar al encontrado en los bloques



**Fig. 36.** Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según el porcentaje promedio de bioerosión interna.

instalados en Punta Islotes durante los primeros 6 meses. El grupo 2 incluye los bloques colectados a los 15 y 18 meses en Punta Islotes y en Sándalo (el promedio de bioerosión interna del grupo 2 es de 1.68 kg/m<sup>2</sup>/a). En el arrecife Punta Islotes la tasa promedio de bioerosión interna aumenta significativamente después de un año de exposición.

Según la tasa promedio de bioacreción (Fig. 37), el grupo 1 incluye los bloques colectados a los 3 meses en Punta Islotes y Platanillo, y los bloques de Punta Islotes colectados a los 6 meses (el promedio de bioacreción del grupo 1 es de 10.63 kg/m<sup>2</sup>/a). El grupo 2 incluye el resto de los bloques, con un promedio de 4.74 kg/m<sup>2</sup>/a. Lo que está ocurriendo es que la mayor tasa de colonización por parte de organismos bioacretores se está dando en los 3 primeros meses en Platanillo y en los 6 primeros meses en Punta Islotes, y luego las tasas de bioacreción disminuyen, como vimos anteriormente, por falta de sustrato libre para otros colonizadores.

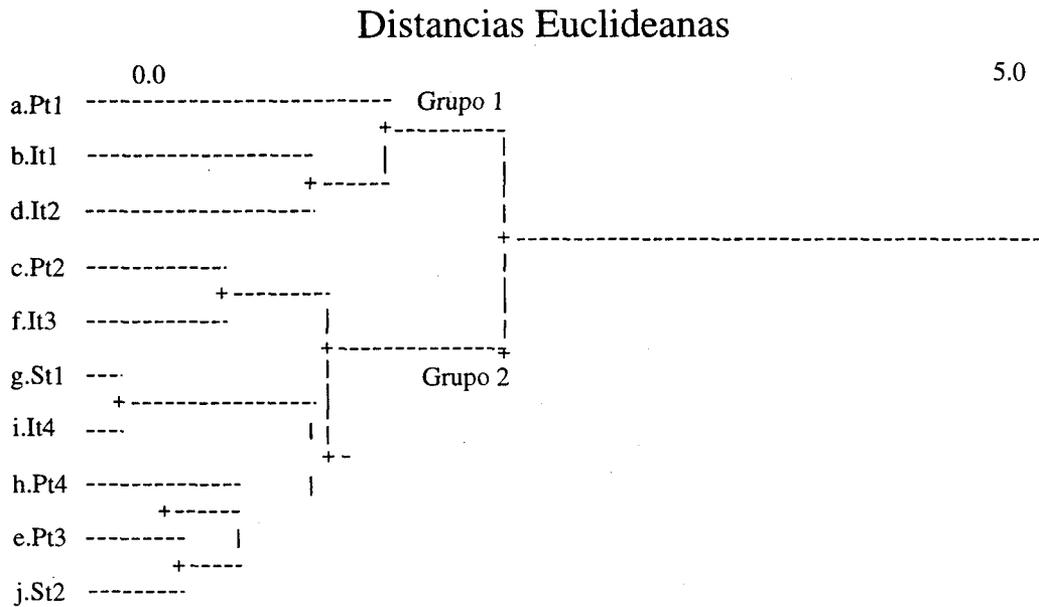


Fig. 37. Análisis de agrupamiento entre sitios y tiempos de exposición según el porcentaje promedio de bioacreción.

### 3.5. Relación entre organismos epilíticos y las tasas de bioerosión

Se da una correlación alta entre el porcentaje de algas filamentosas de menos de 1 cm de alto (algas tapete) en el tope de los bloques y la tasa de bioerosión total ( $r=0.70$ ,  $n=0.7$ ,  $n=38$ ,  $p<0.05$ ), (Fig. 38). Específicamente, en Sándalo tanto la cobertura por algas tapete como la bioerosión son muy altas, y significativamente mayores que en los otros sitios de estudio.

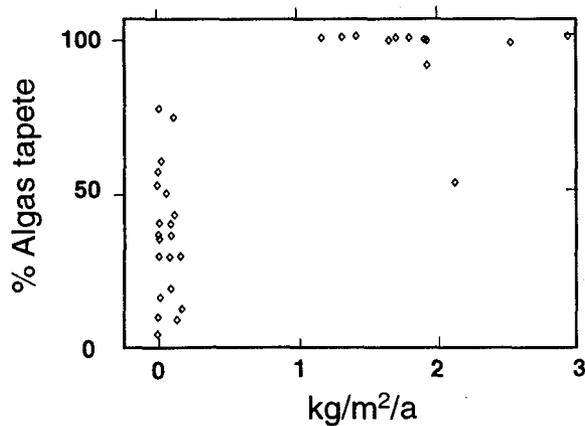


Fig. 38. Correlación entre la tasa de bioerosión total y el porcentaje de cobertura por algas tapete en el tope de los bloques experimentales.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Bioacreción

Se encontró una diferencia marcada de organismos entre los topes y las bases de los bloques (Figs. 21 a 24; Cap. 4). Esto puede deberse a que los topes de los bloques estaban expuestos a la luz y la sedimentación y las bases no lo estaban; esto demuestra que los experimentos incluyen dos hábitats diferentes que ocurren típicamente en el arrecife. Los organismos biacretores se encontraron principalmente en las bases de los bloques. Estos mismos resultados encuentra Hassan (1997) en el Mar Rojo. En el Capítulo 4, se informan un total de 6 especies de serpúlidos, 8 especies de bivalvos, 2 gastrópodos y 1 quitón, responsables de la bioacreción sobre los bloques experimentales. Además, en Platanillo se encuentra alta cobertura por algas calcáreas costrosas y ramificadas y en Golfo Dulce alta cobertura por serpúlidos. El porcentaje de superficie coralina cubierta por bivalvos es relativamente baja en los bloques de los tres sitios, sin embargo por el gran volumen de cada bivalvo, su contribución al cambio neto de peso y por ende a la tasa de bioacreción, se considera importante, especialmente en Golfo Dulce donde su cobertura es un poco mayor. Todos estos organismos bioacretores se encuentran más que todo en las bases de corales.

La agrupación de especies bioacretoras específica en cada sustrato y después de cada tiempo de exposición influye la tasa de bioacreción ya que cada taxa tiene un potencial distinto para la producción de carbonato. Por ejemplo, una colonia de briozoarios con el mismo éxito en términos de cobertura de área superficial contribuye menos a la cantidad de carbonato depositado en el sustrato que los serpúlidos y estos menos que los bivalvos (Hassan 1997).

El cambio neto de peso y la tasa de bioacreción es similar en los tres sitios; sin embargo, la encontrada en Platanillo y Punta Islotes es un poco mayor que la de Sándalo. La incrustación de bivalvos y serpúlidos en Sándalo pareciera ser más alta pero el sustrato es destruido rápidamente por peces loro por lo que no se ve reflejado el aumento de peso por bioacreción en los bloques experimentales. En los tres sitios se da una ganancia neta de peso, y lo que comprueba que la tasa de bioacreción es mayor que la de bioerosión durante el tiempo de estudio (Cuadro 17).

En ninguno de los tres arrecifes se dan diferencias significativas entre los bloques con diferentes tiempos de exposición en cuanto al cambio neto de peso y tasas de bioacreción. Sin embargo, la tasa de bioacreción tiende a disminuir conforme aumenta el tiempo de exposición (Fig. 35); en Platanillo es alta los primeros 3 meses, y en Punta Islotes se mantiene alta durante los primeros 6 meses. Para Sándalo no se tienen suficientes datos por las razones antes expuestas. Se sugiere que la tasa de bioacreción es mayor en sustrato recién expuesto pero luego disminuye rápidamente cuando este se satura (Cuadro 17).

La tasa promedio de bioacreción encontrada en este estudio (7.5 kg/m<sup>2</sup>/año en Punta Islotes, 7.1 kg/m<sup>2</sup>/año en Platanillo y 4.5 kg/m<sup>2</sup>/año en Sándalo) es mucho mayor al obtenido por Eakin (1992); cuyo estudio también es en el Pacífico oriental, Isla Uva, Panamá (1.9 kg/m<sup>2</sup>/año). Sin embargo, en el presente estudio se encontró que la bioacreción es alta sólo inmediatamente después de expuesto el sustrato y luego disminuye. Por su lado, Eakin (1992) encuentra que la bioacreción se debe más que todo al sobrecrecimiento de algas coralinas al igual que en Platanillo.

Tanto Kiene (1988) en la Gran Barrera Australiana (0.4 kg/m<sup>2</sup>/año), como Hassan (1997) en el Mar Rojo (0.1 kg/m<sup>2</sup>/año en Aqaba y 0.01 kg/m<sup>2</sup>/año en Zabargad) encuentran que las tasas de bioacreción son más bajas que lo encontrado por estos dos estudios realizados en el Pacífico oriental, y además informan que son más bajas en el segundo año de exposición en aquellos sustratos que muestran alta bioacreción durante el primer año y a la inversa, lo cual apoya la hipótesis de que la bioacreción es alta sólo al inicio de la colonización.

En Aqaba se encuentra que las tasas de bioacreción se deben más que todo a bivalvos y serpulidos, al igual que en el Golfo Dulce, mientras que en Zabargad se encuentra que los responsables de la bioacreción son principalmente algas coralinas al igual que lo encontrado por Eakin (1992) en Isla Uva, y por el presente estudio en Platanillo. En general el crecimiento de algas coralinas se ha relacionado con baja concentración de nutrientes en el agua (Littler y Littler 1984). Kiene (1988) encuentra menor acreción por algas coralinas en zonas lagunares de la Gran Barrera Australiana.

Ante una variabilidad tan alta encontrada en este y otros estudios según el tiempo de exposición considerado (Kiene 1988; Hassan 1997) queda clara la necesidad de conducir experimentos tanto a corto como a largo plazo.

## 4.2. Bioerosión externa

En total se encontraron 4 especies de peces coralívoros en Platanillo y Punta Islotes y 1 especie en Sándalo (Figs. 26 a 30). El pez coralívoro más abundante en el arrecife Platanillo durante el período de estudio fue el timboril *Arothron meleagris* ( $52.5 \pm 38.4$  ind./hr con un máximo de  $120 \pm 60.0$  ind./hr), mientras que en los arrecifes del Golfo el pez dominante es el pez loro, *Scarus compressus* ( $480 \pm 334.1$  ind./hr en Islotes y  $1792 \pm 2076.3$  ind./hr en Sándalo, con máximos de 1080 y 6000 i/hr.; Cuadro 16). La diversidad de peces coralívoros es mayor en Platanillo que en Golfo Dulce; los arrecifes del Golfo se caracterizan por tener pocas especies, como los peces loro, y muy abundantes, especialmente en Sándalo. Esto puede reflejar la mayor degradación ambiental del Golfo, que reduce el número de hábitats y de especies.

Guzmán (1986, 1988) informa el timboril *Arothron meleagris* (Tetradontidae) como el pez coralívoro más abundante en la Isla del Caño (13.27 ind./hr), pero con una densidad inferior a la encontrada en este estudio (Cuadro 16). En este estudio se encontró una densidad similar a la encontrada en Isla Uva Panamá (50-82 ind./hr; Guzmán 1988) y superior a la encontrada para esta especie en otros arrecifes de la región (1-2.5 ind./hr en Galápagos; 24 ind./hr en Colombia). Al parecer los individuos de esta especie son oportunistas; tienen la capacidad de cambiar su dieta y alimentarse de la fuente de carbonato más abundante. En la Isla del Caño estos prefieren alimentarse de *Porites lobata* que es más abundante que *Pocillopora* a diferencia de otros arrecifes de la región donde prefieren alimentarse de este último, y hasta de algas coralinas durante eventos de mortalidad de corales (Guzmán y Robertson 1989).

Los peces chanco arrancan pedazos de coral de hasta 6 cm y se comen los bivalvos perforadores del género *Lithophaga*. En este estudio se encontró en Platanillo una densidad promedio del pez chanco *Pseudobalistes naufragium*, de 30 ind./hr de buceo (ind./hr), con un máximo de hasta 120 ind./hr. Guzmán (1986) informa para otros arrecifes de la Isla, densidades promedio menores, de 13.47 ind./hr. Por su lado, el chanco *Sufflamen verres* se encontró en Platanillo en densidades de 7.5 ind./hr, con un máximo de hasta 60 ind./hr (Cuadro 16). Guzmán (1986) informa para otros arrecifes de la Isla, densidades promedio mayores para este pez, 34.33 ind./hr en el bajo Glynn, y 53.5 ind./hr en el arrecife Richmond.

*Sufflamen verres* también es abundante en Galápagos (Glynn y Wellington 1983). En el arrecife Platanillo se encontró una densidad promedio de *Scarus compressus* de  $30 \pm$  ind./hr con un máximo de hasta 120 ind./hr (Cuadro 16). Esta densidad es alta comparada con la encontrada por Guzmán (1986, 1988) en el arrecife Richmond (1-2 ind./hr).

Los peces coralívoros ayudan a la reproducción asexual del coral *P. lobata* vivo por fragmentación, Guzmán 1988); sin embargo, en el caso de coral muerto esto significa una reducción irreversible de la estructura arrecifal. La bioerosión externa en sustratos muertos experimentales de Sándalo es alta (41.7%) y se debe más que todo a los peces loro; además es mayor a 3m que a 6m de profundidad. En Punta Islotes y Platanillo no se observó bioerosión externa en los bloques experimentales. En Punta Islotes no se pudo cuantificar el efecto de los peces loro en sustratos muertos porque los bloques experimentales de la zona somera fueron robados. En Platanillo la diversidad de coralívoros es alta pero ninguno es muy abundante; además los más abundantes son los timboriles (52.5 i/hr) y estos no causan tanta bioerosión como se ha visto. En Islas Perlas se calcula que estos peces bioerosionan, en arrecifes dominados por *Pocillopora*, a una tasa de  $0.03 \text{ kg/m}^2/\text{año}$ , con abundancias de  $0.004 \text{ ind./m}^2$  (Glynn 1997). Esto explica por qué es importante la bioersión externa de sustratos muertos en Platanillo.

En los tres sitios se ha observado bioerosión externa por parte de los peces loro sobre colonias vivas de *P. lobata*, sin embargo, esto no ha sido cuantificado. Sin embargo, las densidades del perforador de coral vivo *Lithophaga laevigata* ( $32\text{-}57 \text{ ind./}100 \text{ cm}^2$ ) encontradas por Guzmán (1986, 1988) en Isla del Caño ( $3200\text{-}5700 \text{ ind./}100 \text{ cm}^2$ ), son superiores a la mayor densidad informada para la región en ese momento ( $220 \text{ ind./m}^2$ , en Galápagos, Glynn y Wellington 1983); este bivalvo comprende más del 83% de la dieta del pez *Pseudobalistes naufragium* en la isla y le produce heridas al coral de hasta 70 cm en la superficie (Guzmán 1988).

La bioerosión externa por peces no se ha investigado mucho en el Pacífico oriental, se ha investigado más la bioerosión por erizos. Las tasas de bioerosión externa estimadas en Sándalo por peces loro ( $2.9 \text{ kg/m}^2/\text{a}$ ), con abundancias de 1792 i/hr, son mayores que las estimadas por erizos en otros arrecifes del Pacífico

oriental; por ejemplo en el Golfo de Chiriquí, los erizos *Diadema mexicanum* presenta tasas de bioerosión de 0.0104 a 0.139 kg/m<sup>2</sup>/año, con abundancias de 2 a 150 ind./m<sup>2</sup>; y en Galápagos, *Eucidaris thouarsii* bioerosiona a una tasa de 0.00332 a 0.0223 kg/m<sup>2</sup>/año, con abundancias de 4.6 a 30.8 ind./m<sup>2</sup>. Esto puede deberse a las diferencias entre organismos responsables, las diferencias en cuanto a densidad y/o las diferencias entre arrecifes.

Otros bioerosionadores externos potenciales como el erizo *Diadema* son raros en los arrecifes de este estudio, en comparación con otros arrecifes del Pacífico oriental tropical. Las densidades de erizos en Isla del Caño son muy bajas 3.9 ind./m<sup>2</sup> en censos de 1986, en comparación con otros arrecifes del Pacífico oriental (Guzmán 1988). Los gastrópodos y crustáceos coralívoros también son bioerosionadores pero poco abundantes y se alimentan más que todo del coral *Pocillopora* (Guzmán 1986, 1988). En otros sitios del Pacífico oriental como por ejemplo en Islas Perlas los cangrejos ermitaños bioerosionan a una tasa de 0.0085 a 0.103 kg/m<sup>2</sup>/año, con abundancias de 0.02 a 27.5 ind./m<sup>2</sup> (Glynn *et. al.* 1972).

Hassan (1997) también encuentra que los bloques experimentales en el Mar Rojo, especialmente en Aqaba, pueden ser reducidos significativamente en tamaño por bioerosionadores externos. En Aqaba, al igual que en Sándalo, el grado de bioerosión externa es alta al parecer porque la concentración de nutrientes y por consiguiente de algas es mayor y por lo tanto la presión por peces y erizos sobre la estructura también es mayor. Al parecer, la distribución y actividad bioerosionadora de los peces en aguas someras siguen de cerca el crecimiento de las algas (Hay 1981), y esto coincide con que en Sándalo tanto la cobertura superficial de los bloques por algas tapete, especialmente en los topes, como el grado de bioerosión son altos y mayores que en los otros sitios de estudio. En atolones de la Polinesia Francesa y en la Gran Barrera Australiana la bioerosión externa también se debe más que todo a peces de la familia Scaridae; la tasa de bioerosión de estos peces es menor en sitios más profundos también relacionado al bajo contenido de algas en el sustrato (Pari *et al.* 1998). Además, Carpenter (1997) sugiere que los peces herbívoros, como los loro, tienen una dieta muy plástica, y que cuando sus poblaciones son muy densas revierten su alimentación a corales vivos. En el caso de Sándalo y Aqaba los

loro arrancan los pedazos de coral muerto lleno de algas, y posiblemente también se alimentan de otros organismos asociados a estos sustratos.

En el Pacífico central, en arrecifes de la Polinesia Francesa y de las Islas Marianas, se informan tasas de bioerosión por erizos de 0.07 a 7.2 kg/m<sup>2</sup>/año, con abundancias de 0.6 a 7 ind./m<sup>2</sup> (Glynn 1997; Pari *et al.* 1998; Peyrot-Clausade *et al.* 1999) estas tasas de bioerosión por erizos son mayores y con menor densidad de los mismos que lo encontrado en el Pacífico oriental. Peyrot-Clausade *et al.* (1999) informan para esa misma región una bioerosión por peces loro de 4.1 kg/m<sup>2</sup>/año, mayor que la encontrada en Sándalo. En la Gran Barrera Australiana, se informan tasas de bioerosión por peces con un ámbito muy alto de 0.061 a 9 kg/m<sup>2</sup>/año. En el Índico (La Réunion), la tasa de bioerosión causada por erizos decrece de la plataforma interna (8.3 kg/m<sup>2</sup>/año) a la externa (0.4 kg/m<sup>2</sup>/año); la actividad por peces loro es baja y llega a un máximo de apenas 0.2 kg/m<sup>2</sup>/año (Peyrot-Clausade 1996; Peyrot-Clausade *et al.* 1999). Estudios en Barbados, estiman que los erizos tienen tasas de bioerosión (5 kg/m<sup>2</sup>/año) con abundancias de 23 ind./m<sup>2</sup> comparables a las encontradas en Sándalo por peces, y los peces bioerosionan a una tasa mucho menor que en Sándalo, de apenas 0.5 kg/m<sup>2</sup>/año, con abundancias de 0.6 ind./m<sup>2</sup> (Frydill y Stearn 1978; Scoffin *et al.* 1980, Glynn 1997). Sin embargo, Bruggemann (1994) reporta una tasa de bioerosión por peces loro de 7 kg/m<sup>2</sup>/año en Curaçao, más alto que lo encontrado por otros autores en el Caribe y más alto que lo encontrado en Sándalo.

### 4.3. Bioerosión interna

Aunque en el Capítulo 3 vimos que los gusanos perforadores constituyen el grupo de macroperforadores no coloniales más abundantes en Platanillo, en este sitio al igual que en el Golfo los bivalvos perforadores son los responsables de 90% de la bioerosión interna en los bloques experimentales debido a que cada bivalvo ocupa un mayor volumen que cada gusano.

La tasa de bioerosión interna está relacionada directamente con el gradiente de degradación de los sitios de estudio; la bioerosión es mayor en Sándalo (1.5 kg/m<sup>2</sup>/a), que en Islotes (0.9 kg/m<sup>2</sup>/a), y es mayor en estos que en Platanillo

(0.05 kg/m<sup>2</sup>/a). Esto coincide con que la abundancia relativa de bivalvos sigue ese mismo orden. La bioerosión es mayor en los arrecifes de la parte externa del Golfo que en los de la parte interna del Golfo, y mayor en el Golfo que en la Isla del Caño. En la Polinesia Francesa (Pacífico central) también la tasa de bioerosión es mayor (7 kg/m<sup>2</sup>/año) en las estaciones más contaminadas (Peyrot-Clausade *et al.* 1995).

Además, el arrecife Sándalo podría compararse con las lagunas arrecifales de los arrecifes de barrera por ser somero, por tener un alto grado de sedimentación, y por no tener oleaje (Hallock 1988). En estudios que se han hecho en la Gran Barrera Australiana para comparar las tasas de bioerosión interna entre diferentes zonas del arrecife se ha obtenido que estas son mayores en este tipo de ambientes lagunares (Kiene 1988; Risk *et al.* 1995).

En otros estudios realizados en el Pacífico oriental con métodos que miden el sedimento producido por los perforadores se encuentran tasas de bioerosión interna más altas. En el estudio de Scott *et al.* (1988 a) en Isla del Caño la tasa de producción de sedimento fino encontrada es de 9 kg/m<sup>2</sup>/a, atribuida más que todo a la bioerosión causada por los bivalvos *Lithophaga*; sin embargo, como mencionamos en la introducción el método utilizado por dichos autores no se considera muy efectivo. En Isla Uva (Golfo de Chiriquí, Panamá) y en Isla Onslow (Galápagos), la bioerosión interna es de 8.3-9.5 kg/m<sup>2</sup>/a (Glynn 1988).

Los máximos de bioerosión interna encontrados en los arrecifes de estudio son de 2.9 kg/m<sup>2</sup>/a en Sándalo, de 2.1 kg/m<sup>2</sup>/a en Punta Islotes, y de 0.2 kg/m<sup>2</sup>/a en Platanillo. En estudios de la Polinesia Francesa se han encontrado máximos de bioerosión interna mayores. Pari *et al.* (1998) informan tasas de bioerosión interna de hasta 10.38 kg/m<sup>2</sup>/a en sustratos con 6 meses de exposición y de hasta 6.87 kg/m<sup>2</sup>/a en sustratos con 24 meses de exposición. Por otro lado, la tasa de bioerosión interna estimada analizando el área removida en cortes transversales de colonias de *Porites* y *Siderastrea* del Caribe por Scoffin *et al.* (1980) es de 0.2 y 0.1 kg/m<sup>2</sup>/a respectivamente, un poco mayor a lo encontrado en Platanillo, pero menor que lo encontrado en Golfo Dulce.

En los arrecifes del Golfo las tasas de bioerosión interna aumentan con el tiempo de exposición (Fig. 34), mientras que en Platanillo la tasa es relativamente

constante en un año y medio de experimentación, y baja, similar a la encontrada en Golfo Dulce con pocos meses de exposición. Hassan (1997) en Aqaba (Mar Rojo) encuentra que las tasas de bioerosión aumentan en el segundo año de exposición; mientras que Kiene y Hutchings (1994) encuentran que los patrones de bioerosión estimados después de 2 años de exposición, se mantienen por los próximos 5, 7 y 9 años. Es necesario conducir un experimento a largo plazo en los sitios del presente estudio para determinar el patrón de modificación del sustrato carbonatado a mayor plazo.

No se encontraron diferencias significativas en cuanto a las tasas de bioerosión interna en las diferentes profundidades. Podría pensarse que la diferencia de profundidad en estos arrecifes es pequeña (máximo 3-12 m) en comparación con la de otros estudios (5-40 m), y por lo tanto puede ser poco significativa en términos ecológicos. Sin embargo, en los otros estudios tampoco se ha encontrado una diferencia significativa entre diferentes profundidades, en cuanto a la tasa de bioerosión (Bak 1976; MacGeachy y Stearn 1976; Highsmith 1981 b; Highsmith *et al.* 1983; Moran y Reaka 1988).

El hecho de que se obtuviera una correlación alta entre el porcentaje de algas tapete y la tasa de bioerosión total (Fig. 38), corresponde con lo que dicen Hutchings y Weate (1978); el crecimiento tupido de algas influye positivamente en el reclutamiento de bioerosionadores, en cuanto a que provee protección a larvas.

#### 4.4. Bioerosión total

La bioerosión total en Platanillo e Islotes corresponde a la bioerosión interna ya que en estos sitios no se obtuvieron signos de bioerosión externa en los bloques experimentales. En Platanillo la bioerosión externa no parece ser importante en sustratos muertos, y en Punta Islotes se sugiere que debe cuantificarse en estudios posteriores en zonas someras para determinar si es significativa (Cuadro 17).

En los tres sitios de estudio se puede decir que la bioerosión total sigue los mismos patrones con respecto al tiempo, y refleja el mismo gradiente de degradación discutidos en la sección de bioerosión interna; con la diferencia de que en términos de bioerosión total la diferencia de Sándalo ( $3.7 \text{ kg/m}^2/\text{a}$ ) con respecto a los

otros dos sitios es mucho mayor. En Sándalo tanto la bioerosión interna como la externa son altas (Cuadro 17).

En Sándalo la bioerosión externa (42.7%) es mayor que la interna (25.4%), (Cuadro 17). Estos resultados contradicen lo propuesto por Cortés (1992), que la bioerosión interna es más importante que la externa en los arrecifes del Golfo.

En otros sitios del Pacífico oriental se ha medido la tasa de bioerosión pero con experimentos distintos, y se ha determinado que la bioerosión externa es más importante que la interna al igual que en Sándalo. En Isla Uva (Golfo de Chiriquí, Panamá) y en Isla Onslow (Galápagos), se encuentra un ámbito de bioerosión total de 10 a 20 kg/m<sup>2</sup>/a y de 20 a 40 kg/m<sup>2</sup>/a respectivamente, debido principalmente a erizos (Glynn 1988); en dicho estudio la bioerosión interna va de 8.3-9.5 kg/m<sup>2</sup>/a. En el mismo arrecife de Isla Uva, Eakin (1992) encuentra un ámbito de bioerosión de 1.4 kg/m<sup>2</sup>/a, causada por peces, a 14.0 kg/m<sup>2</sup>/a causada por erizos. Estos resultados son comparables a lo encontrado en Sándalo, donde el ámbito de bioerosión total es de (0.6-8.2 kg/m<sup>2</sup>/a). En estos tres arrecifes la bioerosión externa es más alta que la interna, sin embargo, en las Islas Uva y Onslow, esta es un poco más alta que en Sándalo y se debe más que todo a la erosión que causan los erizos de las especies *Diadema mexicanum* (en Isla Uva) y *Eucidaris thouarsii* (en Isla Onslow), y en menor grado a los peces coralívoros (promedio: 1.4 kg/m<sup>2</sup>/a en Isla Uva). En Sándalo en cambio, la bioerosión externa se debe más que todo a los peces loro (*Scarus compressus*), y el promedio es más alto (2.9 kg/m<sup>2</sup>/a) que el encontrado por Eakin (1992) para peces en Isla Uva.

Cabe preguntarse, y los estudios deben enfocarse en esa dirección, el por qué en unos arrecifes del Pacífico oriental la bioerosión interna es más importante que la externa y a la inversa, y cuáles son los agentes responsables. En Sándalo podría pensarse que la presión por falta de alimentación de los peces es alta y por eso están tan voraces. La falta de erizos en los arrecifes de estudio, lo cual contrasta con altas densidades de erizos en otras islas del Pacífico oriental, como Galápagos e Isla del Coco, puede deberse a mayores niveles de contaminación en los arrecifes más cercanos a la costa continental (Highsmith *et al.* 1983; Wilkinson 1992; Guzmán y Cortés 1993).

También en el estudio de Hassan (1997) en el Mar Rojo y de Chazottes *et al.* (1995) en el Pacífico central, la modificación del sustrato es mayor por bioerosión externa ("grazing") que por bioerosión interna por parte de los macroperforadores. Por otro lado, Kiene (1988), en la Gran Barrera Australiana, encuentra que la bioerosión externa por parte de peces loro domina los valores de bioerosión total; sin embargo, en el estudio de Kiene (1988), la bioerosión externa sólo consistió en el raspado de los sustratos experimentales, a diferencia de lo encontrado en Sándalo, donde los peces arrancaban pedazos completos de los bloques. Este autor sugiere que se requieren por lo menos 4 años para que se desarrolle extensivamente la bioerosión por macroperforadores internos en sustratos experimentales, y concluye que los patrones de perforación a largo plazo pueden ser estudiados sólo si los sustratos experimentales sobreviven a la bioerosión externa. Por otro lado, Peyrot-Clausade *et al.* (1995) afirma que en la Polinesia Francesa la bioerosión externa comienza a ser importante a los 6 meses de exposición, y llega a ser mayor que la interna hasta después de un año de exposición. La bioerosión externa es responsable de una disminución del volumen de los bloques de 0.25% al cabo de 2 meses, 2% al cabo de 6 meses, 7% al cabo de 1 año, 20% al cabo de 2 años y de 60% al cabo de 5 años. Cuando la bioerosión externa es tan alta no le permite instalarse a algunos perforadores, y algunos bloques son destruidos completamente al cabo de 2 años. En este estudio no se pudo medir la bioerosión externa antes de 15 meses de exposición en Sándalo, por las razones antes descritas, sin embargo a 3 m de profundidad y a los 15 meses de exposición ya algunos bloques no se encontraban, contabilizando un 100% de bioerosión externa en 20% de los bloques; y a los 31 meses de exposición se contabilizó la destrucción total de 44% de los bloques aún expuestos (Fonseca en prep.). La bioerosión externa es tan rápida que no se podría hacer un estudio a largo plazo de la bioerosión interna en Sándalo.

Glynn (1997) afirma que tanto las esponjas del género *Cliona*, como los bivalvos del género *Lithophaga* pueden causar niveles de bioerosión comparables con los causados por bioerosionadores externos como erizos. En un estudio en el arrecife de franja de Barbados, en el Caribe (Ogden 1977, Scoffin *et al.* 1980) se ha estimado, analizando contenidos fecales, que la bioerosión por peces loro es más baja (0.03

kg/m<sup>2</sup>/a) que lo encontrado en Sándalo (2.9 kg/m<sup>2</sup>/a) y en Isla Uva (1.4 kg/m<sup>2</sup>/a); y que la bioerosión por erizos en el Caribe (5.3 kg/m<sup>2</sup>/a) es similar a la encontrada en el Pacífico de Panamá por Eakin pero más baja que la encontrada en Panamá y Galápagos por Glynn (1988). Por otro lado, Scoffin *et al.* (1980) encuentran que la bioerosión interna en Barbados es de 1.8 kg/m<sup>2</sup>/a más alta que la externa y sugieren que la bioerosión total es más baja en el Caribe que en el Pacífico. Según Acker y Risk (1985) con base en los estudios realizados en Gran Caimán, la bioerosión interna causada por esponjas perforadoras del género *Cliona* (8.0 kg/m<sup>2</sup>/a), puede ser más alta que la externa aún en presencia de grandes densidades de peces y erizos, y puede ser tan alta como la producida en el Pacífico por los erizos y peces que erosionan externamente. Esta comparación entre tasas de bioerosión interna por parte de perforadores y las tasas de bioerosión externa por parte de pasteadores y coralívoros deben hacerse con cuidado, pues como lo sugiere Rützler (1975), la actividad de los perforadores es intermitente y la de los bioerosionadores externos es constante y guiada por la necesidad de comida.

Las tasas de bioerosión total en el Pacífico oriental siguen el siguiente orden de menor a mayor: Costa Rica, Panamá y Galápagos. Estas diferencias geográficas coinciden con la diferente intensidad con la que afectó el Fenómeno El Niño la mortalidad del coral en estas localidades: 51.2% en Costa Rica, 76.1% en Panamá, y 97.0% en Galápagos (Guzmán *et al.* 1987; Glynn 1988; Glynn *et al.* 1988). Esto confirma que la tasa de bioerosión aumenta con la mortalidad de coral.

A continuación se presenta un cuadro comparativo (Cuadro 18) entre las tasas de bioerosión total y de bioacreción de este estudio con las obtenidas por métodos similares en otros estudios en el Mar Rojo, el Indo-Pacífico y el Pacífico central y oriental. En la medida de lo posible, en las regiones donde se estudian varios arrecifes o varias zonas o profundidades dentro del arrecife se informa todo el ámbito de valores de las tasas de bioerosión y bioacreción ya que la variabilidad es grande.

Gran parte de las diferencias entre los sitios que se comparan en el Cuadro 18 pueden deberse a la diferencia en características morfológicas (e.g. ángulos de pendientes, tipos de coral, tipos de arrecife) entre los distintos arrecifes, inducidas por diferencias físicas y geológicas (e.g. ángulos de pendientes,

Cuadro 18. Comparación de las tasas de bioerosión total y de bioacreción de este estudio con las obtenidas con métodos similares en otros estudios en el Mar Rojo, el Indo Pacífico y el Pacífico Central.

REGIÓN	MÉTODO	TIEMPO DE EXPOSICIÓN	ARRECIFE	ÁMBITO DE PROFUNDIDAD CONSIDERADO (m)	BIOEROSIÓN (kg/m <sup>2</sup> /a)		BIOACRECIÓN (kg/m <sup>2</sup> /a)		PRODUCCIÓN NETA EN SUSTRATO MUERTO (kg/m <sup>2</sup> /a)	
					Amb.	Prom.	Amb.	Prom.	Amb.	Prom.
Golfo de Aqaba, Jordania. Mar Rojo (Hassan 1998).	Cambios en peso y área de bloques de <i>Porites</i> muerto con volumen de 8x8x1.5 cm <sup>3</sup> .	12-24 meses.	Aqaba	5-15	0.3-1.9	1.0	0.02-0.2	0.1	-1.7 a -0.2	-
Zabargad, Egipto. Mar Rojo (Hassan 1998).	Idem al anterior	12-24 meses.	Zabargad	5-15	0.7-1.7	0.9	0.0-0.03	0.01	-1.7 a -0.2	-
Gran Barrera Australiana Sur. Pacífico occidental. (Kiene 1988).	Cambios en peso y área de discos de <i>Porites</i> muerto con diámetro de 10 cm.	6-24 meses.	3 Sitios	0.5-10	0.0-9.1	1.4	0-2.2	0.4	-3.1 a +0.6	-
Polinesia Francesa. Pacífico central (Pari et al. 1998).	Cambios en peso y área de bloques de <i>Porites</i> muerto con volumen de 8x4x4 cm <sup>3</sup> .	6-24 meses	7 Sitios	1-2	0.4-7.0	-	0.22-1.12	-	-6.8 a +0.6	-
Isla del Caño, Costa Rica. Pacífico oriental (Este estudio).	Cambios en peso y área de bloques de <i>Porites</i> y <i>Siderastrea</i> muerto con volumen de 10x10x2 cm <sup>3</sup> .	3-18 meses.	Platanillo	5-10	0.0-0.2	0.05	2.2-24.1	7.1	+2 a +24.1	+7.0
Golfo Dulce, Costa Rica. Pacífico oriental (Este estudio).	Idem al anterior.	3-18 meses.	Pta. Islotes	6-12	0.0-2.1	0.9	4.6-16.9	7.5	+2.5 a +16.9	+6.6
Golfo Dulce, Costa Rica. Pacífico oriental (Este estudio).	Idem al anterior.	3-18 meses.	Sándalo	3-6	0.6-8.2	3.7	0.5-8.2	4.5	-7.7 a +7.6	+0.8

profundidades, corrientes, intensidad del oleaje, y accesibilidad de los arrecifes) (Kiene 1988; Hassan 1997).

La tasa de bioerosión en Platanillo es baja en comparación con la tasa de bioerosión encontrada en otros arrecifes del mundo utilizando métodos de experimentación similares. Esto puede deberse a que tanto la bioerosión interna como la externa son bajas. Por otro lado, los arrecifes de la Isla del Caño son relativamente recientes (Guzmán 1986; Guzmán y Cortés 1989 a; Cortés *et al.* 1994), y al parecer la formación de estos arrecifes se ha visto limitada por las fluctuantes temperaturas del agua y el fuerte tectonismo a los que se han visto sometidos (Guzmán *et al.* 1987; Glynn *et al.* 1988; Scott *et al.* 1988 a; Macintyre *et al.* 1992; Glynn 1997), por lo que puede ser que la comunidad arrecifal sea aún inmadura (Cuadro 18).

Zabargad y Platanillo se asemejan en que son sitios relativamente protegidos del impacto humano y en capítulos anteriores se vio que se encuentran semejanzas en cuanto a la alta tasa de crecimiento del coral y la alta cobertura por algas calcáreas en los sustratos experimentales. Sin embargo, en Zabargad la bioerosión externa es más alta por efecto de los erizos; mientras que en Platanillo la bioerosión externa no es muy importante.

El ámbito de bioerosión de Punta Islotes es similar al encontrado en el Mar Rojo (Hassan 1997). El ámbito de bioerosión encontrado en Sándalo se asemeja al encontrado en la Polinesia Francesa (Pari *et al.* 1998) y en la Gran Barrera Australiana (Kiene 1988), sin embargo, tomando en cuenta sólo el promedio este es mayor en Sándalo (Cuadro 18).

#### **4.5. Modificación neta en bloques experimentales de coral muerto** **Bioerosión vs. bioacreción**

El balance entre las tasas de bioerosión y de bioacreción es lo que importa para determinar su impacto en el arrecife (Kiene 1988). Es evidente que tanto los procesos de bioerosión como los de bioacreción ocurren más que todo en las bases de las colonias coralinas. Durante 18 meses de estudio, la tasa de bioacreción excede a la tasa de bioerosión en bloques experimentales de coral muerto de los tres arrecifes, por eso, en los tres arrecifes se obtuvo una ganancia de carbonato por m<sup>2</sup>

de sustrato de coral muerto, y la producción neta por  $m^2$  de sustrato resulta positiva. La producción neta es mayor que la encontrado en otras regiones, posiblemente debido a la mayor productividad del área de estudio lo que repercute en una alta tasa de bioacreción por parte de organismos filtradores incrustantes como serpulidos y bivalvos (ver Capítulo 4). La producción neta es mayor en Platanillo que en los arrecifes del Golfo, y sigue el gradiente de perturbación de menor a mayor disturbio (Cuadro 18).

Kiene (1988) encuentra la mayor tasa de bioerosión ( $9.1 \text{ kg}/m^2/a$ ) en el mismo arrecife donde la tasa de bioacreción es mayor ( $2.1 \text{ kg}/m^2/a$ ). Según este autor la alta tasa de bioacreción está controlada fuertemente por la alta tasa de bioerosión externa que erosiona también a los organismos incrustantes y reduce el área superficial disponible para los mismos. Sin embargo, no se encuentran diferencias significativas entre los arrecifes este estudio en cuanto a la tasa de bioacreción, y más bien tiende a ser menor en Sándalo donde la bioerosión es mayor; los peces al comerse el sustrato también se comen a los bioacretores y disminuyen el efecto de la bioacreción.

Kiene (1988) propone que las tasas de encrustación mantienen los sustratos de coral muerto por acreción, especialmente si estas superan a las tasas de bioerosión, lo cual sugiere que es una característica propia de arrecifes maduros como el de Wreck, en la Gran Barrera Australiana (Cuadro 18). Sin embargo, en el presente estudio se sugiere que las tasas de encrustación son altas sólo al comienzo de la colonización y luego disminuyen con el tiempo de exposición (Cuadro 17; Fig. 35). Así que los únicos realmente capaces de mantener la estructura arrecifal son los corales. Por otro lado el esqueleto y tubos calcáreos de bivalvos y poliquetos pueden estar cementando la estructura, pero siempre, ante depredadores y tormentas, va a ser mayor la resistencia y menor la probabilidad de ser arrancada del sustrato, de una colonia intacta que la de una colonia que ha sido perforada y además colonizada por organismos incrustantes que aumentan su peso (MacGeachy y Stearn 1976; Highsmith 1980; Highsmith 1981 b; Highsmith *et al.* 1983; Scott y Risk 1988).

Los resultados de este estudio confirman la alta variabilidad en las tasas de bioerosión, bioacreción y su interacción en la escala temporal y espacial; sin

embargo, los patrones son consistentes con otros estudios y esto puede ser un indicador de cómo funcionan los arrecifes.

La acción conjunta de bioerosión interna y externa, y bioacreción resulta en una modificación importante del sustrato arrecifal original. El tipo de modificación depende de la proporción de cada proceso, lo cual difiere en el tiempo. En un arrecife donde los procesos de bioerosión superan los de bioacreción, por ejemplo, los sustratos en aguas someras pueden ser reducidos a sedimentos después de pocos años de la muerte de un coral.

Ni las tasas de bioerosión, ni las tasas de producción de carbonato por sí solas nos dan información suficiente sobre el estado de salud de un arrecife, ni se puede decir si un arrecife es productivo o está en declive. El balance entre procesos en superficies muertas y vivas es lo que se necesita determinar para estimar el destino de un arrecife (Hassan 1997). En el capítulo 7 se hace un intento de estimar este balance para los arrecifes en estudio, calculando las tasas de producción y destrucción por m<sup>2</sup> de sustrato arrecifal.

## 5. CONCLUSIÓN

En Platanillo los coralívoros abundantes son los timboriles y en el Golfo Dulce son los loro. En general, la diversidad de peces coralívoros es mayor en Platanillo que en el Golfo Dulce, pero las pocas especies que se encuentran son además muy abundantes.

Los peces loro causan mayor bioerosión en sustratos coralinos muertos que los timboriles, y son los responsables de la bioerosión externa en Sándalo.

En Sándalo la bioerosión externa es mayor que la interna, y la bioerosión externa es mayor a 3 m que a 6 m.

Se da una correlación alta entre el porcentaje de algas filamentosas de menos de 1 cm de alto (algas tapete) y la tasa de bioerosión.

Tanto la bioerosión interna como la bioacreción es mayor en las bases de las colonias coralinas. La bioerosión interna es causada principalmente por los bivalvos perforadores mientras que la bioacreción es por bivalvos y serpulidos.

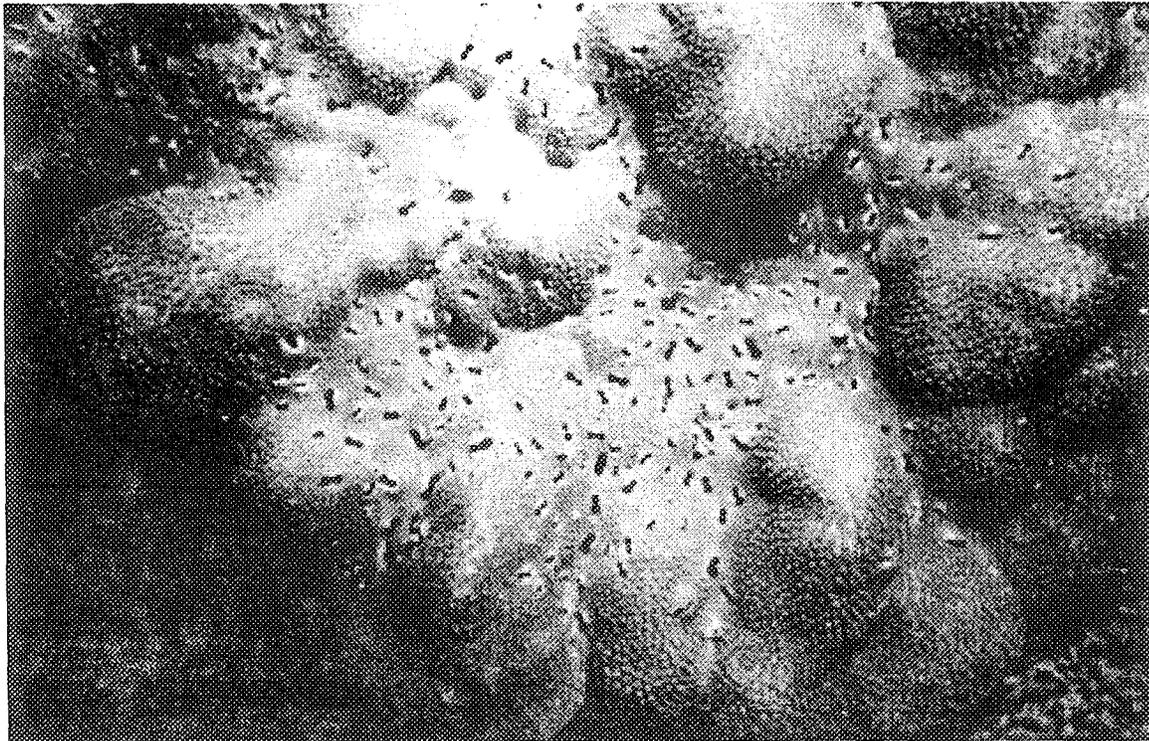
Durante un año y medio de experimentación en los tres sitios de estudio la bioacreción resultó mayor que la bioerosión; sin embargo, en el segundo año la bioerosión aumentó con el tiempo de exposición y la bioacreción tendió a disminuir.

Los resultados obtenidos sobre diversidad de peces coralívoros, tasas de bioerosión y producción neta, confirman que se da un gradiente de perturbación que va de mayor a menor en el siguiente orden: Sándalo-Punta Islotes-Platanillo. La degradación de los arrecifes del Golfo Dulce queda evidenciada tanto por la baja diversidad de peces coralívoros, y la mayor abundancia de pocas especies oportunistas (e.g. peces loro), como por las altas tasas de bioerosión interna y externa, y la baja producción neta.

---

# Capítulo 6

## Crecimiento y bioerosión en colonias de coral vivo



Aperturas en forma de ocho, del bivalvo perforador *Lithophaga laevigata* (Mytilidae)

en una colonia coralina viva de *Porites lobata* (Poritidae).

(Fotógrafo: Jorge Cortés).

---

## CAPÍTULO 6

# CRECIMIENTO Y BIOEROSIÓN EN COLONIAS DE CORAL VIVO

### 1. INTRODUCCIÓN

Las tasas de calcificación de las colonias coralinas dependen principalmente de la fisiología de cada especie y se ven favorecidas por parámetros físico-químicos como buena visibilidad e iluminación del agua (Buddemeier 1974; Dodge *et al.* 1974; Glynn y Wellington 1983; Cortés y Risk 1985; Tomascick y Sanders 1985), ámbitos de temperatura tolerables (Highsmith 1979; Grigg 1981) y bajas concentraciones de nutrientes (Smith *et al.* 1981).

Perforadores muy específicos y coralívoros como peces balistidos son los responsables de la bioerosión en coral vivo. Pocos perforadores, entre ellos algunas esponjas, algunos bivalvos, en este caso bivalvos *Lithophaga*, y posiblemente algunos cirripedios (Glynn 1997), son capaces para perforar colonias vivas, y la mayoría lo hace en las bases muertas de estas colonias.

No se sabe muy bien el mecanismo por el cual las larvas de los perforadores de coral vivo penetran el sustrato atravesando la barrera de tentáculos y nematocistos de los pólipos coralinos y sobreviven a la digestión. Hay varias hipótesis al respecto. Una es que las larvas, protegidas por una capa de mucus que las envuelve y las vuelve inmunes a los nematocistos urticantes del coral, sean capturadas por los tentáculos de un pólipo, y que una vez que alcanzan el tracto digestivo no sean digeridas y tengan la capacidad de cruzar el tejido del coral y perforar su esqueleto. La otra hipótesis es que sólo sean infectados aquellos corales cuyos pólipos recojen su tejido bajo condiciones de estrés, como parece ocurrir en *Porites lobata*, y que la larva se introduzca por el esqueleto libre o coenosarco. En este caso el reclutamiento de las larvas de estos bivalvos dependería de que se dé una situación de estrés. Finalmente, en estudios con anémonas se ha probado que adquieren protección contra nematocistos absorbiendo moléculas del hospedero en la superficie de sus cuerpos, lo cual también podría estar pasando con algunos perforadores de coral vivo.

Otra barrera que los perforadores de coral vivo tienen que superar es el sobrecrecimiento de sus aperturas por parte del coral, alargando su túnel constantemente para mantener su contacto con el exterior. Ésto debe representar un gasto de energía; se puede inducir sin embargo que el gasto de energía se compensa con que sufren un menor grado de competencia interespecífica que los perforadores de coral muerto (MacGeachy y Stearns 1976; Patton 1976; Scott 1980, 1985, 1987; Mokady *et al.* 1991).

Los bivalvos *Lithophaga* perforadores de coral vivo son más especializados en comportamiento, morfología, y fisiología que las especies de coral muerto. Por ejemplo, los bivalvos perforadores de coral vivo tienen una concha más débil (Patton 1976), y presentan glándulas secretoras de mucoproteínas ácidas a ambos extremos (B. Rinkevich com. pers. 1997).

Highsmith (1980) señala al Pacífico oriental como el área de mayor productividad y con mayor cantidad de bivalvos presentes en esqueletos de coral vivo.

Al parecer los únicos litobiontes obligados son aquellos perforadores que sólo penetran la superficie del coral vivo. No queda claro en la literatura, que tipo de asociación (e.g. simbiosis, comensalismo, parasitismo, amensalismo) es la que existe entre los corales vivos y sus litobiontes (Scott 1985; 1987); con excepción de tres casos: 1- La asociación aparentemente simbiótica entre el coral *Montipora berryi* y el molusco perforador *Lithophaga curta*, la cual consiste en que cada uno utiliza al otro como sustrato para el reclutamiento de sus larvas; las larvas del bivalvo se asientan en la superficie viva del coral y las larvas del coral utilizan las perforaciones vacías del bivalvo, posiblemente aquellas liberadas por los coralívoros (Scott 1987); 2- Se ha informado una asociación entre los corales solitarios *Heteropsammia* y *Heterocyathus* y el sipuncúlido perforador *Aspidosiphon jukesii*, único sipuncúlido conocido como perforador de coral vivo. En algunas etapas la asociación parece mutualística y en otras parasítica. Parece mutualística en que el coral le ofrece sustrato y protección al sipuncúlido, y los movimientos del sipuncúlido, mientras el coral no sea muy pesado, ayudan al coral a mantener una posición adecuada y a desplazarse hacia diferentes áreas de alimentación; sin embargo cuando el coral aumenta de peso inmoviliza al sipuncúlido y podría estarlo parasitando (Hoeksema y Best 1991);

3- El mutualismo coevolutivo entre algunos corales y crustáceos donde el coral provee de refugio al crustáceo y el crustáceo defiende al coral contra depredadores (Glynn 1983).

No se sabe que tipo de relación existe entre los bivalvos *Lithophaga laevigata* y el coral *P. lobata*. Podría ser que los bivalvos afecten el crecimiento del coral; sin embargo, es una ventaja notable que las perforaciones de estos bivalvos al debilitar la estructura favorecen la reproducción asexual del coral por fragmentación (Hein y Risk 1975; Guzmán 1986; 1988; Huchings 1986a; Guzmán y Cortés 1989 a; Scott y Risk 1988; Scott *et al.* 1988 a; Glynn 1997). Por otro lado, puede ser que estos perforadores no sólo utilicen al coral como sustrato sino que se estén alimentando con el mucus y las zooxantelas que son expulsados del coral, y además que estén siendo defendidos por los mismos pólipos del coral gracias a sus nematocistos (Patton 1976; Kropp y Birkeland 1981). Finalmente, una desventaja que pueden presentar estos perforadores es que pueden estar rompiendo la continuidad del tejido del coral y abriendo un punto de entrada en el esqueleto a bacterias, esponjas y algas perforadoras (Patton 1976); además, podrían estarse alimentando de las larvas del coral.

Se han propuesto tres condiciones necesarias para que una relación simbiótica evolucione: 1- El hospedero debe ser fácil de encontrar; 2- El hospedero puede sobrevivir sin el simbiote; 3- El hospedero debe proveer un beneficio substantivo a su huésped. En el estudio de Scott *et al.* (1988 a) en Isla del Caño, no se encontraron adultos vivos de *L. laevigata* en colonias que murieron durante El Niño, indicando que este bivalvo es un asociado obligado y que sufren mortalidad total cuando el hospedero muere. Por otro lado, *P. lobata* es el coral dominante en casi todos los arrecifes de la Costa Pacífica de Costa Rica, por lo tanto un hospedero fácil de encontrar (Cortés y Murillo 1985), además sus pólipos son pequeños y su esqueleto es bastante poroso lo cual debe facilitarle la perforación a los bivalvos *Lithophaga* (Scott y Risk 1988).

Mokady *et al.* (1991) sugiere que el grado de especificidad hacia un hospedero varía entre las especies de *Lithophaga*, y afirma que la especificidad absoluta es rara. Por otro lado, Brickner *et al.* (1993) opina que la especificidad entre los corales y sus simbioses es más predominante de lo que se creía.

En el Apéndice 2 se presenta la versión en español del poema de Kleemann (1998) “¿Por qué un coral hospedaría bivalvos perforadores?”, presentado por el autor en el Segundo Taller de Bioerosión en el Instituto Oceanográfico Harbor Branch, Fort Pierce, Florida y traducido en el presente estudio; además en el Apéndice 3 se presenta una foto del grupo de participantes de dicho taller, del cual se obtuvo una gran retroalimentación para esta tesis.

En trabajos realizados en el Caribe por Scott (1985), la autora sugiere que la distribución de perforadores en coral vivo depende más de las abundancias proporcionales a largo plazo de las especies de coral y con el rango del coral en la jerarquía de agresión; o sea, que en aquellas especies de coral localmente más abundantes, que parecen más estables a través del tiempo, debido tal vez a su mayor agresividad contra otros corales, la densidad de litobiontes es mayor simplemente como resultado de una mayor probabilidad estadística de encontrar una especie dada durante el asentamiento.

Hassan (1997) afirma que las perforaciones se encuentran distribuidas al azar dentro de cada colonia coralina, y aunque las perforaciones se encuentran concentradas en la parte basal de las colonias, la profundidad de la excavación es independiente de la posición (Hassan 1997).

Las tasas de bioerosión pueden depender de la especie de bioerosionador, de la densidad de la especie de coral que está siendo bioerosionada y de varios parámetros físico-químicos (Hutchings 1986 a). Se ha demostrado que las tasas de bioerosión en corales vivos algunas veces sobrepasan las tasas de calcificación (Peyrot-Clausade *et al.* 1992).

Los resultados de diferentes estudios son contradictorios en cuanto a los parámetros que determinan la bioerosión en coral vivo. Se ha encontrado que la bioerosión puede disminuir con la profundidad (Kobluk y Kozelj 1985, Antillas holandesas) o no estar relacionada del todo con la misma (MacGeachy y Stearn 1976, Barbados; Highsmith 1981 b; Enewetak). Mientras algunos autores muestran que la bioerosión está controlada por la tasa de crecimiento de los corales (MacGeachy y Stearn 1976; Hassan 1997), otros no encuentran ninguna relación (Highsmith *et al.* 1983). Algunos autores en Belize afirman que la bioerosión en coral vivo aumenta

con la densidad del coral, ya que les provee mayor protección contra depredadores (Highsmith *et al.* 1983). Por otro lado, Sammarco y Risk (1990) encuentran una relación inversa entre la actividad perforadora y la densidad de *Porites lobata* en la Gran Barrera Australiana, y Hassan (1997), encuentra poca relación entre la densidad del coral y la tasa de bioerosión. Finalmente, Highsmith (1980) encuentra una relación directa de la bioerosión con la concentración de nutrientes en el agua.

Sólo pocas publicaciones se han hecho donde se estime la bioerosión tanto en coral vivo como en coral muerto (Peyrot-Clausade y Brunel 1990; Peyrot-Clausade *et al.* 1992; Hassan 1997). En el capítulo anterior de este estudio se analiza la bioerosión en sustratos muertos con base en bloques experimentales. La técnica más común utilizada por los autores que han medido la bioerosión en coral vivo es la de cuantificar el área perforada en secciones de colonias radiografiadas (Hein y Risk 1975; MacGeachy y Stearn 1976; Highsmith *et al.* 1983; Sammarco y Risk 1990); esta técnica incluso se ha utilizado para cuantificar bioerosión en corales fósiles (Klein *et al.* 1991). Hassan (1997) estima la tasa de bioerosión interna en colonias enteras de *Porites lutea* de un arrecife en el Golfo de Aqaba en el Mar Rojo utilizando Tomografía Axial Computarizada (TAC); con ésta innovadora técnica utilizada por los médicos para inspeccionar dentro del cuerpo humano, se puede estimar el porcentaje de bioerosión en toda la colonia sin tener que descuartizarla. En este estudio se intentó tener acceso a esta tecnología pero no se logró.

El objetivo de este capítulo es estimar la tasa de crecimiento, y corregirla con la estimación del porcentaje de bioerosión en colonias de coral vivo.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Medida de la tasa de crecimiento del coral

El crecimiento de los corales se estimó combinando el método de los clavos y el de radiografías con rayos X:

- **Clavos enterrados en las colonias (de 8 a 10 colonias con 3 clavos en diferentes posiciones cada una):** se midieron las secciones del clavo que quedan fuera de la colonia desde la parte superior de la colonia, luego de un año de crecimiento del coral.
- **Medición de bandas en radiografías:** 3 colonias de cada sitio se recolectaron, se lavaron en agua clorada (50:50), se secaron y se cortaron en secciones de 0.8 cm de ancho; a cada sección se le tomó una radiografía panorámica en un equipo odontológico OP10 Siemens (60-66 kv, 16 mA y 10 seg. de exposición), perteneciente a la Escuela de Odontología, Universidad de Costa Rica. En consecuencia el enfoque de la radiografía no quedó nítido pero válido para los objetivos de este estudio. Seguidamente se hicieron contactos con filtro número cinco para aumentar el contraste y tiempos variables de exposición, en la Unidad de Microscopía Electrónica (UME) de la UCR. Finalmente, en el positivo de las radiografías se midió la distancia de pares de bandas de alta y baja densidad para determinar la tasa promedio anual de crecimiento.

Los valores en mm/año determinados por los métodos anteriores se convirtieron a  $\text{kg}/\text{m}^2/\text{año}$  en base a la densidad de *Porites lobata* estimada por Scott y Risk (1988) en Isla del Caño ( $1.07 \text{ g CaCO}_3/\text{cm}^3$ ).

## 2.2. Medida del volumen de macroperforadores y del porcentaje de bioerosión

El porcentaje de bioerosión en colonias vivas se estimó utilizando la metodología de Peyrot-Clausade *et al.* (1992), aprovechando las muestras de colonias vivas que se descalcificaron para determinar la composición y densidad de macroperforadores. Los macroperforadores colectados de cada fragmento de coral se dividieron en bivalvos, sipuncúlidos, poliquetos y crustáceos, y se midió el volumen de líquido desplazado por cada grupo. Luego se sumaron los volúmenes de cada grupo para estimar el volumen total ocupado por macroperforadores en cada fragmento. Finalmente, se determinó el porcentaje que representa este volumen ocupado por los macroperforadores con respecto al volumen total de cada fragmento. Se asume entonces que el porcentaje de bioerosión corresponde al porcentaje de volumen ocupado por los macroperforadores.

Es importante recordar que los resultados de este estudio representan la perforación relativa por colonia de coral y no da información sobre la tasa actual de perforación. Por esta razón se utiliza el porcentaje de bioerosión para corregir la tasa de crecimiento de la colonia según el método de Hassan (1997) descrito en la siguiente sección.

### **2.3. Corrección de la tasa de acreción del coral con base en el porcentaje de bioerosión interna**

La tasa de crecimiento del coral *P. lobata* se corrige restándole la proporción de carbonato de calcio removido por los macroperforadores (TCC) (Hassan 1997). Esta proporción se estima multiplicando la proporción de bioerosión interna (%Bi/100) por la tasa de crecimiento del coral (TC) de acuerdo con la siguiente fórmula:  $TCC = TC - (\%Bi * TC / 100)$ .

### **2.4. Análisis de los datos**

El porcentaje de bioerosión interna y las tasas de crecimiento de coral vivo se sometieron a análisis de correlación de Spearman y de varianza múltiple (MANOVA).

## **3. RESULTADOS**

### **3.1. Tasa de crecimiento del coral dominante**

Con el método de las radiografías se obtuvieron resultados limitados; en pocas radiografías de *P. lobata* se distinguen bandas de crecimiento. A partir de este método se observó que el crecimiento en Sándalo ha sido más variable que en Punta Islotes, pero las diferencias no son significativas ( $p > 0.05$ ). En este estudio no se aplicó el método de radiografías en Platanillo, pero se utiliza el valor encontrado por Guzmán (1986), el cual utiliza este método y para la misma especie.

Según el método de los clavos el promedio de crecimiento vertical de *P. lobata* en Punta Islotes es significativamente menor ( $p < 0.001$ ) que en Platanillo ( $F=9.62$ ,  $gl=1/58$ ;  $p < 0.001$ ). Este método da valores más altos que el método de radiografías,

y estima sólo el crecimiento del último año. No se encontraron diferencias significativas de crecimiento entre las diferentes profundidades de muestreo en ninguno de estos sitios ( $F=5.7$ ,  $gl=3/56$ ,  $p < 0.001$ ). En Sándalo no se pudo evaluar el crecimiento por este método debido a que no se pudo visitar el arrecife hasta un año y medio después del huracán César por falta de visibilidad, y en ese año y medio los clavos fueron sobrecrecidos completamente por otros organismos; por lo tanto, el crecimiento en este sitio se estimó por regla de 3 a partir del valor de crecimiento encontrado por el método de radiografías y de la diferencia en Punta Islotes entre los valores resultantes de cada método (Cuadro 19).

Con ambos métodos de medición, la tasa de crecimiento resultó mayor en Platanillo que en los arrecifes del Golfo (Cuadro 19).

### 3.1.1. Porcentaje de bioerosión interna en coral vivo

En este estudio sólo los individuos del bivalvo *Lithophaga laevigata* se encontraron perforando coral vivo.

Se dan diferencias significativas en cuanto al porcentaje de bioerosión interna en coral vivo entre los arrecifes de Platanillo y Punta Islotes ( $F=4.13$ ,  $gl=2/27$ ,  $P < 0.03$ ). El promedio de bioerosión es mayor en Punta Islotes seguido por Sándalo y

Cuadro 19. Comparación entre sitios de las tasas de crecimiento de *Porites lobata* en los últimos años estimada por cada método y corregidas con el porcentaje de bioerosión interna en coral vivo.

SITIO		Platanillo	Pta. Islotes	Sándalo
BIOEROSIÓN INTERNA	%	3.82	13.18	5.54
TASA DE CRECIMIENTO CON RADIOGRAFÍAS	mm/año	8.4	3.3	2.8
	kg CaCO <sub>3</sub> /m <sup>2</sup> /año	9.0	3.5	3.0
TASA CORREGIDA	kg CaCO <sub>3</sub> /m <sup>2</sup> /año	8.7	3.1	2.8
TASA DE CRECIMIENTO CON CLAVOS	mm/año	12.9	8.3	7.0
	kg CaCO <sub>3</sub> /m <sup>2</sup> /año	13.8	8.8	7.5
TASA CORREGIDA	kg CaCO <sub>3</sub> /m <sup>2</sup> /año	13.3	7.7	7.1

finalmente por Platanillo. Sin embargo, si tomamos en cuenta los valores máximos y el ámbito o la diferencia entre la máxima y mínima se encuentra el siguiente gradiente de mayor a menor: Sándalo-Punta Islotes-Platanillo (Cuadro 19).

### 3.1.2. Tasa de crecimiento corregida

Aún corrigiendo las tasas de crecimiento con el porcentaje de bioerosión interna en colonias de *P. lobata* vivo, se observa que la tasa de crecimiento es mayor en Platanillo, que en los arrecifes del Golfo (Cuadro 19).

## 4. DISCUSIÓN

Con el método de las radiografías se obtuvieron resultados positivos pero limitados. Es sabido que la mayor limitante es el crecimiento irregular de esta especie, y que presenta muchas bandas finas, pero además los corales vivos en estos arrecifes están muy infestados por bivalvos macroperforadores y el equipo odontológico no da imágenes tan nítidas.

La tasa de calcificación de *P. lobata*, es mayor en Platanillo que en los arrecifes del Golfo, y sigue el gradiente inverso de perturbación que se forma entre los sitios: Platanillo (8.7 kg/m<sup>2</sup>/año)>Punta Islotes (3.1 kg/m<sup>2</sup>/año)>Sándalo (2.8 kg/m<sup>2</sup>/año). Según Peyrot-Clausade *et al.* (1995), en lugares donde la visibilidad es mala la calcificación puede ser tan baja como 2.5 kg/m<sup>2</sup>/año, como en Sándalo.

En general, el crecimiento de los corales es mayor en áreas con temperatura y radiación solar altas (Glynn y Wellington 1983; Guzmán y Cortés 1989 b; Guzmán y Cortés 1993), y menor en los que la concentración de sedimentos alóctonos es alta causándole efecto de sombra al coral (Guzmán y Cortés 1989 b; Cortés 1990 a y b), lo cual es el caso de los arrecifes del Golfo Dulce.

La tasa de crecimiento de *P. lobata* encontrada en Isla del Caño es similar a la encontrada en otras regiones del Pacífico, pero menor en Golfo Dulce, aunque comparables con los mínimos encontrados en Australia (Cuadro 20). También son comparables con los valores encontrados por Guzmán y Cortés (1989 b) en época lluviosa (4.5 mm en 7 meses). Esto puede deberse a que en Golfo Dulce llueve durante 8 meses al año (Heredia 1985) una de las razones por la que las tasas de sedimentación son tan altas y las tasas de crecimiento bajas.

**Cuadro 20. Tasa de crecimiento de *P. lobata* en este estudio y otros estudios de otras regiones, utilizando el método de radiografías (otros datos tomados de Guzmán y Cortés 1989 b).**

Localidad	Tasa de crecimiento (mm/año)	Referencia
Sándalo	2.8	Este estudio.
Punta Islotes	3.3	Este estudio.
Isla del Caño	6.5-19.3	Guzmán y Cortés 1989 b.
Galápagos	8.1	Glynn y Wellington 1983.
Hawái y Pacífico Central	6.0-15.0	Buddemeier <i>et al.</i> 1974. Buddemeier y Kinzie 1976. Grigg 1982.
Filipinas	13.0	Pätzold 1984.
Enewetak	13.5	Knutson <i>et al.</i> 1972.
Polinesia Francesa	17	Guillaume 1990. Peyrot-Clausade <i>et al.</i> 1995.
Australia	4.0-13.0	Isdale 1977.

También las tasas de crecimiento de *Porites lutea* en Zabargad (12.23 mm/año) son similares a las tasas de crecimiento de *P. lobata* en Platanillo. Estos lugares se asemejan en cuanto a que están relativamente protegidos del impacto humano. En el Golfo Aqaba, Heiss (1995) encuentra una tasa de crecimiento para *Porites* de 3-8.4 mm/año; el valor mínimo de Aqaba es comparable con los valores encontrados en Punta Islotes.

Guzmán (1986) también encuentra valores de crecimiento más altos con el método de los clavos, y similares a los encontrados en este estudio; el autor informa una tasa de 12.5 mm/año para *P. lobata* en el arrecife de Platanillo. Esta gran diferencia entre métodos (clavos >> radiografías) puede deberse a que se está subestimando el número de bandas de crecimiento por año de esta especie; en este estudio sólo se asumió que se forman una banda clara y una banda oscura por año.

De las 38 especies de macroperforadores del Pacífico oriental cinco se han encontrado en coral vivo (*Lithophaga laevigata*, *L. aristata*, *L. hanckoki*, *Gastrochaena ovata* y *Cliothosa sp.*). En este estudio sólo se encontró a la especie *L. laevigata*. Guzmán (1986, 1988) encuentra en Platanillo, una densidad de *Lithophaga laevigata* de 11 a 63

ind./m<sup>2</sup> (promedio de 33.4 ind./m<sup>2</sup>), superior a la mayor densidad informada para la región en ese momento (2.2 ind./m<sup>2</sup>, en Galápagos): (Glynn y Wellington 1983). Klee-man (1990), encuentra que *Lithophaga laevigata* tiene una tasa de bioerosión y de crecimiento de 0.012+/-0.013 mm/día y 0.006+/-0.006 mm/día respectivamente).

El porcentaje promedio de bioerosión resultó mayor en Punta Islotes, sitio intermedio del gradiente, seguido por Sándalo y luego Platanillo. Sin embargo, los valores máximos y el ámbito mayor de bioerosión se encuentran en Sándalo, y siguen el gradiente de perturbación de estos sitios. Esto puede deberse a que en Sándalo algunas colonias están muy bioerosionadas y que en otras posiblemente los perforadores se sofocaron por la alta concentración de sedimento, haciendo que el porcentaje de bioerosión sea cero si se calcula a partir de la estimación del volumen de los bivalvos que se encontraban vivos en el momento de coleccionar los fragmentos. Además, hay que tomar en cuenta que en coral vivo el porcentaje de bioerosión estimado a partir del volumen que ocupan los perforadores, subestima el verdadero valor porque los bivalvos forman perforaciones más grandes que ellos mismos al tratar de que sus aperturas no sean sobrecrecidas por el coral (Hutchings 1986 a).

Por su lado, Cortés (1992) también encuentra, menor remoción por *Lithophaga* en colonias vivas de Sándalo (6.3+/-5.47%) que en Punta Islotes (23.4+/-21.64%). En Sándalo, el promedio de remoción informado por este autor es muy cercano al porcentaje promedio de bioerosión interna en colonias vivas encontrado en este estudio, 5.54+/-10.38%, sólo que la desviación estándar en este estudio resultó mayor. En Punta Islotes, tanto el porcentaje promedio como la desviación estándar de bioerosión interna en colonias vivas encontrados en este estudio son menores, 13.18+/-7.47%, a los encontrados por Cortés (1992). Sin embargo, dentro del ámbito encontrado en este estudio (3.3-26.9%) queda enmarcado el promedio encontrado por dicho autor.

Hassan (1997) con el método de Tomografía Axial Computarizada (TAC) encuentra en el Mar Rojo, entre 5 y 15 m de profundidad, un ámbito de bioerosión interna en colonias vivas de *Porites lutea* de 1.1 a 2.4%; estos valores son menores a lo encontrado en el presente estudio para *P. lobata* estimado a partir de la proporción del volumen ocupado por los perforadores (4% en Platanillo, 5% en Sándalo y 13% en

Islotes). Esta misma autora encontró que el grado de bioerosión es independiente de la posición dentro de la colonia, y que las perforaciones se distribuyen a través de toda la colonia. Aunque no se pueda utilizar la tomografía computarizada, se recomienda entonces en estudios posteriores con Rayos X, cortar toda la colonia en secciones y estimar la bioerosión en todas las secciones.

El mayor problema de los arrecifes en Costa Rica es la sedimentación. La abundancia de los perforadores, se ha asociado algunas veces al flujo de sedimentos (Brock y Brock 1977; Risk y MacGeachy 1978; Smith *et al.* 1981; Jokiel *et al.* 1993; Brock y Smith 1983; Tsuchiya *et al.* 1989; Preston y Doherty 1994; Hutchings *et al.* 1992). En corales vivos puede aumentar el número de perforadores porque se alimentan de la materia orgánica (fertilizantes o plaguicidas) asociada al sedimento o, del mucus producido en mayor cantidad por el coral al haber más sedimento en la columna del agua (Patton 1976; Kropp y Birkeland 1981). El sedimento además puede estar afectando indirectamente porque la sedimentación altera la densidad del crecimiento del coral. Al parecer cuando hay sedimentación y se reduce la cantidad de luz, o ante cualquier otro tipo de estrés, la tasa de crecimiento de los corales disminuye, y estos depositan bandas de crecimiento más densas (Hudson *et al.* 1976; Hudson 1977; Wellington y Glynn 1983; Guzmán y Cortés 1989 b). A pesar de que algunos autores, como Hassan (1997), encuentran poca relación entre la densidad del coral y la tasa de bioerosión, otros como Highsmith *et al.* (1983) afirman que a mayor densidad del coral mayor es la susceptibilidad ante organismos perforadores, ya que posiblemente a mayor densidad mayor protección contra depredadores. Habría que probar si la densidad de *P. lobata* está cambiando entre sitios con diferentes grados de sedimentación.

El aumento en la abundancia de macroperforadores por sedimentación debe tener un umbral a partir del cual ya sea que los mismos sedimentos sofocan a los organismos habitando dentro de cavidades o que los perforadores acaben con el sustrato (Hutchings y Weate 1977; Hutchings 1981). La edad de un sustrato influye en el grado de bioerosión y en la comunidad bioerosionadora (Hutchings *et al.* 1992; Kiene y Hutchings 1994). Sin embargo, las colonias coralinas vivas son perforadas principalmente en sus bases (Highsmith 1981), por lo que la edad de las colonia

viva no debe influir tanto como el tiempo de muertas las bases, factor que no se ha podido determinar hasta el momento (Hassan 1997).

En este estudio no se estimó la bioerosión externa en colonias vivas; los principales bioerosionadores externos de coral vivo son los peces balistidos que en realidad fragmentan las colonias en busca de los bivalvos perforadores; se asumió con base en el estudio de Guzmán y Cortés (1989 a) que este tipo de bioerosión es inapreciable en cuanto a que 50% de los fragmentos sobreviven y forman nuevas colonias.

## 5. CONCLUSIONES

La tasa de crecimiento del coral *P. lobata*, corregida o sin corregir con el porcentaje de bioerosión, sigue el gradiente inverso de perturbación que se forma entre los sitios: Platanillo>Punta Islotes>Sándalo.

La tasa de crecimiento encontrada en Golfo Dulce, especialmente en Sándalo, es la menor informada para otras regiones del Pacífico.

El bivalvo *Lithophaga laevigata* es el principal perforador de coral vivo en los sitios de estudio.

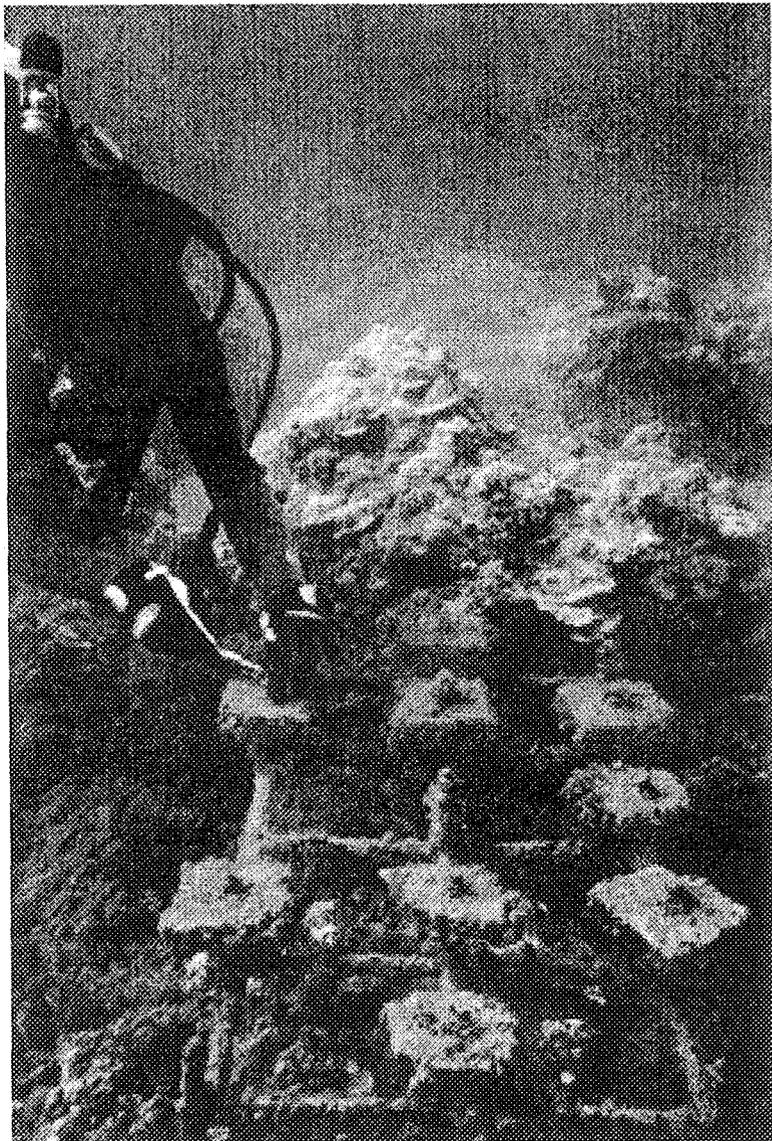
El ámbito de bioerosión en coral vivo corresponde con el gradiente de perturbación que se forma entre los sitios: Platanillo<Punta Islotes<Sándalo.

Tanto una baja tasa de crecimiento como una alta tasa de bioerosión del coral vivo se pueden utilizar como indicadores de perturbación.

---

# Capítulo 7

## Balance estructural de los arrecifes coralinos



Bloques experimentales  
instalados sobre  
parrillas de varilla de  
construcción (40x80 cm).  
Estos bloques tienen tres  
meses de exposición  
en el arrecife Platanillo,  
Isla del Caño.  
(Fotografía: Ana C. Fonseca E.).

---

## CAPÍTULO 7

# BALANCE ESTRUCTURAL DE LOS ARRECIFES CORALINOS

### 1. INTRODUCCIÓN

La producción de carbonato de calcio por parte de los corales escleractíneos es el agente principal de construcción arrecifal pero también contribuyen cementando los organismos incrustantes. La producción bruta se define como la tasa de producción de carbonato, y está determinada por las tasas de calcificación de estos organismos y su cobertura relativa de la superficie arrecifal (Hasan 1997). Las tasas de calcificación dependen de parámetros físico-químicos como luz, temperatura del agua y reciclaje de nutrientes dentro del arrecife.

En contraposición, agentes biológicos mecánicos o químicos continuamente destruyen la estructura arrecifal, convirtiendo partes en grava y arena, fracciones que pueden ser transportadas fuera del arrecife por olas (Birkeland 1997).

La tasa de destrucción mecánica o química depende de la intensidad de los agentes responsables como olas o compuestos químicos. La tasas de bioerosión total, interna y externa, dependen de muchas variables que fueron discutidas en los capítulos 1, 5 y 6, entre ellas la densidad de los organismos responsables, como perforadores o coralívoros, y el ritmo de su acción.

La tasa a la que un arrecife puede crecer está determinada por el balance entre las tasas de crecimiento y la acción de agentes destructores. La producción neta es el resultado de todos estos procesos de crecimiento de organismos que secretan carbonato de calcio, menos el efecto de organismos o fenómenos que lo disuelven o lo destruyen (Hutchings 1986a; Eakin 1996).

Los procesos constructivos y destructivos ocurren simultáneamente y pueden ser de la misma magnitud (Hein y Risk 1975; Stearn *et al.* 1977). Se ha propuesto, sin embargo, que durante la evolución de un arrecife áreas dominadas por crecimiento arrecifal evolucionan hacia áreas de bajo crecimiento y altas tasas de erosión, donde al parecer la tasa de bioerosión supera a la de calcificación (Hutchings 1986 a).

El balance anual entre producción y destrucción de carbonato es similar en arrecifes saludables modernos (Hein y Risk 1975; Scoffin *et al.* 1980; Davies y Hutchings 1983; Hallock y Schlager 1986). Según Glynn (1997), las tasas de producción neta de carbonato varían mucho entre arrecifes y entre zonas arrecifales, pero en general se han informado tasas de 3 y 5 kg/m<sup>2</sup>/a para muchos de los arrecifes del mundo. La producción neta en estos arrecifes es cercana a cero. Un pequeño cambio hacia la intensificación de procesos destructivos, puede transformar un arrecife en crecimiento a uno erosivo (Smith *et al.* 1981; Hallock y Schlager 1986; Hallock 1988).

Hassan (1997) en el Mar Rojo, Eakin (1992) en el arrecife Isla Uva (Panamá) y Scoffin *et al.* (1980) en Barbados, estiman la producción neta por área de sustrato arrecifal con métodos un poco distintos. Hassan (1997) utiliza el mismo método utilizado en este estudio con base en la modificación del carbonato en bloques experimentales. Eakin (1992) utiliza la producción de sedimento por parte de los bioerosionadores, la acreción en discos acrílicos y la modificación en sustratos coralinos experimentales, y la tasa de calcificación del coral. Scoffin *et al.* (1980) estima la producción sólo con base en la calcificación de los corales, sin tomar en cuenta la bioacreción, y la bioerosión la determina con base en estimaciones del área removida por bioerosión en fragmentos colectados *in situ*; este autor además desarrolla un diagrama de flujo del carbonato en arrecifes. Kiene (1988) y Eakin (1996) también desarrollan un modelo del balance de la estructura arrecifal; y el de Eakin además incluye la situación antes y después del Fenómeno de El Niño (Eakin 1996), el efecto de crecimiento de algas coralinas y de cementación por retención en las cavidades coralinas de 30% de los sedimentos producidos por los bioerosionadores.

En todo el mundo los arrecifes están siendo degradados, y el impacto humano es la causa ya sea directa o indirecta (contaminación, sedimentación, etc.). La consecuencia es que no sólo disminuyen las tasas de producción sino que aumentan las tasas de bioerosión excediendo las de producción, resultando en una lenta erosión de las estructuras carbonatadas perdiendo la topografía arrecifal que causa efectos negativos en la mayoría de organismos arrecifales, como pérdida de hábitats, refugios y una serie de efectos en cascada a través de toda la red alimenticia (Glynn 1988; Colgan 1990; Eakin 1996; Reaka-Kudla 1996). La última consecuencia

es que también baja la productividad en términos de atracción turística y producción pesquera (Hassan 1997). Un estimado conservador es que 10% de los arrecifes están ya degradados, 30% están en estado crítico, 30% están amenazados, y el otro 30% es el correspondiente a arrecifes saludables especialmente aquellos más lejanos a la costa continental como es el caso de atolones del Pacífico central (Wilkinson 1992).

Este es el primer estudio en arrecifes del Pacífico Oriental sobre la modificación por bioerosión y bioacreción de sustratos de carbonato experimentales con diferentes tiempos de exposición. En capítulos anteriores se describen los métodos por los cuales se cuantificó la bioerosión interna y externa, la bioacreción, y las tasas de crecimiento del principal constructor arrecifal. Siguiendo la metodología utilizada por Hassan (1997), en este capítulo se transfieren los resultados experimentales a todo el arrecife, tomando en cuenta la proporción de coral vivo *vs.* coral muerto, en un intento por estimar la producción neta de carbonato en los arrecifes de estudio.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Método de transectos de cadena para estimar el tipo de cobertura arrecifal

Las comunidades arrecifales de Isla del Caño y Golfo Dulce han sido descritas anteriormente con bastante detalle (Guzmán 1986 y Cortés 1989 a, 1991, 1992). En este estudio se pretende actualizar el estado en cuanto a cobertura de coral vivo, muerto, algas y sedimento de estos arrecifes.

Cada sitio de estudio se dividió en dos zonas, una somera y una profunda. Se realizaron dos muestreos con un año de diferencia. En cada zona se realizaron 5 transectos lineales al azar por fecha de muestreo (10 transectos por sitio). Extendiéndose una cadena de 10 m; se contó el número de eslabones de la cadena para determinar el porcentaje de cobertura por coral vivo y muerto, y por otros sustratos. Con base en estos transectos se estimó la diversidad de corales vivos para cada arrecife de estudio con el índice de Shannon-Wiener con logaritmo en base 2; por medio de la fórmula encontrada en Rogers *et al.* (1994):  $H' = -\sum(p_i \ln p_i)$ ;  $p_i = n_i/N$

La cadena se extendió sobre el arrecife siguiendo el contorno del sustrato y luego se midió el largo del transecto en línea recta, para estimar el índice de complejidad topográfica del arrecife o índice de relieve estructural (I). Este índice corresponde a la relación entre el largo de la cadena (10 m) y el largo de la línea recta (Risk 1972). Si el índice es igual a 1 significa que el sustrato es plano, y conforme aumenta el índice aumenta la complejidad topográfica.

Este método se aplicó en los tres arrecifes, en el año 1996 antes del huracán, año en que también se expusieron los bloques experimentales para determinar el patrón de bioerosión y bioacreción. De todos modos, también se aplicó en Sándalo en 1998 para determinar el efecto del Huracán César del 27 de julio de 1996 sobre la cobertura arrecifal de este arrecife el cual fue evidentemente afectado. Además, en este año se midió el espesor de la capa de barro que se acumuló sobre este arrecifes, introduciendo una varilla de construcción en el sedimento hasta topar con sustrato duro.

## **2.2. Tasa de bioerosión por m<sup>2</sup> de área arrecifal**

Las tasas de bioerosión por m<sup>2</sup> de sustrato muerto (Bm) definidas en el capítulo 5, fueron transformadas a tasas de bioerosión por m<sup>2</sup> de superficie arrecifal (Ba). Para esto se multiplicó la tasa de bioerosión por m<sup>2</sup> de sustrato muerto (Bm) por la proporción de cobertura de coral muerto de cada arrecife y por el índice de relieve estructural (I), estimados a partir de los transectos con cadena, como se muestra en la fórmula a continuación (Hassan 1997): **Ba (m<sup>2</sup> de arrecife) = Bm (m<sup>2</sup> de sustrato muerto) \* % coral muerto \* I**

## **2.3. Producción de carbonato**

### **2.3.1. Producción de carbonato por parte del coral dominante**

Las tasas de crecimiento del coral *P. lobata*, mayor productor de carbonato en los arrecifes de estudio, fueron estimadas en el Capítulo 6 de este estudio por el método de clavos y el método de radiografías. Debido a que en Sándalo no se pudo utilizar el método de los clavos, entonces para estimar el balance estructural del arrecife se utilizaron las radiografías. Estas tasas de crecimiento además fueron corregidas (TCC) restándoles el porcentaje de bioerosión interna en coral vivo (Hassan 1997), como se explicó en dicho capítulo.

En este capítulo, las tasas de crecimiento por m<sup>2</sup> de coral vivo (TCC) fueron transformadas a tasas de crecimiento por m<sup>2</sup> de superficie arrecifal (TCA). Para esto se multiplicó la tasa de crecimiento por m<sup>2</sup> de coral vivo corregida (TCC) por la proporción de cobertura de coral vivo de cada arrecife y por el índice de relieve estructural (I), estimados a partir de los transectos con cadena, como se muestra en la fórmula a continuación (Hassan 1997):  $TCA = TCC * \% \text{ coral vivo} * I$

### 2.3.2. Bioacreción de carbonato por parte de organismos incrustantes

En el Capítulo 5, se explicó la cuantificación de la bioacreción de carbonato en sustratos de coral muerto por parte de organismos incrustantes como serpúlidos y bivalvos en Golfo Dulce, y algas calcáreas en Platanillo. La estimación se realizó con base en la diferencia de peso de los bloques antes y después de ser expuestos, con la corrección del peso perdido por bioerosión.

Estas tasas de bioacreción por m<sup>2</sup> de sustrato muerto, (TAC) fueron transformadas a tasas de bioacreción por m<sup>2</sup> de superficie arrecifal (TACA). Para esto se multiplicó la tasa de bioacreción por m<sup>2</sup> de sustrato muerto (TAC) por la proporción de cobertura de coral muerto de cada arrecife y por el índice de relieve estructural (I), estimados a partir de los transectos con cadena, como se muestra en la fórmula a continuación (Hassan 1997):  $TACA = TAC * \% \text{ coral muerto} * I$

### 2.3.3. Producción bruta de carbonato

La producción de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) producida por la comunidad arrecifal (corales vivos y organismos incrustantes), corregida con la bioerosión interna en coral vivo, se considera la producción bruta de carbonato (PB). Esta se calculó inicialmente sumando la tasa de crecimiento por m<sup>2</sup> de superficie arrecifal (TCA) con la tasa de bioacreción por m<sup>2</sup> de superficie arrecifal (TACA), de acuerdo a la siguiente fórmula (Hassan 1997):  $PB1 = TCA + TACA$

Sin embargo, según el análisis de los resultados en el Capítulo 5 se sugiere que en sustrato coralino muerto la tasa de bioacreción es muy alta en el primer año después de la liberación de sustrato reflejando una tasa de bioacreción máxima y luego disminuye cuando este se satura; mientras que la bioerosión aumenta hasta

destruirlo, lo cual puede suceder varios años después. Por esta razón en este capítulo también se considera la producción bruta (PB2) sólo en función de la tasa de crecimiento corregida del coral (TCC), como un estimado más conservador: **PB2 = TCA**.

#### **2.4. Balance de la estructura arrecifal: producción neta.**

La tasa de producción neta corresponde a la tasa a la cual el arrecife puede crecer, y es determinada por el balance entre la producción bruta y los procesos destructivos. En este estudio, la tasa de producción neta de carbonato (PN1 y PN2) se calcula como la tasa de producción bruta de carbonato (PB1 y PB2) menos la tasa de bioerosión interna y externa en coral muerto extrapoladas para todo el arrecife (Ba), de acuerdo con las siguientes fórmulas (Hassan 1997): **PN1 = PB1 - Ba**; **PN2 = PB2 - Ba**.

#### **2.5. Análisis de núcleos del arrecife Punta Islotes. Bioerosión a través del tiempo de crecimiento.**

El arrecife Punta Islotes es el más conocido en cuanto a estructura gracias al estudio de Cortés (1990 a), el cual por medio de núcleos perforados en el arrecife con un taladro hidráulico, analiza la historia de crecimiento de este arrecife. Combinando el estudio de Cortés (1990 a) y el presente estudio se puede estimar el grado de bioerosión a través del tiempo y la vida media de este arrecife.

Según Cortés (1990 a), el área de este arrecife es de 120 000 m<sup>2</sup>, y su espesor promedio es de 6.3 m. En este estudio, se calculó el volumen del arrecife en 756 000 m<sup>3</sup>. Además, con base en la Figura 3.3 del estudio de Cortés (1990 a), en el cual se muestra un esquema con varias secciones transversales del arrecife, se estima que del espesor total (6.3 m) sólo un 28.53% está compuesto por coral masivo de la especie dominante *P. lobata*, y el resto corresponde a fragmentos de *P. lobata* bioerosionado y/o fragmentos de *Pocillopora*. Por lo tanto, sólo 215 687 m<sup>3</sup> del volumen sostienen realmente toda la estructura.

A continuación, con base en una densidad del coral dominante de 1070 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>3</sup> (Scott y Risk 1988) se estimó la densidad del arrecife en 1923 kg/m<sup>3</sup>, multiplicando el volumen arrecifal por la densidad del coral y dividiéndolo entre el área arrecifal.

Para calcular la vida media del arrecife, considerando que se mantienen las tasas de bioerosión y de crecimiento del coral actuales, se multiplicó la densidad por la producción neta del arrecife (PN2), (Fórmula I): **(I) Densidad arrecifal \* PN2 = Años de vida del arrecife.**

También se estimó la vida media de este arrecife en el caso en que deternga completamente el crecimiento del arrecife por mortalidad total del coral para lo cual se multiplicó la densidad arrecifal por la tasa de bioerosión total (Fórmula II): **(II) Densidad arrecifal \* Tasa de bioerosión total = Años de vida del arrecife.**

Además, se revisaron los núcleos datados por Cortés (1991) para la reconstrucción de la historia de crecimiento Holocénico de este arrecife, y se estimó el área perforada de las secciones centrales de estos núcleos.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Cobertura del sustrato e índice de relieve estructural

El sustrato arrecifal se puede encontrar cubierto por diferentes categorías: coral vivo, coral muerto, algas coralinas o no coralinas, sedimento (grava, arena o barro) y otros (anémonas, esponjas, briozoarios, bivalvos, etc.). A continuación se presentan los resultados obtenidos en el año 1996, año en que se expusieron los bloques experimentales para determinar el patrón de bioerosión y bioacreción.

En Platanillo es mayor la cobertura por coral muerto que por coral vivo. La cobertura por algas es baja. No se encontraron diferencias significativas en cuanto a cobertura del sustrato entre las dos profundidades de muestreo ( $F=10.22$ ,  $gl=4/65$ ,  $P>0.05$ ). En Punta Islotes, la cobertura por coral muerto es mucho más alta que por coral vivo. En este arrecife se dan diferencias significativas entre la profundidad de 6 metros y la de 12 m, en cuanto al porcentaje de algas (6.34% y 16.11% respectivamente), ( $F=10.23$ ,  $gl=4/65$ ,  $P < 0.0001$ ) y coral muerto (50.90% y 69.06% respectivamente), ( $F=7.65$ ,  $gl=4/65$ ,  $P<0.001$ ). En Sándalo es mayor la cobertura por coral muerto, que por coral vivo; también es alta la cobertura por sedimento y este es muy fino La cobertura por algas es muy baja (Cuadro 21). En este arrecife, se dan diferencias significativas ( $F=7.65$ ,  $gl=4/65$ ,  $P < 0.0001$ ) sólo a nivel de cobertura por coral muerto entre los 3 m y los 6 m (73.73% y 30.25% respectivamente).

**Cuadro 21. Cuadro comparativo entre los tres arrecifes de estudio en cuanto a cobertura promedio del sustrato arrecifal para el año 1996. (desviación estándar entre paréntesis).**

Sitio	Coral vivo	Coral muerto	Sedimento	Algas	Otros
Platanillo	24.35 (13.66)	50.54 (18.27)	18.18 (14.20)	6.93 (6.59)	0.00 (0.00)
Pta. Islotes	10.12 (7.62)	59.37 (22.94)	17.50 (23.08)	10.90 (9.72)	2.11 (4.00)
Sándalo	15.13 (19.50)	53.03 (25.08)	31.66 (24.32)	0.19 (0.86)	0.00 (0.00)

En los tres arrecifes la cobertura es mayor por coral muerto que por las otras categorías. La cobertura de coral vivo es mayor en Platanillo que en Punta Islotes y Sándalo, pero es la categoría que ocupa el segundo lugar en este arrecife. Sin embargo, la diferencia es significativa ( $F=6.26$ ,  $gl=2/67$ ,  $P < 0.0001$ ) en cuanto a cobertura de coral vivo sólo entre Platanillo y Punta Islotes. La categoría con el segundo lugar en Punta Islotes es la de las algas, especialmente aquellas no coralinas, y en Sándalo es la del sedimento, especialmente barro, cuyo espesor promedio es de 30 cm y se encuentran espesores de hasta 1 m. El porcentaje de algas coralinas en estos arrecifes es muy baja, y es especialmente baja en Platanillo en comparación con el resto de arrecifes de la Isla del Caño (Guzmán 1986). Hay diferencias significativas con respecto a la cobertura por algas entre Sándalo y los otros dos arrecifes ( $F=13.46$ ,  $gl=2/67$ ,  $P < 0.01$ ), es mucho menor en Sándalo (Cuadro 21).

Platanillo presenta la mayor diversidad de especies coralinas ( $H'=1.71$ ,  $S=9$ ,  $N=3191$ ,  $J=0.54$ ). Punta Islotes ( $H'=0.61$ ,  $S=3$ ,  $N=2244$ ,  $J=0.39$ ) y Sándalo ( $H'=0.74$ ,  $S=3$ ,  $N=2252$ ,  $J=0.46$ ) presentan índices de diversidad más bajos ( $N$ = centímetros cubiertos de sustrato por cada especie;  $S$ = número de especies). Sin embargo, la similitud entre los tres arrecifes es alta, el índice de Morisita es de 0.93 entre Platanillo y Punta Islotes, 0.93 entre Platanillo y Sándalo, y 0.98 entre Sándalo y Punta Islotes; el coral dominante es *P. lobata* en los tres sitios. Punta Islotes presenta el menor porcentaje de cobertura por coral vivo y a la vez el mayor porcentaje por coral muerto y algas. Sándalo, aún antes del huracán César, presentaba el mayor porcentaje de sustrato cubierto por

barro. A la profundidad de 6 m se encontró un porcentaje de coral vivo mucho mayor que a 3 m.

Los tres arrecifes presentan un índice de relieve estructural (I) bastante similar que en promedio es de 1.33 (ámbito: 1.1 - 1.5).

En 1998, luego del huracán César del 27 de julio de 1996, el sector este del arrecife Sándalo quedó cubierto por una capa de barro con un espesor promedio de 38 cm, pero que alcanza un espesor máximo de hasta 1 m. La cobertura por coral vivo disminuyó un 11% ( $15 \pm 19\%$  a  $4 \pm 4\%$ ) a  $4.0 \pm 4.0\%$  y por coral muerto resultó en  $60.0 \pm 15.0\%$ .

### **3.2. Balance del carbonato en los tres arrecifes de estudio**

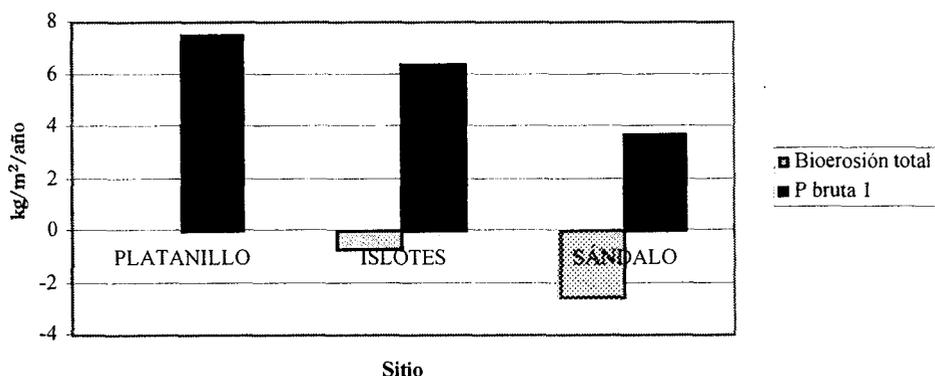
#### **3.2.1. Balance del carbonato tomando en cuenta la tasa de bioacreción en la producción bruta.**

El Cuadro 22, presenta las tasas por  $m^2$  de área arrecifal muerta de bioerosión, bioacreción máxima, crecimiento del coral, producción bruta 1 y producción neta 1 de  $CaCO_3$  tomando en cuenta la tasa de bioacreción máxima, por cada arrecife de estudio. La tasa de bioerosión total es mayor en Sándalo, seguido por Punta Islotes, y finalmente en Platanillo la bioerosión es mínima. En los tres arrecifes la producción de carbonato por parte del coral dominante es baja, pero más alta en Platanillo que en el Golfo. La tasa de bioacreción por  $m^2$  de área arrecifal muerta es mayor en Punta Islotes y Platanillo seguidos por Sándalo. La producción bruta 1 de carbonato de calcio resulta mayor en Platanillo, seguido por Punta Islotes y finalmente, en Sándalo la producción bruta 1 es relativamente más baja. La producción bruta 1 excede la bioerosión total en los tres arrecifes de estudio (Fig. 39).

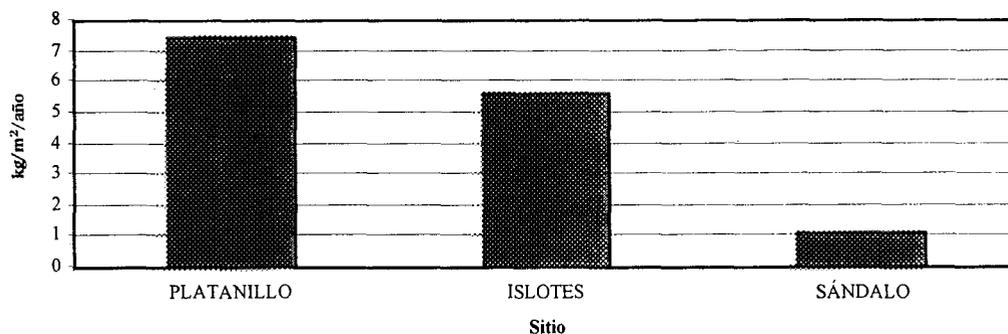
Tomando en cuenta la tasa de bioacreción máxima, en los tres arrecifes de estudio hay producción neta positiva de carbonato de calcio, sin embargo es mayor en Platanillo y en Punta Islotes. En Sándalo la producción neta 1 es muy baja, (Cuadro 22, Fig. 40).

**Cuadro 22. Comparación entre arrecifes de tasas de producción y destrucción del CaCO<sub>3</sub> por m<sup>2</sup> de sustrato arrecifal (kg/m<sup>2</sup>/a).**

	Platanillo	Pta. Islotes	Sándalo
<b>Procesos productivos</b>			
Tasa de crecimiento del coral	2.76	0.41	0.56
Tasa de bioacreción máxima	4.72	5.92	3.17
Producción bruta I	7.48	6.33	3.73
<b>Procesos destructivos</b>			
Tasa de bioerosión interna	0.0017	0.71	1.06
Tasa de bioerosión externa	0.00	0.00	2.04
Tasa de bioerosión total	0.002	0.71	2.61
<b>Producción neta I</b>	<b>7.48</b>	<b>5.62</b>	<b>1.12</b>



**Fig. 39.** Producción bruta tomando en cuenta la tasa de crecimiento y de bioacreción (P bruta I) y tasa de bioerosión total por sitio.



**Fig. 40.** Producción neta I por sitio.

**3.2.2. Balance de carbonato en los tres arrecifes de estudio según el tiempo de exposición**

Durante el período de estudio, la tasa de bioerosión aumentó y la tasa de bioacreción en sustratos muertos disminuyó con el tiempo de exposición (18 meses en total). En el Cuadro 23 se presenta el balance de carbonato según el menor y el mayor tiempo de exposición (3 y 18 meses respectivamente), en los arrecifes Platanillo y Punta Islotes. No se pudo estimar este balance para el arrecife Sándalo porque no hubo colecta de bloques a los 3 y 6 meses de exposición, debido a motivos explicados anteriormente. La producción neta es mayor en Platanillo en ambas colectas, y disminuye con el tiempo de exposición en ambos arrecifes.

**Cuadro 23. Tasas de bioerosión total y producción, bruta y neta por m<sup>2</sup> arrecifal (kg/m<sup>2</sup>/a), según el menor y el mayor tiempo de exposición (3 y 18 meses respectivamente). Arrecifes Platanillo y Pta. Islotes.**

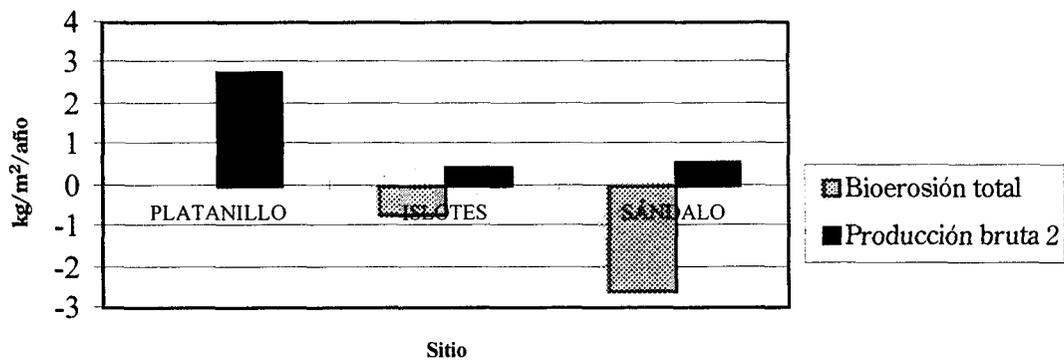
	Platanillo		Pta. Islotes	
	3 m	18 m	3 m	18 m
<b>Procesos productivos</b>				
Tasa de crecimiento del coral	2.76	2.76	0.41	0.41
Tasa de bioacreción en coral muerto	8.11	2.56	8.30	3.95
Producción bruta	10.87	5.32	8.71	4.36
<b>Procesos destructivos</b>				
Tasa de bioerosión interna y total	0.00	0.04	0.02	1.50
<b>Producción neta</b>	<b>10.87</b>	<b>5.28</b>	<b>8.69</b>	<b>2.86</b>

**3.2.3. Balance de carbonato en los tres arrecifes de estudio sin tomar en cuenta la bioacreción, por organismos incrustantes**

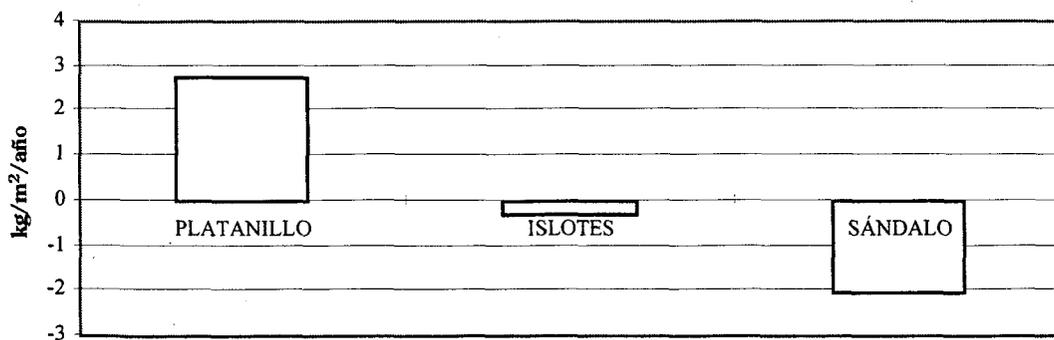
Si se calcula la producción neta tomando en cuenta la bioerosión total (Producción neta 2) y, en los procesos productivos solamente la tasa de crecimiento del coral (corregida con la tasa de bioerosión en coral vivo), sin tomar en cuenta la tasa de bioacreción en coral muerto (Producción bruta 2), la cual se sugiere que puede ser inapreciable una vez que el sustrato está lleno, se obtiene una producción neta 2 baja pero positiva en Platanillo, y negativa para los arrecifes del Golfo (Cuadro 24, Figs. 41 y 42).

**Cuadro 24. Producción neta 2 (kg/m<sup>2</sup>/a) por sitio de estudio tomando en cuenta sólo la tasa de crecimiento del coral (Producción bruta 2) y la tasa de bioerosión total.**

	Platanillo	Punta Islotes	Sándalo
Producción bruta 2	2.76	0.41	0.56
Tasa de bioerosión total	0.002	0.71	2.61
Producción neta 2	2.76	-0.30	-2.05



**Fig. 41. Producción bruta tomando en cuenta sólo la tasa de crecimiento (Producción bruta 2) y tasa de bioerosión total por sitio.**



**Fig. 42. Producción neta 2 por sitio.**

## 2.6. Análisis de núcleos del arrecife Punta Islotes. Bioerosión a través del tiempo y vida media del arrecife.

El área del arrecife Punta Islotes es de 120 000 m<sup>2</sup> y su espesor promedio es de 6.3m (Cortés 1990 a y b). En este estudio se estimó que el volumen arrecifal es de 756 000 m<sup>3</sup>, y la densidad arrecifal es de 1 923 kg/m<sup>2</sup>.

Si la producción neta 2, sin tomar en cuenta la bioacreción por organismos incrustantes en Punta Islotes, es de -0.30 kg/m<sup>2</sup>/a (Cuadro 24), resulta en una destrucción de 0.30 kg/m<sup>2</sup> cada año. Por lo tanto si esta producción neta se mantiene el arrecife de Islotes desaparecería en 6 400 años aproximadamente. Por otro lado, si el crecimiento del arrecife se detiene totalmente por mortalidad de todas las colonias coralinas, sólo se tomaría en cuenta la tasa de bioerosión total (-0.71 kg/m<sup>2</sup>/a) y el arrecife se destruiría en 2 700 años.

Según el análisis del área perforada en las secciones centrales de los núcleos extraídos por Cortés (1990 a y b) para la reconstrucción de la historia de crecimiento Holocénico de este arrecife, se estima una bioerosión interna de 10±10% en promedio con un ámbito de 0 a 53%. Este promedio es similar en los distintos períodos de crecimiento definidos por el autor: 10±9% en el período de 4 000 a 1 500 años (n=3); 11±12% de los 1 500 a los 500 años (n=9); y 7 ± 7% desde hace 500 años hasta el presente (n=2). El máximo de bioerosión medido en los núcleos fue de 50% ya que las secciones con más del 50% de bioerosión se desmoronan y no se preservan.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Cobertura del sustrato

El principal constructor de los arrecifes en estudio es *P. lobata*. Tanto la cobertura de coral vivo como la diversidad es mayor en Platanillo. La cobertura de coral vivo sigue el mismo gradiente de perturbación encontrado entre los sitios en los otros capítulos el cual de mayor a menor cobertura de coral vivo y de menor a mayor degradación tiene el siguiente orden: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo. Sin embargo, en los tres arrecifes el coral muerto es lo que domina el sustrato (Cuadro 21).

En Platanillo el coral vivo ocupa la segunda categoría, en Pta Islotes las algas, especialmente algas no coralinas del género *Dyctiota*, y en Sándalo el barro, especialmente en áreas someras (Cuadro 21). En este último hasta la cobertura por macroalgas es baja talvés por la falta de visibilidad. El gradiente encontrado entre los sitios y sus respectivas características indican que la dominancia del sustrato en la evolución de un arrecife hacia la degradación puede ir en el siguiente sentido: coral vivo-coral muerto-algas no coralinas-sedimento.

El sector este de Sándalo murió casi completamente por el sedimento que acarreó el río Tigre luego del Huracán César del 27 de julio de 1996 y está quedando enterrado con capas de barro de 30 cm de espesor en promedio. En 1998 no se encontró coral vivo en las áreas someras (3 m) y muy poco quedaba en zonas un poco más profundas (6 m), y no pareciera tener posibilidades de recuperación (Cuadro 25). El espesor máximo de la capa de barro puede ser de hasta 1 m y el tamaño máximo de las colonias de Sándalo es de apenas 1 m también, por lo que fácilmente pueden quedar enterradas. La influencia del río Tigre es determinante, y al este de la desembocadura del río hacia donde va la corriente superficial del Golfo se encuentra el arrecife muerto, posiblemente desde que este río comenzó a desembocar en el Golfo hace unos 500 años (Cortés 1990 a y b).

Comparando los resultados con transectos realizados por Guzmán (1986), en el arrecife Platanillo la diversidad aumentó un poco y la cobertura promedio de coral vivo disminuyó en los últimos 13 años. Comparando los resultados con transectos realizados por Cortés (1992), el arrecife Punta Islotes parece que se recuperó un poco, en cuanto a diversidad y cobertura de coral vivo, y en el arrecife Sándalo la diversidad disminuyó de 0.8 a 0.7 hasta 1996, y a 0 en 1998, mientras que la cobertura de coral vivo también disminuyó de 29% a 15% hasta 1996 y de 15% a 4% hasta 1998 (0% en aguas someras de 2-3 m) (Cuadro 25).

En los arrecifes del Mar Rojo con los cuales también se compara la producción neta de carbonato, el porcentaje de cobertura por coral vivo promedio entre los 5 y 15 m es de 26.8%, y la cobertura por coral muerto es de 35.2%. La cobertura por coral vivo es similar a la de Platanillo (24.4%), sin embargo, la cobertura por coral muerto es mayor en este último (50.54%). La cobertura por coral vivo es mucho menor en los arrecifes del Golfo Dulce.

**Cuadro 25. Cuadro comparativo del índice de diversidad y cobertura de coral vivo y muerto en contrados en este estudio, con los de investigaciones similares en los mismos sitios (entre paréntesis desviación estándar).**

ARRECIFE	PLATANILLO		PUNTA ISLOTES		SÁNDALO		
	Guzmán (1986)	Este estudio (1996)	Cortés (1992)	Este estudio (1996)	Cortés (1992)	Este estudio (1996)	Este estudio (1998)
H'	0.5	1.7	0	0.6	0.8	0.7	0
Nº de especies		9	1	3	4	3	1
%Coral vivo	30.6	24.4 (13.7)	1.7 (0.5)	10.1 (7.6)	29.1 (6.4)	15.1 (19.5)	4.0 (4.0)
%Coral muerto		50.5 (18.3)	54.3 (24.6)	59.4 (22.9)	54.8 (5.1)	53.0 (25.1)	60.0 (15.0)

Los valores tan bajos de crecimiento y cobertura del coral vivo, pueden deberse más que todo, al alto grado de sedimentación en los arrecifes del Golfo, especialmente en Sándalo; y por otro lado al calentamiento de las aguas durante el Fenómeno de El Niño que ha afectado casi todos los arrecifes del Pacífico oriental, incluidos los de la Isla del Caño (Guzmán *et al.* 1987; Glynn 1988; Glynn *et al.* 1988).

#### 4.2. Índice de relieve estructural

Un arrecife coralino genera su propio sustrato y por lo tanto mantiene su propio ambiente (Connel 1972). La producción y destrucción de superficies son procesos básicos en los ecosistemas arrecifales. La complejidad topográfica aumenta la variedad de hábitats y organismos incluidos los productores y los destructores. La determinación del sustrato disponible es crítico para la cuantificación de la bioerosión y la bioacreción en el arrecife, sin embargo es uno de los factores más difíciles de evaluar (Hassan 1997).

Los arrecifes de estudio presentan una topografía simple, sin mayores proyecciones o canales. El índice de relieve estructural (I) promedio para los tres arrecifes es de 1.33; este índice es similar al encontrado por Eakin (1996) en arrecifes de la plataforma y la laguna arrecifal (1.29 y 1.46 respectivamente) de Isla Uva, en la costa Pacífica de Panamá; aunque hay que tener cuidado con esta comparación porque este autor utiliza el método de cuadrantes para determinar la cobertura del

sustrato y calcula el índice de relieve de manera distinta. Los resultados del presente estudio también se asemejan a lo encontrado por Hassan (1997) en el Golfo Aqaba a 5 m de profundidad ( $I=1.32$ ).

No se debe perder de vista que con el cálculo del relieve estructural por medio de una cadena siguiendo el contorno de los principales accidentes topográficos, método utilizado en este estudio, se subestima la superficie realmente disponible para organismos perforadores, por accidentes topográficos menores y el área superficial muerta real en las bases de las colonias coralinas.

### 4.3. Producción bruta

En los tres sitios la producción de carbonato por  $m^2$  de sustrato arrecifal por parte de *P. lobata* es relativamente baja, ya que la cobertura por coral vivo es baja (Cuadro 21). Tomando en cuenta el crecimiento del coral junto con la tasa de bioacreción por organismos incrustantes, la producción bruta de carbonato de calcio (producción bruta 1) es mayor en Platanillo ( $7.48 \text{ kg}/m^2/año$ ), seguido por Punta Islotes ( $6.33 \text{ kg}/m^2/año$ ) y finalmente, en Sándalo la producción bruta 1 es relativamente mucho más baja ( $3.73 \text{ kg}/m^2/año$ ). La producción bruta 1 es mayor en Platanillo que en los arrecifes del Golfo, especialmente por la mayor tasa de crecimiento del coral encontrada en este arrecife, posiblemente relacionado con su menor degradación. La tasa de bioacreción por organismos incrustantes es muy alta en Punta Islotes y por lo tanto la producción bruta 1 resulta mayor en éste que en Sándalo (Cuadro 22; Figs. 39 y 40).

Esta producción bruta de los arrecifes en estudio resulta alta si la comparamos con lo encontrado por Heiss (1995) en el Golfo de Aqaba ( $1.6 \text{ kg}/m^2/año$ ) y por Hubbard *et al.* (1981) en St. Croix ( $1.15 \text{ kg}/m^2/año$ ); y es baja si la comparamos con lo obtenido en Barbados ( $15 \text{ kg}/m^2/año$ ), (Stearn *et al.* 1977; Scoffin *et al.* 1980).

La tasa de bioacreción disminuyó con el tiempo de exposición (de 3 a 18 meses) tanto en Punta Islotes (de  $8.3$  a  $3.9 \text{ kg}/m^2/año$ ) como en Platanillo (de  $8.11$  a  $2.56 \text{ kg}/m^2/año$ ), (Cuadro 23). Por lo tanto, si sólo se toma en cuenta la tasa de crecimiento del coral como equivalente de la producción bruta arrecifal (P bruta 2), ésta resulta muy similar entre los dos arrecifes del Golfo y mayor en Platanillo. El

grado de perturbación se ve reflejado en la producción bruta del carbonato, especialmente en la tasa de crecimiento del coral (Cuadro 22), sin embargo, la importancia de la producción y sus efectos en un arrecife sólo se pueden estimar en comparación con los efectos de la bioerosión en el mismo (Kiene 1988).

#### 4.4. Bioerosión total

A la hora de calcular la bioerosión por  $m^2$  de sustrato arrecifal hay que tener cautela en la comparación del grado de bioerosión entre colonias vivas cuya edad y tasa de crecimiento puede variar, y bloques experimentales de las mismas dimensiones y expuestos por el mismo período de tiempo (Hassan 1997).

La destrucción mecánica juega un papel mínimo en los arrecifes de estudio. En los arrecifes del Golfo es casi nulo y en Platanillo es intenso el oleaje pero no se han reportado tormentas severas. La bioerosión parece ser el principal factor de destrucción en estos arrecifes hasta el momento.

La tasa de bioerosión es mayor en Sándalo ( $2.61 \text{ kg}/m^2/año$ ), seguido por Punta Islotes ( $0.71 \text{ kg}/m^2/año$ ), y finalmente en Platanillo la bioerosión es mínima ( $0.002 \text{ kg}/m^2/año$ ), siguiendo también el gradiente de perturbación entre los sitios (Cuadro 22, Fig. 39). Se ha sugerido que se utilicen las tasas de bioerosión como indicadores de la salud de un arrecife. Sin embargo, se ha encontrado en este y otros estudios altas tasas de bioerosión y de bioacreción simultáneamente, y con una cobertura de coral vivo y muerto específicas (Kiene 1988). La importancia de la bioerosión y sus efectos sólo se puede estimar en comparación con la producción de carbonato del mismo arrecife.

La tasa de bioerosión encontrada en estos arrecifes es baja comparada con arrecifes en Barbados ( $11.4 \text{ kg}/m^2/año$ ; Scoffin *et al.* 1980). El valor encontrado en Punta Islotes se encuentra dentro del ámbito de bioerosión arrecifal encontrado por Hassan (1997) en Aqaba, con respecto a este Platanillo presenta menor y Sándalo mayor bioerosión.

En este estudio la tasa de bioerosión aumentó con el tiempo de exposición (de 3 a 18 meses); por otro lado Kiene y Hutchings (1994) encuentran que los patrones de bioerosión estimados después de 2 años de exposición, se mantienen por

los próximos 5, 7 y 9 años. Se ha dicho que aumenta o que se mantiene pero no hay evidencia de que disminuya. Sin embargo, en este estudio se sugiere que en el largo plazo una vez que los mismos bioerosionadores convierten la estructura arrecifal en sedimentos, destruyen su propio sustrato y la tasa de bioerosión debe disminuir.

#### 4.5. Balance de carbonato

En Platanillo la bioerosión es baja y tanto la bioacreción como el crecimiento y la cobertura de coral vivo es alta. En Punta Islotes la bioerosión es un poco más alta, la bioacreción similar a la de Platanillo y la cobertura y crecimiento del coral son bajos. En Sándalo no sólo la bioerosión es mucho más alta, especialmente la externa, sino que tanto la bioacreción, como el crecimiento y la cobertura del coral son bajos (Cuadros 21 y 22).

Tomando en cuenta la tasa de bioacreción, la producción bruta (P bruta 1) excede la bioerosión total en los tres arrecifes de estudio, y en los tres se obtiene una producción neta de carbonato de calcio positiva (Fig. 40), sin embargo es mayor en Platanillo (+7.48 kg/m<sup>2</sup>/año) y en Punta Islotes (+5.62 kg/m<sup>2</sup>/año), debido más que todo a la alta tasa de bioacreción (4.72 y 5.92 kg/m<sup>2</sup>/año respectivamente) sobre coral muerto. Es más alta en Platanillo que en Punta Islotes por la baja bioerosión que se obtuvo en el primero (0.002 kg/m<sup>2</sup>/año). En Sándalo la producción neta 1 es muy baja (+1.12 kg/m<sup>2</sup>/año) debido principalmente a la baja tasa de crecimiento del coral, y la alta tasa de bioerosión más que todo externa (Cuadro 22, Fig. 39).

En arrecifes donde el coral está recién muerto se dan altas tasas de bioacreción y bioerosión, ya que queda mucho sustrato disponible para ser colonizado por perforadores y organismos incrustantes, que al parecer están limitados en gran parte por el espacio (Moran y Reaka 1988; Reaka-Kudla 1991).

Durante el período de estudio, la tasa de bioerosión aumentó y la tasa de bioacreción disminuyó en sustratos muertos con el tiempo de exposición (18 meses en total) (Cuadro 23). Las tasas de bioerosión y bioacreción pueden ser muy variables. Al parecer la tasa de colonización por organismos incrustantes es mayor que la tasa de colonización por perforadores. Los primeros cubren la superficie de los sustratos, disminuyendo o agotando el espacio rápidamente. Los perforadores

todavía a los 18 meses de exposición no habían agotado el espacio. Se necesitaría un estudio a mayor plazo para ver como se sigue comportando la producción neta y todas las variables implicadas.

Por otro lado, en los sitios de estudio donde *P. lobata* es dominante se asume que el crecimiento de esta especie marca significativamente la productividad de carbonato del arrecife (Grigg 1982), por lo que se puede por lo menos comparar con un alto grado de confianza entre los diferentes sitios y se puede decir que, según la tasa de crecimiento (Producción bruta 2) y la de bioerosión, sin tomar en cuenta la tasa de bioacreción en coral muerto la cual se sugiere que puede ser inapreciable una vez que el sustrato se satura, la producción neta (Producción neta 2) es baja pero positiva en Platanillo (+2.8 kg/m<sup>2</sup>/año), y negativa para los arrecifes del Golfo (-0.3 kg/m<sup>2</sup>/año en Punta Islotes; -2.0 kg/m<sup>2</sup>/año en Sándalo) (Cuadro 24, Fig. 42). Los arrecifes con una producción neta negativa se consideran erosivos y aquellos con una producción neta positiva se consideran constructivos (*sensu* Eakin 1996). Actualmente, Platanillo se puede considerar como un arrecife constructivo, y Sándalo y Punta Islotes como arrecifes erosivos, donde el balance ya está revertido.

En otros sitios del Pacífico oriental, como Isla Uva (Panamá) e Isla Onslow (Galápagos), utilizando otros métodos de muestreo se ha encontrado que la bioerosión total (10-20 y 20-40 kg/m<sup>2</sup>/a respectivamente), causada más que todo externamente por erizos, excede la producción bruta de carbonato (<10 kg/m<sup>2</sup>/a), (Glynn 1988).

En el Cuadro 26 se presenta una comparación entre las tasas de bioerosión y de bioacreción por m<sup>2</sup> de sustrato arrecifal de este estudio con las obtenidas con métodos similares en otras regiones.

En Isla Uva específicamente se determinó que antes del Fenómeno de El Niño de 1983 el arrecife estaba creciendo rápidamente en área, (Glynn 1988). El calentamiento de las aguas redujo el área cubierta por coral vivo, los corales fueron reemplazados por algas coralinas incrustantes, y aumentó la erosión por erizos *Diadema*. Se ha estimado para este arrecife de 2.5 ha, que antes de 1982 el balance de la estructura carbonatada era positivo 0.34 kg/m<sup>2</sup>/a y luego de semejante impacto cambió a -0.19 kg/m<sup>2</sup>/a en promedio, similar a lo encontrado en Punta Islotes; aunque

**Cuadro 26. Comparación entre las tasas de bioerosión, producción bruta y producción neta por m<sup>2</sup> de sustrato arrecifal de este estudio y las obtenidas con métodos similares en el estudio de Hassan (1997) en el Golfo de Aqaba, Mar Rojo, y en el estudio de Eakin (1992, 1996), en Isla Uva, Panamá**

REGIÓN	MÉTODO	TIEMPO DE EXPOSICIÓN	ARRECIFE	AMBITO DE PROFUNDIDAD CONSIDERADO (m)	BIOEROSIÓN (kg/m <sup>2</sup> arrecifal/a)		PRODUCCIÓN BRUTA (kg/m <sup>2</sup> arrecifal/a)		PRODUCCIÓN NETA 2 (kg/m <sup>2</sup> arrecifal/a)	
					Amb.	Prom.	Amb.	Prom.	Amb.	Prom.
Isla del Caño, Costa Rica. Pacífico oriental (Este estudio).	Cambios en peso y área de bloques de <i>Porites</i> y <i>Siderastrea</i> muerto con volumen de 10x10x2 cm <sup>3</sup>	3-18 meses.	Platanillo	5 a 10	0.0 a 0.1	0.002	2.4 a 4.0	2.8	+2.3 a +4.0	+2.8
Golfo Dulce, Costa Rica. Pacífico oriental (Este estudio).	Idem al anterior	3-18 meses.	Pta. Islotes	6 a 12	0.0 a 1.7	0.7	0.3 a 0.5	0.4	-1.3 a 0.5	-0.3
			Sándalo	3 a 6	0.4 a 5.8	2.6	0.4 a 1.0	0.6	-5.4 a 0.5	-2.0
Golfo de Chiriquí, Panamá Pacífico oriental (Eakin 1992, 1996).	Discos acrílicos con diámetro de 10 cm y grueso de 6 mm, y discos de <i>Porites</i> con diámetro de 10 cm y grueso de 8-10 mm.	3-14 meses para bioerosión. 2-22 meses para bioacreción	Isla Uva	2 a 10	1.4 a 14.0	-	0.01 a 2.6	1.1	-3.7 a +0.1	-0.19
Golfo de Aqaba, Jordania. Mar Rojo (Hassan 1998).	Cambios en peso y área de bloques de <i>Porites</i> muerto con volumen de 8x8x1.5 cm <sup>3</sup>	12-24 meses.	Aqaba	5 a -15	0.4 a 1.2	-	0.3 a 2.1	-	+0.8 a +0.9	-

la variabilidad es grande entre diferentes zonas del arrecife (ámbito: de -3.65 a +0.1 kg/m<sup>2</sup>/a), (Eakin 1996). El máximo de bioerosión encontrado por Eakin (1992) en Isla Uva, es mucho mayor que el encontrado en el resto de los sitios comparados. Esto puede deberse por un lado a que la bioerosión externa por erizos ahí es importante y en parte también a que el experimento y tratamientos utilizados por este autor difiere un poco del resto. Por otro lado, el ámbito de producción bruta encontrado por este autor encuadra los valores encontrados para los tres sitios del presente estudio. Por lo tanto, el mínimo y el máximo de producción neta encontrado por este autor en Isla Uva son un poco menores. Al igual que en Sándalo en estos arrecifes la alta bioerosión externa resulta mayor que la producción bruta y por lo tanto se obtiene una producción neta negativa (Cuadro 26).

La producción neta promedio de Punta Islotes es similar a la producción neta máxima encontrada en el Mar Rojo (-0.3 y -0.2 kg/m<sup>2</sup>/año respectivamente). En Sándalo la producción neta promedio es mucho menor que estos pero se encuentra entre el ámbito encontrado en Australia y en la Polinesia Francesa; la comparación es delicada porque en estos estudios toman en cuenta la tasa de bioacreción en sustratos muertos para estimar la producción neta ya que no resultó tan alta como en este estudio. Si tomamos en cuenta la bioacreción por organismos incrustantes, la producción neta de los arrecifes de este estudio resulta mucho más alta que lo encontrado en los otros estudios presentados en el Cuadro 26.

La tasa de bioerosión externa en arrecifes de Barbados puede ser de hasta 5.3 kg/m<sup>2</sup>/a (Scoffin *et al.* 1980), un poco menor a lo encontrado en Sándalo (hasta 8.2 kg/m<sup>2</sup>/a); la tasa de bioerosión interna es un poco mayor a lo encontrado en Platanillo, pero menor que lo encontrado en Golfo Dulce (ver discusión de Capítulo 4). Por otro lado, la producción bruta también es alta (9 kg m<sup>2</sup>/año), mayor que en los sitios del presente estudio, y por lo tanto, la producción neta en Barbados (3.6 kg/m<sup>2</sup>/año; Scoffin *et al.* 1980) también es mucho mayor. En St. Croix la producción neta es de 0.44 kg/m<sup>2</sup>/año (Hubbard *et al.* 1981), mayor a la de Platanillo, pero menor a la del Golfo. En estos estudios no se toma en cuenta la bioacreción en sustratos muertos, y la tasa de bioerosión no la estiman a partir de sustratos experimentales.

La tasa a la que un arrecife puede crecer realmente está determinada por el balance entre la productividad bruta o tasa de calcificación del arrecife y la erosión (Hassan 1997). Hay que tener en mente sin embargo, que los sedimentos producidos por bioerosión no necesariamente se pierden del sistema. Se ha estimado que un promedio de 50% de los sedimentos producidos se pueden retener dentro del arrecife (Hubbard *et al.* 1981; Eakin 1996). Si consideramos que la producción neta es todo el carbonato de calcio que se retiene permanentemente dentro del arrecife (*sensu* Chaves *et al.* 1972), y recalculamos el balance de carbonato sin tomar en cuenta la tasa de bioacreción, y considerando que sólo 50% de los sedimentos producidos por bioerosión se exportan fuera del arrecife, se obtiene una tasa de producción neta positiva para Platanillo (+2.8 kg/m<sup>2</sup>/año) y para Punta Islotes (+0.05 kg/m<sup>2</sup>/año), pero siempre negativa para Sándalo (-0.7 kg/m<sup>2</sup>/año). Disminuye el grado estimado de la destrucción desde este punto de vista pero sin embargo un aumento continuo de bioerosión *vs.* una disminución de la producción de carbonato encabeza la destrucción de la estructura principal (Hassan 1997).

De cualquier forma que se calcule, el balance de carbonato es delicado en los tres arrecifes. Es un equilibrio, sin embargo, la pequeña diferencia del cero es lo que decide el destino del arrecife (Hassan 1997). En estos arrecifes la producción neta es baja. Sándalo es un arrecife más erosivo que constructivo, y Punta Islotes es o está cercano a serlo. Por otro lado, Platanillo es un arrecife constructivo, pero en cualquier momento, si continúa el impacto por sedimentación o algún otro fenómeno (incluso global como el cambio en el nivel del mar), se rompe el delicado equilibrio y se convierte en una estructura erosiva en lugar de productiva, que puede desaparecer en pocos años. Según Buddemeier y Smith (1988) la tasa de aumento en el nivel del mar es de 15 mm/año, 5 veces mayor que la tasa promedio de acreción vertical de los arrecifes en ese año (3 mm/año).

El crecimiento del coral está gobernado por factores más “simples” o sencillos de distinguir que los factores que gobiernan la bioerosión. Muchos y complejos son los procesos que determinan la bioerosión, y las interacciones indirectas son más importantes (Hassan 1997). En este aspecto se refleja que las comunidades arrecifales están controladas tanto desde abajo (i.e. nutrientes) como desde arriba (i.e. herbívoros, coralívoros) de las intrincadas redes alimenticias.

La bioerosión moderada, como por ejemplo la que arranca inmediatamente después de que muere el coral parcialmente, es positiva ya que puede aumentar la complejidad topográfica de las colonias coralinas (Aronson *et al.* 1994); sin embargo, cuando se rompe el equilibrio y domina el coral muerto sobre el coral vivo y se disparan las poblaciones de bioerosionadores, estos más bien terminan destruyendo la complejidad topográfica del arrecife (Glynn 1997), y además inhiben el asentamiento de nuevos reclutas que requieren de sustrato duro (Hallock *et al.* 1993; Glynn 1997).

Si todo el coral, como principal productor permanente de carbonato, se muere, sigue habiendo un tiempo de producción de carbonato por acreción de organismos incrustantes, no se acaba el proceso constructivo inmediatamente; las tasas de bioacreción en sustratos muertos, son altas al principio y disminuyen rápidamente conforme se va llenando el espacio para que nuevos organismos se asienten, lo cual ocurre en cuestión de meses; por otro lado, la tasa de bioerosión puede ser que aumente gradualmente, hasta que los mismos perforadores terminan con la estructura arrecifal reduciéndola a sedimentos, y aunque la retención de sedimento mantenga un balance de carbonato positivo, la naturaleza de la comunidad arrecifal será totalmente diferente, se pierde la complejidad topográfica, de hábitats y de especies (Hutchings 1981; Highsmith *et al.* 1983; Preston y Doherty 1994).

#### **4.8. Vida media del arrecife de Punta Islotes**

Ante las tasas actuales de bioerosión y de crecimiento de *P. lobata* coral constructor, el arrecife de Islotes se está destruyendo a una tasa de 0.30 kg/m<sup>2</sup>/año, no hay producción neta, lo cual contrasta con las tasas de acumulación o producción neta de este arrecife durante los últimos 500 años de formación, las cuales se encontraban dentro de un ámbito de 2.66 a 24.49 kg/m<sup>2</sup>/año (Cortés 1991). Al ritmo actual este arrecife quedaría completamente destruido en 6400 años aproximadamente. Si la tasa de sedimentación sobre el arrecife se mantiene o aumenta y todo el coral que construye el arrecife se muere, lo cual puede ocurrir en menos de 10 años para el caso de arrecifes de las costas continentales expuestos a altos grados de sedimentación (Wilkinson 1992), a la tasa de bioerosión actual el arrecife

quedaría destruido en 2700 años, poco menos de la mitad de los 5500 años que duró en formarse (Cortés 1990 a; Cortés *et al.* 1993).

Según el análisis del área perforada en las secciones centrales de los núcleos por Cortés (1991) se estima una bioerosión interna de  $10\pm 10\%$  en promedio con un ámbito de 0 a 53%. Este porcentaje de bioerosión coincide aproximadamente con el área perforada promedio encontrada para este arrecife con base en los bloques experimentales ( $12\pm 14\%$ ,  $n=11$ ). El máximo porcentaje de bioerosión encontrado con base en los bloques es menor (30%) posiblemente limitado por el tiempo de exposición de los bloques. El máximo de bioerosión medido en los núcleos fue de 50%, ya que las secciones con más del 50% de bioerosión se desmoronan y no se preservan. Aunque los estimados de la cantidad de material removido de una colonia son de hasta 68.9% (Hein y Risk 1975) se confirma lo sugerido por Rützler (1975) que la tasa efectiva máxima de destrucción está limitada a un poco menos del 50% del sustrato disponible. Esto nos demuestra que el grado de bioerosión es un buen indicador del potencial de preservación de arrecifes antiguos.

Los resultados de este estudio aportan datos a favor de la hipótesis de que talvés por la alta tasa de bioerosión que afecta a los arrecifes del Pacífico oriental combinado con la baja tasa de crecimiento, la alta productividad, la termoclina superficial y los cambios de temperatura (e.g. El Niño y afloramientos) que caracterizan a esta zona, es que no se encuentran arrecifes fósiles fácilmente en esta región, y tan sólo se encuentran extensas plataformas carbonatadas; la bioerosión está afectando negativamente el potencial de fosilización de estos arrecifes (Bonem 1977; Highsmith 1980; Glynn 1988; Guzmán y Cortés 1993; Cortés 1997).

## 5. CONCLUSIONES

En los tres arrecifes de estudio la categoría de sustrato dominante es la de coral muerto, en segundo lugar en Platanillo es la de coral vivo, en Punta Islotes la de algas, especialmente no coralinas, y en Sándalo la de sedimento, especialmente barro. Platanillo presenta la mayor diversidad de corales y la mayor cobertura por coral vivo; Punta. Islotes presenta la mayor cobertura por algas no coralinas; y Sándalo la mayor cobertura por barro.

El sector este del arrecife de Sándalo murió casi completamente y quedó enterrado por capas de barro de hasta 1m removido por el huracán César del 27 de julio de 1996. En este arrecife hasta la cobertura por algas es baja por falta de luz.

La bioerosión es el principal factor de destrucción de la estructura de estos arrecifes y el crecimiento del coral dominante es el principal factor de producción de carbonato de calcio.

En Platanillo la bioerosión es baja y tanto la bioacreción como el crecimiento y la cobertura de coral vivo es alta. En Punta Islotes la bioerosión es un poco más alta, la bioacreción similar a la de Platanillo y la cobertura y crecimiento del coral son bajos. En Sándalo no sólo la bioerosión es mucho más alta, especialmente la externa, sino que tanto la bioacreción, como el crecimiento y la cobertura del coral son bajos.

Tomando en cuenta tanto la tasa de crecimiento de *P. lobata* como la tasa de bioacreción por parte de organismos incrustantes se encuentra una producción neta positiva en los tres arrecifes. Como la tasa de bioacreción parece disminuir sólo con base en la tasa de crecimiento del coral, y entonces la producción neta resulta positiva en Platanillo y negativa en Golfo Dulce. Esto indica que Platanillo es un arrecife constructivo y Punta Islotes y Sándalo son arrecifes erosivos en vías de extinción.

A la tasa de crecimiento actual de *P. lobata* en Punta Islotes, este arrecife se está destruyendo a una tasa de  $0.30 \text{ kg/m}^2/\text{año}$ , y tardaría 6400 años en destruirse. Si todo el coral se muere lo cual podría ocurrir en menos de 10 años al ritmo de sedimentación actual y se detiene la formación del arrecife, este tardaría 2700 años en convertirse en sedimentos, poco menos de la mitad de los 5500 años que duró en formarse.

De cualquier forma que se calcule tanto la cobertura de coral vivo, como la producción bruta, la bioerosión y la producción neta siguen directa o inversamente el gradiente de perturbación que se forma entre los tres sitios de estudio. De mayor a menor cobertura de coral vivo, producción bruta y producción neta, y de menor a mayor bioerosión, el gradiente se presenta en el siguiente orden: Platanillo-Punta Islotes-Sándalo.

---

# Capítulo 8

## Conclusiones generales

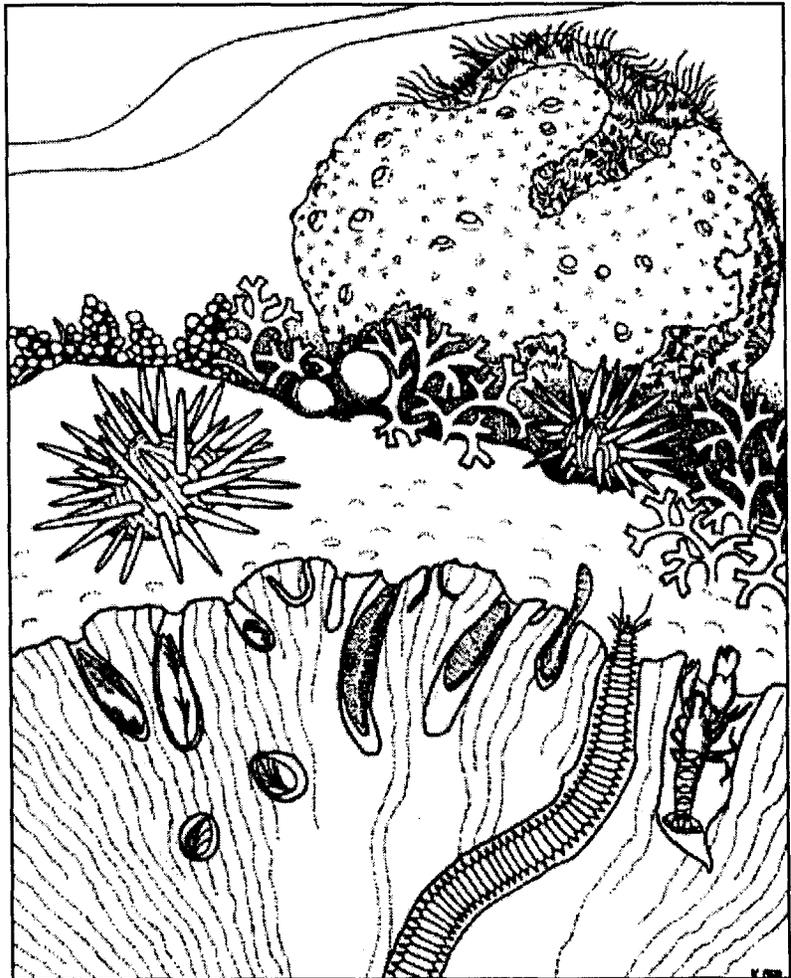


Diagrama que ilustra los procesos de bioerosión interna  
y externa en arrecifes coralinos.

---

## CAPÍTULO 8

### CONCLUSIONES GENERALES

#### 1. PATRÓN DE BIOEROSIÓN Y BIOACRECIÓN COMO BIOINDICADORES

Tradicionalmente se han considerado como indicadores de buena condición de un arrecife coralino la siguiente combinación de características (Highsmith 1980; Pearson 1981; Highsmith *et al.* 1983; Rogers 1983; Birkeland 1997):

- Ámbito tropical o subtropical normal de temperatura, de 16 a 31°C.
- Ámbito de salinidad típico de aguas marinas lejos de ríos, de 15 a 40 ‰.
- Baja concentración de materia orgánica (<150 mgC/m<sup>2</sup>/día), sedimentos (<5 mgC/cm<sup>2</sup>/día) y otros contaminantes.
- Alta diversidad de organismos habitantes o visitantes del arrecife.
- Alta cobertura de coral vivo (> del 50%).
- Baja cobertura de algas no coralinas.
- Alta tasa de crecimiento del coral.

En los tres arrecifes se encuentra un ámbito de temperatura y salinidad tropical normal, a pesar de que la temperatura se encuentra muy cerca de su límite superior. Sin embargo, con base en este estudio se observó el siguiente gradiente de menor a mayor salud entre los arrecifes coralinos: Sándalo < Punta Islotes < Platanillo. Este gradiente está relacionado principalmente con su mayor o menor cercanía a fuentes de sedimento. Varios autores coinciden en que el crecimiento de arrecifes continentales se han visto afectados por perturbaciones antropogénicas como la contaminación y la sedimentación (Wilkinson 1992; Guzmán y Cortés 1993).

En el arrecife de Sándalo es mayor la cercanía a la desembocadura de un río (río Tigre está apenas a 0.5-1 km) cuyos bordes están muy deforestados y por donde salen gran cantidad de sedimentos finos, por lo que en este arrecife la visibilidad dentro del agua es mucho menor (3.74 m). Además, durante el período de estudio este arrecife

fue muy afectado por el sedimento limoso transportados durante el huracán César del 26 de julio de 1996. Cortés (1990 a) encuentra una cobertura promedio de coral vivo de 29.1%, en 1996 había bajado a 15.1% y en 1998 a 5.0% (0% en aguas someras).

El arrecife Punta Islotes también se encuentra cerca de un río cuyos bordes están muy deforestados y cuya pluma de sedimento es grande, pero este está más lejos del arrecife (5-6 km). En este arrecife la visibilidad es intermedia (6.25 m) y la cobertura de coral vivo promedio es baja pero se ha recuperado, ya que en 1992, Cortés (1990 a y b) encuentra un promedio de 1.7 % y en 1997 se encontró un promedio de 10.1%.

En Platanillo la entrada de sedimentos alóctonos es mínima por estar en una Isla relativamente bien protegida por la categoría de Parque Nacional, y a 15 km de la costa continental. En este arrecife la visibilidad es mayor (11 m) y la cobertura de coral vivo es más alta que los otros arrecifes en estudio, aunque disminuyó significativamente (51.2%) después de El Niño 1982-83 (Guzmán *et al.* 1987).

La cobertura por coral vivo, la diversidad de peces, la tasa de crecimiento del coral, y la producción bruta son mayores en Platanillo que en los arrecifes Punta Islotes y Sándalo. Mientras que la bioerosión promedio en coral muerto y el ámbito de bioerosión en coral vivo, y la cobertura por algas en el caso de Punta Islotes y por sedimento en el caso de Sándalo, es mayor en Golfo Dulce, principalmente en Sándalo.

Si se obtiene un gradiente entre los sitios con base en datos sobre el patrón de bioerosión tanto en coral vivo como en coral muerto y bioacreción, que coincida con el gradiente de salud según los indicadores tradicionales (Yap 1986), se puede asumir que los datos sobre bioerosión y bioacreción se pueden utilizar como nuevos indicadores. Esto fue lo que se obtuvo con este estudio, ya que la mayoría de las variables estimadas forman el mismo gradiente.

La tasa de bioacreción por organismos incrustantes son bastante altas, pero se considera que eso es sólo temporal, y se ha comprobado que la bioerosión aumenta o se mantiene con el tiempo de exposición. El ejemplo más significativo es que la producción neta sin tomar en cuenta la bioacreción, forma el mismo gradiente, es baja pero mayor y positiva en Platanillo (+2.8 kg/m<sup>2</sup>/año), menor y negativa en Punta Islotes (-0.3 kg/m<sup>2</sup>/año), y sobretodo en Sándalo (-2.0 kg/m<sup>2</sup>/año).

Además, la abundancia relativa de los bivalvos y sipuncúlidos siguen el gradiente de menor a mayor disturbio Platanillo- Punta Islotes- Sándalo, la abundancia de bivalvos aumenta y la de los sipuncúlidos disminuye, desde Platanillo hacia Sándalo. Los bivalvos son los perforadores dominantes en los arrecifes del Golfo Dulce que son los más perturbados por nutrientes y sedimentos; y los sipuncúlidos lo son en Platanillo, sitio menos disturbado por agentes externos y con más oleaje y corrientes. Sin embargo, los bivalvos, aún en Platanillo son los que ocupan mayor volumen, siendo los mayores responsables de la bioerosión interna.

Por otro lado, la diversidad y en colonias muertas a nivel de familias de macroperforadores no coloniales es mayor en Punta Islotes, sitio con la categoría de disturbio intermedio. En colonias vivas o con menor mortalidad la diversidad y la densidad de macroperforadores aumentan conforme aumenta el disturbio entre los sitios. La densidad total y en colonias muertas, aumenta conforme disminuye el disturbio entre los sitios. Tanto la diversidad como la densidad total de los macroperforadores aumenta conforme aumenta la mortalidad de las colonias coralinas; la densidad de sipuncúlidos y de poliquetos aumenta y la de bivalvos y crustáceos disminuye cuando aumenta la mortalidad.

Finalmente, la cobertura relativa por parte de organismos epilíticos en sustratos muertos se puede tomar como indicador de perturbación. En Platanillo los mayores responsables de la bioacreción son las algas calcáreas costrosas y ramificadas, mientras que en Golfo Dulce son los serpúlidos y los bivalvos. La cobertura de los sustratos experimentales por algas tapete, bivalvos gastrópodos, y esponjas sigue directamente el gradiente de perturbación que se forma entre los tres sitios de estudio: Sándalo>Punta Islotes>Platanillo. Mientras que la cobertura por algas calcáreas costrosas siguen el gradiente inverso.

Por lo tanto, se deben tomar en cuenta las siguientes características junto con las anteriores como indicadores de buena salud de un arrecife coralino:

- Alta cobertura y tasa de bioacreción por parte de algas calcáreas.
- Baja tasa de bioacreción por parte de organismos filtradores como moluscos y serpúlidos.

- Baja cobertura por parte de esponjas.
- Baja diversidad y densidad de macroperforadores (especialmente bivalvos) en coral vivo.
- Alta diversidad y densidad de macroperforadores en coral muerto.
- Baja tasa de bioerosión tanto en coral vivo como muerto.
- Tasa de construcción mayor a la tasa de destrucción.

Se cree que los resultados tan contradictorios presentados en los diferentes estudios reflejan la variedad de factores que controlan la bioerosión. La interacción entre estos parámetros encabeza procesos complejos y singulares a una escala local (Hassan 1997). Sin embargo, hay consenso en que la densidad y variedad de perforadores y la extensión de la perforación en colonias de coral es mayor en colonias viejas (MacGeachy y Stearn 1976).

Al tomar muestras en el campo no se sabe cuanto tiempo tienen de muertas las colonias coralinas y por lo tanto no se sabe que tan vieja es la comunidad. Esta puede ser una de las razones principales de la gran variabilidad que se encuentra en cuanto a diversidad y densidad entre diferentes autores. Por esta razón es importante seguir determinando las tasas de bioerosión en coral recién muerto y con diferentes tiempos de exposición experimentando con sustratos experimentales a largo plazo. Tal vez se pueda llegar a estimar el tiempo de muerte de una colonia coralina y la edad de la comunidad determinando su composición y las tasas de bioerosión en ese momento (Hutchings y Weate 1977).

En términos de los perforadores la muerte del coral puede resultar beneficiosa en primer instancia porque se está liberando espacio, por lo que la densidad y diversidad de perforadores puede aumentar, y en esto coinciden todos los autores que han tratado el tema de la bioerosión. Sin embargo, esta situación es temporal, las comunidades de litobiontes tienen una existencia finita, puesto que por un lado el coral deja de construir nuevo sustrato, y por otro lado los bioerosionadores llenan y pueden terminar en poco tiempo con el sustrato necesario para ellos mismos (Hutchings y Weate 1977; Hutchings 1981). Además, cuando el problema que ataca el arrecife es la sedimentación ( $>5 \text{ mg/cm}^2/\text{día}$ , según Rogers 1983) se esperaría que

grandes cantidades de sedimento sofoquen tanto al coral como al resto de organismos que lo habitan. Esto correspondería con la hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978), el cual sugiere que hay un punto intermedio en la intensidad de los disturbios en los que la diversidad de las comunidades aumenta porque coexisten las comunidades que estaban antes del disturbio, con las que se adaptan al disturbio y empiezan a reemplazarlas. El problema es poder medir ese punto intermedio en el que el disturbio no es devastador. Punta Islotes parece cumplir con este requisito ya que la diversidad total y en colonias muertas a nivel de familias de macroperforadores no coloniales es mayor.

El monitoreo a largo plazo de los arrecifes coralinos es necesario, sin embargo, no debe limitarse a la evaluación de la cobertura del sustrato, al conteo de organismos, y a la medición de parámetros físico-químicos, sino que también incluya ensayos para determinar la tasa de procesos que cambian la estructura de la comunidad como por ejemplo el crecimiento del coral, el reclutamiento, la bioerosión en coral vivo y muerto y el pastoreo; además, los resultados de estos estudios deben ser utilizados como fuentes de predicción y teorización (Jackson 1995).

## **2. Impacto humano sobre el balance de estructuras carbonatadas.**

El arrecife de Platanillo es un arrecife relativamente floreciente donde el impacto humano no ha ejercido mucho efecto, aunque no se escapa de muchos de los cambios que están sucediendo a nivel global. En cambio los arrecifes del Golfo Dulce están notablemente afectados por bajas salinidades y alta sedimentación de barros probablemente acompañados de una alta concentración de fertilizantes por la deforestación y el mal uso de la tierra; además de que puede haber problemas de sobrepesca. Todos los indicadores utilizados para identificar el estado de salud arrecifal así lo reflejan; son arrecifes con poca cobertura por coral vivo, nula en el caso de Sándalo, la superficie arrecifal está cubierta por una capa de barro, muy gruesa en el caso de Sándalo, y extensas capas de algas en el caso de Punta Islotes; la cobertura por algas coralinas es baja; la diversidad de peces y la tasa de crecimiento del coral es baja en ambos arrecifes; alta diversidad y densidad de perforadores, es-

pecialmente de bivalvos, en colonias con menos del 50% de mortalidad, y altas densidades de perforadores (especialmente sipuncúlidos) en colonias muertas; la bioerosión es muy alta principalmente en Sándalo, y la producción neta es muy baja y hasta negativa si no se toma en cuenta la bioacreción por organismos incrustantes.

Sin embargo, aún se necesitan estudios dirigidos más que todo a cuantificar la productividad y los nutrientes en forma orgánica e inorgánica alrededor de los arrecifes del Golfo y principalmente acciones dirigidas al manejo de esta cuenca y a la regulación del uso de la tierra bajo el marco de un Plan Regulador Marino-Costero, para darle una oportunidad por lo menos a los arrecifes de Punta Islotes, cuyo potencial de recuperación todavía está relativamente vigente, no así los de Sándalo. Se ha demostrado que pocos aumentos de nutrientes pueden convertir una comunidad coralina productiva a una erosiva (Hallock y Schlager 1986; Hallock 1988), aún en arrecifes que se ven saludables por ser el balance tan delicado. Aunque no sepamos como eran los arrecifes antes de que los científicos empezaran a estudiarlos, esto no nos quita la responsabilidad de confrontar los problemas actuales (Hassan 1997).

Platanillo ya está protegido por la categoría de Reserva Biológica, que protege hasta 3 km mar afuera, sin embargo podría no salvarse del lavado de los sedimentos costeros si continúa al ritmo actual. Además, en esta isla deben seguirse regulaciones estrictas en cuanto a la visitación, que consistan más que todo en la educación de los buceadores que visitan el arrecife para evitar la destrucción o extracción del recurso. El potencial económico de estos arrecifes es invaluable ya que relativamente pocos kilómetros de la costa costarricense están cubiertos por arrecifes. Por esto vale la pena un esfuerzo intenso por protegerlos. La contaminación del aire y del agua en una región afecta fuertemente los arrecifes situados corriente abajo por lo que el problema debe ser solucionado por leyes nacionales e internacionales. Los problemas ambientales no respetan las fronteras nacionales, y los resultados de este estudio enfatizan la necesidad de unir esfuerzos y programas de conservación regionales.

### 3. Potencial de resistencia y recuperación de los arrecifes estudiados.

Si la intensidad de la bioerosión en arrecifes, especialmente por parte de bivalvos filtradores, es proporcional a la productividad o concentración de nutrientes, que a la vez es proporcional a la mortalidad del coral, entonces es lógico que debe haber un gradiente en cuanto a la tasa de recuperación de arrecifes disturbados, a través de gradientes de productividad (Highsmith 1980). Según Highsmith (1980), en su estudio a partir de varias colecciones de diferentes museos, la proporción de corales que contienen perforaciones por bivalvos y el número de bivalvos perforadores por colonia coralina categoriza a las diferentes provincias arrecifales en el siguiente gradiente: Pacífico oriental > Atlántico occidental > Índico > Pacífico occidental. Este gradiente corresponde exactamente con el gradiente formado por diferencias en productividad entre estas regiones. El efecto de la productividad sobre los arrecifes es significativa especialmente cuando la productividad sobrepasa los 150-200 mgC/m<sup>2</sup>/día (Highsmith 1980).

En este caso, la degradación en arrecifes podría tener consecuencias a largo plazo en aguas de alta productividad (Glynn 1988), ya que altos valores de productividad no sólo aumentan la densidad de organismos bioerosionadores que debilitan la estructura, sino también de organismos que compiten con el coral por comida y espacio, como algas y esponjas (Highsmith 1980). La bioerosión rápida de arrecifes disturbados en regiones eutroficadas (Highsmith 1980) o afectadas por el calentamiento de las aguas de El Niño (Macintyre *et al.* 1992) puede ser la razón por la cual el desarrollo de arrecifes es pobre y el registro fósil escaso en caracteres arrecifales (Hallock y Schlager 1986; Colgan 1990). Este parece ser el caso de los arrecifes del Pacífico oriental, donde no sólo las condiciones de crecimiento son muy limitadas por bajas temperaturas, bajas salinidades y alta concentración de nutrientes, sino que al parecer los corales dominantes no se están reproduciendo sexualmente (se han encontrado gónadas pero no larvas; Glynn *et al.* 1994), y la bioerosión parece ser mayor que en otras provincias arrecifales (Highsmith 1980; Glynn y Wellington 1983; Glynn 1988; Colgan 1990; Macintyre *et al.* 1992; Cortés 1997).

Punta Islotes es uno de estos arrecifes en proceso de destrucción ya que la tasa actual de bioerosión es mayor que la de crecimiento del principal coral constructor. Esto contrasta con las tasas de acumulación o producción neta de este arrecife durante el tiempo en que estaba formándose (Cortés 1991). Al ritmo actual este arrecife quedaría completamente destruido en 6400 años aproximadamente. Si la tasa de sedimentación sobre el arrecife se mantiene o aumenta y todo el coral que construye el arrecife se muere, a la tasa de bioerosión actual el arrecife quedaría destruido en 2700 años, poco menos de la mitad de los 5500 años que duró en formarse (Cortés 1990 a; Cortés *et al.* 1993).

Con base en el análisis de los núcleos datados por Cortés (1991) para la reconstrucción de la historia de crecimiento Holocénico de este arrecife se estimó una bioerosión interna promedio de  $10\pm 10\%$ , que coincide aproximadamente con el área perforada promedio encontrada para este arrecife con base en los bloques experimentales ( $12\pm 14\%$ ,  $n=11$ ). El máximo de bioerosión medido en los núcleos fue de 50%, ya que las secciones con más del 50% se desmoronan, y no se preservan. Esto nos demuestra que el grado de bioerosión es un buen indicador del potencial de preservación de arrecifes antiguos.

Por otro lado, se ha estimado que el ámbito de tiempo de recuperación de los arrecifes del Pacífico oriental que fueron afectados por El Niño (1982-83) es de 100 a 200 años y sólo en áreas donde las condiciones ambientales todavía lo permiten como es el caso de la Isla del Caño e Isla del Coco (Costa Rica) y Golfo de Chiriquí (Panamá) (Glynn 1985, Cortés 1997). Esto se confirma con los resultados de este estudio que demuestran que el arrecife Platanillo en Isla del Caño tiene una producción neta positiva, por lo que sigue siendo un arrecife constructivo. La producción neta puede ser aún mayor en otros arrecifes de la Isla con mejor formación arrecifal. Sin embargo, en cualquier momento, si continúa o aumenta el impacto por sedimentación o algún otro fenómeno, incluso global, se puede romper el delicado equilibrio y este y todos los arrecifes del mundo se pueden convertir en estructuras erosivas que pueden desaparecer en pocos años. Por ejemplo, la capacidad de los arrecifes de sobrevivir al aumento en el nivel del mar que se presagia, depende de que la tasa de producción neta de carbonato de los mismos sea positiva (Heiss 1995).

Según la clasificación de Wilkinson (1992) se considera que el arrecife de Sándalo se encuentra dentro del 10% de arrecifes ya degradados sin posibilidad de recuperación; el arrecife Punta Islotes está dentro del 30% de arrecifes en estado crítico, y puede morir en menos de 10 años a no ser que los niveles actuales de estrés antropogénico se minimizen; el arrecife Platanillo, se encuentra dentro del 30% de arrecifes amenazados, ya que por un lado está en un mejor grado de conservación por estar en una isla protegida que es Reserva Biológica, y relativamente alejada de la influencia directa de la costa continental (a 15 km), pero no se escaparía del colapso si las poblaciones humanas y el estrés asociado siguen con las tasas actuales de aumento.

Costa Rica como su nombre lo indica consiste en una angosta franja de tierra rodeada por dos grandes y ricos océanos. El territorio marino es de 500 000 km<sup>2</sup>, 10 veces mayor que el terrestre que es de 51 000 km<sup>2</sup> (Herrera y van Dam 1997); las poblaciones costeras van en constante aumento y cada vez más dirigen su mirada hacia la explotación de los recursos marino-costeros. En un país como este, en vías de desarrollo, se debe poner énfasis en la explotación sostenible de estos recursos. Por otro lado el problema de la sedimentación por mal uso de la tierra debería declararse emergencia nacional y deben dirigirse la mayor parte de los esfuerzos gubernamentales y no gubernamentales en el mejoramiento del uso de la tierra, el manejo de las cuencas y la calidad del agua.

## TESTIMONIO POST-PARTO

*Finalmente después de tratar de convencerlos de que los arrecifes crecen y son destruidos, quiero decir que a final de cuentas estos dos o seis años de embarazo han sido en realidad dedicados a la identificación de una nueva especie bautizada Viajem embarazosos, demostrándome a mi misma cuán embarrialada puede una quedar dentro de este evidente barrial, dentro de esta arcilla submarina que nos dio origen y dentro de la cual moriremos en vida todos enterrados o viviremos en muerte todos desenterrados.*

---

## REFERENCIAS

- Abbot, R.T. 1974. American seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Van Nostrand Reinhold Company. 663 pp.
- Acker, K.L. & M.J. Risk. 1985. Substrate destruction and sediment production by the boring sponge *Cliona caribbaea* on Grand Cayman Island. J. Sediment. Petrol. 55: 705-711.
- Adey, W.H. & R.B. Burke. 1977. Holocene bioherms of the Lesser Antilles. Geologic control of development: 67-68. In S. H. Frost, M.P. Weiss, and T.B. Saunders (eds.). Reefs and related carbonates - ecology and sedimentology. Amer. Assoc. Petr. Geol. Studies in Geology 4.
- Aguilar, T. 1984. Presencia de esponjas (Porifera) en el Oligoceno de Costa Rica (Valle Central). Rev. Geol. Amer. Central, 1: 19-28.
- Aguilar, T. 1997. Parches arrecifales de Jesús María (Oligoceno-Mioceno inferior): una de las primeras comunidades del actual Caribe de Costa Rica. Tesis de maestría en Biología. Universidad de Costa Rica, San José. 70 p.
- Allen, P.H. 1956. The rain forest of Golfo Dulce. Univ. of Florida Press, Gainesville. 390 p.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific. University of Hawaii Press. 332 p.
- Aronson, R.B., P.J. Edmunds, W.F. Precht, D.W. Swanson & D. R. Levitan. 1994. Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: simple, quick, inexpensive techniques. Atoll Res. Bull. 421: 1-19.
- Bak, R.P.M. 1976. The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. Neth. J. Sea Res. 10: 285-337.
- Balakrishnan N., N. & M. Saraswathy. 1971. The biology of wood-boring teredinid molluscs. Adv. Mar. Biol., 9: 335-509.
- Bannerot, S.P. & J.A. Bohnsack. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA Technical Report NMFS 41: 1-15.
- Barnes, R.D. 1989. Zoología de los invertebrados. Interamericana, quinta edición. 957 p.
- Bayer, F. 1974. Prostaglandins from *Plexaura homomalla*: ecology, utilization and conservation of major medical marine resources, a symposium. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 165 pp.
- Bernard, F. R. 1983. Catalogue of the living Bivalvia of the eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 61 pp.
- Berrangé, J.P. 1987. Gas seeps on the margins of the Golfo Dulce pull-apart basin, southern Costa Rica. Rev. Geol. Amér. Central, 6: 103-111.
- Berrangé, J.P. & R.S. Thorpe. 1988. The geology, geochemistry and emplacement of the Cretaceous-Tertiary ophiotic Nicoya complex of the Osa Peninsula, southern Costa Rica. Tectonophysics, 47: 193-220.

- 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 Internat. Coral Reef Symp., Miami 1. Biology: 15-21
- Birkeland, C. 1997. Introduction : 1-12. *In* Birkeland, C. (ed.). Life and death of coral reefs. Chapman and Hall, New York.
- Blake, J.M. 1995 a. Family Cirratulidae Ryckholdt, 1851. Including a revision of the genera and species from the eastern north Pacific. Chap. 8 *In* Blake, J.A., B. Hilbig and P.H. Scott (eds.). Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol. 6 - the Annelida part 3. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California.
- Blake, J.M. 1995 b. Family Spionidae Grube, 1850. Including a review of the genera and species from California and a revision of the genus *Polydora* Bosc, 1802. Chap. 4 *In* Blake, J.A., B. Hilbig and P.H. Scott (eds.). Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol. 6 - the Annelida part 3. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California.
- Bonem, R.M. 1977. Comparison of cavities and cryptic biota in modern reefs with those developed in lower Pennsylvanian (Morrowan) bioherms. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, 1: 75-80.
- Brenes, C.L. & S. León. 1988. Algunos aspectos físico-químicos del Golfo Dulce. Ing. Cienc. Quím. 12: 12-16.
- Brickner, I., E. Kramarsky-Winter, O. Mokady & Y. Loya. 1993. Speciation in the coral-boring bivalve *Lithophaga purpurea*: evidence from ecological, biochemical and SEM analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 101: 139-145.
- Brock, R. E. & J. H. Brock. 1977. A method for quantitatively assessing the infaunal community in coral rock. Limnol. Oceanogr., 22: 948-951.
- Brock, R.E. & S.D. Smith. 1983. Response of coral reef cryptofaunal communities to food and space. Coral Reefs, 1: 179-183.
- Bromley, R.G. 1978. Bioerosion of Bermudan reefs. Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol., 23: 169-197.
- Bruggemann, J.H. 1994. Parrotfish grazing on coral reefs: A trophic novelty. PhD theses, Rijksuniversiteit, Groningen. 215 p.
- Budd, A.F. 1989. Biogeography of Neogene Caribbean reef corals and its implications for the ancestry of eastern Pacific reef corals. Mem. Ass. Australas. Palaeontols. 8: 219-230.
- Buddemeier, R.W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic corals calcification. Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Brisbane 2
- Buddemeier, R.W. & R.A. Kinzie. 1976. Coral growth. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 14: 183-225.
- Buddemeier, R.W. & D. Hopley. 1988. Turn-ons and turn-offs: Causes and mechanisms of the initiation and termination of coral reef growth. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. Townsville, 1: 253-261.

- Buddemeier, R.W. & S.V. Smith. 1988. Coral reef growth in an era of rapidly rising sea level: predictions and suggestions for long-term research. *Coral Reefs*, 7: 51-56.
- Buddemeier, R.W., J.E. Maragos & D.W. Knutson. 1974. Radiographic studies of reef corals exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ann. Rev.* 14: 179-200.
- Buss, L.W. & J.B.C. Jackson. 1979. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. *The Amer. Nat.*, 113: 223-234.
- Cantera, J. R., & R. Contreras. 1988. Bivalvos perforadores de esqueletos de corales escleractinarios en la Isla de Gorgona, Pacifico Colombiano. *Rev. Biol. Trop.*, 36:151-158.
- Carpenter, R.C. 1997. Invertebrate predators and grazers: 198-229. *In* Birkeland C. (ed.) *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman and Hall, New York.
- Chamorro, S.V. 1989. Zona sur, último abandono de la Compañía Bananera de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 283 p.
- Chave, K.E., S.U. Smith, R.J. Roy. 1972. Carbonate production on coral reefs. *Mar. Geol.* 12: 123-140.
- Chazottes, V., T. Le-Campion-Alsumard, M. Peyrot-Clausade. 1995. Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 113: 189-198.
- Choi, D.R. 1982. Coelobites (reef cavity dwellers) as indicators of environmental effects caused by offshore drilling. *Bull. Mar. Sci.* 32: 880-889.
- Choi, D.R. & R.N. Ginsburg. 1983. Distribution of coelobite (cavity-dwellers) in coral rubble across the Florida reef tract. *Coral Reefs*, 2: 165-172.
- 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. Am. Bull.* 104: 814-828.
- Coffroth, M.A. 1990. Mucous sheet formation on poritid corals: an evaluation of coral mucus as a nutrient source on reefs. *Mar. Biol.* 105: 39-49.
- Coffroth, M.A. 1991. Cyclical mucous sheet formation on poritid corals in the San Blas Islands, Panama. *Mar. Biol.* 109: 35-40.
- Colgan, M.W. 1987. Coral reef recovery on Guam (Micronesia) after a catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Ecology*, 68: 1592-1605.
- Colgan, M.W. 1990. El Niño and the history of eastern Pacific reef building: 183-233. *In* Glynn, P.W. (ed.). *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*-Elsevier, Amsterdam.
- Connell, J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *A. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

- Córdoba, R. & J.A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen, and nutrient profiles at a 200 m deep station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 233-236.
- Cortés, J. 1985. Preliminary observations of *Alpheus simus* Guerin-Meneville, 1856 (Crustacea: Alphaeidae): a little-known Caribbean bioeroder. *Proc. of the 5th Int. Coral Reef Cong, Tahiti*, 5: 351-353.
- Cortés N., J. 1986. Biogeografía de corales hermatípicos: el istmo Centro Americano. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 13: 297-304.
- Cortés, J. 1990a. Coral reef decline in Golfo Dulce, Costa Rica, eastern Pacific: anthropogenic and natural disturbances. Ph. D. dissetation. University of Miami. Florida. 147 p.
- Cortés, J. 1990b. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.*, 344. 37 p.
- Cortés, J. 1991. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos geológicos. *Rev. Geol. Amér. Central*, 13: 15-24.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.*, 40: 19-26.
- Cortés, J. 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16: 539-546.
- Cortés, J. & M. M. Murillo 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33: 197-202.
- Cortés, J. & M.J. Risk. 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.*, 36: 339-356.
- Cortés, J., I.G. Macintyre & P.W. Glynn. 1993. Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reefs*, 13: 65-73.
- Cutler, E. B. 1994. *The Sipuncula: Their systematics, biology and evolution.* Cornell University Press, Ithaca, New York. 453 p.
- Cutler, N. J., E. B. Cutler & J. A. Vargas. 1992. Peanut worms (Phylum Sipuncula) from Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 40:153-158.
- D'Elia, C.F. & W.J. Wiebe. 1990. Biogeochemical nutrient cycles in coral-reef ecosystems:49-74: *In* Dubinsky, Z. (ed.), *Ecosystems of the world, Coral Reefs.* Elsevier. Amsterdam.
- Dana, T. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.* 33: 355-374.
- Davies, P.J. & P. A. Hutchings. 1983. Initial colonization, erosion and accretion on coral substrate. *Coral Reefs*: 2: 27-35.
- Dean W.E., M. Leinen . & D.A.V. Stow. 1985. Classification of deep-sea, fine grained sediments. *J. Sedim. Petrol.*, 55: 250-256.
- DiSalvo, L.H. 1969. Isolation of bacteria from the corallum of *Porites lobata* (Vaughn) and its possible significance. *Amer. Zool.* 9: 735-740.

- Dodge, R.E., R.C. Aller & J. Thomson. 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature*, 247: 574-577.
- Donn, T.F. & M.R. Boardman. 1988. Bioerosion of rocky carbonate coastlines on Andros Island, Bahamas. *J. Coastal Res.* 4: 381-394.
- Eakin, C.M. 1992. Post-El Niño Panamanian reefs: less accretion, more erosion and damselfish protection. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam*, 1: 387-396.
- Eakin, C.M. 1996. Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15: 1-11.
- Fang, L. & P. Shen. 1988. A living mechanical file: the burrowing mechanism of the coral-boring bivalve *Lithopaga nigra*. *Mar. Biol.* 97: 349-354.
- Fauchald, K. 1977. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow water records. *Smithsonian Contributions to Zoology*, no. 221. 81 pp.
- Fauchald, K. & P.A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaeta feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 193-284.
- Fisher, R. 1978. Pared pseudoaglutinada en una perforación de *Lithophaga (rupiphaga) hastasia* Olsson (Bivalvia). *Brenesia*. 14-15: 259-266.
- Fischer, R. 1981b. Bioerosion of basalt of the Pacific coast of Costa Rica. *Senckenberg. M.*, 13: 1-41.
- Fischer, R. 1981a. La bioerosión de la costa Pacifica de Costa Rica. *Anais II Congreso Latinoamericano Paleontología, Porto Alegre*. pp: 907-918.
- Fischer, R. & W. Meyer. 1985. Observations on rock boring by *Alpheus saxidomus* (Crustacea: Alpheidae). *Mar. Biol.*, 89: 213-219.
- Fongerosse, M. 1968. Natural resistance of tropical timbers to attack by marine wood-destroying organisms: 347-358 pp. *In* Jones, E.B.G. & Eltringham, S.K (eds.) *Marine borers, fungi and fouling organisms of wood*. Proc. of the OECD Workshop, Paris, 27th March-3rd April.
- Fonseca E., A.C. & J. Cortés. 1998. Coral borers of the eastern Pacific: *Aspidosiphon (A.) elegans* (Sipuncula: Aspidosiphonidae) and *Pomatogebia rugosa* (Crustacea: Upogebiidae). *Pac. Sci.*, 52: 170-175.
- Frydl, P. & G.W. Stearn. 1978. Rate of bioerosion by parrotfish in Barbados reef environments. *J. Sediment. Petrol.* 48: 1149-1157.
- Fürsich, F.T., T.J. Palmer, K.L. Goodyear. 1994. Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the upper Jurassic of southern England. *Palaeontol.*, 37: 131-171.
- Gathof, J.M. 1984. Family Eunicidae Savigny, 1818. Chap. 40 *In* Uebelacker, J.M. & P.G. Jones (eds.). 1984. *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Barry A. Vittor & Associates, Inc., Mobile, Alabama.

- Gektidis, M. & S. Golubic. 1996. A new endolithic cyanophyte/cyanobacterium: *Hyella vacans* sp. Nov. from Lee Stocking Island, Bahamas. NOVA HEDWIGIA, Beiheft, 112: 93-100.
- Glynn, P.W. 1970. On the ecology of the Caribbean chitons *Acanthopleura granulata* Gmelin and *Chiton tuberculatus* Linné: density, mortality, feeding, reproduction and growth. Smitson. Contr. Zool., 66: 1-21.
- Glynn, P.W. 1974. Rolling stones among the Scleractinia: mobile corallitha in the Gulf of Panamá. Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. 2:183-197.
- Glynn, P.W. 1983. Crustacean symbionts and the defense of corals: coevolution on the reef? 111-178. In Nitecki, M.H. (ed.) Coevolution. University of Chicago Press. Chicago.
- Glynn, P.W. 1985. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 295-300.
- 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. 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance: 68-95. In Birkeland Ch. (ed.). Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York.
- Glynn P.W. & G.M. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galápagos Islands (with an annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos by J.W. Wells). University of California Press, Berkeley, 330 p.
- Glynn P.W. & 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., R.H. Stewart & J.E. McCosker. 1972. Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution and predators. Geol. Rundschau 61: 483-519.
- Glynn, P.W., J. Cortés, H.M. Guzmán & R.H. Richmond. 1988. El Niño (1982-83) associated mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. Proc. of the 6th Int. Coral Reef Symp. Australia, 3: 237-243.
- 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. Feingold. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galápagos Islands (Ecuador) - II. Poritidae. Mar. Biol., 118: 191-208.
- Glynn, P.W., Colley, C.M., N.J. Gassman, K. Black, J. Cortés & J.L. Maté. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galápagos Islands (Ecuador) - Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*). Mar. Biol., 125: 579-601.
- Golubic, S., R.D. Perkins, and K.J. Lukas. 1975. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates: 229-259. In R.W. Frey (ed.). The study of trace fossils. Springer-Verlag, New York.
- González, C. 1992. Impacto ambiental de la explotación de oro artesanal, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Universidad de Costa Rica. 176 p.
- Grigg, R.W. 1981. Coral reef development at high latitude in Hawaii. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 1: 687-693.

- Grigg, R.W. 1982. Darwin's Point: a threshold for atoll formation? *Coral Reefs*, 1: 29-34.
- Grigg, R.W. & R. Hey. 1992. Paleooceanography of the tropical eastern Pacific ocean. *Science*, 255: 172-178.
- Guillaume, M. 1990. Growth and calcium carbonate production of massive *Porites*. *Proc. Int. Soc. Reef Stud.* Pp: 91-98.
- Guzmán, H.M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica, San José. 159 p.
- Guzmán, H.M. 1988. 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. & J. Cortés. 1989 a. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *Mar. Ecol.*, 10: 23-41.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1989 b. 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. Cortés. 1993. Los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Ecuatorial: Revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 535-557.
- 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., J. Cortés, R. H. Richmond & P.W. Glynn. 1987. Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/833 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 35: 325-332.
- Hallock, P. 1988. The role of nutrient availability in bioerosion: consequences to carbonate buildups. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 63: 275-291.
- Hallock, P. & W. Jchlager. 1986. Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaios* 1: 389-398.
- Hallock, P., F.E. Müller-Karger & S.C. Halas. 1993. Coral Reef decline *National Geographic Research & Exploration*. 9: 358-378.
- Harrigan, J. 1972. Behavior of the planula larva of the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* (L.) *Amer. Zool.* 12: 723-752.
- Hassan M. 1997. Modification of carbonate substrata by bioerosion and bioaccretion on coral reefs of the Red Sea. *Shaker Verlag, Kiel.* 126 p.
- Hatcher, B.G., R.E. Johannes & A.I. Robertson. 1989. Review of research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 27: 337-414.

- Hay, M.E. 1981. Spatial patterns of grazing intensity on a caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. *Aquatic Botany*, II: 97-109.
- Hebbeln, D., D. Beese & J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44: 1-10.
- Heck, K.L. & E.D. McCoy. 1978. Long distance dispersal and the reef building corals on the eastern Pacific. *Mar. Biol.*, 48: 349-356.
- Hein, F.J. & M.J. Risk. 1975. Bioerosion of coral heads: inner patch reefs, Florida reef tract. *Bull. Mar. Sci.*, 25: 133-138.
- Heiss, G.A. 1995. Carbonate production by scleractinian corals at Aqaba, Gulf of Aqaba, Red Sea. *Facies*, 33: 19-34.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica *In*. Gómez, D.C. (ed.) *Vegetación y Clima de Costa Rica* Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica, 2: 118 p.
- Herrera, A.F. & A.A. van Dam. 1997. Marine resources in Costa Rica. *NAGA, The ICLARM Quaterly*. 20: 7-12.
- Highsmith, R.C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37: 105-125.
- Highsmith, R.C. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46: 177-196.
- Highsmith, R.C. 1981a. Coral bioerosion: damage relative to skeletal density. *Amer. Nat.*, 117: 193-198
- Highsmith, R.C. 1981b. Coral bioerosion at Enewetak: agents and dynamics. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 66: 335-375.
- Highsmith, R.C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 207-226.
- Highsmith, R.C., R.L. Lueptow & S.C. Schonberg. 1983. Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. *Mar. Ecol. Prog. Sci.*, 13: 261-271.
- Hilbig, B. 1995. Family Eunicidae Savigny, 1818. Chap. 10 *In* Blake, J.A., B. Hilbig and P.H. Scott (eds.). *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol. 5 - the Annelida part 2.* Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California.
- Hoeksema, B.W. & M.B. Best. 1991. New observations on scleractinian corals from Indonesia: 2. Sipunculan-associated species belonging to the genera *Heterocyathus* and *Heteropsammia*. *Zool. Med. Leiden* 65: 221-245.
- Hubbard, D.K., J.L. Sadd, A.I. Miller, I.P.Gill & R.F. Dill. 1981. The production, transportation and deposition of carbonate sediments on the insular shelf of St. Croix, U.S. Virgin Islands. West Indies Laboratory Report.

- Hubbard, D.K., A.I. Miller & D. Scaturro. 1990. Production and cycling of calcium carbonate in a shelf edge reef system (St. Croix, U.S. Virgin Islands): Applications to the nature of reef systems in the fossil record. *J. Sedim. Petrol.*, 60: 335-360.
- Hudson, J.H. 1977. Long-term bioerosion rates on a Florida reef: a new method. *Proc. 3rd. Int. Coral Reef Symp.* University of Miami. Pp: 491-497.
- Hudson, J.H., E.A. Shinn, R.B. Halley & B. Lidz. 1976. Sclerochronology: a tool for interpreting past environments. *Geol.*, 4: 361-364.
- Hutchings, P.A. 1974. Non-colonial cryptofauna. *In* D.R. Stoddart & R.E. Johannes (eds.). *Coral reefs: research methods. Monograph on oceanographic methodology 5.* UNESCO. 581 p.
- Hutchings, P.A. 1981. Polychaete recruitment on to dead coral substrates at Lizard Island, Great Barrier reef, Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 31: 410-423.
- Hutchings, P.A. 1983. Bioerosion of coral substrates: 113-119: *In* J.T. Baker, R.M. Carter, P.W. Sammarco & K.P. Stark (eds.). *Proc. of the Inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville.* JCU Press, Townsville.
- Hutchings, P.A. 1986a. Biological destruction of coral reefs: a review. *Coral Reefs*, 4: 239-252.
- Hutchings, P.A. 1986b. Cryptofaunal communities of coral reefs. *Acta Oceanológ. Sinica*, 5: 603-613.
- Hutchings, P.A. & P.B. Weate. 1977. Distribution and abundance of cryptofauna from Lizard Island, Great Barrier Reef. *Mar.Res. Indonesia*, 17: 99-112.
- Hutchings, P.A. & P.B. Weate. 1978. Non-colonial cryptofauna.: 251-262: *In* D.R. Stoddart and R.E. Johannes (eds.). *Coral reefs: research methods. Monograph on Oceanog. Methodology 5,* UNESCO. Paris.
- Hutchings, P. A. & A. Murray. 1982. Patterns of recruitment of polychaetes to coral substrates at Lizard Island, Great Barrier Reef- an experimental approach. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 33: 1029-1037.
- Hutchings, P.A. & L. Bamber. 1985. Variability of bioerosion rates at Lizard Island, Great Barrier Reef: preliminary attempts to explain these rates and their significance. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahiti*, 2: 333-338.
- Hutchings, P. & M. Peyrot-Clausade. 1988. Macro-infaunal boring communities of *Porites* a biogeographical comparison. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Australia*, 3: 263-267.
- Hutchings, P. & W.E. Kiene 1989. Relationships of grazing and boring communities to the bioerosion of dead coral substrates on the Great Barrier Reef. *Colloque "Biologie et Géologie des Récifs Coralliens", ISRS. Meeting Marseille*: 79.
- Hutchings, P.A., W.E. Kiene, R.B. Cunningham & C. Donnelly. 1992. Spatial and temporal patterns of non-colonial boring organisms (polychaetes, sipunculans and bivalve molluscs) in *Porites* at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 11: 23-31.
- Highsmith, R.C: 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37: 105-125.

- IGN. 1991. Foto aérea de Isla del Caño. Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica.
- IMN. 1997. Datos metereológicos de la estación Palmar Sur de enero a julio de 1997. Instituto Metereológico Nacional (IMN). Ministerio del Ambiente y Energía, San José, Costa Rica.
- Isdale, P. 1977. Variations in growth rate of hermatypic corals in a uniform environment. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Miami, 2: 403-408.
- Jackson, J.B.C. 1977a. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategy. *Am. Nat.*, 111: 743-767.
- Jackson, J.B.C. 1977b. Habitat area, colonization, and development of epifaunal community structure. *In* Keegan B.F., P.O. Leidigh & P.I.S. Boader (eds.). *Biology of benthic organisms*. Pergamon Press, London: 349-358.
- Jackson, J.B.C. 1995. The role of science in coral reef conservation and management. Int. Coral Reef Initiative Worksho: Silliman University. Durmaquete City, Philippines. 7 p.
- James, N.P., D.R. Kobluk, & S.G. Pemberton. 1977. The oldest macroborers: Lower Cambrian of Labrador. *Science*, 197: 980-983.
- Jiménez A., J. & R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33: 25-37.
- Jokiel, P.L. 1990. Long-distance dispersal by rafting: reemergence of an old hypothesis. *Endeavour*, 14: 66-73.
- Jokiel, P.L. 1990. Long-distance dispersal by rafting: reemergence of an old hypothesis. *Endeavour*, 14: 66-73.
- Jokiel, P.L., C.L. Hunter, S. Taguchi, & L. Watari. 1993. Ecological impact of a freshwater "reef kill" in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs* 12: 177-184.
- Keen, A. M. 1971. *Sea shells of tropical west America: Marine mollusks from Baja California to Perú*, 2nd ed. Stanford University Press, California. 1064 p.
- Kiene, W.E. 1985. Biological destruction of experimental coral substrates at Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia). Proc. of the 5<sup>th</sup>. Int. Coral Reef Cong. Tahiti. 5: 349-354.
- Kiene, W.E. 1988. A model of bioerosion on the Great Barrier Reef. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Australia, 3: 449-454.
- Kiene, W.E. 1997. Enriched nutrients and their impact on bioerosion: results from ENCORE. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. Panama, 1: 897-902.
- Kiene, W.E. & P.A. Hutchings. 1994. Bioerosion experiments at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 13: 91-98.
- Kiene, W.E., K.P. Vogel, M. Gektidis, G. Radke, S. Golubic & T. Le Campion. 1995. Investigations of microbial organisms on reefs (abstract). Second European Meeting of the International Society for Reef Studies. Newcastle.

- Kinsey, D.W. 1985. Metabolism, calcification and carbon production.-I. System level studies. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong. Tahiti 4: 505-526.
- Kirtley, D.W. 1992. Built to last. Worm Reefs. Florida Oceanographic (Society), 13: 12-19.
- Kleemann, K.H. 1974. Coral associations, biocorrosion, and space competition in *Pedum spondyloideum* (Gmelin) (Pectinacea, Bivalvia). P.S.Z.N.I: Mar. Ecol., 11: 77-94.
- Kleemann, K.H. 1980. Boring bivalves and their host corals from the Great Barrier Reef. J. Molluscan Stud., 46:13-54.
- Kleeman, K.H. 1984. *Lithophaga* (Bivalvia) from dead coral from the Great Barrier Reef, Australia. J. Molluscan Stud., 50:192-230.
- Kleeman, K.H. 1984. Lebens purenvon *Upogebia operculata* (Crustacea, Decapoda) in Karibischen stein korallen (Madreporaria, Anthozoa). Beitr. Paläont. Österr. 11:35-57.
- Kleemann, K.H. 1990. Boring and growth in chemically boring bivalves from the Caribbean, eastern Pacific and Australia's Great Barrier Reef. Senckenberg. Marit., 21: 101-154.
- Kleemann, K.H. 1998. Why would a coral host etching bivalves 22<sup>nd</sup>. Bioerosion Workshop (IBW-II). Fort Pierce. Fla. USA. 1pp.
- Klein, R., O. Mokady & Y. Loya. 1991. Bioerosion in ancient and contemporary corals of the genus *Porites*: patterns and palaeoenvironmental implications. Mar. Ecol. Prog. Ser., 77: 245-251.
- Klumpp, D.W., A.D. Mc Kinnon & C.N. Mundy. 1988. Motile cryptofauna of a coral reef: abundance, distribution and trophic potential. Mar. Ecol. Prog. Ser., 45: 95-108.
- Knutson, D.W., R.W. Buddemeier & S.V. Smith. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science 177: 270-272.
- Kobluk, D.R. 1988. Cryptic faunas in reefs: ecology and geologic importance. Palaios, 3: 379-390.
- Kobluk, D.R. & C.F. Kahle. 1978. Geologic significance of boring and cavity-dwelling marine algae Bull. Can. Pet. Geo., 26: 362-379.
- Kobluk, D.R. & M. Kozelj. 1985. Recognition of a relationship between depth and macro-boring distribution in growth framework reef cavities, Bonaire, Netherlands Antilles. Bull. of Can. Petr. Geol., 33: 462-470.
- Kobluk, D.R., N.P. James, & S.G. Pemberton. 1978. Initial diversification of macroboring ichnofossils and exploitation of the macroboring niche in the lower Paleozoic. Paleobiol., 4: 163-170.
- Kohn, A.J. & M.E. Rice. 1971. Biology of Sipuncula and Echiura. BioScience, 21: 583-584.
- Kropp, R.K. & C. Birkeland. 1981. Comparison of crustacean associates of *Pocillopora verrucosa* from a high island and an atoll. Proc. 4th Int. Coral. Reef Symp., Manila 2: 627-632.
- Ladd, H., J. Tracey & M. Gross. 1970. Deep drilling on Midway Atoll. US Geol. Survey Prof. Paper, 680 A: 1-22.

- Laurito M., C.A. 1990. Bioerosión de las rocas carbonáticas de Punta Cuevas, poblado de Mal País, distrito Cóbano, Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia*, 33: 37-49.
- Le Campion-Alsumard T., J.-C. Romano, M. Peyrot-Clausade, J. Le Campion & R. Paul. 1993. Influence of some coral reef communities on the calcium carbonate budget of Tihahura reef (Moorea, French Polynesia). *Mar. Biol.* 115: 685-693.
- Lee-shing Fang & P. Shen. 1988. A living mechanical file: the burrowing mechanism of the coral-boring bivalve *Lithophaga nigra*. *Mar. Biol.*, 97: 349-354.
- Lemaitre, R. & G. E. Ramos. 1992. A collection of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) from the Pacific Coast of Colombia, with description of a new species and a checklist of eastern pacific species. *Proc. Biol. Soc. Was.* 105: 343-358.
- Lessios, H.A. 1988. Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panamá. *Mar. Biol.* 99: 515-526.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. *Prog. Phycol. Res.*, 3: 323-365.
- Littler, M. & D. Littler. 1985. Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahiti*, 4: 35-39.
- Loya, Y. 1976. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bull. Mar. Sci.*, 26: 450-466.
- Lowry, K. & H.J.M. Wickremeratne. 1987. Coastal area management in Sri Lanka. *Ocean Year Book*, 7: 263-293.
- MacGeachy, J.K. 1977. Factors controlling sponge boring in Barbados reef corals. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Miami*, 2: 477-483.
- MacGeachy, J.K. & C.W. Stearn. 1976. Boring by macro-organisms in the coral *Montastrea annularis* on Barbados reefs. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 61: 715-745.
- Macintyre, I.G. 1984. Preburial and shallow-subsurface alterations of modern scleractinian corals. *Palaeont. Am.*, 54: 229-244.
- 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., Guam*, 2: 1174-1184.
- McCoy, E.D. & K.L. Heck. 1976. Biogeography of corals, seagrasses, and mangrove: an alternative to the center of origin concept. *Syst. Zool.*, 25: 201-210.
- McLean, R.F. 1967. Measurement of beach rock erosion by some tropical marine gastropods. *Bull. Mar. Sci.*, 17: 551-561.
- McManus, J. 1988. Grain size determination and interpretation: 63-85. *In: M. Tucker (ed.), Techniques in Sedimentology*. Blackwell, Oxford.

- Mokady, O., D.B. Bonar, G. Arazi & Y. Loya. 1991. Coral host specificity in settlement and metamorphosis of the date mussel *Lithophaga lessepsiana* (Vaillant, 1865). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 146: 205-216.
- Montoya, M. 1983. Los moluscos marinos de la Isla del Coco, Costa Rica. 1. Lista anotada de especies. *Brenesia*, 21:325-353.
- Moran, D.P. & M.L. Reaka. 1988. Bioerosion and availability of shelter for benthic reef organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 249-263.
- Musso, B.M. 1992. Rates of skeletal degradation following death in three species of *Acropora*. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp. Guam*, 1: 413-418.
- Neil, D. 1990. Potential for coral stress due to sediment resuspension and deposition by reef walkers. *Biol. Conserv.*, 52: 221-227.
- Ogden, J.C. 1977. Carbonate-sediment production by parrot fish and sea urchins on Caribbean reefs: 281-288. *In* Frost, S.H., M.P. Weiss & J.B. Saunders (eds.). *Reefs and related carbonates-ecology and sedimentology*. Amer. Assoc. Petrol. Geol., Tulsa.
- Pari, N., M. Peyrot-Clausade, T. Le Campion-Alsumard, P. Hutchings, V. Chazottes, S. Golubic, J. Le Campion & M.F. Fontaine. 1998. Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years exposure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166: 119-130.
- Pastorak, R.A. & G.R. Bilyard. 1985. Effects of sewage pollution on coral reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 175-189.
- Patton W.K. 1976. Animal associates of living reef corals. *In* Jones, O.A. & R. Endean (eds.). *Biology and geology of coral reefs*. Academic Press, New York, Vol. 3: 1-36.
- Pätzold, J. 1984. Growth rhythms recorded in stable isotopes and density bands in the reef coral *Porites lobata* (Cebu, Philippines). *Coral Reefs*, 3: 87-90.
- Pearson, R.G. 1981. Recovery and recolonization of coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 105-122.
- Perkins, R.D. & C.I. Tsentas. 1976. Microbial infestation of carbonate substrates planted on the St. Croix shelf, West Indies. *Geol. Soc. Am. Bull.* 87: 1615-1628.
- Perkins, T.H. 1984. Revision of *Demonax* Kinberg, *Hypsicomus* Grube, and *Notaulax* Tauber, with a review of *Megalomma* Johansson from Florida (Polychaeta: Sabellidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 97: 285-368.
- Perry, C.T. 1996. Distribution and abundance of macroborers in an upper Miocene reef system, Mallorca, Spain: Implications for reef development and framework destruction. *Palaios* 11: 40-56.
- Perry, C.T. 1998 a. Macroborers within coral framework at Discovery Bay, north Jamaica: species distribution and abundance, and effects on coral preservation. *Coral Reefs*, 17: 277-287.
- Perry, C.T. 1998 b. Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates. *Sedimentol.*, 45: 39-51.

- Peyrot-Clausade, M. 1996. Carbonate budgets in two examples of Indo-Pacific reefs: La Réunion, Indian Ocean and Moorea, Pacific Ocean. *In* The French National Programme on coral reefs. ORSTOM (páginas sin numeración).
- Peyrot-Clausade, M. & J.F. Brunel. 1990. Distribution patterns of macroboring organisms on Tuléar reef flats (SW Madagascar). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61: 133-144.
- Peyrot-Clausade, M., P. Hutchings & G. Richards. 1992. Temporal variations of macroborers in massive *Porites lobata* on Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*, 11: 161-166.
- Peyrot-Clausade, M., T. Le Campion-Alsumard, M. Harmelin-Vivien, J.-C. Romano, V. Chazottes, N. Pari & J. Le Campion. 1995. La bioérosion dans le cycle des carbonates: essais de quantification des processus en Polynésie française. *Bull. Soc. Géol. France*, 166: 85-94.
- Peyrot-Clausade, M., V. Chazottes & N. Pari. 1999. Bioerosion in the carbonate budget of two Indo-Pacific reefs: La Réunion (Indian Ocean) and Moorea (Pacific ocean). *Bull. Geol. Soc. Denmark*, 45: 151-155.
- Pleydell, S.M. & B. Jones. 1988. Borings of various faunal elements in the Oligocene-Miocene Bluff Formation of Grand Cayman, British West Indies. *J. Palaeont.*, 62: 348-367.
- Preston, N. P. & P. J. Doherty. 1990. Cross-shelf patterns in the community structure of coral-dwelling Crustacea in the central region of the Great Barrier Reef. I. Agile shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66: 47-61.
- Preston, N. P. & P. J. Doherty. 1994. Cross-shelf patterns in the community structure of coral-dwelling Crustacea in the central region of the Great Barrier Reef. II. Cryptofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 104: 27-38.
- Quirós, G.E. 1989. Corrientes residuales en Golfo Dulce. Informe Técnico. Sección de Oceanografía, Depto. de Física, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 27 p.
- Radtke, G., K. Hofmann & S. Golubic. 1997. A bibliographic overview of micro- and macroscopic bioerosion. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 201: 307-340.
- Rasmussen, K.A. & E.W. Frankenberg. 1990. Intertidal bioerosion by the chiton *Acanthopleura granulata*; San Salvador, Bahamas. *Bull. Mar. Sci.*, 47: 680-695.
- Reaka-Kudla, M.L. 1985. Interactions between fishes and motile benthic invertebrates on reefs: the significance of motility *vs.* defensive adaptations. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, Tahiti, 5: 439-444.
- Reaka-Kudla, M.L. 1991. Processes regulating biodiversity in coral reef communities on ecological *vs.* evolutionary time scales. *In* Dudley, E.C. (ed.). The unity of evolutionary biology. *Proc. 4th Int. Cong. Syst. Evol. Biol.*, 1: 61-70.
- Rice, M.E. 1969. Possible boring structures of sipunculids. *Am. Zool.*, 9: 803-812.
- Rice, M.E. 1976. Sipunculans associated with coral communities. *Micronesica*, 12: 119-132.
- Rice, M.E. & I.G. Macintyre. 1972. A preliminary study of sipunculan burrows in rock thin sections. *Carib. J. Sci.*, 12: 1-2.

- Rice, M.E. & I.G. Macintyre. 1982. Distribution of Sipuncula in the coral reef community, Carrie Bow Belize: 311-320. *In* K. Rützler & I.G. Macintyre (eds.). The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize I: structure and communities. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, 12.
- Rice, S.A. & C.L. Hunter. 1992. Effects of suspended sediment and burial on scleractinian corals from west central Florida patch reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 51: 429-442.
- Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin in the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 43-50.
- Richmond, R.H. 1985. Reversible metamorphosis in coral planula larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22: 181-185.
- Richmond, R.H. 1987. Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 93: 527-533.
- Richmond, R.H. 1990. The effects of the El Niño/Southern Oscillation on the dispersal of corals and other organisms. 127-140. *In* P.W. Glynn (ed.), *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam.
- Risk, M.J. 1972. Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.*, 153: 1-6.
- Risk, M.J. & J.K. MacGeachy. 1978. Aspects of bioerosion of modern Caribbean reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 26: 85-105.
- Risk, M.J. & H.R. Müller. 1983. Porewater in coral heads: Evidence for nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 1004-1008.
- Risk, M.J. & P.W. Sammarco. 1982. Bioerosion of corals and the influence of damselfish territoriality: a preliminary study. *Oecologia*, 52: 376-380.
- Risk, M.J., M.M. Murillo & J. Cortés. 1980. Observaciones biológicas preliminares sobre el arrecife coralino en el Parque Nacional de Cahuita, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 28: 361-382.
- Risk, M.J., P.W. Sammarco & E.N. Edinger. 1995. Bioerosion in *Acropora* across the continental shelf of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 14: 79-86.
- Rogers, C.S. 1983. Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in the field. *Mar. Pollut. Bull.*, 14: 378-382.
- Rogers, C.S., G. Garrison, R. Grober, Z.-M. Hillis & M.A. Franke. 1994. Coral reef monitoring manual for the Caribbean and Western Atlantic. Virgin Islands National Park (páginas sin numeración).
- Rützler, K. 1975. The role of burrowing sponges in bioerosion. *Oecologia*, 19: 203-216.
- Sammarco, P.W. & M.J. Risk. 1990. Large-scale patterns in internal bioerosion of *Porites*: cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 145-156.
- Scoffin, T.P., C.W. Stearn, D. Boucher, P. Frydl, C.M. Hawkins, I.G. Hunter & J.K. Mac Geachy. 1980. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados; part II-Erosion, sediments and internal structure. *Bull. Mar. Sci.* 30: 475-508.

- Scott, P.J.B. 1980. Associations between Scleractinians and coral-boring molluscs in Hong Kong. Proc. First Int. Workshop Malacofauna Hong Kong South. China: 121-138.
- Scott, P.J.B. 1985. Aspects of living coral associates in Jamaica. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahiti, 5: 345-350.
- Scott, P.J.B. 1987. Associations between corals and macro-infaunal invertebrates in Jamaica, with a list of Caribbean and Atlantic coral associates. Bull. Mar. Sci., 40: 271-286.
- Scott, P. J. B., & M. J. Risk. 1988. The effects of *Lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*. Coral Reefs, 7:145-151.
- Scott, P.J.B., M.J. Risk & J.D. Carriquiry. 1988 a. El Niño, bioerosion and the survival of east Pacific reefs. Proc. 6<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp., Townsville, 2: 517-520.
- Scott, P.J.B., K.A. Moser & M.J. Risk. 1988 b. Bioerosion of concrete and limestone by marine organisms: a 13 year experiment from Jamaica. Mar. Poll. Bull., 19: 219-222.
- Seisser, W.G. & J. Rogers. 1971. An investigation of the suitability of four methods used in routine carbonate analysis of marine sediments. Deep-Sea Res., 18: 135-139.
- Schuhmacher, H. 1977. Initial phases in reef development, studied at artificial reef types off Eilat, (Red Sea). Helgol. Wiss. Meeresunters., 30: 400-411.
- Skoglund, C. 1991. Additions to the Panamic Province bivalve (Mollusca) literature: 1971 to 1990. The Festivus, 22 (2):1-74.
- Sladek N., J., C.M. Roberts, A.H. Smith & Erkki Siirila. 1997. Human-enhanced impacts of a tropical storm on nearshore coral reefs. Ambio, 26: 515-521.
- Smith, S.V. 1978. Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources in the world's oceans. Nature, 273: 225-226.
- Smith, S.V., W.J. Kimmerer, E.A. Laws, R.E. Brock, & T.W. Walsh. 1981. Kaneohe Bay sewage diversion experiment: perspectives on ecosystem response to nutritional perturbation. Pac. Sci. 35: 279-402.
- Smyth, M.J. 1990 Incidence of boring organisms in gastropod shells on reefs around Guam. Bull. Mar. Sci., 46: 432-449.
- Southwell, C.R. & J.D. Bultman. 1971. Marine borer resistance of untreated woods over long periods of immersion in tropical waters. Biotropica, 3: 81-107.
- Spongberg, A.L. & P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 46: 111-124.
- Stearn, C.W., T.P. Scoffin & W. Martindale. 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Bull. Mar. Sci., 27: 479-510.
- Steneck, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts. Paleobiol., 9: 44-61.

- Steneck, R.S. 1997. Crustose corallines, other algal functional groups, herbivores and sediment: complex interactions along reef productivity gradients. Proc. of the 8<sup>th</sup> Int. Coral Reef Sym Panama. 1: 695-700.
- Szmant, A. 1983. Functional aspects of nutrient cycling on coral reefs. *In* The ecology of deep and shallow coral reefs. Symp. Ser. Undersea Res. NOAA, 1: 133-139.
- Thamdrup, B., D.E. Canfield, T.G. Ferdelman, R.N. Glud & J.K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 44: 19-33.
- Tomascik, T. & F. Sanders. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. Mar. Biol., 87: 143-155.
- Tsuchiya, M., Y. Nakasone & M. Nishihira. 1986. Community structure of coral associated invertebrates of the hermatypic coral, *Pavona frondifera* in the Gulf of Thailand. Galaxea, 5: 129-140.
- Tsuchiya, M., H. Nakamura, M. Nishihira, W. R.Y. Licuanan, C. Yonaha, Z. Wang & D. Zhu. 1989. Effect of suspended particles on the community structure of small animals associated with the hermatypic coral *Pocillopora damicornis* and some population traits of its obligate symbionts in Okinawa, Japan. Galaxea, 8: 159-177.
- Tudhope, A.W. y Risk, M.J. 1985. Rate of dissolution of carbonate sediments by microboring organisms, Davies Reef, Australia. J. Sedim. Petrol., 55: 440-447.
- Umaña V., G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). Rev. Biol. Trop., 46: 125-135.
- Vittor, B.A. 1975. Preliminary estimates of coral reef infaunal populations at Hydro-Lab, Grand Bahama Island. Hydro-Lab. J. 3: 76-79.
- Vogel, K. 1993. Bioeroders in fossil reefs. Facies, 28: 109-114.
- Vogel, K., W. Kiene, M. Gektidis & G. Radtke. 1996. Scientific results from investigations of microbial borers and bioerosion in reef environments. *In* Reitner J., F. Neuwiler & F. Gunkel (eds.), Global and regional controls on biogenic sedimentation. I. Reef evolution. Res. Rep. Göttinger Arb. Geol. Paläont., 2: 139-143.
- Walkey, A. & C.A. Black. 1938. An examination of the Degtjareff's Method for determining soil organic matter, and proposed modification of the Cromic Acid Titration Method Soil Sci, 37: 29-38.
- Warne, J.E. 1975. Borings as trace fossils, and the processes of marine bioerosion: 181-229. *In* R.W. Frey (ed.), The study of trace fossils. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Wells, J.W. 1957. Coral reefs. Geol. Soc. America, Memoir 67, 1: 609-631.
- Wendt, P.H., R.F. Van Dolah & C.B. O'Rourke. 1985. A comparative study of the invertebrate macrofauna associated with seven sponge and coral species collected from the South Atlantic Bight. Elisha Mitchell Scient. Soc., 101: 187-203.

- Wilkinson, C.R. 1992. Coral reefs of the world are facing widespread devastation: can we prevent this through sustainable management practices? Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam, 1: 11-21.
- Williams, A. B. 1986. Mud shrimps, *Upogebia*, from the eastern Pacific (Thalassinidea: Upogebiidae). San Diego Soc. Nat. Hist. Mem., 14: 1-60.
- Williams, A.B. & N. Ngoc-Ho. 1990. *Pomatogebia*, a new genus of Thalassinidean shrimps from Western Hemisphere Tropics (Crustacea: Upogebiidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 103: 614-616.
- Williams, J.A. & S.V. Margolis. 1974. Sipunculid burrows in coral reefs: evidence for chemical and mechanical excavation. Pac. Sci., 28: 357-359.
- Winston, J.E. y J.B.C. Jackson. 1984. Ecology of cryptic coral reef communities. IV. Community development and life histories of encrusting cheilostome Bryozoa. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 76: 1-21.
- Wolf, N.G., E.B. Bermingham & M.L. Reaka. 1983. Relationships between fishes and mobile benthic invertebrates on coral reefs. *In*: The ecology of deep and shallow coral reefs. Symp. Ser. Undersea Res. NOAA, 1: 69-75.
- Wood, R. 1997. The importance of the cryptos in ancient reefs. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., Panama 2: 1687-1692.
- Yap, H. 1986. Bioindication in coral reef ecosystems. Acta Biolog. Hungarica 37: 55-58.
- Yukihira, H. 1991. Algunos parámetros del ambiente acuático de la Bahía Gofito y el Golfo Dulce relacionados con su potencial para el cultivo de moluscos. Manuscript, Esc. Ciencias Biológicas, Univ. Nacional, Heredia, Costa Rica/ Servicio de Voluntarios Japoneses (JOCV/JICA). 23 p.
- Zhang, Y. & S. Golubic. 1987. Endolithic microfossils (Cyanophyta) from early Proterozoic stromatolites, Hebei, China. Acta Micropaleontol. Sinica 4: 1-12.

## APÉNDICE 1

# MECANISMOS DE PERFORACIÓN

### ESPONJAS

Las esponjas perforan el coral por medio de amebocitos secretores de enzimas que disuelven el carbonato de calcio y la materia orgánica de los esqueletos; meten las extensiones del cuerpo hacia abajo, de forma hemisférica, hasta encontrar una extensión corporal opuesta y así remover cristales de calcita que junto con el amebocito, son transportados a través de la esponja hasta un canal de salida. La huella que dejan en el sustrato por su perforación es un corte de media luna en forma de cuchara de helado (Barnes 1989). *Cliona* es la esponja perforadora más común. En el esqueleto de colonias coralinas muertas se reconocen como parches cafés, amarillos o anaranjados, generalmente a no más de 2 cm de profundidad, y en cámaras principales que van de 5 a 15 mm de diámetro. En colonias muy infestadas algunas esponjas emergen del esqueleto, sobrecrecen la superficie del coral y pueden matar el tejido coralino vivo. Algunas esponjas como *Siphonodictyon* puede perforar coral vivo, formar cámaras de hasta 100 mm de diámetro y penetrar hasta 12 cm dentro del coral (Glynn 1997). La larva de este género es protegida por una secreción mucosa que posiblemente mata el tejido alrededor y la defiende contra nematocistos para poder asentarse (MacGeachy y Stearn 1976; Patton 1976).

### BIVALVOS

Se ha informado que los bivalvos utilizan mecanismos tanto químicos como mecánicos para perforar el sustrato (Risk y MacGeachy 1978). Kleeman (1990) hace una revisión de los mecanismos y tasas de perforación y crecimiento de los bivalvos, y de las múltiples publicaciones al respecto, y al parecer los encuentros más recientes atribuyen la bioerosión a procesos más que todo químicos.

Los bivalvos del género *Lithophaga* o “comedor de piedra”, son los bivalvos circumbolales más comunes; algunos tienen glándulas en el borde palial del manto, por donde secretan una mucoproteína que se asocia al calcio y así suavizan el

sustrato y eventualmente lo remueven por un balanceo de la concha, hacia arriba, abajo y rotando (Patton 1976; Klemman 1990). La parte delgada del bivalvo queda cerca de la apertura superficial, por donde salen los sifones. Su cuerpo está adaptado para perforar mecánicamente ya que posee una capa protectora gruesa de periotraco en el extremo anterior. Algunas especies como *L. laevigata* y *L. aristata* dejan una apertura en la superficie del coral en forma de "8", y cada sifón sale por cada una de las partes anchas. *L. plumula* posee estrías en las valvas para raspar el sustrato, y su apertura es circular (Kleeman 1990). La apertura de los *Gastrochaena* también es en forma de "8", sin embargo no es una simple abertura sino que los sifones secretan dos tubos de aragonita, cilíndricos prominentes, curvos y largos (Scott 1980).

Algunos bivalvos perforadores como *Lithophaga laevigata* son capaces de perforar el coral vivo (Guzmán 1986; Scott *et al.* 1988 a). Los bivalvos perforadores de coral vivo se diferencian de los de coral muerto en que tienen una concha más débil (Patton 1976), y presentan glándulas secretoras de ácidos a ambos extremos (Rinkevich com. pers. 1997). En el caso de *Lithophaga nigra* perforador del coral *Favia* y *Goniastrea*, se demostró que no secretan ácido directamente sino que la perforación es más que todo mecánica y facilitada por una disminución de pH por la producción de dióxido de carbono de la respiración (Fang y Pouyan Shen 1988).

No se sabe muy bien el mecanismo por el cual las larvas de los perforadores de coral vivo son inmunes a los nematocistos y penetran el sustrato atravesando la barrera de tentáculos de los pólipos coralinos. Hay varias hipótesis al respecto. Una es que las larvas, protegidas por una capa de mucus que las envuelve y las vuelve inmunes a los nematocistos urticantes del coral, sean capturadas por los tentáculos de un pólipo, y que una vez que alcanzan el tracto digestivo no sean digeridas y tengan la capacidad de cruzar el tejido del coral y perforar su esqueleto. En el caso de *Lithophaga bisulcata* está claro que la larva es ingerida por los pólipos, y sobrevive la digestión coelentérica como lo hace un parásito; las larvas pedivelígeras de esta especie exploran el coral con su pie y con el manto, y sólo son ingeridas si sus valvas están entreabiertas. La otra hipótesis es que sólo sean infectados aquellos corales cuyos pólipos recojen su tejido bajo condiciones de estrés, como ocurre con *Po-*

*rites lobata*, y que la larva se introduzca por el esqueleto libre o coenosarco. Puede ser que el mucus del coral contenga factores inductores de metamorfosis, y que estos sean detectados sólo muy cerca de la superficie del coral (MacGeachy y Stearn 1976; Patton 1976; Scott 1980, 1985, 1987; Mokady *et al.* 1991).

Otra barrera que los perforadores de coral vivo tienen que superar es el sobrecrecimiento de sus aperturas por parte del coral. Alargar su túnel constantemente para mantener su contacto con el exterior debe representar un gasto de energía (Patton 1976; Scott 1985); sin embargo, se puede inducir sin embargo que el gasto de energía se compensa con que sufren un menor grado de competencia interespecífica que los perforadores de coral muerto.

No se sabe si los perforadores de coral vivo afectan o benefician de alguna manera al coral. Hasta ahora la única ventaja notable de las perforaciones es que al debilitar la estructura favorecen la reproducción asexual del coral por fragmentación, pero podría ser que afecten el crecimiento del coral.

## POLIKUETOS

Las familias más importantes de poliquetos perforadores son Eunicidae, Sabellidae, Dorvilleidae, Spionidae, Cirratulidae y Lumbrineridae; los eunícidos son los más comunes. En general los huecos de los poliquetos son pequeños y redondos, con un diámetro de 0.5 a 2 mm, y los túneles penetran hasta 10 cm en el interior del esqueleto coralino. Los poliquetos tienen ciclos de vida muy cortos por lo que regularmente quedan excavaciones vacantes que pueden ser utilizadas por larvas de otros organismos (Hutchings *et al.* 1992; Glynn 1997).

Hutchings (1986 b) separa a los poliquetos por familia en perforadores mecánicos y perforadores químicos. Los sabélidos y cirratúlidos son perforadores químicos. Los eunícidos y los dorviléidos (*Schistomeringus*) son perforadores mecánicos. Los eunícidos utilizan sus mandíbulas en forma de espada (Hein y Risk 1975) y los dorviléidos utilizan sus dientes como placas trituradores (Hutchings 1986 b). Los espiónidos utilizan ambos mecanismos, al parecer disuelven el sustrato y lo raspan con las setas; los túneles de estos son en forma de "U" o de espiral con una apertura en forma de "8" (Risk y MacGeachy 1978).

## CRUSTÁCEOS

Los crustáceos (cirripedios, camarones, etc.) son perforadores mecánicos y químicos. Por ejemplo, el camarón *Pomatogebia* perfora secretando una sustancia glandular, para suavizar el sustrato que luego es removido por su quela (Scott *et al.* 1988 b). El camarón *Alpheus saxidomus* en basaltos de la costa Pacífica de Costa Rica, perfora mecánicamente túneles en forma de sacos o tubos de hasta 10 cm de profundidad, por medio de una estructura calcificada en forma de martillo en el primer pereopodo derecho; machos y hembras comienzan su propia perforación y luego se encuentran siguen excavando juntos y permanecen en unión eterna (Fisher 1981 b; Fisher y Meyer 1985). El camarón *Alpheus simus* perfora por medios químicos en corales muertos del Caribe formando cámaras de 10-15 mm de diámetro, con 15 cm de profundidad (Cortés 1985). Los cirripedios perforan mecánicamente por medio de las placas calcificadas que les cubre el cuerpo; los de los órdenes Acrothoracica y Ascothoracica perforan cavidades milimétricas; los del orden Thoracica, producen cavidades ovaladas de 2 a 10 cm de largo en las bases de los corales (Glynn 1997).

## SIPUNCÚLIDOS

La mayoría de especies de sipuncúlidos perforadores alrededor del mundo ocurren en las familias encontradas en este estudio Aspidosiphonidae y Phascolomatidae. El mecanismo de perforación descrito para los sipuncúlidos es bastante especulativo. Las paredes de los túneles sugieren que la perforación es tanto mecánica como química. Ningún órgano o estructura en especial se ha asociado con el proceso bioerosivo. Se especula que los individuos se estiran y se encojen, y pueden darle una apariencia puntiaguda a la extremidad posterior, y a lo largo del cuerpo; o en la extremidad posterior, tienen protuberancias duras (espinas, papilas y ganchos cuticulares) que al parecer usan para raspar o triturar, luego de debilitar las conexiones entre corallitos individuales con secreciones químicas de las glándulas epidérmicas. Como el extremo anterior está dirigido hacia la apertura del túnel, y además se encuentra cubierto por algas, se asume que el escudo anterior y los ganchos del introverso no juegan un papel importante durante la perforación (Rice 1969; Rice y Macintyre 1972; Williams y Margolis 1974); más bien el escudo anterior puede

que funcione como un opérculo que cierra la apertura en la superficie y el introverso funcione como herramienta de alimentación (Rice 1976). Al parecer los sipuncúlidos prefieren perforar áreas ya debilitadas por esponjas (Rice 1969; MacGeachy y Stearn 1976). Las perforaciones son simples, y varían de rectas a un poco curvas o hasta muy sinuosas y profundas (Hutchings 1986 a). Las aperturas son circulares u ovaladas, con un diámetro más pequeño que el resto del túnel. El tamaño y la forma de las perforaciones de los sipuncúlidos en los corales reflejan el tamaño, la forma y la actividad de cada especie (Rice 1969).

### **ALGAS**

Las algas al parecer perforan por disolución química, mediada por ácidos orgánicos, como ácido carbónico u oxálico, producidos como desechos del metabolismo (Kobluk y Kahle 1978). Las algas se revelan como bandas verdes a pocos centímetros bajo la superficie viva del coral (Glynn 1997).

### **HONGOS**

Por disolución química, las hifas de los hongos forman perforaciones angostas y profundas; al parecer se alimentan de la matriz orgánica del esqueleto del coral; se han encontrado en el Caribe, en la Polinesia Francesa y en la Gran Barrera Australiana (Glynn 1997).

### **BACTERIAS**

Las bacterias reconocidas como áreas cafezucas dentro de los esqueletos coralinos y varias cianobacterias azul-verdosas al parecer disuelven el coral. En corales masivos de Hawaii se pueden encontrar de 104 a 105 bacterias por gramo de peso seco (DiSalvo 1969; Risk y Mac Geachy, 1978).

APÉNDICE 2  
**¿POR QUÉ UN CORAL HOSPEDARÍA  
 BIVALVOS PERFORADORES?**

**T**raducido por *Ana C. Fonseca E.*

De: *Karl Kleemann* 1998. Why would a coral host etching bivalves? 2<sup>nd</sup> Bioerosion Workshop (IBW-II), Fort Pierce, Florida. U.S.A.

- ¿Luchando contra el aburrimiento?
- ¿Curiosidad o emoción por ver que se siente ser perforado?
- ¿Altruísmo para proporcionar a las larvas velígeras un lugar de asentamiento y protección a los bivalvos bebés?
- ¿Para recibir un reconocimiento social por proveer alojamiento usualmente amplio y seguro para sus habitantes?
- ¿Para mantener a los intrusos en custodia segura.?
- ¿Para verse más interesante que los otros, tener algo que otros no tienen, un secreto? (¿Qué habrá detrás de esos huecos?)
- ¿Para lucirse con unos cuantos huéspedes extravagantes, o más bien una casa llena de inquilinos permanentes?
- ¿Para tener que preocuparse por darle mantenimiento a la casa o al cementerio?
- ¿Para entretenerse con los bivalvos competidores?
- ¿Para saber más deliciosa, atraer peces depredadores y tomar el riesgo de ser atacado? severamente- pero con la ventaja de tener crías vegetativas por medio de la sobrevivencia de los fragmentos?
- ¿Para criar larvas velígeras y cosecharlas después? ¿Para tener comida cuando estén hambrientos?

## BIVALVOS PERFORADORES?

- ¿Para beneficiarse de sus corrientes inhaladoras que pueden proveer oxígeno y nutrientes particulados y disueltos extra?
- ¿Para alimentarse de sus desechos?
- ¿Para excitarse cuando las larvas velíferas se asientan y empiezan a penetrar el tejido superficial? (¿Esto puede producirles cosquillas?) Emoción-¿cuántos penetrarán? Acoso-¿qué tan profundo penetrarán? Miedo-¿los intrusos me herirán o me matarán, si yo no los mato antes?
- ¿Para hacerse amigo de sus enemigos?

**APÉNDICE 3**  
**PARTICIPANTES DEL**  
**“SEGUNDO TALLER INTERNACIONAL DE BIOEROSIÓN”.**  
**INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE HARBOR BRANCH,**  
**FORT PIERCE, FLORIDA:**  
**DEL 29 DE MARZO AL 3 DE ABRIL DE 1998.**

