

UC Davis

UC Davis Previously Published Works

Title

Historical biogeography of the Isthmus of Panama

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/6fz9w2z1>

Journal

Biological Reviews, 89(1)

ISSN

1464-7931

Authors

Leigh, Egbert G
O'Dea, Aaron
Vermeij, Geerat J

Publication Date

2014-02-01

DOI

10.1111/brv.12048

Peer reviewed



HISTORIA NATURAL

DEL

ISTMO DE PANAMÁ

Félix A. Rodríguez Mejía
Aaron O'Dea

Capítulo 3

HISTORIA NATURAL DE LOS MARES PANAMEÑOS

Aaron O'Dea, Egbert Giles Leigh Jr y Geerat Jacobus Vermeij

El Istmo de Panamá representa un excepcional punto de encuentro para estudiar la evolución y biogeografía. Hace tres millones de años (Ma), un puente de tierra conectaba a América del Sur, que anteriormente era una isla-continente aislada del resto del mundo por cincuenta millones de años o más, con el continente norteamericano. Este puente de tierra unió los continentes Americanos y a su vez provocó las migraciones de un lado al otro, dando lugar al Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA). Más importante quizás, fue el hecho de que el puente de tierra cerró la vía marítima entre el Caribe y el océano Pacífico. Esto provocó cambios ambientales que modificaron no solo las costas de Panamá, sino también, los océanos Pacífico y Atlántico, y tal vez el clima del mundo. Millones de años después del cierre del istmo, los seres humanos, que cruzaron desde Siberia a Alaska hace menos de 20.000 años, comenzaron a establecerse en Panamá hace aproximadamente 11.000 años, en un implacable avance hacia la tierra del fuego (Argentina). Poco tiempo después, se habían exterminado los grandes mamíferos terrestres y comenzaron a sobre pescar los mares con consecuencias que a la larga serían catastróficas. Esta es la historia que establece el escenario para explicar cómo los mares del istmo de Panamá llegaron a ser lo que son hoy y cómo este panorama nos puede ayudar a predecir y planear para el futuro.

En este capítulo se describe la historia de los mares en el istmo, consideramos las consecuencias de la formación del puente de tierra sobre la vida marina, describimos brevemente la disminución de la salud de los mares desde la llegada de los humanos, y deliberamos sobre cómo esto puede comprometer el futuro de los ambientes marinos en el Istmo de Panamá.

CONTEXTO

Durante el Oligoceno y la primera parte del Mioceno, alrededor de 33 hasta hace 10 Ma, América del Norte y América del Sur estaban separadas

por una o más vías marítimas profundas y anchas que conectaron los océanos Atlántico y Pacífico. América Central fue tanto un arco de islas o, más probablemente, una península de América del Norte que se adentraba hacia América del Sur.

En aquel momento, biotas de Trinidad, Brasil oriental, Las Esmeraldas en Ecuador, las Antillas Mayores y la península de Panamá eran muy similares para que el paleontólogo Wendell Phillips Woodring (1891-1983) diera como nombre a toda esta región: “La provincia faunal Mioceno-Caribe”. La cual se caracteriza por una relativamente rica e inusual fauna de moluscos, corales, foraminíferos bentónicos, equinodermos y briozoos. En este sentido, los autores de este capítulo, preferimos hacer hincapié en que la biota marina tropical de América y el Atlántico oriental (el Mediterráneo y África occidental), junto al Atlántico-Pacífico oriental (APO), comparten una herencia común desde el Oligoceno. Esta región ya era taxonómicamente distinta del Indo-Pacífico Occidental (IPO) desde el Oligoceno Tardío. Esta separación ocurrió mucho antes de que la vía marítima que conectaba el Atlántico con el Océano Índico estuviera bloqueada por tierra, inicialmente en el Mioceno inferior y luego a partir del Mioceno medio. Después, la biota tropical de América evolucionó y se diversificó casi con independencia de la del IPO, con solo unos pocos invasores.

Para entender los acontecimientos que rodearon el cierre de la vía marítima, consideramos la biota marina cuando el mar separaba las Américas y era todavía profundo. Durante el Oligoceno tardío había grandes arrecifes de corales muy diversos en el Caribe, pero sufrieron una catastrófica disminución al final del Oligoceno cuando la producción de plancton aumentó considerablemente. Las simulaciones de la circulación oceánica, para este intervalo de tiempo, indican que los arrecifes en el Caribe se redujeron gracias a un cambio general en la dirección de las corrientes. Una corriente hacia el oeste, que fluyó a través de la vía marítima de América Central durante el Oligoceno tardío, fue reemplazada por una corriente que fluyó hacia el este en el Mioceno temprano. A juzgar por los foraminíferos con afinidades del Pacífico y la evidencia de aguas frías que prevalecen en la formación Chagres en el lado del Caribe de Panamá, este flujo hacia el este, continúa, al menos de forma intermitente, hasta el Plioceno temprano.

La llegada de esta corriente coincidió con la desaparición de los grandes arrecifes de coral en gran parte del Caribe. El número de las especies de coral en la región siguió aumentando de manera constante desde el

Mioceno temprano a través del Plioceno temprano, pero la mayoría de estos corales, y muchas especies de briozoos arborescentes, vivieron en ambientes lodosos o praderas marinas. Originalmente se pensaba, que estos pastos marinos vivían en aguas de más de 20 m de profundidad, lo que sugiere que el agua clara propicia el crecimiento de estos organismos, pero en Indonesia, hoy día, los corales viven en los lechos fangosos, en aguas someras y productivas.

Hacemos hincapié en los patrones evolutivos y la importancia de la corriente oeste a este antes del cierre de la vía marítima. Muchas de las especies del Caribe, como los moluscos *Chione pailasana* y *Cancellaria erosa* del Plioceno, y las especies de moluscos recientes *Cancellaria cancellata*, *Conus ermineus*, *Macrocypraea zebra*, *Macrocypraea cervus* y varios Buccínidos derivan de antepasados del Pacífico este. El registro fósil sugiere que algunos de estos grupos, como los Buccínidos *Northia*, *Nicema* y el cancelarido *Hertleinia* se limitaron al Pacífico oriental después del Plioceno. Woodring propuso el nombre “Pacifilos” para estas especies mejor adaptadas a las condiciones ricas en nutrientes usual en el Pacífico. La evidencia fósil similar sugiere un origen Pacífico de seis especies de gasterópodos que ocuparon los dos lados del istmo, pero después del cierre han desaparecido del Atlántico: *Persististrombus granulatus*, *Scalina brunneopicta*, *Stramonita biserialis*, *Eupleura pectinata*, *Harpa crenata*, y *Malea ringens*. Algunos investigadores sugieren que *Eupleura pectinata* se extendió desde el Atlántico hasta el Pacífico y que evolucionó en el Pacífico Oriental. *E. thompsoni*, se conoce desde el Mioceno superior de Baja California y la Formación Gatún en el Atlántico de Panamá.

Una corriente que fluye a través de la vía marítima desde el oeste hasta el este llevaría las larvas planctónicas desde el Pacífico hasta el Atlántico. Hay que notar que las especies de caracoles pacifilos casi siempre tienen larvas con etapas planctónicas. El corto suministro de larvas planctónicas por la emergencia del istmo, junto con la disminución de la productividad, contribuyó a la extinción de muchos taxones en el Caribe. Entre los pares de especies hermanas en el Atlántico y el Pacífico de la América tropical actual, los representantes del Caribe que sobrevivieron tienen un modo de dispersión no-planctotrófico, mientras que los representantes del Pacífico todavía se dispersan por las larvas planctónicas. Esta diferencia interoceánica está bien documentada para el grupo de Columbélidos y específicamente el género *Strombina* y los bivalvos Árcidos.

Muchos otros taxones, sin embargo, tienen sus orígenes, o por lo menos sus primeras apariciones fósil, en el Atlántico. Este patrón ha sido

documentado para la conchuela pacífica *Leochlamys*, y otras conchuelas como: *Euvola*, *Nodipecten* y *Spathopecten*, el grupo de bivalvos Veneridos, la subfamilia Chionine y muchos de sus sub-clados, *Persististrombus* del género strombinidos, y los siguientes caracoles pacíficos: Los Murícidos *Eupleura*, *Pterorytis*, *Purpurellus*, *Neorapana*, y la especie *Muricopsis zeteki*; la pseudoliva *Macron*; *Jenneria* que se alimenta de corales, y los briozoos cupuládridos de vida libre. Otros ejemplos del Caribe incluyen el género *Cassis* y el gasterópodo *Hesperisternia* y sus descendientes. La mayoría de estos géneros estuvieron presentes en el Atlántico occidental, durante o antes del Mioceno temprano. Cuando se propagan hacia el Pacífico no se conoce con precisión, pero las fechas probables son desde el Mioceno medio al Plioceno temprano. Así pues, parece que la expansión de estos taxones desde el este hasta el oeste se produjo en todo el Neógeno, mientras que los casos de expansión desde el oeste hasta el este se concentraron en el Neógeno Tardío.

TRANSFORMACIONES DEL MEDIO AMBIENTE

El lento movimiento hacia el sur de la península panameña, a través de los procesos tectónicos, llevó a su colisión con América del Sur en algún momento todavía no muy entendido, entre 23 y 10 Ma Este choque produjo un crecimiento del puente de tierra que comenzó a separar los océanos. El Caribe se hizo cada vez más rico en carbonatos y más pobre en nutrientes; por otro lado, los pastos marinos comenzaron su abundancia y los arrecifes de coral eran de gran tamaño. Esta separación debió de contrastar con los patrones de extinción, multiplicación y diversificación selectiva, que en general, favorecieron a organismos con crecimiento más rápido en el Pacífico y a organismos con crecimiento más lento y de vida más larga en el Caribe. Más concretamente, esta compensación dirigió una divergencia en la organización de las dominantes comunidades marinas. En el Pacífico, el fenómeno de afloramiento es frecuente, y el plancton en las aguas superficiales domina la producción primaria. A su vez, el fondo marino está dominado por organismos con hábitos alimenticios detritívoros y suspensívoros los cuales se caracterizan por un rápido crecimiento. Mientras que en el Caribe, el agua es clara, y la producción primaria está dominada por las algas simbióticas alojadas en corales longevos, lado los pastos marinos y las algas calcáreas habitan aguas relativamente poco profundas.

¿Cuándo se produjo esta separación?

La vía marítima se hizo menos profunda en el Mioceno Medio, 13 a 12 Ma y esto causó una disminución en la profundidad de un pasaje marino que tenía más de 2.000 m a menos de 1.000 m durante esta época. La colisión del istmo de Panamá produjo una división de las poblaciones marinas de aguas profundas, mucho antes de que el istmo cerrara, como se observa en los genes de los camarones pistola y los erizos de mar. En Ecuador alrededor de 10 Ma, los foraminíferos bentónicos son idénticos a los del Caribe, pero hace 4 Ma eran más parecidos a los de California que a los del Caribe. Siete millones de años atrás, la temperatura y la salinidad del agua de mar y el contenido de carbonato de los sedimentos del fondo en el sur del Caribe comenzó a aumentar. En las aguas poco profundas, los foraminíferos bentónicos se asociaban con sedimentos de carbonato que se empezaron a diferenciar. Los corales del Caribe, que se habían diversificado desde el Mioceno temprano, siguieron aumentando hasta el Plioceno temprano. La rica variedad de varios tipos de mamíferos herbívoros marinos, incluyendo los dudongos y manatíes en el Caribe durante el Neógeno, implicó abundantes y amplias praderas de pastos marinos. Existe mucha evidencia, que muestra que el istmo cerró por primera vez durante el Plioceno Tardío, alrededor de 3 Ma, como consecuencia de la disminución en el nivel del mar, provocado por el aumento de los glaciares del norte. Después del cierre preliminar, es casi seguro que el istmo se inundó, probablemente varias veces, antes del cierre permanente durante el Pleistoceno temprano 2 a 1.8 Ma, cuando el Caribe y el Pacífico se convirtieron en cuerpos de aguas diferentes, aunque el cierre definitivo puede haber ocurrido antes de este tiempo.

Los efectos más dramáticos del cierre del istmo solo comenzaron a aparecer hace poco más de 4 Ma, cuando la productividad primaria en el Caribe disminuía gracias al final de la surgencia. Briozoos arborescentes se murieron en el Caribe después de que el istmo cerró, mientras que las colonias de briozoos incrustantes siguieron diversificándose, presumiblemente debido al cambio de una producción primaria planctónica a bentónica.

Briozoos de vida libre guardan el secreto de lo que impulsó la mayoría de estos cambios. Los zooides en estas colonias de briozoos cupuládridos que viven en fondos arenosos crecen más grandes en aguas frías. La fuerza de la surgencia, que se refleja en el rango de temperatura del agua en un año, se puede medir por la variación del tamaño del auto zooide dentro de una colonia de *Cupuladria*. En las colonias de la costa caribeña de Costa

Rica y Panamá, esta variación se redujo a los niveles actuales de entre 4 y 3 Ma, cuando el istmo finalizó la surgencia en el Caribe. En lugares alejados de la desembocadura de los ríos, arrojando agua rica en nutrientes al mar, la proporción de partículas de sedimento del fondo del mar formado por carbonato aumentó de 20% hasta 60% durante este período. La cantidad de moluscos bajó, mientras que la cantidad proporcional de algas calcáreas y corales aumentó entre 4 y 2 Ma. Cuando la surgencia y afloramiento disminuyeron, la productividad de plancton casi llegó a desaparecer.

Briozoos cupuládridos también comparten otra evidencia de la disminución de productividad en el Caribe. En aguas ricas en nutrientes, los cupuládridos crecen rápido y se reproducen por clonación o por fragmentación. Por otro lado, colonias de *Cupuladria* que crecen más lento no se reproducen por clonación. Especies cuya reproducción se debió principalmente a clonación, y que no podían cambiar a tener más reproducción sexual, comenzaron a declinar en abundancia desde 4 Ma y eventualmente todas estas especies se extinguieron hace dos millones de años. Aquellas especies que podrían disminuir su nivel de asexualidad comenzaron a utilizar la reproducción sexual, más frecuentemente, hace alrededor de 4 Ma, estas especies siguen viviendo en el Caribe. Por otra parte, varias nuevas especies, que se reproducían solo sexualmente, aparecieron en el Caribe hace cerca de 4 Ma. El porcentaje de colonias asexuales en una muestra se correlacionó con la fuerza de la surgencia, lo que sugiere causa y efecto.

Hay otras evidencias de que la productividad del plancton se redujo en el Caribe cuando el istmo cerró. Primero, un congénere marino de la ostra *Crassostrea virginica*, muy conocida en la Bahía de Chesapeake (Estados Unidos), pero también presente en aguas salobres y productivos estuarios en el Caribe, se extinguió antes del final del Plioceno. En el Mioceno y Plioceno Temprano, esta ostra creció 2,5 veces más rápido en biomasa, y 5 veces más rápido en peso de su concha que hoy. Después de cerrado el istmo, no había suficiente comida y el Caribe no podía mantener ostras de crecimiento rápido.

Segundo, la proporción de caracoles depredadores se redujo de 63% en el Mioceno hasta 36% cuando comenzó el Pleistoceno, lo que sugiere que la comida para los organismos que se alimentan de partículas en suspensión (suspensívoros) con crecimiento rápido se estaba acabando. Durante el mismo período, la proporción de un gasterópodo del género *Turritella* disminuyó casi a la mitad. En el Caribe hay abundancia de *Turritella* en las zonas de afloramiento, y a lo largo de la costa norte de

Venezuela. Los Turrítelidos de cuerpo grande, los bivalvos Chionines y Corbúlidos se extinguieron en el Caribe, dejando atrás solo especies con conchas pequeñas para sobrevivir.

Finalmente, durante este mismo período, la proporción de moluscos suspensívoros cayó significativamente. La mayor parte de la disminución de la productividad ocurrió durante el Plioceno. Parece que el cierre del istmo disminuyó dramáticamente la cantidad de alimento disponible para los suspensívoros, sin comprometer seriamente la cantidad de alimento para los depositívoros.

La disminución de la productividad del plancton no afectó a todas las partes del Atlántico occidental. El registro fósil indica que la costa norte de Venezuela ha sido una región de surgencia impulsada por el viento, al menos en los últimos 19 Ma. Esta región, junto con la costa continental del Brasil tropical, ha servido como refugio para muchos grupos que en algún momento se extendían en el Atlántico, como los gasterópodos *Eburnea*, *Turbinella* y *Muracypraea*.

En el Pacífico oriental la surgencia, el afloramiento y la productividad primaria, quizás aumentaron cuando la vía marítima cerró. Una consecuencia de esta eutrofización fue que todos los arrecifes, que formaban los corales que vivían en el Pacífico oriental antes de cerrar la vía marítima se extinguieron cuando el istmo se formó. Actualmente, todos los arrecifes de coral que viven en el Pacífico este llegaron del Indo-Pacífico, al igual que la mayoría de los moluscos, peces y equinodermos quienes están asociados con los mismos arrecifes. La diversidad de esponjas es mucho menor en el lado Pacífico, y todas se consideran especies crípticas. Hay especies de esponjas que viven en ambos lados del istmo, pero las esponjas que crecen grandes han desaparecido del lado Pacífico. Sin embargo, el Pacífico oriental se considera un refugio post-Plioceno para muchos otros taxones. La lista de los moluscos pacíflos sigue creciendo hasta nuestros días, al menos 60 subgéneros reconocidos solo del grupo de los gasterópodos.

El Atlántico occidental fue testigo de una extinción dramática durante y después de la formación del istmo. Más del 80% de los moluscos se han extinguido, y 64% de las especies de coral del Plioceno temprano en el Caribe han desaparecido, al igual que la mayoría de los sirenios y los pastos marinos. No obstante, la formación del istmo sirvió como estímulo para la generación de nuevas especies en el Caribe, probablemente, por el aumento de hábitats diversos cuando el istmo cerró y los arrecifes crecían estructuralmente.

LA BIOTA MARINA ACTUAL

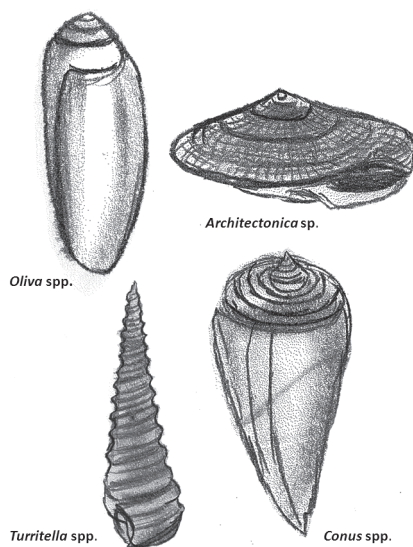
El surgimiento del istmo hizo que la biota del Atlántico y del Pacífico sea en la actualidad casi completamente distinta a nivel de especie. Entre los grupos de moluscos bien estudiados, solo dos especies de Bursas y seis de Ranélidos son comunes en ambas costas; gracias a sus etapas planctónicas de larga duración resultan en una distribución circum-tropical. Entre especies hermanas que tienen congéneres en ambos lados del istmo, la separación comenzó mucho antes en grupos que viven en aguas profundas que en las especies de aguas someras. Las secuencias moleculares también indican que de estos pares de hermanas, la divergencia precedió al cierre por millones de años.

Los principales ecosistemas marinos están representados de una manera muy diferente en las dos costas del istmo de Panamá. Los arrecifes de coral son pequeños, limitados a aguas poco profundas (menos de 12 m de profundidad) en el Pacífico oriental. En el Caribe, por el contrario, los arrecifes son a menudo considerables, llegando a profundidades de hasta 60 m, resistentes a la acción del oleaje intenso. Parte de esta resistencia se debe a las crestas de algas coralinas incrustantes, que están bien desarrolladas en algunas partes del Caribe, pero no en el Pacífico oriental. Las praderas de pastos marinos, compuesto por no más de dos especies, son pequeñas y de forma muy limitada en el Pacífico oriental. En el Caribe las praderas de pastos son más diversas, al menos cinco especies, y se extienden en aguas poco profundas.

Debido a las grandes mareas (hasta 6 m en la Bahía de Panamá) en el Pacífico tropical oriental, las costas rocosas, playas de arena y planicies de marea son muy amplias y extensas. Largos tramos de playa de arena sin orillas rocosas ocurren en las costas del Pacífico, mientras playas de arena y planicies de marea son mucho más limitadas en la mayoría de la costa Caribe.

Los patrones de diversidad reflejan estos contrastes ecológicos. La flora y fauna de los arrecifes es siempre mucho más rica en el Caribe que en el Pacífico oriental. Hay alrededor de veinte especies de corales formando arrecifes en el Pacífico oriental, en comparación con casi sesenta en el Caribe. La diversidad de peces es mayor en el Caribe, donde muchas de estas especies se encuentran asociada a los arrecifes. En el caso de los equinodermos del grupo Crinoideos que están principalmente asociados a los arrecifes, los mismos están representados por dos especies en el Pacífico oriental y más de cincuenta en el Caribe. Existe solamente una decena de ofiuroides (estrellas quebradizas) del lado Pacífico, en comparación con

más de cincuenta en el Caribe occidental. En el caso de los gasterópodos, los más representativos tenemos los Ranélidos (16 en el Pacífico oriental y 29 especies en el Caribe occidental), Casídidos (6 y 11 respectivamente), Coraliofilíneos (6 y 10, respectivamente), y Peristerninae + Fasciolarinae (16 y 37 especies respectivamente) confirman este patrón. Los Murícidos (116 y 176 especies respectivamente), están bien representados en fondos profundos y duros, y en consecuencia son más diversos en el Caribe, pero hay dos sub-clados ecológicamente distintos que se inclinan más hacia el Pacífico este. Rapanine y Ocenebrine que son Murícidos, miembros típicos de comunidades intermareal rocoso, y son más diversos en el Pacífico oriental (en conjunto 25 especies) que en el Atlántico occidental (14 especies). Los Buccínidos, habitantes de arenas, también son más ricos en el Pacífico oriental que en el Atlántico occidental (17 y 11 especies, respectivamente, compilado por Vermeij). Otros grupos, con más especies en el Pacífico oriental que en el Caribe, viven en zonas intermareales (manglares, playas y costas rocosas) Litorinas (Littorinidos, 22 vs 16 especies), Nasáridos que se alojan en las arenas (25 frente a 13 especies), Tegulíneos que habitan en rocas intermareal (19 vs 6 especies), Columbélidos que ocupan rocas y ambientes intermareales arenosos (126



En dibujos moluscos fósiles más representativos de la Formación Gatún, Colón.

vs 50 especies), quitones del género *Chiton* que viven en intermareal rocoso (6 vs 4 especies), los suspensívoros Donácidos que existen en las arenas de playas intermareales (16 vs 9 especies) y miembros de los bivalvos Corbúlidos (17 vs 6 especies), Telínidos (75 vs 42 especies) y Semélidos (27 vs 6 especies). Pectínidos (las conchuelas) son especialmente variados en los arrecifes de aguas profundas y en fondos duros, y son en consecuencia más diversos en el Caribe occidental que en el Pacífico oriental (22 vs 11 especies). Por último, la fauna de invertebrados marinos en muestras cuantitativas de las playas de Panamá (crustáceos, poliquetos y moluscos) es más rica del lado del Pacífico que del lado Caribe (52 vs 33 especies).

Los contrastes ecológicos entre el Caribe y el Pacífico son especialmente llamativos en Panamá. Un régimen de surgencia y afloramiento intenso ocurre durante la estación seca, con una amplia marea en la Bahía de Panamá situada a sólo 50 km del Caribe. Las aguas están perennemente calientes y las mareas son mínimas. Sin embargo, ambas costas son ecológicamente heterogéneas. En el Pacífico la heterogeneidad es en una escala más grande, donde existe una amplia diferencia entre el Golfo de Chiriquí, que comparte la mayoría de su fauna y flora, con el Golfo de Panamá, pero no se observa surgencia fuerte. En el Caribe, la heterogeneidad en hábitats en fondos marinos está dirigida por la boca de los ríos y el crecimiento de los arrecifes que producen hábitats distintos y muy delineados.

La segregación de los hábitats crea condiciones contrastantes por la competencia y depredación, que a su vez han llevado a especializaciones distintas por el principio “trade-off”. Uno de los más comunes de estos “trade-off” es el crecimiento rápido y la defensa. Las esponjas comunes en los arrecifes de coral caribeños, casi nunca ocurren en las raíces de los manglares, y viceversa. Los arrecifes son ricos en animales que comen esponjas y al mismo tiempo ofrecen abundantes escondites para estos depredadores, especialmente los peces. Las raíces de los manglares tienden a carecer de depredadores y, en todo caso, ofrecen pocos refugios. Las esponjas de los arrecifes, en consecuencia, deben invertir fuertemente en las defensas, que frenan su crecimiento.

Si la alta productividad favorece el crecimiento rápido en defensa, y la depredación es de menor intensidad en el Pacífico oriental ¿cuál tiene más productividad planctónica en el Caribe? La respuesta parece ser que no. Los estudios comparativos sobre los arrecifes demuestran que la intensidad de la depredación sobre los corales y las esponjas es mayor en el lado Pacífico que en el Caribe. Los depredadores de los corales del Pacífico Oriental son principalmente importados del IPO, donde la selección evolutiva es a

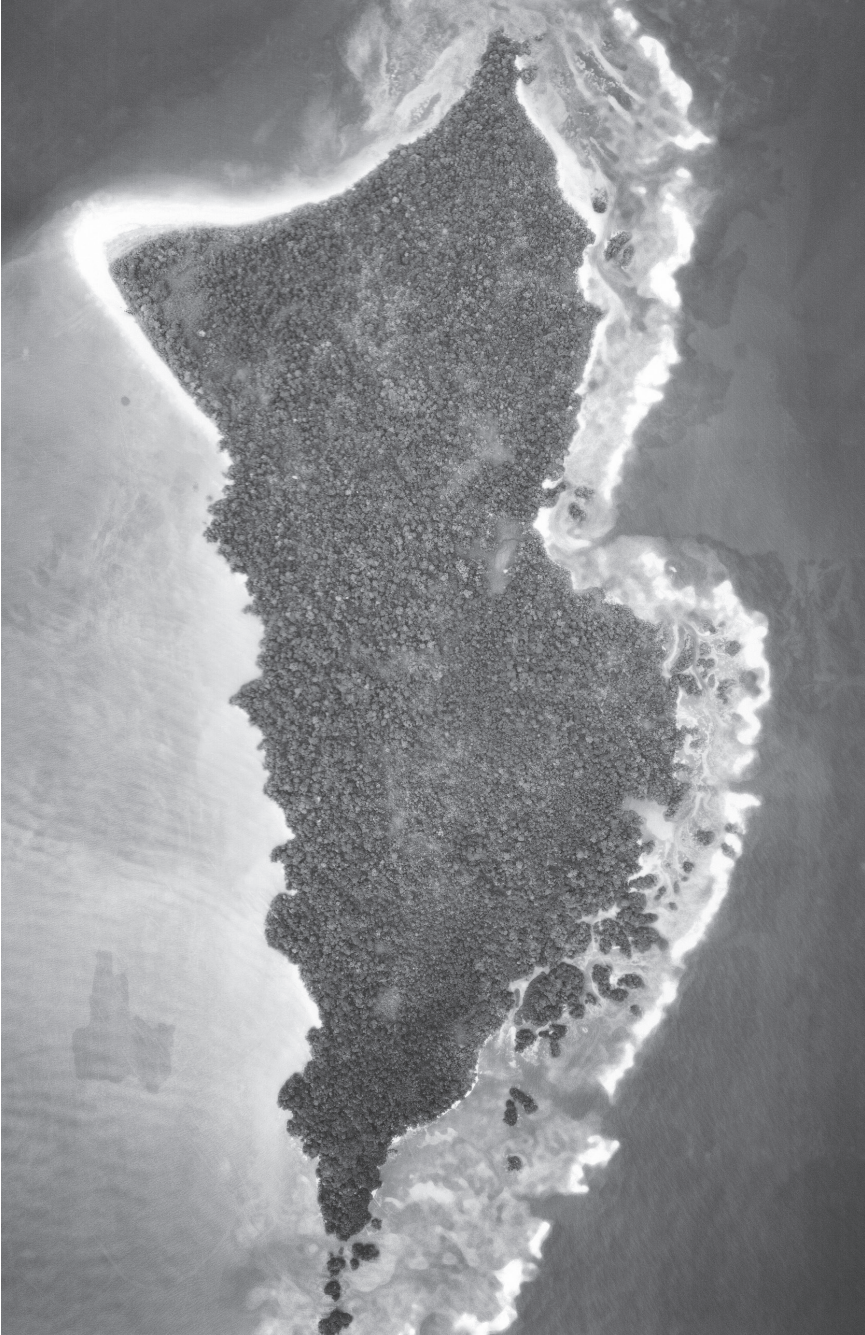
Comparación de la diversidad de los grupos más conocidos representados en ambas costas del Istmo de Panamá. Para cada grupo el lado más rico es sombreado. Datos derivados de varias fuentes.

Filum	Grupo	Número de especies	
		Pacífico oriental	Caribe
Briozoa	Cupuladrias	3	13
Chordata	Actinoptergijos	1088	1233
	Elasmobranquios	78	58
Cnidaria	Corales duros	69	170
Equinodermata	Crinoideos	2	>50
	Ofiuroideos	10	>50
Molusca	Ranélidos	16	29
	Casídidos	6	11
	Coraliofilinios	6	10
	Murícidos	116	176
	Buccínidos	17	11
	Litorinidos	22	16
	Nasáridos	25	13
	Tegulíneos	19	6
	Columbélidos	126	50
	Chitones	6	4
	Donácidos	16	9
	Corbúlidos	17	6
	Telínidos	75	42
	Semélidos	27	6
	Pectínidos	11	22

favor de la defensa y la depredación es intensa. Ejemplos notables de los depredadores incluyen el pez globo *Arothron* y la estrella de mar corona de espinas *Acanthaster*, ninguno de los cuales tiene contrapartes en el Caribe. La biomasa de macro-algas es generalmente más baja en aguas someras del Pacífico que en el Caribe, pero la intensidad del pastoreo y la abundancia de peces herbívoros y gasterópodos es más elevada. Estudios experimentales sobre los cangrejos ermitaños, que viven en las conchas de caracoles, demuestran que la depredación implica rotura de las conchas, es mucho más intensa, y consiste de individuos más grandes en las costas del Pacífico que en el Caribe. Este patrón probablemente persiste en zonas intermareales por la mayor incidencia y un aumento en la expresión de la arquitectura del residente (ej.: abertura estrecha y obstruida, espira corta, concha gruesa y escultura tuberculada).

LAS COMUNIDADES MARINAS EN EL ISTMO

Las aguas superficiales del océano son mucho más ricas en nutrientes y plancton y son más productivas en el Pacífico que en el Caribe, especialmente donde y cuando hay surgencia. Por otra parte, los herbívoros y la presión de depredación son más intensos en el Golfo de Panamá que en el Caribe. En el Golfo de Panamá, los corales sobreviven y crecen bien en el lado de la isla Taboguilla expuesta a corrientes ascendentes, pero rara vez se reclutan allí. En un experimento se demostró que placas suspendidas en estas aguas, los reclutas de coral son rápidamente sofocados por el rápido crecimiento de algas filamentosas y filtradores como los percebes, los tunicados, briozoos y esponjas, que cubren las placas dentro de 70 días. Existe una laguna detrás de un arrecife en Punta Galeta, hacia el lado del Caribe de Panamá, donde las placas sumergidas se reclutan cien veces más corales que la de su contraparte en el Pacífico, mientras que la colonización por otros organismos es tan lenta, que el 70% de la superficie de estas placas todavía está desocupada después de setenta días. Estos contrastes por el istmo conducen a un “trade-off” que favorece el crecimiento rápido en el lado Pacífico y a una defensa efectiva en el Caribe. De hecho, la depredación intensa en la bahía de Panamá mantiene los bentos expuestos en un estado de sucesión detenido, como los herbívoros hacen en las praderas del Serengeti. Esta disyuntiva es responsable en gran medida, no solo por el contraste observado entre los dos lados del istmo, sino también, por el patrón espacial, local y regional, en cada lado. Sin embargo, los hábitats crípticos sobre la costa del Pacífico, que están protegidos de la depredación (por ejemplo, bajo las rocas), pueden ser más similares a los



Vista aérea de la Isla Escudo de Veraguas (Noviembre de 1978). La isla no está habitada solo es frecuentada por pescadores locales y turistas. (Foto cortesía de los archivos de STRI).

del Caribe y son al menos tan diversos en la escala local.

Los arrecifes de coral son mucho más frecuentes y mucho más grandes, en el Caribe. Una gran parte de la costa del Caribe está dominada por la interacción de los arrecifes de coral, que disminuyen la fuerza de las olas entrantes, lo que protege las praderas de pastos marinos en las lagunas y barreras de manglares atrás. A su vez, los manglares protegen los corales al atrapar los sedimentos que pudieran sofocarlos, y los nutrientes que podrían impulsar el crecimiento de algas que compiten con estos. Por el lado del Pacífico, los arrecifes de coral son raros y pequeños, las praderas de pastos marinos en general están ausentes, y los manglares se limitan a los estuarios u otras áreas donde están protegidos de las olas del mar. Sin embargo, otros factores además de los nutrientes influyen en la escasez y limita el tamaño de los arrecifes en el lado Pacífico. A diferencia del Caribe, el Pacífico panameño no tiene esponjas que trabajen como goma para los fragmentos de coral, y proporcionen soporte estable para los nuevos corales. Así, los arrecifes del Pacífico oriental, que crecen más rápido que cualquiera en el mundo cuando están sanos, pueden ser mucho menos probables a recuperarse después de una tormenta destructiva.

EL FUTURO DE LA VIDA MARINA EN EL ISTMO

Los mares de ambas costas del Istmo de Panamá tienen una larga historia de explotación por el ser humano, como se puede observar fácilmente en los conchales de los sitios arqueológicos que están llenos de los restos de bivalvos, gasterópodos, los huesos, dientes y otolitos (hueso del oído) de peces y otros huesos de vertebrados. En la actualidad, la pesca intensiva es solo aparente en el Golfo de Panamá, donde la surgencia forma la base para una pesquería de alta productividad (véase el capítulo 8). La disminución en la calidad reciente de los ecosistemas costeros es más pronunciada a lo largo de la costa del Caribe. Allí, el constructor dominante de las crestas de los arrecifes naturales son los corales cuerno de alce y cuerno de ciervo (*Acropora*), los cuales han pasado de ser extraordinariamente abundante en Bocas del Toro y Guna Yala a ser especies raras, hasta el punto de casi extinguirse regionalmente. La extracción de muestras de núcleos tomados en los arrecifes caribeños describe la forma como los corales se hicieron dominantes en la actualidad. El problema es que este coral no crece tan rápido, no proporciona una construcción sólida a los arrecifes como lo hizo *Acropora* y es propenso a la erosión. Ahora *Porites* está disminuyendo en abundancia relativa y las crestas de los arrecifes, en la mayoría del lado Caribe del Istmo, están siendo dominadas por el coral

de fuego *Millepora* y el coral de hoja de lechuga *Agaricia*. Incluso estos mismos corales, maleza como son llamados, están en peligro en algunas áreas por el crecimiento excesivo de macroalgas.

La tala de los manglares, que está aumentando en el Caribe, destruye un hábitat importante que los peces necesitan para reproducirse y desarrollarse libres de la depredación. La eliminación de grandes peces herbívoros de los arrecifes conlleva a la proliferación de macroalgas, que a su vez matan a los corales, resultando en un círculo vicioso donde hay menos hábitat para los peces y en última instancia, menos peces. Las tortugas marinas que contabilizaron cerca de seis millones en el Caribe son ahora rara vez vistas en estas aguas costeras; sus huevos son recolectados y los adultos son cazados por su carne. Las tortugas marinas comen pasto marino, el cual mantienen bien recortado. Por lo tanto, los pastos marinos largos y tupidos que vemos en los mares del Caribe de Panamá son una aberración causada por la falta de tortugas y manatís. Esta última especie se ha llevado casi a su extinción total en Panamá, sobre todo, porque nadan cerca de la superficie donde los motores de barcos mutilan sus cuerpos.

La Foca Monje (*Monachus tropicalis*), una vez común en el Caribe, se ha extinguido completamente. Este depredador necesitaba seis veces la cantidad de pescado que existe actualmente en los arrecifes más saludables del Caribe, lo que sugiere, que los arrecifes del Caribe estuvieron una vez totalmente llenos de peces grandes. Se puede afirmar, que cualquier pescador que tenga más de 50 años de edad, sabe que pescados sabrosos y grandes como el Mero y el Atún que una vez fueron fáciles de atrapar por su abundancia, hoy son raros, y cuando tienen la suerte de capturar uno, son más pequeños.

El problema es mucho peor que esta vista deprimida, porque cada generación solo puede relacionarse con la disminución de lo que vio por primera vez. Por lo tanto, la línea base o el estado 'prístino' está erosionado hasta el punto en que lo que piensan las personas como saludable es una sombra pálida de lo que existía. Cuando Panamá delibera sobre la gestión futura de los mares, haría bien en asegurar que la historia tiene un valor fundamental en todas las consideraciones. El historiador español Gonzalo Fernández de Oviedo (1478-1557) relata en sus escritos que la vida marina de Panamá fue imprescindible para la supervivencia de su pueblo. De hecho, está citado frecuentemente que el nombre "Panamá" deriva de la lengua que hablaban los indígenas Cueva cuando llegaron los españoles y que significaba "abundancia de peces". Como conservacionistas teniendo un enfoque marino en el Istmo de Panamá, deberíamos aspirar a volver

a estados “prístinos”. Pero para llegar a estas condiciones, habría quizás que cumplir con el siguiente objetivo: regresar el número de tortugas y peces al punto que se observaron hace diez a veinte años cuando se inició un registro detallado y científico. Por otro lado, - ¿no deberíamos aspirar a ser más audaces y retornar a las condiciones de una generación perdida basado en los registros históricos? - O tal vez, deberíamos considerar también la restauración de los organismos extintos, como la foca monje. - O bien, ¿por qué no visualizar los mares que relataba Gonzalo Fernández de Oviedo hace quinientos años? - ¿O quién sabe, ser valientes y tratar de recobrar las condiciones prístinas que existían antes de que los seres humanos comenzaran a pescar? La comprensión de la historia natural del Istmo de Panamá es el primer paso para tomar las decisiones correctas para el futuro.

Bibliografía sugerida

- Coates, A. G., Aubry, M. P., Berggren, W. A., Collins, L. S., & Kunk, M. (2003). Early Neogene history of the Central American arc from Bocas del Toro, western Panama. *Geological Society of America Bulletin*, 115(3), 271-287.
- D’Croz, L., & O’Dea, A. (2007). Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panama and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1), 325-340.
- Farris, D. W., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S. A., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R.J., Glascock, M.D., Valencia, V. (2011). Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology*, 39(11), 1007-1010.
- Jackson, J. B. C., & D’croz, L. (1997). *The ocean divided. Central America: A natural and cultural history*. Yale University Press, New Haven, Conn, 38-71.
- Jackson, J. B., O’Dea, A. (2013). Timing of the oceanographic and biological isolation of the Caribbean Sea from the tropical eastern Pacific Ocean. *bull mar sci*. 89: 779–800.
- O’Dea, A., F. Rodríguez, C. De Gracia & A. Coates (2007) b. La paleontología marina en el Istmo de Panamá. *Canto Rodado 2*: 149-179.
- O’Dea, A., Jackson, J. B., Fortunato, H., Smith, J. T., D’Croz, L., Johnson, K. G., & Todd, J.A. (2007). Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5501-5506.
- Smith, J. T., & Jackson, J. B. (2009). Ecology of extreme faunal turnover of tropical American scallops. *Paleobiology*, 35(1), 77-93.