



EL AFLORAMIENTO COSTERO Y EL FENÓMENO DE EL NIÑO: IMPLICACIONES SOBRE LOS RECURSOS BIOLÓGICOS DEL PACIFICO DE PANAMÁ

Luis D' Croz^{1,2}, Bogdan Kwiecinski¹, Juan L. Maté², Juan A. Gómez H.¹ y Juan B. Del Rosario²

¹Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Departamento de Biología Marina y Limnología, Estafeta Universitaria, Panamá, República de Panamá.

²Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apdo. 2072, Balboa, R. de Panamá.

RESUMEN

La costa del Pacífico panameño está bajo la influencia de cambios ambientales naturales, como el afloramiento costero y las manifestaciones del fenómeno de El Niño, que tienen implicaciones sobre los recursos biológicos. Durante este estudio se caracterizaron las variaciones hidrológicas estacionales e interanuales en el Golfo de Panamá, se estimó la intensidad del afloramiento utilizando los datos de la temperatura superficial del mar y se evaluó preliminarmente la diversidad genotípica de los corales. Se observaron cambios notables en la calidad del agua en el Golfo de Panamá como consecuencia del afloramiento. El análisis histórico de los afloramientos en el Golfo de Panamá indica que éstos son pulsativos y con más de dos períodos y asociados a las temperaturas superficiales del mar. La temperatura representa el mejor estimado cuantitativo de la intensidad de afloramiento periódico en el Golfo de Panamá. El análisis electroforético de las isoenzimas del coral *Pocillopora damicornis* en Panamá sugiere la existencia de una amplia diversidad genética en las áreas térmicamente estables del Golfo de Chiriquí y en áreas de afloramiento moderado como Isla Iguana en el Golfo de Panamá. Lo anterior contrasta con la limitada diversidad de genotipos que tiene la especie en las áreas con fuerte influencia del afloramiento, como en el Archipiélago de Las Perlas y en las islas de la Bahía de Panamá.

PALABRAS CLAVES

Océano Pacífico, afloramiento, Fenómeno de El Niño, nutrientes, plancton, corales.

INTRODUCCIÓN

Los abundantes recursos pesqueros en el Pacífico de Panamá muestran rendimientos que varían significativamente en tiempo y espacio (D'Croz et al. 1994). Las amplias fluctuaciones interanuales en la pesca han sido atribuidas a variaciones en la intensidad del afloramiento anual en el Golfo de Panamá, o a episodios del Fenómeno de El Niño que afectan al Pacífico panameño (Kwiecinski et al. 1988). Los gradientes estacionales del Golfo de Panamá están principalmente relacionados a la temporada seca (enero a abril), cuando los fuertes vientos del norte que soplan a través del istmo desplazan las cálidas y poco densas aguas de la superficie y promueven el afloramiento en el Golfo de Panamá. El afloramiento rompe la estratificación de la columna de agua trayendo hacia la superficie aguas frías, con mayor concentración de nutrientes, lo que estimula la producción planctónica (Smayda 1966, Forsbergh 1969, D'Croz et al. 1991, D'Croz & Robertson 1997). Por el contrario, en el vecino Golfo de Chiriquí no ocurre el afloramiento y las condiciones hidrológicas se mantienen relativamente estables durante todo el año (Kwiecinski & Chial 1983).

Otro cambio ambiental severo se relaciona a las manifestaciones más importantes del Fenómeno de El Niño en Panamá que incluyen: la disminución de las lluvias y el calentamiento de la superficie del mar en el Pacífico. Este evento puede tener importantes repercusiones sobre la biodiversidad marina de la República de Panamá. Durante El Niño 1982-1983 ocurrió una enorme mortandad de corales a lo largo de las costas del Pacífico panameño como consecuencia del calentamiento superficial del mar (Glynn 1984, Glynn & Maté 1997). También, durante El Niño de 1997-1998 se registraron mortandades masivas de corales, aunque solamente en el Golfo de Chiriquí, y la temperatura superficial del mar llegó a 30° C por varias semanas (Glynn et al. 2001). Esta mortandad de corales tuvo menor intensidad que la ocurrida durante El Niño de 1982-1983. Durante el evento de 1997-98 no hubo mortandad de los corales en el Golfo de Panamá, posiblemente porque el afloramiento estacional de las aguas frías atenuó el calentamiento de la superficie del mar (D'Croz et al. 2001). Sin embargo, el patrón en las mortandades masivas de corales durante los últimos episodios de El Niño revela que algunas colonias de la misma especie se blanquean al perder las zooxantelas y eventualmente mueren, mientras que otras no.

Para poder evaluar el impacto de estos amplios cambios ambientales en el Pacífico de Panamá resulta necesario cuantificar la intensidad del episodio natural (sea el afloramiento o El Niño) y también encontrar algún indicador biológico que represente la respuesta del ecosistema. En cuanto al Fenómeno de El Niño, muy frecuentemente se utiliza el Índice de Oscilación Sur (Wolter & Timlin 1998) para intentar predecir y valorar el impacto del cambio climático / oceanográfico sobre los recursos biológicos (visitar www.noaa.gov). Sin embargo, con relación al afloramiento en el Golfo de Panamá, se han hecho varios intentos para cuantificar su intensidad, utilizando principalmente: (a) el desplazamiento de las isotermas e isohalinas; (b) la intensidad de los vientos nórdicos; o (c) la temperatura promedio del período del afloramiento (Smayda 1966, Forsbergh 1969). No obstante, ninguno de estos procedimientos ha generado resultados completamente satisfactorios.

En este artículo se presenta un resumen de los resultados de las investigaciones que se realizaron en Panamá como parte del “Proyecto Monitoreo Regional del Impacto del Ciclo de Oscilación Sur El Niño sobre los Recursos Biológicos y sus usos en América Latina” y que fue auspiciado por la Organización de Estados Americanos (OEA). Los objetivos del estudio que se discuten en esta publicación son:

- (a) Desarrollo de un nuevo enfoque para estimar la intensidad del afloramiento en el Golfo de Panamá, utilizando registros de la temperatura diaria de la superficie del mar.
- (b) Caracterización de las variaciones hidrológicas estacionales e interanuales en el Golfo de Panamá.
- (c) Reconocimiento preliminar de la diversidad genotípica de la especie de coral *Pocillopora damicornis* como posible explicación a su respuesta diferencial a las elevadas temperaturas del agua durante el Fenómeno de El Niño.

MÉTODOS

Cuantificación del afloramiento en el Golfo de Panamá

La intensidad del afloramiento en el Golfo de Panamá se cuantificó procesando 50 años de promedios diarios de temperatura superficial del mar en Balboa suministrados por la Autoridad del Canal de Panamá y que corresponden a los meses de enero y abril, entre 1951 y el 2000. Se integraron las áreas de los períodos de afloramiento para cada año, usando un planímetro. El criterio de afloramiento incluyó

las temperaturas superficiales del mar por debajo de 24° C, que representa la temperatura del agua en la cercanía de la termoclina en el Golfo de Panamá (Smayda 1966). Para ello, se utilizó una escala arbitraria según las calibraciones del planímetro, agrupando las integrales correspondientes en cinco ámbitos de unidades relativas que corresponden a la intensidad de afloramiento: Muy débil (0.05-0.1); Débil (0.1-0.5); Regular (0.5-1.0); Fuerte (1.0-1.5); Muy Fuerte (> 1.5).

Variaciones hidrológicas estacionales e interanuales

La caracterización de las condiciones hidrológicas en el Golfo de Panamá se realizó en dos localidades:

(a) Estación hidrológica - Canal de Panamá (8° 45' N y 79° 25' W). Ver Fig. 1. Tiene una profundidad de 30 metros y se muestreó semanalmente. Su ubicación geográfica es aproximadamente la misma que históricamente mantuvo la Comisión Interamericana del Atún Tropical entre 1950-1960 (Smayda 1966). Sin embargo, los primeros 4 años de registro (1984-1987) se realizaron desde el muelle del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), en la Isla Naos (8° 55' N y 79° 32' W). Se estudiaron las siguientes variables de calidad del agua: temperatura del agua, salinidad, profundidad del disco Secchi, nutrientes inorgánicos disueltos (nitrógeno, fósforo y sílice), clorofila del fitoplancton y densidad de copépodos. Para ello, se tomaron muestras de agua con botellas Niskin de 3 litros entre la superficie y los 20m. Los métodos de campo y de laboratorio están descritos plenamente en D'Croz et al. (1991) y D'Croz & Robertson (1997).

(b) Estación CTD-Archipiélago de las Perlas (8° 18' N y 79° 18' W). Ver Fig. 1. Tiene profundidad de 90 metros y se muestreó en cuatro ocasiones (29 febrero de 2000, 23 noviembre de 2000, 13 diciembre del 2000 y el 29 noviembre de 2001). En esta localidad se obtuvieron perfiles de salinidad, temperatura, oxígeno, sigma-t y clorofila utilizando una sonda CTD General Oceanics Modelo 316.

Diversidad genética del coral *Pocillopora damicornis*

Se recolectaron 20 corales de la especie *Pocillopora damicornis*, el principal constructor arrecifal en el Pacífico de Panamá, en ocho localidades de la costa del Pacífico panameño (Fig.1). Esta recolecta incluyó al Golfo de Panamá (Islas Iguana, Saboga y Urabá), con

influencia del afloramiento estacional y el Golfo de Chiriquí (Islas Uva parte Norte y Sur, Canal de Afuera, Secas y Granito de Oro), sin afloramiento. Los especímenes recolectados fueron usados para el análisis de 7 enzimas que codifican 10 isoenzimas a través de la electroforesis de proteínas en una base de almidón. Para el análisis, cada muestra se procesó según lo descrito en Stoddart (1983). Las muestras se analizaron electroforéticamente de acuerdo a las técnicas de Harris & Hopkinson (1976), Williams (1992) y Weil & Weigt (1996). Los alelos resultantes fueron marcados alfabéticamente de acuerdo a su movilidad. Cuando las enzimas tuvieron dos o más loci, éstas fueron señaladas numéricamente, comenzando con la de migración más rápida.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cuantificación del afloramiento en el Golfo de Panamá

Los afloramientos en el Golfo de Panamá pueden ser: pulsativos y con más de dos períodos (70%); con períodos dobles (15%); afloramientos continuos (15%). El 70% de los afloramientos comienzan entre enero y febrero; solamente el 30% comienza durante el mes de marzo. Varían en intensidad según el descenso de la temperatura, presentándose tanto afloramientos débiles (28%) y muy débiles (16%), como fuertes (16%) y muy fuertes (14%). El resto, corresponde a los afloramientos moderados (26%). Los años con afloramientos débiles incluyen: 1951, 1957, 1960, 1963, 1964, 1970, 1974, 1978, 1979, 1981, 1984, 1996, 1999 y 2000. Los años con afloramiento muy débiles fueron: 1958, 1969, 1971, 1973, 1982, 1983, 1992 y 1998. Estos, generalmente coinciden con los años de El Niño. Los afloramientos de 1983 y de 1998 resultaron los más débiles de todo el registro existente (Figs. 2a y 2b). Por el contrario, afloramientos fuertes corresponden a los años 1954, 1962, 1967, 1968, 1980, 1994, 1995 y 1997. Los afloramientos más fuertes ocurrieron en los años: 1952, 1961, 1965, 1976, 1985, 1986 y 1989. Casi todos coincidieron con los años de La Niña. Los afloramientos del 1985 y 1989 fueron los más intensos de todo el registro existente (Figs. 2c y 2d). Los índices de integración del afloramiento para el Golfo de Panamá se presentan en la Fig. 3.

Torres (1988) propuso que la intensidad de afloramiento no depende solamente de los vientos nórdicos (ver Fosbergh 1969), sino también

en alto grado de la profundidad de la termoclina, regida por las condiciones en escala oceánica. En consecuencia, pueden presentarse varios escenarios oceanográficos: (a) donde un alto valor de recorrido de los vientos nórdicos en presencia de una termoclina profunda produce un afloramiento regular; (b) lo mismo sucede en el caso de termoclina de poca profundidad y en débil recorrido de los vientos nórdicos; (c) cuando la termoclina es profunda y los vientos nórdicos son débiles, el afloramiento es pequeño y (d) al contrario, cuando la termoclina es poco profunda y los vientos nórdicos son fuertes, el afloramiento es intenso.

En conclusión, se desprende de esta investigación que el mejor estimado cuantitativo de la intensidad de afloramiento periódico en el Golfo de Panamá es a través del efecto (temperatura), con temperaturas más cálidas generalmente durante años de El Niño y temperaturas más frías durante años de La Niña.

Las condiciones hidrológicas en el Golfo de Panamá

Los resultados de las mediciones de campo y de los análisis del agua marina durante la temporada lluviosa indican la presencia de una capa mixta de agua cálida de 28-29° C hasta los 30m de profundidad y la termoclina se ubica entre los 40m y 60m (ver Fig. 4). En el Cuadro 1 se presentan los valores medios de las diferentes variables medidas semanalmente en la estación hidrológica costera, entre octubre 1993 y diciembre 2000. La temperatura superficial del agua en la Bahía de Panamá durante la temporada lluviosa es alta y la salinidad es baja (Cuadro 1). Estas características son normales para el área y para la temporada del año (Smayda 1966, Forsbergh 1969, D'Croz et al. 1991, D'Croz & Robertson 1997). La concentración de los nutrientes durante la temporada lluviosa es baja (Cuadro 1). La precipitación y el drenaje son responsables de la dilución de los nutrientes disueltos en la Bahía de Panamá (Smayda 1966, D'Croz & Robertson 1997). También, la salinidad en la costa se diluye por el aporte de aguas continentales y la transparencia del agua se reduce. La concentración de clorofila *a* es baja, generalmente inferior a 0.5 mg m⁻³ en la superficie (Cuadro 1, Fig. 4).

Notables cambios en los parámetros hidrológicos ocurren durante la temporada seca (enero-abril), como consecuencia del afloramiento en el Golfo de Panamá. La temperatura superficial del mar generalmente

disminuye por debajo de 25° C entre febrero y marzo (Cuadro 1). Por el contrario, la salinidad se incrementa en el mismo período. El registro del CTD durante febrero 2000 sugiere que la capa mixta disminuyó notablemente (menos de 10m) y la termoclina se ubica entre los 10m y 20m de profundidad (Fig. 4). La capa superficial del mar queda bien provista de nutrientes debido al afloramiento (Cuadro 1). La concentración de clorofila *a* durante esta época del año alcanza los más altos niveles de todo el año (ver Cuadro 1). Los silicatos muestran un patrón opuesto, la concentración decrece en la medida que progresa la temporada seca (enero-abril) y alcanza su máximo entre agosto y octubre, cuando abundan las lluvias. Esto sugiere que mientras que la renovación del nitrógeno y el fósforo en las capas superficiales está principalmente relacionada al afloramiento costero estacional, el aporte de sílice posiblemente está vinculado a la meteorización de las rocas volcánicas y a la descarga por medio de la escorrentía continental (Forsbergh 1969, D’Croz & Robertson 1997). Terminado el afloramiento y con el inicio de la estación lluviosa (en mayo), las condiciones oceanográficas vuelven a ser las típicas de la temporada lluviosa.

Las tendencias hidrológicas interanuales para el período 1984-2000 (Fig. 5), demuestran gran variabilidad y posiblemente algunas de ellas relacionadas con el cambio en la ubicación de la estación hidrológica desde Isla Naos (1984-1986), a su posición actual al este de la Isla Taboguilla (1987-2001). Se aprecia mejor calidad del agua para el período 1987-2000, que durante los primeros 4 años (1984-1987). Todo esto posiblemente se vincula al contraste entre la calidad del agua en Isla Naos (aguas turbias y con influencia de aguas servidas de la Ciudad de Panamá) y el agua más clara y menos afectada por la contaminación de agua residuales en el sitio actual de la estación hidrológica.

Diversidad genotípica del coral *Pocillopora damicornis* L. en el Pacífico de Panamá

El análisis electroforético de las isoenzimas presentes en el coral *Pocillopora damicornis* colectado a lo largo del Pacífico de Panamá sugiere la existencia de una amplia diversidad genética en las poblaciones de esta especie (Cuadro 2). Este estudio considera los corales en dos ambientes costeros contrastantes: el Golfo de Panamá sujeto a afloramiento estacional vs. Golfo de Chiriquí que es

térmicamente estable a través de todo el año. En las áreas de afloramiento el desarrollo de los arrecifes es limitado y el crecimiento lento, mientras que en las áreas térmicamente estables existen arrecifes de mayor extensión, crecimiento y diversidad (Glynn & Maté 1997). Los estudios *P. damicornis* (Glynn & D’Croz 1990) y con *Porites lobata* (D’Croz et al. 2001), sugieren que los corales que viven expuestos a aguas frías de afloramiento sufren mayor blanqueamiento y mortandad cuando quedan sujetos a elevadas temperaturas. Esta respuesta diferencial puede estar relacionada al tipo de zooxantela que tenga el coral (Glynn et al. 2001), o al genotipo del coral. También, las especies de coral masivo, de lento crecimiento, parecen tener mayor resistencia al calentamiento superficial del mar durante El Niño, que las especies ramificadas de rápido crecimiento (Hueerkamp et al. 2001). Aunque los resultados que se presentan son preliminares, al momento se reconoce que: (a) la mayor diversidad genotípica *Pocillopora damicornis* (6 genotipos) se localizó en Isla Iguana y en la Isla Uva norte; (b) los especímenes de *P. damicornis* del resto del Golfo de Chiriquí tienen al menos tres genotipos diferentes y (c) los especímenes de *P. damicornis* colectados en la Isla Urabá son los que tienen menos diversidad genotípica y sólo se encontraron dos (2), genotipos. Estos resultados indican que la mayor diversidad genotípica de *P. damicornis* ocurre en áreas térmicamente estables (como el Golfo de Chiriquí) y áreas con afloramiento moderado en el Golfo de Panamá (como Isla Iguana) y decrece en las áreas con fuerte influencia del afloramiento, como los son la Bahía de Panamá y Archipiélago de Las Perlas.

ABSTRACT

The Panamanian Pacific is under the influence of natural environmental changes, such as the coastal upwelling and manifestation of El Niño. These events can have severe implications for the biological resources. In this study we characterized the hydrological changes in the Gulf of Panama as related to their seasonality and annual variability. The intensity of the upwelling was assessed using sea surface temperature data. We also evaluated the coral genetic diversity for the coral *Pocillopora damicornis*. There were obvious changes in the hydrological and biological parameters monitored in the Gulf of Panama as result of the upwelling. The historical analysis of upwelling in the Gulf of Panama indicated that the upwelling occurs in pulses related to sea surface temperatures. In conclusion, sea surface temperature is the best quantitative estimate of upwelling intensity in the Gulf of Panama. The electrophoretic analysis of isozymes in the coral *Pocillopora damicornis* in Panama suggest the existence of a wider genetic diversity in the thermally stable water of the Gulf of Chiriquí and in areas of moderate upwelling such as Iguana Island in the Gulf of Panama. This contrast with the limited

genotypic diversity found in areas of strong upwelling such as the Pearl Islands and the Panama Bay.

REFERENCIAS

D'Croz, L., V. Martínez, & G. Arosemena (Eds.). 1994. El inventario biológico del Canal de Panamá. I. El Estudio Marino. Scientia (Panamá) 8 (2). 598 pp.

D'Croz, L. & D.R. Robertson. 1997. Coastal oceanographic conditions affecting coral reefs on both sides of the Isthmus of Panama. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. 2: 2053-2058.

D'Croz, L., J.B. Del Rosario & J.A. Gómez. 1991. Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panama. Rev. Biol. Trop., 39(2): 237-245.

D'Croz, L., J.L. Maté & J.E. Oke. 2001. Responses to elevated sea water temperature and UV radiation in the coral *Porites lobata* from upwelling and non-upwelling environments on the Pacific coast of Panama. Bull. Mar. Sc. 69 (1): 203-214.

Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panamá Bight. Bull Inter-Amer Trop Tuna Comm 14:49-259.

Glynn, P.W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982/1983 El Niño warming event. Environm Conserv 11:133-146.

Glynn, P.W. & L. D'Croz. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. Coral Reefs 8:181-191.

Glynn, P.W. & J.L. Maté. 1997. Field guide to the Pacific coral reefs of Panamá. 8th Int Coral Reef Symp Panamá. 1: 145-166.

Glynn, P.W., J.L. Maté, A. Baker & M. Calderón. 2001. Recurrent coral bleaching and mortality caused by the 1997 El Niño-southern Oscillation: far eastern Pacific. Bull. Mar. Sc. 69 (1): 79-109.

Harris, H. & D.A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. American Elsevier Publishing Company, Inc. New York. pp 1-1 to 5-23. Appendices 1-1 to 5-3.

Hueerkamp, C., P.W. Glynn, L. D'Croz, J.L. Maté, & S.B. Colley. 2001. Bleaching and recovery of five eastern Pacific coral species in an El Niño-related temperature experiment. *Bull. of Mar. Sc.* 69(1):215-236.

Kwieceński, B. & B. Chial. 1983. Algunos aspectos de la oceanografía del Golfo de Chiriquí, su comparación con el Golfo de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 31: 323-325

Kwieceński, B. & B. Chial. 1987. Manifestations of El Niño in the Gulf of Panamá, *Tropical Oceans-Atmosphere Newsletter*, November.

Kwieceński, B., B. Chial & A. Torres. 1988. El Niño and Post El Niño (1982-1986) in the Gulf of Panamá. *Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter* 44.

Smayda, T.J. 1966. A quantitative analysis of the Gulf of Panama. III. General ecological condition and phytoplankton dynamics at 8 degrees, 45 minutes N, 79 degrees 23 minutes W. From November 1954 to May 1957. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 11 (5): 353-612 p.

Stoddart, J.A. 1983. Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol* 76:279-284.

Torres, A. 1988. Indices de afloramientos en el Golfo de Panamá. Trabajo de Graduación Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Panamá. 1988.

Weil, E. & L.A. Weigt. 1996. Protein starch-gel electrophoresis in scleractinian corals: a report on techniques and troubleshooting. *CMRC Techl Rep Ser* 96-13:1-35.

Williams, S.T. 1992. Methods for the analysis of genetic variation in the starfish, *Linckia laevigata*, using allozyme electrophoresis. *AIMS Report* 6:34 pp.

Wolter, K. & M.S. Timlin. 1998. Measuring the strength of ENSO events: how does 1997-1998 rank? *Weather* 53: 315-324.

Wooster, W.S. 1959. Oceanographic observations in the Panama Bight, Askoy Expedition, 1941. Amer. Mus. Nat. Hist., Bull. 118 (3): 115-151.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de la Organización de Estados Americanos (OEA), a través del Proyecto Monitoreo Regional del Impacto del Ciclo de Oscilación Sur El Niño sobre los Recursos Biológicos y sus usos en América Latina; al Darwin Initiative for the Survival of Species (Proyecto 162/8/251); al Programa de Ciencias Ambientales Marinas (MESP), del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales; a la Autoridad del Canal de Panamá por facilitar los registros de temperatura superficial de mar en Balboa. Tres revisores anónimos sugirieron cambios que mejoraron el manuscrito.

Recibido agosto del 2002, aceptado marzo del 2003.

ANEXOS

Cuadro 1: Valores promedios de los parámetros de calidad del agua medidos semanalmente en la Bahía de Panamá entre octubre de 1993 a diciembre del 2000. Temporada seca: enero a abril; Temporada lluviosa: mayo a diciembre; SE: error estándar.

Bahía de Panamá	Temporada seca		Temporada lluviosa		Período de muestreo	
	Prom. \pm SE	Ambito	Prom. \pm SE	Ambito	Prom. \pm SE	Ambito
Temperatura ($^{\circ}$ C)	25.50 \pm 0.20	18.70-28.80	28.10 \pm 0.10	24.90-30.20	27.40 \pm 0.10	18.70-30.20
Salinidad (o/oo)	32.20 \pm 0.20	27.10-34.90	29.20 \pm 0.10	21.50-33.90	30.10 \pm 0.10	21.50-34.90
Secchi (m)	9.30 \pm 0.40	3.50-15.80	9.30 \pm 0.20	4.80-14.30	9.50 \pm 0.20	3.50-15.80
Nitrato-nitrito (:M)	1.03 \pm 0.05	0.11-2.23	0.27 \pm 0.01	0.06-0.70	0.47 \pm 0.02	0.06-2.23
Fosfato (:M)	0.37 \pm 0.03	0.04-0.99	0.12 \pm 0.01	0.02-0.33	0.19 \pm 0.01	0.02-0.99
Silicato (:M)	3.95 \pm 0.24	1.62-9.10	8.24-0.33	2.75-18.75	7.13 \pm 0.28	1.62-18.75
Clorofila <i>a</i> (mg m ⁻³)	1.48 \pm 0.07	0.44-2.87	0.59 \pm 0.01	0.10-0.87	0.95 \pm 0.03	0.10-2.87
Fitoplancton (cel. ml ⁻¹)	663.30 \pm 47.30	79.70-2301.10	166.40 \pm 8.30	10.50-953.30	304.10 \pm 18.30	10.50-2301.10
Zooplancton (10 ³ por muestra)	8.76 \pm 1.00	0.64-29.70	7.02 \pm 0.50	1.36-30.76	7.51 \pm 0.50	0.64-30.76

Cuadro 2. Número de individuos con idéntico genotipo en el coral *Pocillopora damicornis* en el Pacífico de Panamá.

Localidad	Número de genotipos	Número de individuos por genotipo					
		1	2	3	4	5	6
Golfo de Chiriquí							
Isla Uva Norte	6	6	4	4	3	2	1
Isla Uva Sur	3	14	5	1	-	-	-
Isla Canal de Afuera	3	15	3	2	-	-	-
Isla Secas	4	12	4	3	1	-	-
Isla Granito de Oro	3	15	3	2	-	-	-
Golfo de Panamá							
Isla Iguana	6	4	4	4	3	3	2
Isla Saboga	3	13	4	3	-	-	-
Isla Urabá	2	18	2	-	-	-	-

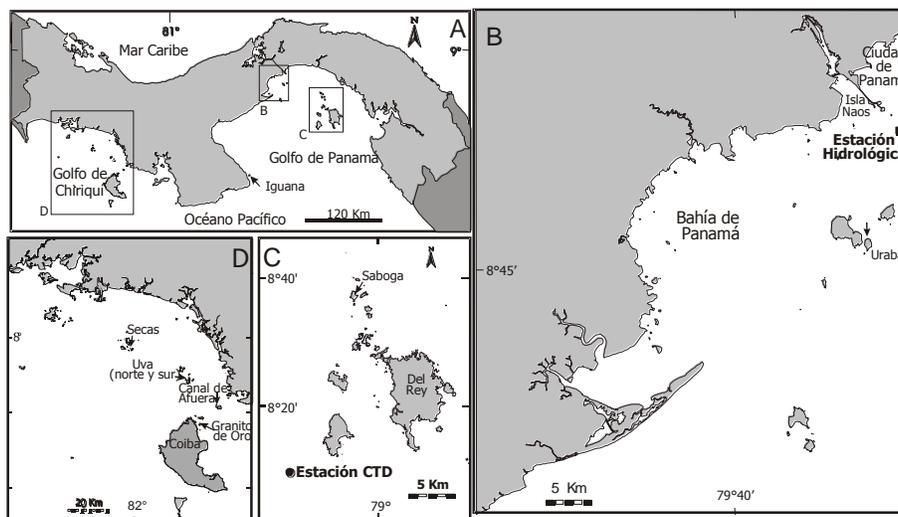


Fig. 1. (A) Mapa de la República de Panamá, (B) Bahía de Panamá, (C) Archipiélago de las Perlas (Golfo de Panamá), (D) Golfo de Chiriquí. Ubicación de la estación hidrológica en la Bahía de de Panamá (B); estación CTD en el Archipiélago de las Perlas (C) y sitios de colectas para el estudio de los genotipos del coral *Pocillopora damicornis* (A-D).

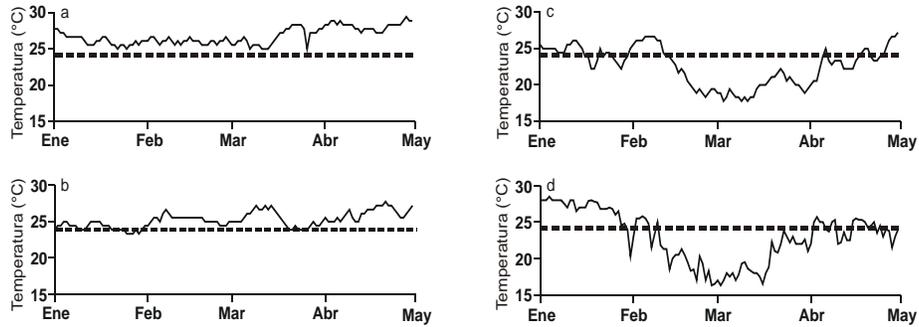


Fig. 2. Variación de la temperatura superficial del mar en Balboa (Bahía de Panamá), durante los afloramientos débiles de 1983 (a) y 1998 (b) y fuertes de 1985 (c) y 1989 (d). La línea punteada representa la temperatura umbral (24° C), para el afloramiento en el Golfo de Panamá (Smayda 1966).

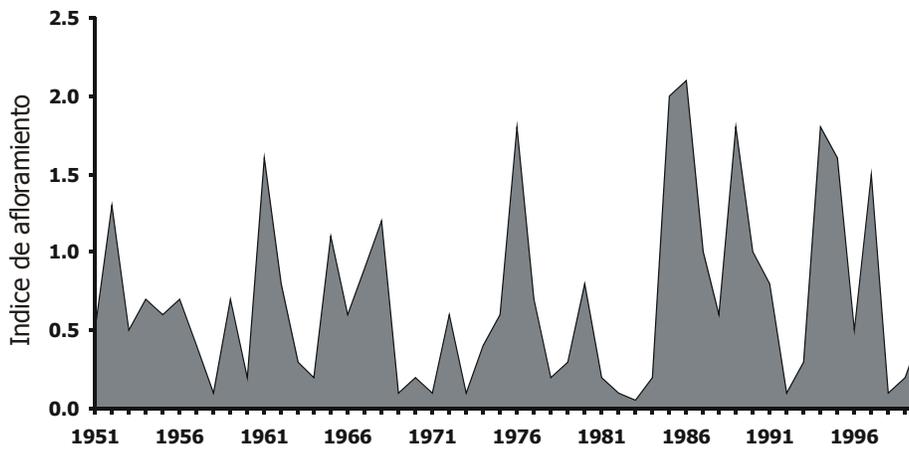


Fig. 3. Índices de afloramiento para el Golfo de Panamá (1951-2000).

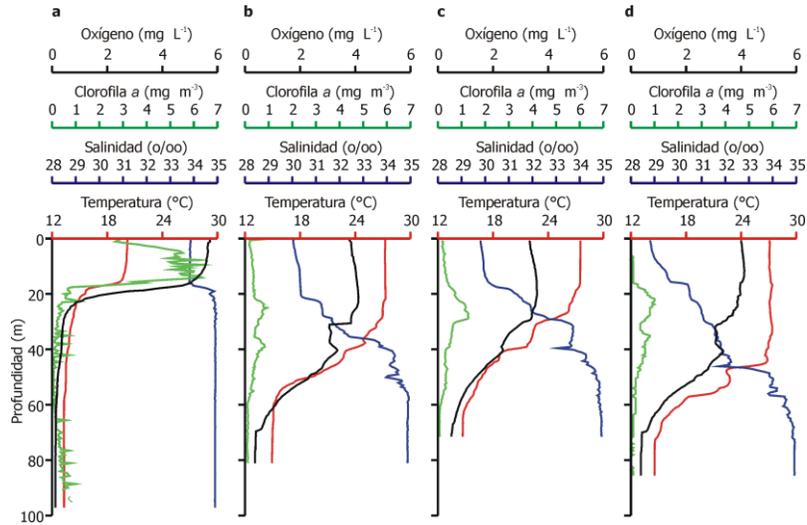


Fig. 4. Perfil hidrológico de la columna de agua en la estación CTD-Archipiélago de las Perlas durante: (a) febrero 2000, (b) noviembre 2000, (c) diciembre 2000, (c) noviembre 2001.

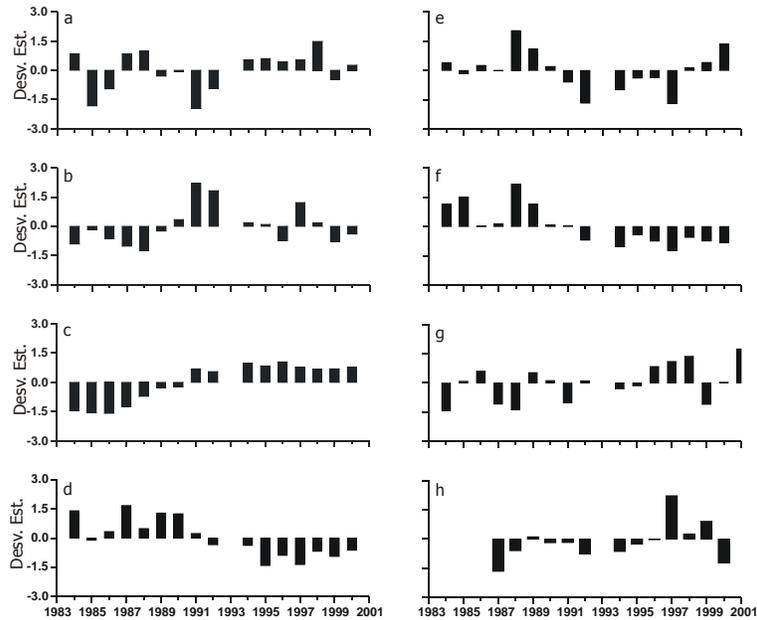


Fig. 5. Desviación estándar de la media anual de: (a) temperatura, (b) salinidad, (c) lectura del disco Secchi, (d) fosfato, (e) nitrato, (f) silicato, (g) clorofila a y (h) abundancia de copéodos calanoides en la estación hidrológica-Canal de Panamá, entre 1984 y el 2000.