

## Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica.

Héctor M. Guzmán\*, Jorge Cortés\*, Robert H. Richmond\*\*, Peter W. Glynn\*\*\*

Smithsonian Tropical Research Institute, Box 2072, Balboa, Panamá

\*CIMAR & Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.

\*\*Marine Laboratory, UOG Station, Mangilao, Guam 96913.

\*\*\*Division of Biology & Living Resources, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, 4600 Rickenbacker Causeway, Miami, Florida 33149.

(Recibido el 27 de febrero de 1987)

**Abstract:** The coral reefs at Isla del Caño, Costa Rica, were apparently affected by the 1982/83 El Niño Southern Oscillation warming event. In January 1984 a survey around the island showed a mean live and death coral cover of 5.4% and 30.26% respectively. Based on transect data from 1980 and 1984 the percent of live coral cover declined in 50%. The abundances of most corals and coral species diversity were less in 1984 than in 1980 and two species (*Gardineroseris planulata*, and *Porites panamensis*) were almost completely eliminated. Extensive reef flats present on the north and east shores of Caño Island now have few live corals and contain predominantly live crustose coralline algae.

El fenómeno de El Niño-Oscilación Sureña (ENOS) 1982/83 fue uno de los más intensos y severos observados en este siglo (Halpern 1983; Kerr 1983; Rasmusson 1985), y se ha asociado con disturbios en los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental (Glynn 1983, 1984; Prah 1983; Robinson 1985). Estos disturbios han sido de gran magnitud, y probablemente causaron la pérdida de zooxantelas de escleractinios e hidrocorales, y su posterior muerte, en una amplia región geográfica (Glynn 1984). Esta es la primera vez que se informa de una alta mortandad de corales causada por un fenómeno físico natural y que cubre un área geográfica tan extensa, desde las costas de América hasta las islas oceánicas del Pacífico Central, pasando por las islas Galápagos (Prah 1983; Cortés *et al.* 1984; Glynn 1984; Robinson 1985).

Generalmente, durante cada episodio anormal de El Niño, ocurre un cambio en el patrón de corrientes en el Pacífico Ecuatorial, con un fuerte flujo de la Contracorriente Ecuatorial del Norte hacia el este, que transporta aguas superficiales tropicales y cálidas hacia las costas de América (Wyrtki *et al.* 1976; Meyers y Donguy 1984; Rasmusson 1985). Durante el Niño 1982/83 la temperatura de la superficie del

agua subió hasta 33°C y se mantuvo en los treinta por varios meses (Cortés *et al.* 1984; Glynn 1984). En simulaciones de El Niño 1982/83 que se llevan a cabo en Panamá, se ha observado que corales mantenidos a 30°C por varias semanas, pierden las zooxantelas y posteriormente mueren. Temperaturas de más de 30°C están cerca del límite de tolerancia de la principal especie formadora de arrecife en Panamá, *Pocillopora damicornis* (L.) (Jokiel & Coles 1977; Coles & Jokiel 1977; Glynn 1984). Posteriormente al disturbio, las poblaciones de organismos asociados al arrecife cambiaron en densidades algunas y en hábito otras. Los organismos coralívoros al percibir una disminución en sus presas principales (*Pocillopora damicornis*) comenzaron a depredar otras especies menos abundantes, dando así la oportunidad para que esta especie que dominaba anteriormente y que fue la más afectada por el disturbio, posiblemente se recupere y continúe siendo la especie dominante (Glynn 1985a; b).

En coincidencia con esta amplia mortandad de corales a lo largo del Pacífico de América, las comunidades coralinas y los arrecifes de la Isla del Caño, Costa Rica, fueron severamente afectados durante el evento de El Niño 1982/83

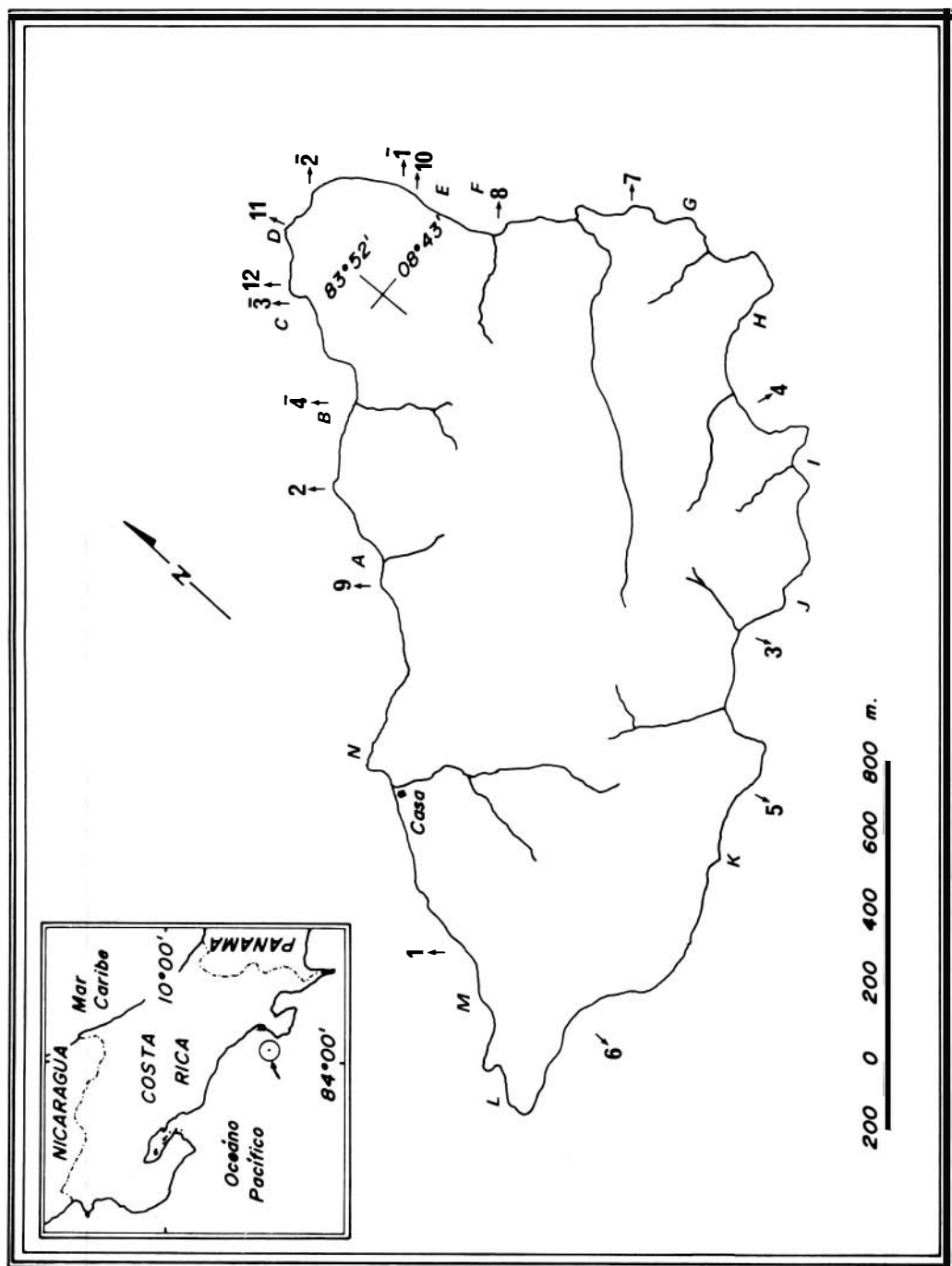


Fig. 1. Mapa de la Isla del Caño, Costa Rica, mostrando los lugares donde se hicieron observaciones (letras), y los transectos (números con raya vertical arriba) realizados en 1980, y los transectos de 1984.

(Cortés *et al.* 1984). En el presente trabajo, se presentan datos de los arrecifes coralinos de la isla antes y después de El Niño 1982/83. Con base en comparaciones entre ambos períodos,

se estimará el daño ocurrido durante el fenómeno y se evaluará el efecto de la mortandad en los Arrecifes de la Isla del Caño.

## Area de estudio

La Reserva Biológica Isla del Caño (8°43'N, 83°52'W) se encuentra situada en el Océano Pacífico al sur de Costa Rica, a una distancia aproximada de 15 kilómetros del continente, al norte de la península de Osa.

Los arrecifes que rodean la isla tienen una distribución en parches, presentándose las mayores formaciones arrecifales en los lados este y norte. El lado sur tiene poco desarrollo arrecifal, posiblemente debido a la acción muy intensa del oleaje en este área (Cortés & Murillo, 1985; Guzmán 1986). En Panamá se ha observado que los arrecifes (principalmente formados por *P. damicornis*) crecen más vigorosamente y son menos frágiles en las áreas protegidas de las islas (Glynn *et al.* 1972; Glynn y Stewart 1973).

Los arrecifes de la Reserva están formados principalmente por cinco plataformas o "bajos" arrecifales, cuyas áreas oscilan entre los 4.2 y 0.80 hectáreas. En su mayoría están cubiertas por altos porcentajes de algas coralinas, e. g. *Porolithon oncodes* Fosline, *Porolithon castellanum* Dawson y *Sporolithon pacificum* Dawson, y hay muy poca cobertura de coral vivo, e. g. *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) y microatolones de *Porites lobata* Dana. El arrecife mejor desarrollado se encuentra en el sector este de la isla; está formado por una plataforma de aproximadamente 2.7 Ha, un talud que se extiende hasta los 8-10 m de profundidad, y una base bien desarrollada hasta los 15 m de profundidad. Ambas áreas (talud y base) del arrecife están compuestas y dominadas por el coral masivo *Porites lobata*, y pequeños parches de *Pocillopora elegans* Dana, *Pavona clavus* Dana y *P. gigantea* Verrill. Se han encontrado colonias de diversos corales creciendo a 25-30 m de profundidad, principalmente en el lado sur de la isla donde existen parches de sustrato rocoso a esas profundidades (Guzmán 1986).

## METODOS

**Pre-Niño:** En enero de 1980, durante una semana se hizo (R.H.R.) un reconocimiento general de los arrecifes poco profundos que rodean la isla en 14 puntos (Fig. 1). Con el fin de cuantificar la cobertura relativa de coral, algas y arena, y la riqueza de especies, se realizaron cuatro transectos lineales de 10 m cada uno y perpendiculares a la costa (método según Loya

1978; Dodge *et al.* 1982). Además se hizo una colecta de corales para su posterior determinación. Los ejemplares se encuentran en el Museo Nacional de Costa Rica y en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

**Post-Niño:** A principios de junio de 1983 se observaron los primeros corales blanqueándose, principalmente en el Pacífico norte de Costa Rica (Cortés *et al.* 1984), y en diciembre del mismo año se encontró gran cantidad de corales muertos en la Isla del Caño (H. M. Guzmán, obser. pers.). Esto sugiere que esas mortandades podrían estar relacionadas con el fenómeno de "El Niño". Desde enero de 1984, la isla se ha visitado periódicamente, y se han realizado diversos reconocimientos de los arrecifes desde la costa hasta una profundidad de 33 m. Empleando el método de cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> (Dodge *et al.* 1982), se realizaron doce transectos de 50 m cada uno, perpendiculares a la costa, cuatro en cada lado de la isla (Fig. 1). Los corales colectados durante este período se encuentran depositados en el Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica.

Las áreas para los transectos fueron seleccionadas tomando en consideración las zonas en donde se observó un mayor desarrollo arrecifal. Con los datos obtenidos por medio de los transectos, se calculó el porcentaje de coral vivo y muerto, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), equitabilidad (J') y riqueza (R) (según Margalef 1974; Pielou 1975, 1977). Para comparar ambos años de muestreos, únicamente se emplearon los transectos # 8-10-11-12 de 1984 con los cuatro realizados en 1980 (ubicados en los sectores norte y este de la isla).

## RESULTADOS

El Cuadro 1 muestra un resumen de los transectos de 1980. En los lados norte y este de la isla, se observa un predominio de algas coralinas en todos los transectos y una mayor abundancia de *Porites lobata* en el norte y *Pocillopora damicornis* en el este. En ambos lados, el porcentaje de coral vivo es muy superior al muerto. La diversidad, equitabilidad y riqueza de especies es claramente mayor en el sector este de la isla.

En todos los transectos realizados en 1984, se encontró un porcentaje promedio de coral vivo y muerto de 5.40/00 ( $\pm$  4.68%) y 30.26% ( $\pm$  32.73%) respectivamente (Cuadro 2). Los mayores porcentajes de coral vivo están en la

CUADRO 1

*Cobertura (%) viva y muerta de corales e índices de diversidad (H'), equitabilidad (J') y riqueza (R) de transectos realizados en 1980, Isla del Caño.*

# Transecto y profundidad	Lado Este		Lado Norte	
	1 (4-5m)	2 (4-5m)	3 (3-4m)	4 (3-4m)
<i>Porites lobata</i>	2.5	2.2	21.5	21.0
<i>Porites panamensis</i>	0.0	0.0	2.5	3.0
<i>Pocillopora damicornis</i>	5.3	8.5	0.0	0.0
<i>Psammocora stellata</i>	2.2	1.3	0.0	0.0
<i>Pavona clavus</i>	1.2	0.0	0.0	0.0
<i>Porites lobata</i> (muerto)	0.0	0.0	6.0	0.0
<i>Pavona clavus</i> (muerto)	0.7	0.0	0.0	0.0
%Coral Vivo	11.2	12.0	24.0	24.0
% Coral Muerto	0.7	0.0	6.0	0.0
% Alga Coralina	87.5	88.0	49.0	53.5
% Arena y Piedra	0.6	0.0	21.0	22.5
H'	1.247	0.796	0.334	0.376
J'	0.900	0.724	0.482	0.376
R	1.241	0.804	0.804	0.314

CUADRO 2

*Cobertura (%) viva y muerta de corales e índices de diversidad (H'), equitabilidad (J') y riqueza de transectos (profundidad en parentesis) realizados en 1984: lado norte (1-2-9-12), este (7-8-1011) y sur (3-4-5-6), Isla del Caño*

Especie y cobertura	Norte				Este				Sur			
	1 (3-8m)	2 (2-4.5m)	9 (1-2.5m)	12 (2-2.5m)	7 (5-5.9m)	8 (0.5-3m)	10 (4-6.4m)	11 (3-6m)	3 (10-13m)	4 (5-7m)	5 (6-11m)	6 (5-7m)
<i>Porites lobata</i>	3.08	1.26	4.16	0.34	9.24	1.72	2.42	8.48	0.10	6.80	0.66	3.22
<i>Porites panamensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pocillopora damicornis</i>	0.08	0.14	0.30	0.26	2.06	2.08	2.16	4.64	0.06	0.00	0.66	0.68
<i>Pocillopora elegans</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.08	0.00	0.00	0.00	0.14
<i>Psammocora stellata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00
<i>Pavona clavus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.06
<i>Pavona gigantea</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.30	0.14	0.24	0.02	0.00
<i>Pavona varians</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.0	0.00
<i>P. lobata</i> (muerto)	0.06	22.22	3.60	26.46	64.60	28.16	47.08	12.70	0.00	1.60	0.00	3.42
<i>P. clavus</i> (muerto)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00
<i>P. damicornis</i> (muerto)	24.82	57.48	0.00	61.18	0.22	0.00	5.76	2.60	0.00	0.00	0.00	0.00
%Coral Vivo	3.50	1.44	1.10	11.10	11.48	3.80	4.74	14.56	0.30	7.33	1.46	4.10
% Coral Muerto	24.88	79.70	3.60	87.64	64.82	28.16	53.54	15.30	0.00	2.10	0.00	3.42
% Alga Coralina	71.62	13.18	90.84	0.58	10.48	62.14	15.56	56.48	88.80	56.69	71.50	87.42
% Esponjas	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.64	0.20
% Arena y roca	0.00	5.68	1.10	11.10	13.22	5.90	26.06	13.66	10.60	33.80	26.40	4.86
H'	0.184	0.192	0.107	0.419	0.242	0.299	0.354	0.423	0.043	0.309	1.018	0.664
J'	0.387	0.403	0.355	0.879	0.403	0.993	0.742	0.605	0.950	0.281	0.633	0.479
R	1.596	5.484	0.688	5.185	1.229	0.749	1.285	1.493	-1.661	1.004	10.569	2.126

CUADRO 3

Comparación estadística de cobertura (%) viva y muerta de corales e índices de diversidad (H') entre los transectos 1,2,3,4 (1980) y 8,10,11,12 (1984), Isla del Caño (desviación estándar entre paréntesis)

Diversidad y cobertura	1980	1984	N	Probabilidad
Diversidad (H')	0.6881 (0.42)	0.3738 (0.06)	4	P > 0.05*
Cobertura Viva (%)	17.80 (7.17)	8.55 (5.13)	4	P > 0.05**
Cobertura Muerta (%)	1.68 (2.90)	46.16 (31.9)	4	P > 0.05**

\* Prueba t de Hutchenson (Poole, 1974)

\*\* Prueba U de Mann-Whitney

zona este de la isla, luego en el norte y los valores más bajos en el sur. En la zona norte la cobertura de coral muerto, principalmente *Pocillopora damicornis*, osciló entre el 3.9% y 87%, pero en la mitad de los transectos fue superior al 70%. Para la zona este, la mitad de los transectos tuvo coberturas muertas superiores al 50%, mayormente *Porites lobata*, con ámbitos de 15% a 65%. En el sector sur se encontraron los valores más bajos de cobertura de coral muerto (<4%) y vivo (<8%), posiblemente debido a que el desarrollo de arrecifes en este sector está muy limitado por el fuerte oleaje y la pendiente del sustrato. Dicho sustrato está cubierto por algas laminares, e.g. *Halimeda discoidea* Decaisne y *Dyctiota* sp; además de porcentajes mayores al 50% de algas coralinas. La cobertura de coral vivo, aunque diferente entre los tres sectores de la isla (Cuadro 2), no presentó diferencias significativas (P > 0.05; ANDEVA de Kruskal-Wallis). Lo contrario se da al comparar los valores de cobertura muerta (P < 0.04; ANDEVA de Kruskal-Wallis). La mayor diversidad se encontró en la zona sur (3, 4, 5, 6), luego el este (7, 8, 10, 11) y finalmente el norte (1, 2, 9, 12), pero dichas diferencias no son significativas (P > 0.05; ANDEVA de Kruskal-Wallis). Esta mayor diversidad en el sector sur posiblemente se debe a la aparición de muchas pequeñas colonias aisladas y bien distribuidas sobre el sustrato rocoso. Este efecto sobre la diversidad pareciera estar relacionado con la baja cobertura de coral (Porter 1972; Grigg & Maragos 1974).

En el cuadro 3, se resumen y comparan únicamente los cuatro transectos del sector norte-este de la isla para ambos años. Se puede

observar una disminución no significativa en el porcentaje de coral vivo (P > 0.05; Prueba de U de Mann-Whitney) de aproximadamente 50%. Igualmente se encontró un aumento significativo en la cobertura de coral muerto, entre ambos años, de 45% (P < 0.05; Prueba de U de Mann-Whitney). Además se observó una disminución en la diversidad, aunque, comparando ambos años no se encontró una diferencia significativa entre las diversidades (P > 0.05; Prueba de t de Hutchenson).

El cuadro 4 presenta la abundancia relativa de corales hermatípicos de los años 1980 y 1984. Únicamente una especie, *Pavona gigantea*, no fue observada en 1980, pero esto probablemente se debió a que su distribución y abundancia se dan a mayores profundidades. En general se puede observar un cambio en la abundancia de las especies, siendo éstas menos abundantes en 1984 que en 1980. Según buceos de reconocimiento realizados en 1980, existían en forma abundante las especies *Porites panamensis* Verrill y *Gardineroseris planulata* (Dana), que actualmente se consideran muy raras.

## DISCUSION

Se ha documentado en detalle la mortalidad de corales en Panamá a causa del calentamiento de las aguas del Pacífico Oriental producido por ENOS 1982/83 (Glynn 1983, 1984). Las especies más afectadas fueron *Millepora* spp., *Pocillopora* spp., *Porites panamensis*, y moderadamente *Pavona* spp., *Porites lobata* y *Gardineroseris planulata*. En la Isla del Caño, *Millepora* spp. no se ha observado nunca. Las especies más

CUADRO 4

*Abundancia relativa de corales escleractinios, observados en 1980 y 1984, en la Isla del Caño. 0— No observado. 1—Raro: localizada en pequeñas cantidades y no ampliamente distribuida en el arrecife.*  
 2—Común: se encuentra en todo el arrecife, pero no abundantemente.  
 3— Abundante: presente en todo el arrecife en grandes cantidades. (— reducción; + aumento)

Especies	1980	1984	Cambio
<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana)	2	1	—
<i>Pavona clavus</i> (Dana)	3	2	—
<i>Pavona gigantea</i> (Verrill)	0	2	+
<i>Pavona varians</i> (Verrill)	1	2	+
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus)	3	2	—
<i>Pocillopora elegans</i> (Dana)	3	3	=
<i>Pocillopora eydouxi</i> (Milne Edwards & Haime)	1	1	=
<i>Porites lobata</i> (Dana)	3	3	=
<i>Porites panamensis</i> (Verrill)	2	1	—
<i>Psammocora stellata</i> (Verrill)	2	1	—

afectadas en la isla fueron también pocilloporídeos, aunque se encontró una reducción considerable en la abundancia de los corales masivos *Porites lobata* y *Pavona* spp. Por otro lado dos especies, *Porites panamensis* (principalmente) y *Gardineroseris planulata*, casi desaparecieron por completo de los arrecifes de la Isla del Caño. De estas dos, la última se encuentra formando costras muy pequeñas, difíciles de encontrar, y principalmente en aguas mayores a los 6 m de profundidad (Guzmán 1986). Por el contrario, esta especie crece en Panamá formando colonias masivas de gran tamaño en la base del arrecife (Glynn *et al.* 1972). En general, aunque pareciera que ninguna especie desapareció de la isla, la consecuencia del fenómeno fue una gran reducción en la cobertura viva de todas las especies.

Las extensas plataformas arrecifales (1 a 2 m de espesor) encontradas principalmente en los sectores norte y este de la isla, y construidas mayormente por *Pocillopora* spp., se encuentran actualmente cubiertas de algas coralinas, y de relativamente muy poco coral vivo. Estas plataformas son muy diferentes a sus equivalentes encontradas en Panamá (Glynn *et al.* 1972; Glynn 1976) o Gorgona, Colombia (Glynn *et al.* 1982), no solo por su baja cobertura de coral vivo y poco espesor, si no porque en la isla estos habitats están en aguas más superficiales, y por lo tanto la acción del oleaje es

más severo. Además, los cambios drásticos en temperatura y salinidad que se registran en estos ambientes, son poco tolerados por los corales (Glynn 1976; Coles & Jokiel 1978; Dollar 1982). Esto resulta en una plataforma arrecifal muy pobre en corales y dominada por algas coralinas, que en cierto modo podrían considerarse como los organismos formadores del arrecife y cementadores de éste (Adey & Vassar 1975; Steneck & Adey 1976). Actualmente se realizan estudios en la Isla del Caño, Panamá y Galápagos, para evaluar la recuperación de la comunidad después de esta catástrofe natural.

Connell (1978), propone que los disturbios son necesarios para mantener la alta diversidad de los arrecifes coralinos. Sin embargo, eso depende de la magnitud, el tiempo y la frecuencia de los disturbios. Se debe agregar a esta lista el efecto secundario de los organismos coralívoros, ya que se ha podido observar en Jamaica, después del huracán Allen, un aumento en la población del gastrópodo *Coralliophila*, el cual arrasó con los corales sobrevivientes (Knowlton *et al.* 1981). En Panamá, se observó una disminución del gastrópodo coralívoro *Jenmeria pustulata* (Solander) al mismo tiempo que una intensificación en la acción depredadora de la estrella de mar *Acanthaster planci* (Linnaeus), y del pez timboril *Arothron meleagris* (Bloch & Schneider) (Glynn 1985a; b). Pareciera que en Panamá no va a aumentar la diversidad con este

disturbio. Más bien, ha bajado y probablemente se mantenga baja. No se dispone de datos previos al Niño 1982/83 sobre los coralívoros de la Isla del Caño, pero se ha observado una total ausencia del gastrópodo *Jenneria*, y densidades muy bajas de la estrella *Acanthaster*. Sin embargo, se encontraron densidades altas de los cangrejos ermitaños *Aniculus* sp. y *Trizopagurus magnificus* (Bouvier), y del gastrópodo *Quoyula monodonta* (Blainville), que afectan únicamente al coral *Pocillopora* (Guzmán 1986). El pez timboril *Arothron meleagris*, importante depredador de *Pocillopora* en otros arrecifes de la región, se alimenta principalmente de algas coralinas incrustantes que dominan todas las plataformas de la isla, posiblemente debido a la poca abundancia de *Pocillopora* viva en la isla (Guzmán 1986). Con base en lo expuesto arriba, pareciera que la diversidad en la Isla del Caño, al igual que Panamá, no disminuyó notablemente después de la perturbación del ENOS, y pareciera que la comunidad continuará con una diversidad relativamente baja, debido al predominio del coral masivo *Porites lobata* en el arrecife. Sin embargo, la diversidad en la Isla del Caño continúa siendo mayor a la de los arrecifes de Panamá y Colombia (Guzmán 1986).

Según los modelos de vientos y corrientes del Pacífico que están en estudio actualmente para predecir futuros eventos de El Niño, todo pareciera indicar la posibilidad del regreso del fenómeno para los años 1986-1987 (MacKenzie, 1986). Sin embargo debido a que cada episodio de "El Niño" es diferente, posiblemente no ocurra un calentamiento de las aguas por un extenso período de tiempo como sucedió en 1982-83.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a C.E. Jiménez por su ayuda en el campo; a la Estación Biológica de Marengo por facilitar el transporte marítimo, a A. León por el dibujo y por ayudar en los preparativos de las giras, a R. Soto por la identificación de las algas coralinas, y en especial al Servicio de Parques Nacionales y sus guardaparques por su hospitalidad. Las visitas a la Isla del Caño fueron posibles gracias al financiamiento otorgado por La Organización de Estudios Tropicales (OTS); Vicerrectoría de Investigación, Universidad de Costa Rica (proyecto 808-83-135); y U.S. National Science Foundation (proyecto OCE-8415615).

#### RESUMEN

Los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica, fueron aparentemente afectados durante el evento de El Niño 1982/83. En enero de 1984, se encontró una cobertura promedio de coral vivo y muerto de 5.4% y 30.26% respectivamente. Comparando transectos realizados en 1980 y 1984, se encontró una reducción del 50% en la cobertura de coral vivo posterior a dicho evento. Dos especies de coral (*Porites panamensis* y *Gardineroseris planulata*) desaparecieron casi completamente de la isla. Las plataformas arrecifales o "bajos" encontrados principalmente en los lados norte y este de la isla, presentan actualmente poca cobertura de coral vivo, y están dominadas por diversas algas coralinas incrustantes.

#### REFERENCIAS

- Adey, W. H. & J. M. Vassar. 1975. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 14: 55-69.
- Coles, S. L. & P. L. Jokiel. 1977. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals. *Mar. Biol.* 43: 209-216.
- Coles, S. L. & P. L. Jokiel. 1978. Synergistic effects of temperature, salinity and light on the hermatypic coral *Montipora verrucosa*. *Mar. Biol.* 49: 187-195.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cortés, J. & M. M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: 197-202.
- Cortés, J., M. M. Murillo, H. M. Guzmán & J. J. Acuña. 1984. Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32: 227-231.
- Dodge, R. E., A. Logan & A. Antonius. 1982. Quantitative reef assessment studies in Bermuda: a comparison of methods and preliminary results. *Bull. Mar. Sci.* 32: 745-760.
- Dollar, S. J. 1982. Wave stress and coral community structure in Hawaii. *Coral Reefs* 1: 71-81.
- Glynn, P. W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the Eastern Pacific. *Ecol. Mon.* 46: 431-456.
- Glynn, P. W. 1983. Extensive bleaching and death of reef corals on the Pacific coast of Panamá. *Environ. Conserv.* 10:149-154.

- Glynn, P. W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982/1983 EL NIÑO warming event. *Environ. Conserv.* 11: 133-146.
- Glynn, P. W. 1985a. Corallivore population sizes and feeding effects following El Niño (1982-1983) associated coral mortality in Panama. *Proc. Fifth Inter. Coral Reef Cong., Tahiti* 4: 183-188.
- Glynn, P. W. 1985b. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 295-300.
- Glynn, P. W. & R. H. Stewart. 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panama) in relation to thermal conditions. *Limnol. Oceanogr.* 18: 367-379.
- 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., H. Von Prael & F. Guhl. 1982. Coral reef of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community and reef development. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betfn* 12: 185-214.
- Grigg, R. W. & J. E. Maragos. 1974. Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flows in Hawaii. *Ecology* 55: 387-395.
- Guzmán, H. M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica, y el efecto de perturbaciones severas. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. 179 p.
- Halpern, D. 1983. Editor's note. *Trop. Ocean-Atmos. Neslett.*, 21: 1.
- Jokiel, P. L. & S. L. Coles. 1977. Effects of temperature on the mortality and growth of Hawaiian reef corals. *Mar. Biol.* 43: 201-208.
- Kerr, R. D. 1983. Fading El Niño broadening scientist view. *Science* 22: 940-941.
- Knowlton, N., J. C. Lang, N. C. Rooney & P. Clifford. 1981. Evidence of delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals. *Nature* 194: 251-252.
- Loya, Y. 1978. Plotless and transect methods. pp. 197-217. *In* D. R. Stoddart & R. E. Johannes (eds.) *Coral Reefs: Research Methods*. UNESCO, Monographs on Oceanographic Methodology, Paris.
- MacKenzie, G. D. 1986. El Niño is stalking the Pacific again. *New Scientist*, March 27.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 951 p.
- Meyers, G. & J. R. Donguy. 1984. The north equatorial countercurrent and heat storage in the Western Pacific Ocean during 1982-1983. *Nature* 312: 258-260.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 196 p.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, London/New York. 158 p.
- Poole, R. W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, Inc., New York. 531 p.
- Porter, J. W. 1972. Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity. *Am. Nat.* 106: 487-492.
- Prahl, H. von. 1983. Blanqueo masivo y muerte de corales en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Cespedesia* 45-46: 125-129.
- Rasmusson, E. M. 1985. El Niño and variations in climate. *Amer. Sci.*, 73: 168-177.
- Robinson, G. 1985. Influence of the 1982-83. El Niño on Galápagos marine life, p. 153-190. *In* G. Robinson y E. M. del Pino (eds.). *El Niño en las Islas Galápagos, el Evento de 1982-1983*. Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos, Quito, Ecuador.
- Steneck, R. S. & W. H. Adey. 1976. The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a Caribbean algal ridge builder. *Botanica Marina* 19: 197-215.
- Wyrтки, K. 1985. Water displacement during 1982-83 and the genesis of El Niño and the southern oscillation. International Conference on the TOGA Scientific Programme, World Climate Research Programme 4: 1-10.
- Wyrтки, K., E. Stroup, W. Patzert, R. Willians & W. Quinn. 1976. Predicting and observing El Niño. *Science* 191: 343-346.