



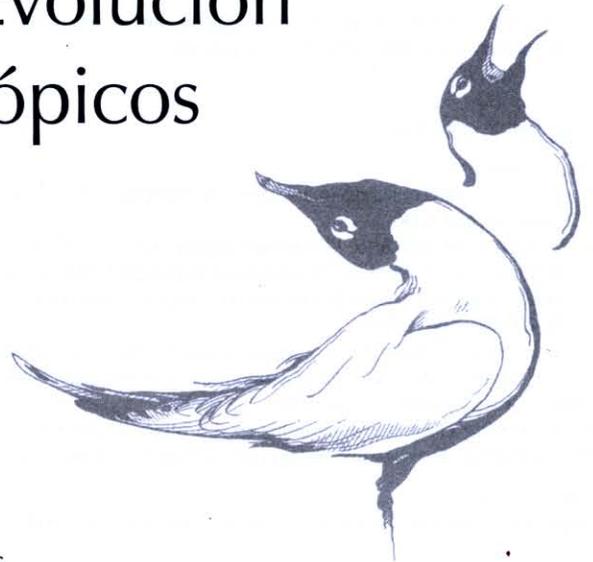
Smithsonian

# Ecología y Evolución en los TRÓPICOS





# Ecología y Evolución en los Trópicos



Editores

Egbert G. Leigh Jr., E. Allen Herre,  
Jeremy B.C. Jackson y Fernando Santos-Granero

Traductora

Olga Londoño Hobrecker

Redactora

Nélida E. Gómez

La ecología de paisaje de simbiotes algales crea variaciones en episodios de blanqueamiento de corales .....	231
<i>Rowan, Robert, Nancy Knowlton, Andrew Baker y Javier Jara</i>	
Mutualismos entre especies de esponjas de los arrecifes de coral del Caribe .....	238
<i>Wulff, Janie L.</i>	
Reinas temporales en las avispas <i>Metapolybia</i> : ¿Auxiliares no reproductoras sin altruismo? .....	254
<i>West-Eberhard, Mary Jane</i>	
Solitarios en segunda instancia: Pérdida evolutiva del comportamiento social .....	259
<i>Wcislo, William T. y Bryan N. Danforth</i>	
Posibles mecanismos para comunicar la altura y la distancia por la abeja sin aguijón, <i>Melipona panamica</i> .....	269
<i>Nieh, James y David W. Roubik</i>	
Determinantes fisiológicos de la temperatura de los frutos de <i>Ficus</i> e implicaciones para la supervivencia de las avispas polinizadoras: Fisiología comparativa mediante el enfoque del presupuesto energético .....	287
<i>Patiño, Sandra, E. Allen Herre y Melvin T. Tyree</i>	
<b>IV. CAMBIOS AMBIENTALES</b> .....	<b>299</b>
<hr/>	
Introducción: ¿Cómo influyen los cambios ambientales pasados y presentes en la organización de las comunidades ecológicas, y en la evolución de los organismos? .....	301
<i>Leigh Jr., Egbert Giles</i>	
Condiciones oceanográficas costeras que afectan a los arrecifes de coral en ambos lados del Istmo de Panamá .....	309
<i>D'Croz, Luis y D. Ross Robertson</i>	
Desarrollo y renovación de los arrecifes de coral mediante la intervención de las esponjas .....	318
<i>Wulff, Janie L.</i>	
Diversidad y extinción de moluscos de América tropical y surgimiento del Istmo de Panamá .....	328
<i>Jackson, Jeremy B. C., Peter Jung, Anthony G. Coates y Laurel S. Collins</i>	
Cambios en los bosques de la cuenca amazónica durante el último máximo glacial .....	333
<i>Liu, Kam-biu y Paul A. Colinvaux</i>	
Fitolitos y carbón microscópico del trayecto 155: Historia de vegetación y fuego en la cuenca amazónica durante los últimos 75.000 años .....	337
<i>Piperno, Dolores R.</i>	

# CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS COSTERAS QUE AFECTAN A LOS ARRECIFES DE CORAL EN AMBOS LADOS DEL ISTMO DE PANAMÁ<sup>1</sup>

L. D'Croz<sup>2,3</sup> y D. R. Robertson<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Reimpreso con la autorización correspondiente del autor o casa editora: Coastal oceanographic conditions affecting coral reefs on both sides of the Isthmus of Panama. pp. 2053 -2058. In: H. Lessios and I. G. McIntyre, eds. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, volume 2. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá, 1997.

<sup>2</sup> Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, República de Panamá.

<sup>3</sup> Universidad de Panamá, Estafeta Universitaria, Panamá.

**RESUMEN:** Mientras que los arrecifes de coral constituyen un componente importante del ambiente costero del Caribe, solo representan una parte insignificante en los ambientes costeros del Pacífico oriental. Se piensa que estos contrastes se relacionan con las diferencias de los ambientes físicos de los dos océanos. Las condiciones oceanográficas costeras en el Pacífico han sido ampliamente descritas, pero no ha ocurrido lo mismo con las del Caribe. Por tanto, durante tres años, en forma semanal, medimos diversas variables de la calidad del agua en ambas costas. El Pacífico es mucho más estacional que el Caribe. Los nutrientes, la clorofila, el fitoplancton y el zooplancton son más abundantes en el Pacífico, donde el agua es más turbia, menos salina y ligeramente más fría. Estas diferencias se acentúan por los afloramientos costeros durante la estación seca en la costa del Pacífico, cuando las condiciones se tornan eutróficas. No existe el afloramiento estacional en la costa del Caribe, donde se presentan muy pocos cambios estacionales en la temperatura, los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton. Estos contrastes apoyan la idea de que el desarrollo de los arrecifes de coral se favorece con condiciones cálidas y oligotróficas, pero no con las condiciones eutróficas.

## INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral se encuentran restringidos a las aguas cálidas y relativamente claras del trópico (Wells, 1957). No obstante su proximidad geográfica y semejanzas latitudinales, existen grandes diferencias en la abundancia de los arrecifes de coral, entre el Atlántico occidental tropical (AOT) y el Pacífico oriental tropical (POT). Los arrecifes de coral representan un importante componente de los ambientes en todo el AOT, pero aportan poco a las comunidades costeras en el POT. El arrecife de coral más extenso (3.7 km<sup>2</sup>) del POT es el atolón de Clipperton (Glynn et al., 1996), mientras que el arrecife más extenso próximo a tierra firme se encuentra en Isla Coiba, Panamá y sólo cubre 1.6 km<sup>2</sup> (Glynn y McCosker, 1972; Glynn y Maté, 1996; Guzmán y Cortés, 1994).

El surgimiento del Istmo de Panamá, hace unos 3.5 millones de años (Coates et al., 1992), dividió lo que era una biota común. Las biotas del AOT y las del POT se diferenciaron por el aislamiento geográfico, así como por los eventos de extinción, en respuesta a la diferenciación de las condiciones ambientales (Rosenblatt, 1963; Glynn, 1982; Knowlton et al., 1993). Las condiciones ambientales experimentaron cambios drásticos en los dos océanos que fueron separados por

el istmo, cuando la cálida Corriente Ecuatorial del Atlántico (CEA), que antes corría hacia el occidente por el estrecho entre Norte y Sudamérica y que influía a toda la región, quedó bloqueada por el istmo, que la desvió hacia el norte. El Mar Caribe y el Golfo de México continuaron bajo la influencia de la CEA, que actualmente fluye a través de las Antillas Menores y de otros pasajes entre las islas del arco caribeño (Wust, 1964; Kinder et al., 1985). Sin embargo, el POT quedó bajo la influencia de corrientes más frías que fluyen hacia el ecuador, tanto desde Norteamérica como desde Sudamérica y de grandes sistemas estacionales de afloramiento generados por el viento, que se desarrollaron en varios lugares a lo largo de la costa de América Central (Wyrski, 1967; Legeckis, 1985; McCreary et al., 1989). Como resultado, mientras el Mar Caribe permaneció cálido durante todo el año, el POT se tornó más estacional; aunque la productividad biológica de la costa caribeñas se relaciona estrechamente a las comunidades bentónicas, la productividad oceánica y la alta disponibilidad de nutrientes disueltos ejercen una importante influencia sobre la oceanografía costera del POT. Se cree que estas diferencias en el ambiente físico de ambos océanos son la causa de los notables contrastes en la distribución de los arrecifes de coral entre el POT y el AOT (Porter, 1974; Dana, 1975;

Highsmith, 1980; Birkeland, 1987). Sin embargo, en la actualidad existen pocos datos que realmente definen las diferencias en las condiciones oceanográficas costeras en ambos lados del Istmo. No existen mediciones *in situ* simultáneas de ambos océanos. En estudios anteriores se han documentado las variaciones estacionales de los nutrientes disueltos y de los ciclos de producción del plancton en las áreas costeras en el POT (Smayda, 1966; Forsbergh, 1969; Fiedler et al., 1991; D'Croz et al., 1991). Aquí, presentamos los datos correspondientes a una serie de tiempo de tres años sobre diversas variables de la calidad del agua, tanto de la costa del Pacífico como del Caribe de Panamá. Estos datos se recolectaron con el fin de obtener una mejor comprensión de las semejanzas y diferencias en la calidad del agua costera en estos dos océanos, así como de la relación que puedan tener con la distribución de los arrecifes de coral.

#### CLIMATOLOGÍA Y OCEANOGRAFÍA DEL ISTMO DE PANAMÁ

La climatología de Panamá está regida por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), una zona de baja presión atmosférica. La posición de la ZCIT define el patrón estacional de lluvia y viento en la zona, de manera que entre mayo y diciembre, la estación lluviosa en Panamá, la ZCIT se encuentra sobre Panamá, o ligeramente al norte. Durante la estación lluviosa los vientos son leves y de dirección variable. Entre enero y marzo la ZCIT se ubica un poco al sur de Panamá, que luego experimenta la estación seca, período durante el cual los vientos alisios del noreste son predominantes (Forsbergh, 1969).

En el lado del Pacífico del istmo, la gran variación en las mareas constituye una de las características más distintivas del ambiente costero (Glynn, 1972). Las mareas son semidiurnas y su amplitud puede ser hasta de 6 m. Durante la mayor parte del año la capa superior de agua en el POT corresponde a la masa de Agua Superficial Tropical (AST), la misma que se encuentra en el centro del Océano Pacífico tropical, cerca de los 10° norte (Wyrtki, 1967). Dos eventos afectan con regularidad la oceanografía costera de la Bahía de Panamá: (a) el afloramiento costero estacional que es impulsado por el viento y (b) los episodios de calentamiento del mar que ocurren a intervalos de 4 a 9 años, debido a la Oscilación Sur del Fenómeno de El Niño (Glynn, 1984; Glynn et al., 1988). El afloramiento

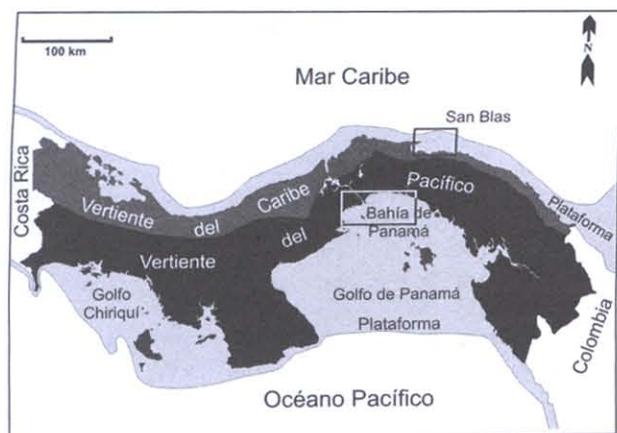
ocurre durante la estación seca, cuando los vientos alisios nororientales atraviesan hacia el Pacífico por una parte baja de la cordillera ístmica (en Panamá central) y desplazan mar adentro al agua superficial, pobre en nutrientes. El agua desalojada es sustituida por aguas del afloramiento, más frías y salinas (Smayda, 1966; Forsbergh, 1969).

En el lado del Caribe del istmo, las condiciones oceanográficas costeras se caracterizan por su estabilidad. La variación mareal es reducida ( $< 0.5$  m), con un complejo patrón estacional de cambios entre mareas diurnas y semidiurnas amplitudes variadas. También, con frecuencia los efectos del viento exceden a los que el régimen mareal ejerce sobre el nivel del mar en la costa (Cubit y otros, 1989). La precipitación anual es elevada, con el mismo patrón estacional que hay en el lado del Pacífico del istmo. Las características de la masa de agua superficial del Caribe son muy semejantes a las del Atlántico Ecuatorial adyacente, donde los 200 m de la capa superficial consisten en una masa de agua cálida (calentada por la radiación solar) y de alta salinidad (Wust, 1964). Esta masa de agua superficial fluye a través de los pasajes surorientales del Caribe entre las Antillas Menores (Stalcup y Metcalf, 1972) como la Corriente del Caribe. La costa del Caribe suroccidental, incluyendo a Panamá, está afectada por un giro ciclónico que se desarrolla a partir de esta corriente (Gordon, 1967; Kinder et al., 1985).

#### MÉTODOS DE CAMPO Y DE LABORATORIO

Una vez por semana se recolectaron muestras de agua del mar a ambos lados del Istmo de Panamá (Figura 1), desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996. El sitio de muestreo del lado del Pacífico se encuentra en la cabecera de la Bahía de Panamá, al noreste de la Isla Taboga (Figura 2a), donde anteriormente se habían llevado a cabo estudios hidrológicos y oceanográficos (Smayda 1966; D'Croz et al., 1991). La semejanza en los resultados de los estudios efectuados por Smayda (1966) y por Forsbergh (1969) muestran que el sitio de muestreo es bastante representativo de este sector de la cabecera de la Bahía. En el lado del Caribe, las muestras se recolectaron en cuatro sitios en Punta San Blas (Figura 2b), una zona con extenso desarrollo de arrecifes de coral (Glynn, 1972; Porter, 1974; Clifton et al., 1996).

Las muestras de agua se tomaron con muestreadores Niskin, en la superficie y a 5m, 10m y 20m de pro-



**Figura 1.** Mapa de la República de Panamá. Las zonas de estudio en la costa del Pacífico y del Caribe aparecen señaladas dentro de los rectángulos.

fundidad. Al mismo tiempo, se tomó la temperatura del agua con termómetros reversibles protegidos instalados en los muestreadores Niskin. En el laboratorio se midió la salinidad del agua con un salinómetro. Mediante lecturas con un disco Secchi, se midió la visibilidad del agua (con precisión de 0.1 m). Luego, cada muestra se filtró en filtros de membrana (0.45  $\mu$ m). El filtrado se congeló para efectuar análisis posteriores de nutrientes. La concentración de la clorofila se midió mediante espectrofotometría siguiendo los métodos de Parsons et al. (1984). Las muestras de agua filtrada se analizaron para determinar las concentraciones de nitrato-nitrato, fosfato y silicato, de acuerdo a lo indicado en Parsons et al. (1984).

El fitoplancton (diatomeas y dinoflagelados) presente en las muestras se contó utilizando celdas Sedwig-Rafter, de acuerdo al método de APHA (1991).

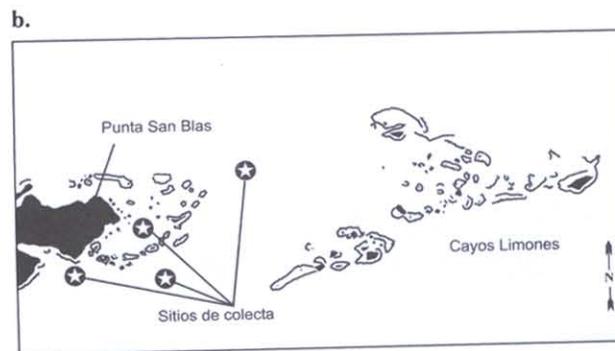


Cuando fue necesario, se concentró por sedimentación el fitoplancton de las muestras antes de analizarlo. En cada sitio se llevaron a cabo arrastres para recolectar el plancton, por duplicado y por 30 minutos, utilizando redes estándar de plancton (0.5 m de diámetro de boca y con apertura de malla de 300  $\mu$ m). Se utilizó un fraccionador tipo Folsom para obtener dos alícuotas de cada muestra de zooplancton; los organismos presentes en cada alícuota se contaron utilizando un microscopio estereoscópico binocular. Posteriormente, se calculó la abundancia de zooplancton según Omori e Ikeda (1984).

## RESULTADOS

### *La costa del Pacífico*

En el período del estudio la precipitación presentó el patrón usual de lluvias leves durante el primer trimestre del año e intensificación hacia el final de la estación lluviosa (Figura 3a). Nuestros datos sobre la calidad del agua (Cuadro 1) corroboraron el fuerte patrón estacional de variabilidad registrado anteriormente en el ambiente costero de esta zona del POT (Smayda, 1966; Forsbergh, 1969; Fiedler et al., 1991; D'Croz et al., 1991). En gran parte, esto se debe a los efectos del afloramiento en el Golfo de Panamá. Cuando las aguas del afloramiento llegan a la superficie la temperatura del agua superficial puede descender hasta los 15° C (Glynn y Maté, 1996), aunque, durante nuestro estudio sólo registramos 18.7° C de temperatura mínima. La temperatura del mar en los 20 m superiores de la columna varió en 10° C entre la estación lluviosa y la seca, aunque la diferencia de los prome-



**Figura 2.** Sitios del estudio en la Bahía de Panamá, costa del Pacífico (a) y Punta San Blas, en la costa del Caribe (b).

**Cuadro 1.** Valores promedios de las variables del agua, medidas semanalmente en la Bahía de Panamá (Pacífico) y en Punta San Blas (Caribe). Estación seca: desde enero hasta abril; estación lluviosa: desde mayo hasta diciembre; período de muestreo: desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996. EE = error estándar; Mín.: valor mínimo; Máx.: Valor máximo; n: número de mediciones.

Bahía de Panamá (Pacífico)	Estación Seca					Estación Lluviosa					Período de muestreo				
	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n
Temperatura (°C)	25.50	(0.20)	18.70	28.80	102	28.10	(0.10)	24.90	30.20	264	27.40	(0.10)	18.70	30.20	366
Salinidad (o/oo)	32.20	(0.20)	27.10	34.90	102	29.20	(0.10)	21.50	33.90	264	30.10	(0.10)	21.50	34.90	366
Disco Secchi (m)	9.30	(0.40)	3.50	15.80	36	9.30	(0.20)	4.80	14.30	94	9.50	(0.20)	3.50	15.80	130
Nitrato-nitrito ( $\mu\text{M}$ )	1.03	(0.05)	0.11	2.23	100	0.27	(0.01)	0.06	0.70	272	0.47	(0.02)	0.06	2.23	372
Fosfato ( $\mu\text{M}$ )	0.37	(0.03)	0.04	0.99	102	0.12	(0.01)	0.02	0.33	270	0.19	(0.01)	0.02	0.99	372
Silicato ( $\mu\text{M}$ )	3.95	(0.24)	1.62	9.10	96	8.24	(0.33)	2.75	18.75	273	7.13	(0.28)	1.62	18.75	369
Clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ )	1.48	(0.07)	0.44	2.87	96	0.59	(0.01)	0.10	0.87	283	0.95	(0.03)	0.10	2.87	379
Fitoplankton (células $\text{ml}^{-1}$ )	663.30	(47.30)	79.70	2301.10	107	166.40	(8.30)	10.50	953.30	279	304.10	(18.30)	10.50	2301.10	386
Zooplankton ( $10^3$ por muestra)	8.76	(1.00)	0.64	29.70	36	7.02	(0.50)	1.36	30.76	92	7.51	(0.50)	0.64	30.76	128

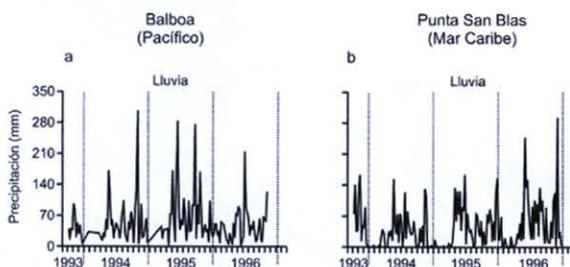
  

Punta San Blas (Caribe)	Estación Seca					Estación Lluviosa					Período de muestreo				
	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n	Promedio	(EE)	Mín	Máx	n
Temperatura (°C)	27.90	(0.00)	27.10	30.00	369	28.70	(0.00)	26.60	30.00	791	28.50	(0.00)	26.60	30.00	1160
Salinidad (o/oo)	34.80	(0.00)	31.00	36.30	369	34.20	(0.00)	30.50	37.20	791	34.40	(0.00)	30.50	37.20	1160
Disco Secchi (m)	16.60	(0.40)	4.50	23.40	170	16.40	(0.30)	4.00	27.70	400	16.40	(0.20)	4.00	27.70	570
Nitrato-nitrito ( $\mu\text{M}$ )	0.23	(0.01)	0.05	0.48	332	0.29	(0.01)	0.09	0.75	622	0.27	(0.01)	0.05	0.75	954
Fosfato ( $\mu\text{M}$ )	0.04	(0.01)	0.01	0.14	303	0.04	(0.01)	0.01	0.22	695	0.03	(0.01)	0.01	0.22	998
Silicato ( $\mu\text{M}$ )	3.06	(0.05)	1.52	7.64	334	6.42	(0.08)	2.23	15.82	717	5.70	(0.08)	1.52	14.50	1051
Clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ )	0.36	(0.01)	0.06	1.00	368	0.41	(0.02)	0.11	0.99	841	0.40	(0.01)	0.11	1.00	1209
Fitoplankton (células $\text{ml}^{-1}$ )	60.30	(2.30)	19.90	152.30	119	99.90	(6.00)	17.10	579.60	220	85.90	(4.10)	17.10	579.60	339
Zooplankton ( $10^3$ por muestra)	0.80	(0.03)	0.17	2.97	197	1.15	(0.04)	0.19	5.70	445	1.04	(0.03)	0.17	5.67	642

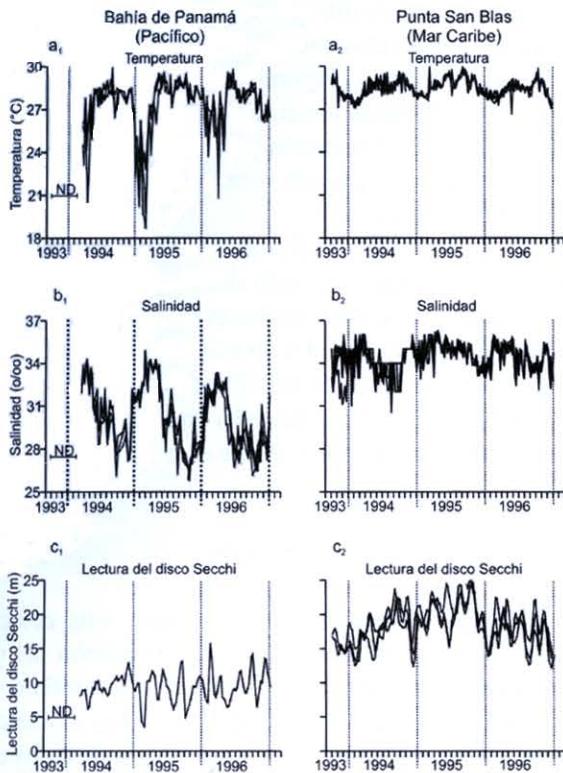
dios sólo fue de unos 3° C (en gran parte debido al débil afloramiento en 1996). Las diferencias interanuales en la intensidad del afloramiento durante la estación seca se observan en nuestros datos (Figura 4a, 1995 vs. 1996; véase también D'Croze et al., 1991). La salinidad del agua se relacionó en forma inversa con la temperatura del mar y varió entre agua típicamente

marina (34‰), durante los episodios de afloramiento, hasta diluciones inferiores a 30‰ durante la estación lluviosa (Figura 4b). Las lecturas del disco Secchi no mostraron un fuerte patrón estacional de cambios y lecturas mínimas del disco Secchi ocurrieron tanto durante la estación seca, como durante el pico de la estación lluviosa (Figura 4c). La penetración de la luz se reduce debido a la abundancia de plancton durante el afloramiento y a los sedimentos liberados con las descargas de los ríos durante la estación lluviosa.

La concentración de nutrientes disueltos fue muy superior durante la estación seca en comparación a la estación lluviosa. Durante la estación seca, la concentración de fosfatos y nitratos del afloramiento (Cuadro 1, Figura 5a) fue hasta 3 y 4 veces mayor, respectivamente, que durante la estación lluviosa (Cuadro 1, Figura 5a, b). Los cambios estacionales en la concentración del silicato disuelto ocurrieron a la inversa de este patrón (Figura 5c, Cuadro 1), debido a que el silicato se deriva de las descargas de agua dulce durante la estación lluviosa. La renovación de los nutrientes en la par-



**Figura 3.** Patrón semanal de lluvia en Balboa (Pacífico, datos provenientes de la Comisión del Canal de Panamá) y Punta San Blas (Caribe, datos provenientes de la estación de campo de STRI en San Blas), desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996.



**Figura 4.** Mediciones semanales de la temperatura del mar (a, Pacífico; a<sub>2</sub> Caribe), salinidad (b<sub>1</sub> Pacífico; b<sub>2</sub>, Caribe), lecturas del disco Secchi (c<sub>1</sub>, Pacífico; c<sub>2</sub>, Caribe), desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996.

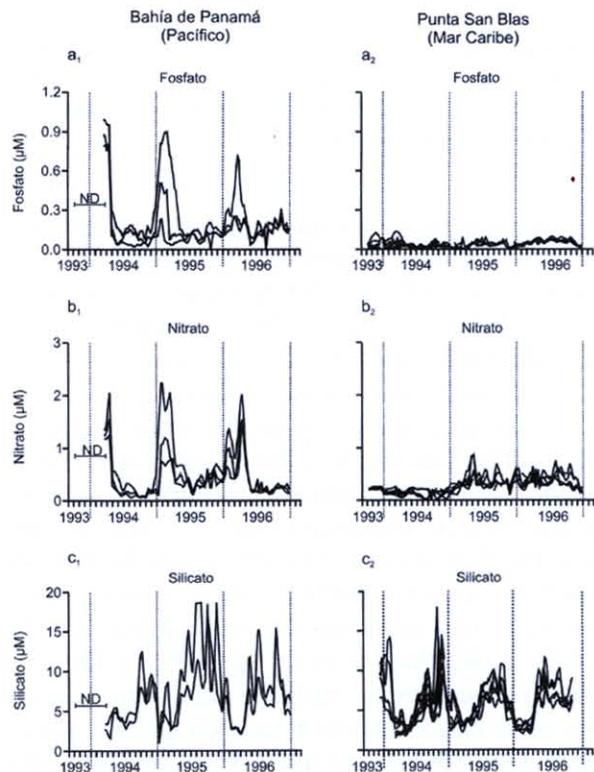
te superior de la columna de agua se relaciona claramente con el afloramiento y no con la escorrentía, puesto que no se encontró relación alguna entre las fluctuaciones de nitrógeno/fósforo disueltos y el silicato (correlación de silicato vs. nitrato-nitrito  $r = 0.03$ ,  $p = 0.67$  y silicato vs. fosfato  $r = 0.03$ ,  $p = 0.64$ ). Esto sugiere que la escorrentía terrestre posiblemente no es una fuente importante de nutrientes en la Bahía de Panamá.

Las fluctuaciones en la concentración de clorofila y en la abundancia de fitoplancton (Figuras 6a, b), fueron paralelas a los cambios en la concentración de nutrientes disueltos y presentaron picos durante los episodios de afloramiento. El promedio de los niveles de clorofila durante estos episodios fue tres veces mayor que durante la estación lluviosa (Cuadro 1). Al contrario de la situación con el fitoplancton, no hubo cambios estacionales pronunciados en la abundancia de zooplancton, aunque hubo indicaciones de que la máxima abundancia ocurrió poco después de la floración del fitoplancton en la estación seca y de que la abundancia disminuyó al final de la estación lluviosa (Figura 6c, Cuadro 1).

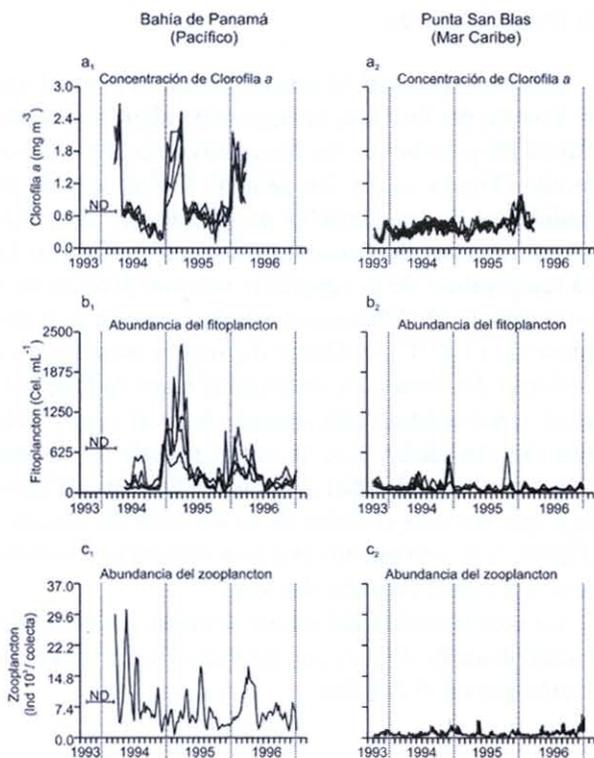
*La costa del Caribe*

La lluvia presentó el mismo patrón estacional que en la costa del Pacífico, aunque hubo algunas diferencias en los patrones de las dos costas en el curso de cada año (Figura 3a, b). En general, la mayoría de las mediciones de las variables de calidad del agua sólo mostraron leves fluctuaciones estacionales (Cuadro 1). La temperatura de la superficie del mar (Figura 4a<sub>2</sub>), varió sólo en 3° C durante el estudio, con una leve disminución (1-2 °C), evidente durante la estación seca (invierno del norte). La salinidad (Figura 4a<sub>2</sub>), permaneció relativamente alta durante todo el año y sólo mostró señas de un pico en la postrimería de la estación seca. La visibilidad del agua en San Blas (Figura 4c<sub>2</sub>), que fue casi el doble de la del lado del Pacífico (Figura 4c<sub>1</sub>), sólo mostró una leve tendencia a aumentar a fines de la estación lluviosa.

La concentración del nitrato disuelto, así como del fosfato disuelto (Figura 5a<sub>2</sub>, b<sub>2</sub>) fueron inferiores en el Caribe que en el Pacífico.



**Figura 5.** Serie de tiempo correspondiente a la concentración de fosfato (a<sub>1</sub> Pacífico; a<sub>2</sub> Caribe), concentración de nitrato+nitrito (b<sub>1</sub> Pacífico; b<sub>2</sub> Caribe) y concentración de silicato (c<sub>1</sub> Pacífico; c<sub>2</sub> Caribe), desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996.



**Figura 6.** Concentración semanal de clorofila (a<sub>1</sub> Pacífico; a<sub>2</sub> Caribe), abundancia de fitoplancton (b<sub>1</sub> Pacífico; b<sub>2</sub> Caribe) y de zooplancton (c<sub>1</sub> Pacífico; c<sub>2</sub> Caribe), desde octubre de 1993 hasta diciembre de 1996.

En el Caribe, la concentración de nitrógeno fue 1/5 de la del Pacífico, durante la estación seca, pero durante la estación lluviosa fue casi igual en ambos océanos. La concentración de fosfato en el Caribe fue 1/10 de la del Pacífico durante la estación seca y 1/4 de la del Pacífico, durante la estación lluviosa. Los niveles de silicato en el Caribe fueron semejantes a aquellos del Pacífico y en ambos océanos aumentaron a medida que la estación lluviosa avanzó (Figura 5c<sub>2</sub>), aunque la diferencia de abundancia relativa de silicato, tanto en el Pacífico como en el Caribe, durante las dos estaciones lluviosas no ocurrió en forma paralela a las diferencias en la intensidad relativa de lluvia en ambas costas, durante los dos años (Figura 3 y 5). En el Caribe, la concentración media de silicato fue cerca de dos veces mayor durante la estación lluviosa que durante la seca (promedios: 6.42 mM y 3.06 mM, respectivamente; prueba t,  $p < 0.001$ ). La existencia de una correlación positiva leve entre las concentraciones de nitrato y silicato (Figura 5;  $r = 0.39$ ,  $p < 0.001$ ) indica que en esta zona la escorrentía de agua dulce es la

fuerza principal de nitrógeno inorgánico disuelto. Sin embargo, estas relaciones no se presentaron entre el fosfato y el silicato (Figura 5;  $r = 0.09$ ,  $p = 0.13$ ). Al contrario de la situación en el Pacífico, no hubo diferencias en la concentración promedio de nitrato o de fosfato durante la estación seca, ni durante la lluviosa (Figura 5, Cuadro 1).

El nivel promedio de clorofila en San Blas fue la mitad del encontrado en el lado del Pacífico (Cuadro 1), hubo escasa variación y no fue evidente ningún patrón estacional (Figura 6a<sub>2</sub>). La abundancia de zooplancton en el Caribe fue 1/10 de la del Pacífico durante ambas estaciones (Figura 6c<sub>1,2</sub>), también con poca variación y sin un patrón estacional evidente en el Caribe.

## DISCUSIÓN

Nuestras mediciones muestran una zona costera caribeña oligotrófica, en la cual la renovación del nitrato-nitrito y de silicato se debe a la escorrentía continental de agua dulce. Sin embargo, no hay evidencia de un aporte importante de fósforo por vía de dicha escorrentía. La reducida contribución continental de nitrato/fosfato en San Blas puede estar relacionada a una combinación de: (a) el reducido tamaño de la vertiente costera (Figura 1) y (b) la poca alteración antropogénica de la vertiente, que se encuentra poco poblada y que ha experimentado reducida tala para agricultura y la utilización de fertilizantes artificiales ha sido escasa. La limitación de fósforo ha sido reportada para otros ambientes ricos en carbonatos en el Caribe y en la Florida (D'Elia et al., 1981; Fourqurean et al., 1992). La absorción de fósforo por parte de los abundantes depósitos biogénico de carbonato de calcio (como los arrecifes de coral, véase Suess, 1973), podría ser una de las causas de los reducidos niveles de fosfato en San Blas. Sin embargo, los niveles que registramos allí, son semejantes a los medidos por Kwiecinski y Chial (1983), en un sector carente de afloramiento en la costa del Pacífico de Panamá (Golfo de Chiriquí—véase Figura 1), donde los arrecifes de coral no son abundantes. Independientemente del mecanismo responsable de los niveles reducidos de fósforo en San Blas, el fósforo podría ser el principal nutriente limitante para el desarrollo del fitoplancton (y por tanto para la producción de zooplancton), en la zona caribeña de nuestro estudio. Las diferencias entre las condiciones de la estación lluviosa en las costas del Pacífico y las del Caribe, demuestran que esta limitación

..., aunque los niveles de nitrato son semejantes en ambas costas, los niveles de fosfato, fitoplancton y zooplancton, son inferiores en el Caribe, en comparación al Pacífico. Aún no es claro qué produce el mayor nivel de fosfato en el Pacífico durante la estación lluviosa. Una vertiente mucho más extensa (Figura 1), con mayor población humana y agricultura mucho más intensiva podría causar el mayor aporte de fosfato. Además, la plataforma continental extensa, poco profunda (Figura 1) y afectada por fuertes corrientes de marea podría ayudar a retener los nutrientes en aguas próximas a la costa.

Los resultados de nuestro estudio ilustran con claridad las diferencias amplias entre el ambiente del lado del Pacífico y del Caribe, en el Istmo de Panamá. Estas diferencias concuerdan con lo que se ha sugerido en trabajos anteriores, respecto a los factores que influyen en el desarrollo de los arrecifes de coral en el AOT y el POT. Los arrecifes de coral se desarrollan mejor en aguas cálidas. La temperatura de la superficie del mar en el lado del Caribe resultó elevada y muy estable, durante el período del estudio, con variación estacional máxima de 2 °C. En la Bahía de Panamá, sin embargo, la temperatura de la superficie del mar está sometida a fluctuaciones estacionales considerables (de hasta 15 °C), entre la estación lluviosa y la seca, a causa del afloramiento estacional. Tales variaciones en la temperatura del mar, parecen tener fuertes efectos restrictivos sobre el crecimiento de algunos corales, tal como es el caso de *Pocillopora damicornis*, la especie constructora de arrecifes más importante del POT. Esta especie presenta una tasa de crecimiento muy inferior en el Golfo de Panamá, en comparación al contiguo Golfo de Chiriquí (véase Figura 1), donde no hay afloramiento costero y se presentan pocos cambios estacionales de temperatura (Glynn, 1977).

Sin embargo, el crecimiento de los corales no sólo es limitado por las bajas temperaturas. Un extenso blanqueamiento y gran mortandad de corales ocurrió en el POT durante la fuerte Oscilación Sur del Fenómeno de El Niño de 1982-83, cuando la temperatura en la superficie del mar se elevó sustancialmente (Glynn, 1984; Glynn y otros, 1988). Un estudio experimental llevado a cabo con el coral *Pocillopora damicornis*, sugiere que las altas temperatura tienen mayor efecto negativo sobre los corales del Golfo de Panamá, que sobre los corales del Golfo de Chiriquí donde no hay afloramiento (Glynn y D'Croz, 1990). Sin embargo, un evento importante de blanqueamiento de corales también ocurrió en Punta San Blas (y en muchos otros sitios del Caribe),

en el verano de 1983, durante un período en que la temperatura superficial del mar fue excepcionalmente elevada. Este blanqueamiento afectó a unas 25 especies de celenterados y la mortandad fue de hasta un 35% en algunos arrecifes (Coffroth et al., 1990). El blanqueamiento asociado a las elevadas temperaturas del mar también afectó a los arrecifes en San Blas, desde junio hasta octubre de 1995, pero al parecer esto no ocurrió en el POT. Por tanto, la mortalidad relacionada con el blanqueamiento de los corales podría afectar en forma negativa el desarrollo de los arrecifes tanto en las costas del Caribe, como las del Pacífico de Panamá.

Aunque las temperaturas elevadas, así como las reducidas, constituyen un factor importante de restricción del crecimiento de los corales y de los arrecifes de coral, otra evidencia indica que las concentraciones de nutrientes disueltos afecta en forma directa y también indirecta, el crecimiento y la supervivencia de los corales y el desarrollo de los arrecifes de coral. Los sistemas marcadamente eutróficos podrían resultar antagónicos al desarrollo de los arrecifes de coral en varias formas: (a) la penetración de la luz, que afecta el crecimiento de las algas simbióticas en los corales autotróficos, puede verse restringida por la abundancia del plancton (Lewis, 1977). (b) Las elevadas concentraciones de nutrientes disueltos promueve el crecimiento de macroalgas y otros organismos que pueden superar a los corales en la competencia por el espacio, e impedir la acumulación de la estructura del arrecife (Birkeland, 1977). (c) Las concentraciones elevadas de fósforo pueden inhibir la calcificación de los corales (Kinsey y Davies, 1979). (d) La alta concentración de nutrientes conduce a la abundancia de plancton, que sostiene grandes poblaciones de organismos bioerosionadores planctotróficos, que a su vez restringen el desarrollo de grandes corales en el POT (Highsmith, 1980). Las estrechas relaciones entre la temperatura del mar, los nutrientes disueltos y el fitoplancton en la Bahía de Panamá confirman que la mayor estacionalidad física y las condiciones eutróficas de esta bahía, podrían ser desfavorables para el crecimiento de los arrecifes de coral por varias razones, derivadas principalmente del afloramiento estacional. Las condiciones tropicales oligotróficas estables, que favorecen el crecimiento de los arrecifes de coral en la costa caribeña se relacionan, principalmente, con la ausencia de un afloramiento costero. Por tanto, nuestros datos apoyan la idea (Porter, 1974), de que muchos de los controles fundamentales de la distribución de los arrecifes de coral en ambas costas del Istmo de Panamá, son puramente físicos.

## RECONOCIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por el Programa de Ciencias Ambientales Marinas, del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Le agradecemos a la Comisión del Canal de Panamá por facilitarnos los datos sobre la precipitación en Balboa; a M. Batista R., A. Castillo, H. Collazos, J. B. Del Rosario, P. Góndola, C. Guevara, K. Kaufmann, J. A. Martínez V., J. Maté, S. Paton, R. Tapia y R. C. Thompson por su asistencia técnica. H. Lessios por sus comentarios del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- Apha (1991) Standard methods for the examination of water and wastewater, 18<sup>th</sup> Edition, Amer Pub Health Ass Inc, New York.
- Birkeland C (1977) The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. Proc 3<sup>rd</sup> Int Coral Reef Sym 1:15-21.
- Birkeland C (1987) Nutrient availability as a major determinant of differences among coastal hard-substratum communities in different regions of the tropics. In: Birkeland C (ed.) Differences between Atlantic and Pacific tropical marine coastal ecosystems: community structure, ecological processes, and productivity UNESCO Rep Marine Sci, UNESCO, Paris, pp 45-90.
- Clifton KE, Kim K, Wulff JL (1996) Field guide to the Reefs of Caribbean Panamá with an emphasis on western San Blas, 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Sym, Panamá.
- Coates AG, Jackson JBC, Collins LS, Cronin TM; Dowsett HJ, Bybell LM, Jung P, Obando JA (1992) Closure of the Isthmus of Panamá: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panamá. Geological Society of America Bulletin 104:814-828.
- Coffroth MA, Lasker Hr, Oliver JK (1990) Coral mortality outside of the eastern Pacific during 1982-1983: relationship to El Niño. In: Glynn PW (ed) Global ecological consequences of the 1982-1983 El Niño-southern oscillation. Elsevier Oceanographic Series pp 141-177.
- D'Croz L, Del Rosario JB, Gómez JA (1991) Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panamá. Rev Biol Trop 39:233-241.
- D'Elia CF, Webb KL, Porter JW (1981) Nitrate-rich groundwater inputs to Discovery Bay, Jamaica: a significant source of N to local coral reefs? Bull Mar Sci 31:903-910.
- Dana TF (1975) Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. Marine Biology 33:355-374.
- Forsbergh ED (1969) On the Climatology, oceanography and fisheries of the Panamá Bight. Bull Inter-Amer Trop Tuna Comm 14:49-259.
- Fourqurean JW, Zieman JC, Powell GVN (1992) Phosphorus limitations of primary production in Florida Bay: evidence from C:N:P ratios of the dominant seagrass *Thalassia testudinum*. Limnol Oceanogr 37:162-171.
- Glynn PW (1972) Observations on the ecology of the Caribbean a Pacific coast of Panamá. In: Jones ML (ed) The Panamic biota: some observations prior to a sea-level canal. Bull Biol Soc Was, Washington, 2:13-30.
- Glynn PW (1977) Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panamá. J Mar Res 35: 567-585.
- Glynn PW (1982) Coral communities and their modifications relative to past and prospective Central American seaways. Adv Mar Biol 19:91-132.
- Glynn PW (1984) Widespread coral mortality and the 1982/1983 El Niño warming event. Environment Conserv 11: 133-146.
- Glynn PW, Cortés J, Guzmán HM, Richmond RH (1988) El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. Proc 6<sup>th</sup> Int coral Reefs Symp 3:237-243.
- Glynn PW, D'Croz L (1990) Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño coincident coral mortality. Coral Reefs 8:181-191.
- Glynn PW, Maté JA (1996) Field guide to the Pacific coral reefs of Panamá. 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp Panamá.
- Glynn PW, Stewart RH, McCosker JE (1972) Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution and predators. Geol Rundschau 61:483-519.
- Glynn PW, Veron Jen, Wellington GM (1996) Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanographic setting, geomorphology, reef-building coral communities and biogeographic relationships. Coral Reefs 15:71-79.
- Gordon AL (1967) Circulation of the Caribbean Sea. J Geophys Res 72(24):6207-6223.
- Guzmán H, Cortés J (1993) Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental: revisión y perspectiva. Rev Biol Trop 41:535-557.
- Highsmith RC (1980) Geographic patterns of Coral bioerosion: a productivity hypothesis. J Exp Mar Biol Ecol 46:177-196.
- Kinder Th, Heburn GW, Gere AW. (1985) Some aspect of the Caribbean circulation. Marine Geology 68:25-52.
- Kinsey DW, Davies PJ (1979) Effects of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth. Limnol Oceanogr 24: 935-940.
- Knowlton N, Weight LA; Solórzano LA, Mills DEK, Bermingham E (1993) Divergence in protein mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panamá. Science 260:1629-1632.
- Kwiecek B, Chial B (1983) Algunos aspectos de la oceanografía del Golfo de Chiriquí, su comparación con el Golfo de Panamá. Rev Biol Trop 31:323-325.
- Legeckis R (1985) Upwelling off the Gulfs of Panamá and Papagayo in the Tropical Pacific during March 1985. J Geophys Res 93:15485-15489.
- Lewis JB (1977) Processes of organic production on coral reefs. Biol Rev 52:305-347.
- McCreary Jr JP, Lee HS, Enfield BD (1989) The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with applications to circulation in the Gulf of Tehuantepec and Papagayo. Journal of Marine Research 47:81-109.

- Omori M, Ikeda T (1984) *Methods in marine zooplankton ecology*. J Wiley & Sons, New York.
- Parsons, TR, Maita Y, Lalli CM (1984) *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, New York.
- Porter JW (1974) Community structure of coral reef on opposite sides of the Isthmus of Panamá, *Science* 186:543-545.
- Rosenblatt RH (1963) Some aspect of speciation in marine shore fishes. *Systematics Assoc Publ* 5: 171-180.
- Smayda TJ (1966) A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panamá. III. General ecological conditions, and the phytoplankton dynamics at 8 ° 45'N, 79 ° 23'W from november 1954 to may 1957. *Bull Inter-Amer Trop Tuna Comm* 11:353-612.
- Stalcup MG, Metcalf WG (1972) Current measurement in the passage of the Lesser Antilles. *J. Geophys Res* 77: 1032-1049.
- Suess E (1973) Interaction of organic compounds with calcium carbonate-II. Organo-carbonate association in recent sediments. *Geochim Cosmochim Acta* 37:2435-2447.
- Well JW (1957) Coral reefs. In: Hedpeth, JW (ed) *Treatise on marine ecology and paleocology*. Geol Soc Am Ecol Me 67:1087-1104.
- Wust G (1964) *Stratification and circulation in the Antillean-Caribbean Basin*. Columbia University Press, Paisades, New York.
- Wyrski K (1967) Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int J Oceanol Limnol* 1:117-147.