

BIOGEOGRAFIA DE LOS CORALES HERMATIPIICOS DEL PACIFICO COLOMBIANO*

Henry von Prael, Julio César Escobar y
Enrique Javier Peña
Departamento de Biología
Sección Biología Marina

RESUMEN

Se discuten las hipótesis de Dana (1975) y de Heck y Mc Coy (1978), sobre el origen de los corales hermatípicos del Pacífico Oriente tropical y se complementa la hipótesis de Prael (1986), en la cual propone que los corales del Pacífico colombiano son inmigrantes de la fauna Pan-tética del Caribe, la cual sobrevivió a las glaciaciones en refugios pleistocénicos. Se proponen además algunos sitios del Pacífico colombiano como posibles refugios pleistocénicos y se discute el registro fósil presentado por Durham (1966) y complementado por Heck y McCoy (1978).

ABSTRACT

This paper discusses Dana (1975) y Heck y Mc Coy (1978) hypothesis for eastern Pacific reefs origin, and complement Prael's theory which proposes that Colombian Pacific reefs are immigrant from the Panthetian caribbean fauna, surviving to the Pleistocenis glaciations. Some local places along the Colombian Pacific coast as possible Pleistocenic refuge are proposed. The fossil record presented by Durham (1966) and complemented by Heck y Mc Coy (1978) are discussed.

INTRODUCCION

La distribución de los corales hermatípicos depende de diversos factores como: patrones de corrientes, estructuras térmicas del agua, zonas de surgencia, clima y sustrato. Estos factores junto al conocimiento del registro fósil, patrones de paleocirculación e historia geológica de una zona, permiten esta-

*Contribución N° 10 del CIME, Centro de Investigaciones Marinas y Estuarinas de la Universidad del Valle.

blecer la biogeografía de estos organismos. Es importante además tener definida claramente la sistemática de los corales para intentar desarrollar estudios biogeográficos.

Con el levantamiento del Istmo de Panamá, los océanos se dividieron en dos grandes provincias biogeográficas: 1. Provincia del Indo-Pacífico, la más grande y 2. Provincia del Caribe o Atlántica (Stehli y Wells, 1971; Goreau et al., 1979).

La fauna coralina del Indo-Pacífico es abundante y diversa, por lo que se considera un centro de radiación de corales (Wells, 1969), mientras la fauna coralina del Pacífico americano es pobre y poco diversa comparada con la fauna del Indo-Pacífico y la fauna del Caribe (Durham, 1966; Stehli y Wells, 1971).

Existen tres hipótesis acerca del origen de los corales hermatípicos del Pacífico Oriental tropical: 1. Migración transoceánica de plánulas coralinas desde el Indo-Pacífico hasta el Pacífico Este, después de las glaciaciones pleistocénicas (Dana, 1975), 2. Los corales del Pacífico Este hacen parte de las comunidades coralinas Pantéticas, que sobrevivieron a las catástrofes eocénicas y pleistocénicas en refugios y fueron modificadas por eventos tectónicos, especiaciones y extinciones de acuerdo con el modelo de vicarianza de Croizat et al. (1974) (Heck y McCoy, 1978). 3. La fauna coralina del Pacífico Este, proviene de la fauna Pantética que habitaba el Caribe y pasó al Pacífico por medio de la paleocorriente ecuatorial, al formarse los primeros arcos insulares que darían origen al Istmo de Panamá, desde finales del Mioceno hasta el Pleistoceno tardío (Prahl, 1986). Esta hipótesis al igual que la hipótesis de Heck y McCoy (1978) o la existencia de refugios pelistocénicos y explica la afinidad con los corales del Indo-Pacífico con el modelo vicarianza de Croizat et al. (1974).

Este trabajo discute algunas de las hipótesis biogeográficas existentes y adiciona nuevos elementos a la hipótesis de Prahl (1986) sobre el origen de los corales del Pacífico colombiano.

RESULTADOS Y DISCUSION

La hipótesis biogeográfica de los corales del Pacífico Este más comúnmente aceptada, es la propuesta por Dana (1975), quien considera que los corales del Pacífico americano presenta afinidad con la gran Provincia Tethyan hasta el Eoceno. Durante esta época hubo muchas extinciones por cambios en la temperatura de los océanos. Luego de cerrarse el Istmo de Panamá en el Plioceno y durante las fuertes glaciaciones del Pleistoceno, que se caracterizaron por descensos de más de 100 m en el nivel del mar, bajas temperaturas y salinidades; se produjo la extinción de la fauna coralina del Pacífico americano. Dana (1975) considera que los corales actuales son producto de la colonización por plánulas de corales del Indo-Pacífico, tal como igualmente lo proponen Vaughan y Wells (1943), Durham (1947, 1966) Porter (1972) y recientemente Cortes (1986).

Según Dana (1975) al correrse hacia el Norte la plataforma de las islas Line del Indo-Pacífico en el Plioceno, estas islas quedaron influenciadas por la contracorriente ecuatorial del norte y de esta forma fueron transportadas larvas coralinas hasta el Pacífico Este. Algunos argumentos de esta hipótesis son insatisfactorios y están aún en discusión.

Por ejemplo la travesía de larvas coralinas procedentes del Indo-Pacífico se dificulta especialmente por la gran distancia de la barrera del Pacífico Central o Barrera de Ekman (6.500 km entre las islas Line en el Indo-Pacífico y la isla Clipperton en el Pacífico Este) (Ekman, 1953). Si las plánulas coralinas son arrastradas por la contracorriente Ecuatorial del Norte desde las islas Line, requerirán 125 días para llegar al Pacífico Americano (Prahl, 1986), a la velocidad máxima de la corriente de 60 cm/s (Pickard, 1963). Pero esta velocidad solo se presenta durante 60 días (Wyrki, 1973).

Otro argumento en contra de la hipótesis de Dana (1975) son los resultados de los experimentos de Harrigan (1972), los cuales mostraron que las plánulas del coral *Pocillopora damicornis* (el coral más abundante en el Pacífico Este), aunque podían vivir 212 días en el Plancton, perderían la capacidad de fijación a un sustrato a los 44 días. Además Dana (1975) no explica por qué la isla de Clipperton, la más influenciada por la contracorriente Ecuatorial del Norte, posee el menor número de especies de corales hermalípicos del Pacífico americano. Dana (1975) tampoco explica por qué de las 400 especies aproximadamente que se encuentran en el Indo-Pacífico, solo 17 especies han logrado llegar al Pacífico Este.

Sin embargo es necesario reconocer la existencia de una gran afinidad entre las especies del Pacífico Este y las del Indo-Pacífico, el suministro energético que ofrece el alga simbiótica a la plánula de coral durante su vida planctónica (Richmond, 1981) y el descubrimiento de Richmond (1985) de la metamorfosis reversible en plánulas de *Pocillopora damicornis*, como argumentos que apoyan la hipótesis de Dana (1975).

Respecto a la metamorfosis reversible de la plánula, Richmond (1985) observó que las plánulas luego de fijarse al sustrato podían retraerse y pasar de un polipo sesil a una larva de nuevo, esta larva podía volverse a fijar o se podía transformar en un polipo planctónico con boca y tentáculos, lo que le permitía alimentarse. Pero este proceso que solo ocurría bajo condiciones de stress, no duraba más de 60 días (Richmond, 1985), tiempo todavía corto para explicar la migración transoceánica.

Otra posibilidad consiste en que se desarrollan pequeñas colonias sobre objetos flotantes como troncos o grandes masas de algas (*Sargassum*) y de esta manera logran atravesar la barrera de Eckman, liberando larvas en el Pacífico americano (Prahl, 1986).

La hipótesis de Heck y McCoy (1978) se basa en el concepto de vicarianza de Croizant et al. (1974), el cual afirma que bajo condiciones ambientales desfavorables la especie pueden sobrevivir en refugios y, a partir de estos, pueden recolonizar los antiguos espacios, cuando las condiciones ambientales alcancen niveles favorables.

Heck y McCoy (1978) propusieron que la fauna actual de corales del Pacífico, provienen de la ampliamente distribuida biota Pan-tética, la cual fué afectada por eventos tectónicos, especiaciones y extinciones.

Para Heck y McCoy (1978) la similitud entre las especies del Pacífico Este y las del Indo-Pacífico, se debe a procesos de vicarianza de las poblaciones de corales que sobrevivieron a las catástrofes oceánicas y pleistoceánicas en refugios en Pacífico Este, respecto a las especies afines en el Indo-Pacífico.

Es probable la supervivencia de algunos géneros de coral durante la catástrofe climática del Eoceno, pero éstos posiblemente se extinguieron por la presencia de fuertes surgencias desde California hasta el norte del Perú producidas por el paso de la paleocorriente ecuatorial por el portal de Panamá (Luyendick et al., 1972). Algunas zonas protegidas del golfo de California, posiblemente conservaron una fauna coralina, pero ésta debió extinguirse a causa de las glaciaciones pleistocénicas.

La hipótesis biogeográfica propuesta es la siguiente: hasta el Eoceno existía una fauna Pan-tética que ocupaba el Indo-Pacífico y el Caribe (Ekman, 1963). Esta fauna experimentó grandes extinciones por enfriamiento del mar (Well, 1956). Las extinciones Eocénicas se evidencian en el registro fósil de corales del Pacífico Este presentado por Durham (1966).

De acuerdo con el modelo de paleocirculación de Luyendyk et al (1972), la paleocorriente ecuatorial durante el Terciario, pasaba por el portal abierto de Panamá, creando a su paso desde el Caribe, corrientes laterales de vortice en el lado del Pacífico, lo que se manifestaba en fuertes zonas de surgencias que se extendían desde América Central nuclear hasta California y desde Colombia hasta

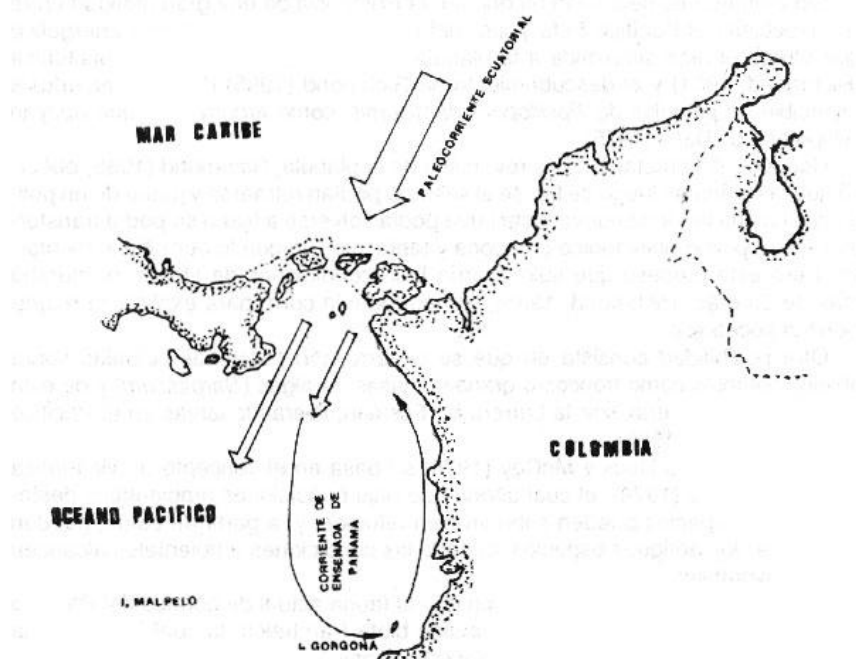


Fig. 1. Modelo de circulación de la Paleocorriente ecuatorial a través del portal de Panamá, desde finales del Mioceno hasta el Pleistoceno tardío.

el norte del Perú. Prácticamente toda la zona que ocupa hoy la actual Provincia Panámica.

Estas zonas de surgencia, aunque se encontraba en zona tropical, presentaban condiciones desfavorables para el desarrollo de estructuras coralinas por parte de las plánulas que llegaban del Caribe por medio de la paleocorriente ecuatorial. Las aguas temperaturas pudo ser el principal limitante.

Al iniciarse el levantamiento del istmo de Panamá, a finales del Mioceno (Woodring, 1966), por medio de la aparición de una serie de islas volcánicas (fig. 1), cambió sensiblemente el patrón de circulación de la paleocorriente ecuatorial y disminuyeron los polos de surgencias (Prahl, 1986). Hacia finales del Plioceno comenzó a manifestarse la Contracorriente ecuatorial que transportaba aguas tropicales del Indo-Pacífico a la recién formada ensenada de Panamá (Prahl, 1986). Esto debió producir un desplazamiento de las zonas de surgencias, permitiendo así el establecimiento de plánulas que atravesaban el arco insular de Panamá, en el Pacífico americano. Estas plánulas pertenecían a algunos géneros de corales Pantéticos del Caribe, que también estaban presentes en el Indo-Pacífico (Prahl, 1986).

REFUGIOS PLEISTOCENICOS

Posiblemente no todos los corales encontraban un medio adecuado en las antiguas zonas de surgencia (que no habían desaparecido por completo). Por lo tanto, los nuevos colonizadores debieron tener una serie de adaptaciones para ocupar zonas con temperaturas más bajas, mayor aporte de sedimentos, menor penetración de la luz y un rango de mareas más amplio si se compara con el Caribe (Prahl, 1986). Condiciones similares soportan actualmente los corales del golfo de Chiriquí en Panamá (Vaughan, 1916). Estos corales tienen representantes que también ocupan el Pacífico colombiano.

Las plánulas de coral, luego de atravesar el arco insular de Panamá, pudieron llegar a la isla de Malpelo y también entrar en la corriente de la ensenada de Panamá, llegando de esta manera a la isla de Gorgona y de aquí a algunos lugares de la costa del departamento del Chocó, al norte de Cabo Corrientes (fig. 1). Cuando desaparecieron los efectos de la contracorriente ecuatorial del norte y la zona de transición del frente tropical se desplaza al sur, aguas tropicales y posiblemente plánulas de coral pudieron colonizar las islas Galápagos desde la isla de Gorgona (Prahl, 1986).

Al cerrarse definitivamente el estrecho de Panamá, hacia el Plioceno tardío (Whitmore y Stewart, 1965), desaparecieron los grandes núcleos de surgencias en el Pacífico americano y las especies coralinas evolucionaron aisladamente con relación a las formaciones del Caribe y de acuerdo con el modelo de vicarianza de Croizat et al (1974) comienza a manifestarse similitudes con las especies del Indo-Pacífico.

Durante el Pleistoceno, las glaciaciones produjeron condiciones difíciles para los corales, especialmente por las fluctuaciones en el nivel del mar. Según Potts (1984) durante la última glaciación (Wisconsin) hace aproximadamente 15.000 años, el nivel del mar descendió alrededor de 120 m a una velocidad de 1.5 a 2.5 m/ 100 años; a esta velocidad el coral protegido en algunos lugares con pro-

fundidades mayores a 120m, pudo ir colonizando los sustratos inferiores por reproducción sexual, a medida que bajaba el nivel mar. Así mismo cuando el mar comenzó a ascender, por el mismo tipo de reproducción el coral colonizó los sustratos superiores. Estas condiciones de stress y la presencia de una costa con un talud pronunciado, no permitió el desarrollo de arrecifes coralinos pleistocénicos. La isla de Malpelo presenta una costa con un talud pronunciado y las formaciones coralinas de la isla descritas por Prahl y Erhardt (1985), nos dan una idea del tipo de estructuras coralinas que se pudieron formar en los refugios durante el Pleistoceno.

Solo cuando el nivel del mar se estabilizó hace 5000 años (Prahl, 1986), los corales pudieron colonizar el resto del Pacífico colombiano, a partir de los refugios pleistocénicos y así empezaron a formarse estructuras arrecifales en la ensenada de Utría y en la isla de Gorgona. Lo que está de acuerdo con la edad del arrecife de la isla de Gorgona, alrededor de 2000 a 3000 años según Glynn et al. (1982).

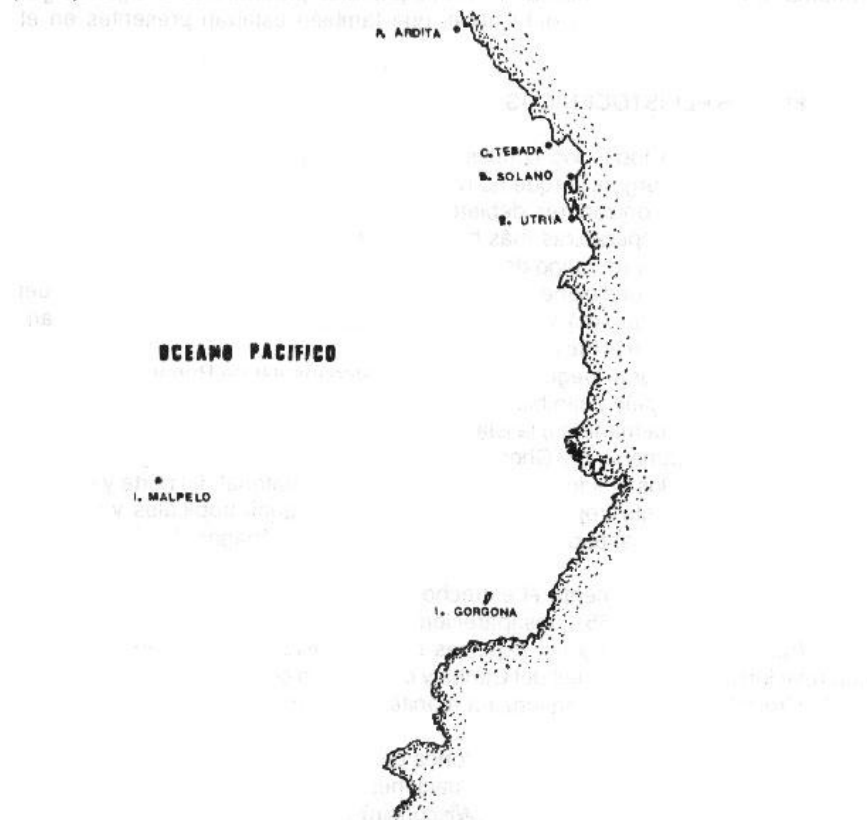


Fig. 2. Posibles refugios pleistocénicos en el Pacífico colombiano. En estos lugares se encuentran actualmente las formaciones coralinas más desarrolladas.

En el resto de sitios del Pacífico colombiano donde actualmente hay corales, no existe una batea o plataforma como en la isla de Gorgona y en la ensenada de Utría, por esto no se formaron estructuras arrecifales, sino parches o pequeñas poblaciones coralinas. Estos sitios son: caleta Tebada, bahía Cueva, Octavia, bahía Solano, bahía Limón y Punta Ardita.

Los sitios que presentan condiciones apropiadas para ser considerados como refugios pleistocénicos son: costa occidental de la isla de Gorgona, caleta Tebada, parte externa de bahía Solano y parte externa de la ensenada de Utría en el Chocó (fig. 2). La parte terrestre del Chocó también presentó refugios pleistocénicos según Hafer (1970). Estos posibles refugios marinos tienen un talud que supera los 120 m de profundidad, por lo tanto no quedaron sin agua durante la última glaciación y no se encuentran afectados por grandes derrames de agua dulce. Además poseen sustratos duros formados por diabasas y gabros de la cordillera costera del Baudó (Prah y Erhardt, 1985; Gansser, 1950) y también poseen casi todas las especies de corales hermatípicos del Pacífico Este.

De todos los lugares del Pacífico Este, la isla de Gorgona es el sitio con las características más apropiadas para ser considerado como refugio pleistocénico. Gorgona posee el mayor número de especies de coral del Pacífico Americano incluso *Acropora valida*, un coral que no ha sido reportado en otro lugar del Pacífico Este. Durante la última glaciación, la costa oriental de la isla, que tiene una profundidad máxima de 70 m entre la isla y el continente, quedó unida a la costa continental (Alberico, 1986). Pero la costa occidental de la isla, que tiene un talud de más de 120 m, pudo permitir la conservación de la fauna coralina, que posteriormente, al subir el nivel del mar, ocupó la batea del lado oriental de la isla, donde se desarrollaron grandes arrecifes, hace aproximadamente 3000 años.

REGISTRO FOSIL

En la figura 3, se presentan los registros fósiles de algunos de los géneros de corales hermatípicos actuales del Pacífico Este (no se incluye el género *Acropora* *Madres* ni *Leptoseris*) junto al registro fósil de los mismos géneros en el Caribe y el Indo-Pacífico tomados del trabajo de Durham (1966). Posiblemente este registro fósil esté incompleto por falta de exploración en el Pacífico Este, aun así es posible realizar el siguiente análisis: Los géneros coralinos con registro fósil Mioceno y Plioceno en el Caribe y registro Plioceno y Pleistoceno en el Pacífico Este, son posibles emigrantes del Caribe, estos géneros son: *Pavona*, *Porites*, *Psammocora* y *Pocillopora*. De este último género, de compleja sistemática (Cantera et al., 1989), Geister (1977) reporta registros pleistocénicos en el Caribe; *Cycloseris* por ser un coral de profundidad sus fósiles son difícil de ubicar, aun así este coral tiene registros fósiles hasta el Pleistoceno en el Caribe y es reciente en el Pacífico Este (fig. 3), esto sugiere que también es un posible inmigrante del Caribe.

El género *Gardineroseris* es el más difícil de explicar, ya que solo tiene registro fósil reciente en el Pacífico Este y no tiene registro fósil en el Caribe, además es reciente en el Indo-Pacífico. Esto constituye una muestra de los vacíos en la paleontología de los corales.

Todos los géneros de los corales hermatípicos del Pacífico Este existen actualmente en el Indo-Pacífico, incluso *Acropora valida* reportado por Prahl y Mejía (1983) para la isla de Gorgona (el género *Acropora* también se encuentra

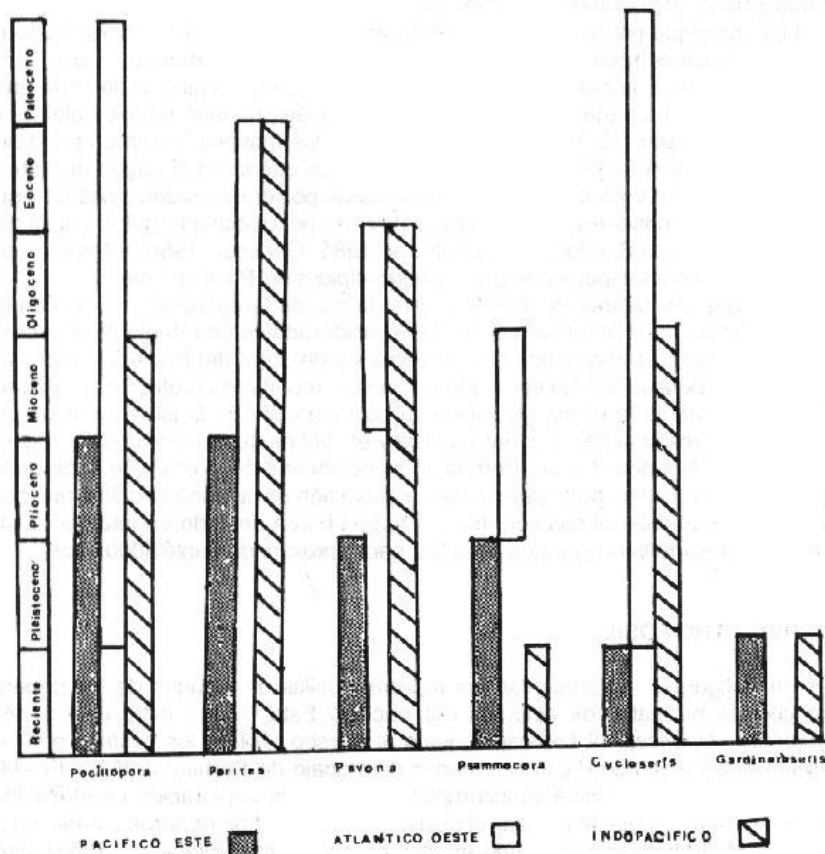


Fig. 3. Registro fósil de los géneros de corales hermatípicos presentes en el Pacífico Este. La figura muestra, además el registro fósil de estos géneros en el Atlántico Oeste (Caribe) y en el Indo-Pacífico. Datos tomados de Durham (1966) y Heck y McCoy (1978).

en el Caribe). La similitud entre las especies del Pacífico Este y las especies de Indo-Pacífico constituye el principal argumento de la hipótesis de Dana (1975) de migración transoceánica.

La ausencia de arrecifes fósiles pleistocénicos del Pacífico colombiano se debe probablemente al pronunciado declive del talud costero en los posibles refugios. Una gran inclinación en el sustrato es inadecuada para la formación de es-

estructuras arrecifales compactas dada la gran competencia por luz que presentan los corales en este medio.

Es necesario investigar a fondo el registro fósil de los corales hermatípicos del Pacífico colombiano para intentar comprender la discutida biogeografía de estos organismos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fué terminado en memoria de HENRY VON PRAHL, Dr. rer. nat., profesor titular de la Sección de Biología Marina de la Universidad del Valle. A él le agradecemos inmensamente el habernos iniciado en el apasionante estudio de los corales. Su trayectoria y enseñanzas serán la guía en nuestra labor investigativa futura. También agradecemos a Mike Alberico y Fernando Zapata, profesores del Departamento de Biología por la revisión de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERICO, M., 1986, Biogeografía terrestre de la isla de Gorgona. En: la Isla de Gorgona, Universidad del Valle y Banco Popular: 225-244
- CANTERA, J.R., H. von PRAHL, J.C. ESCOBAR y E. PEÑA, 1989, Sistemática de los corales del género *Pocillopora* del Pacífico colombiano utilizando taxonomía numérica. Rev. Biol. Trop., 37(1): 23-28.
- CORTES N., J., 1986, Biogeografía de Corales hermatípicos: El Istmo Centroamericano. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Auton. México, 13 (1): 297-304.
- CROIZANT, L., G. NELSON and D.E. ROSEN, 1974, Centers of origin and related concepts. Syst. Zool., 23: 265-278
- DANA, T.B., 1975, Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. Mar. Biol., 33: 355-374
- DURHAM, J.W., 1947, Corals from the Gulf of California and the North Pacific coast of America. Mem. geol. Soc. Am., 20: 1-68
- DURHAM, J.W., 1966, Coelenterates, especially stony corals, from the Galapagos and Cocos Islands. In: The Galapagos, pp 123-135. Ed. by R. I. Bowman, Berkeley: University of California press.
- EKMAN, S., 1953, Zoogeography of the sea. Sidgwick & Jackson, Londo, 417 pp.
- GANSSE, A., 1950, Geological and Petrographical notes on Gorgona Island in relation to North Western S. America. Schweiz. Min. Petr. Mitt., 30 (2): 219-237.
- GEISTER, J., 1977, Occurrence of *Pocillopora* in late Pleistocene Caribbean coral reefs. Second Symposium international sur les coraux et récifs coralliens fossiles, Paris, Septembre. Mém. Bur. Rech. géol. min., 89: 378-388, 1 fig., 4 pl., Paris.
- GLYNN, P. W., H.VON PRAHL y F. GUHL, 1982, Coral reefs of gorgona Island, Colombia with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betin, 12: 185-214.
- GOREAU, T. F., N.I. GOREAU and T. J. GOREAU, 1979, Corales y arrecifes coralinos. Inv. Cien., 37: 48-60
- HAFFER, J., 1970, Geologic climatic history and zoogeographic significance of the Urabá region in North Western Colombia. Caldasia, 10: 603-636
- HARRIGAN, J.F., 1972, Behavior of the planula larva of the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* (L.). Am. Zool., 12: 723.

- HECK, K.L., Jr. y E.D. McCOY, 1978, Long distance dispersal and the Reef-Building corals of the Eastern Pacific. *Marine Biology*, 48: 349-356.
- LUYENDICK, B. D., D. FORESYTH y D. PHILLIPS, 1972, Experimental approach to the paleocirculation of the oceanic surface waters. *Bull. geol. Soc. Am.*, 83: 2649-2464
- PICKARD, G. L., 1963, Descriptive physical oceanography. McMillan Co. New York, 199 pp.
- PORTER, J. W., 1972, Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panam. *Bull. biol. Soc. Wash.*, 2: 89-116.
- POTTS, D.C., 1984, Generation times and the Quaternary evolution of reef-building corals. *Paleobiology*, 10(1): 48-58.
- PRAHL, H. von, 1986, Notas sobre la zoogeografía de los corales, crustáceos, moluscos y peces de la isla de Gorgona. En: *La isla de Gorgona*. Universidad del Valle y Banco Popular, 91-127.
- PRAHL, H. von y H. ERHARDT, 1985, Colombia, corales y arrecifes coralinos. FEN Colombia, Editorial Presencia Ltda., Bogotá, 294 pp.
- PRHAL, H. von y A. MEJIA, 1983, Primer reporte de un coral acroporido, *Acropora valida* (Dana, 1846), (SCLERACTINIA: ACROPORIDAE) para el pacífico americano. *Rev. Biol. Trop.*, 33: 39-43
- RICHMOND, R., 1981, Energetic considerations in the dispersal of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) planulae. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila*, 2: 153-156
- RICHMOND, R., 1985, Reversible metamorphosis in coral planula larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22: 181-185
- STEHLI, F.G. y J.W. WELLS, 1971, Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Sys. Zool.*, 20: 115-126
- VAUGHAN, T.W., 1916, The results of investigations of the ecology of the Florida and Bahaman shoalwater corals. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 2: 95-100
- VAUGHAN, T.W. y J.W. WELLS, 1943, Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. *Spec. Pag. geol. Soc. Am.*, 44: 1-363
- WELLS, J.W., 1956, Scleractinia. In: *Treatise on invertebrate paleontology, Part F. Coelenterata*, pp F328-F444. Ed. by R.C. Moore. Lawrence: University of Kansas Press.
- WELLS, J.W., 1969, Aspects of Pacific coral reefs. *Micronesica*, Agaña, Guam, 5(2): 317-322
- WHITMORE, F.C. y R.H. STEWART, 1965, Miocene mammals and Central american seaways. *Science*, N.Y., 148: 180-185
- WOODRING, W.P., 1966, The Panama land bridge as a sea barrier. *Proc. Am. phil. Soc.*, 110: 425-433
- WYRTKI, K., 1973, Teleconnections in the Equatorial Pacific Ocean. *Science*, 180: 66-68.