

PERTURBACIÓN BIOLÓGICA EXTREMA EN LOS SISTEMAS CORALINOS DEL CARIBE

por

Germán Bula-Meyer*

Resumen

Bula-Meyer, G.: Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(98) 105-110, 2002. ISSN 0370-3908.

La reducción de los peces e invertebrados herbívoros por sobrepesca y por la mortandad masiva del erizo negro, *Diadema antillarum*, ocurrida en 1983, ha provocado en los sistemas coralinos del Caribe una perturbación biológica extrema, en la que varias especies de macroalgas, algunas alelopáticas, han proliferado en los últimos 15 años. Las algas del talud profundo y de los fondos plano arenosos, caracterizadas éstas últimas por su gran habilidad competitiva por el espacio, han estado invadiendo los bancos coralinos someros (< 13 m), matando corales y otros organismos. De continuar esta invasión, la biodiversidad será drásticamente reducida y por ende, el recurso de los productos naturales para fines medicinales. Así mismo, el paisaje submarino perderá su encanto recreacional y sobrevendrán serios problemas erosivos, lo que demanda una urgente estrategia pesquera que permita una tregua para este importante componente biológico del sistema coralino.

Palabras clave: macroalgas, herbívoros, Caribe, sistema coralino.

Abstract

The reduction of herbivorous fishes and invertebrates due to overfishing and the mass mortality of the long-spined urchin *Diadema antillarum*, in 1983, have resulted in a biological extreme disturbance in the Caribbean coralline systems, where several species of macroalgae, some allelopathic, have proliferated in the last fifteen years. The dominant macroalgae that live in the deep reef slope and in the sand plains, are characterized for their great space competitive ability and have been invading the shallow coralline banks (< 13 m), killing corals and other organisms. If invasion continues, biodiversity will be drastically reduced and, therefore, the source of natural products for therapeutic purposes will also be affected. The natural beauty of the reefs will be lost and real serious erosive problems will come. So, it is very urgent to elaborate a fisheries strategy and in that way to give a truce for this biologically important component of coralline systems.

Key words: macroalgae, herbivorous, Caribbean Sea, coralline system.

* Laboratorio de Biología, Universidad del Magdalena, A.A. 890, Santa Marta-Colombia.

Introducción

Los sistemas coralinos tropicales son unos de los ecosistemas naturales más exuberantes y sobresalientes como "jardines" productivos que se desarrollan en aguas cálidas y relativamente pobres en nutrientes (N, P). Como resultado de una longevidad geológica de sus condiciones ecológicas en las zonas tropicales (Wells, 1969; Stehli y Wells, 1971; Ross, 1972), los sistemas coralinos han desarrollado la más alta diversidad biológica de todo el mundo marino (Reaka-Kudla, 1996) y las asociaciones más sofisticadas. La mayoría de los organismos son altamente especializados y eficientes en la utilización de sus recursos energéticos. Con más de un millón de especies y biodiversidades específicas y filéticas más grandes que cualquier otro bioma en la tierra (más del 80% corresponden a animales o protozoarios), el sistema coralino pareciera ser un ecosistema verdaderamente animal, *la antítesis de las selvas húmedas tropicales* (Reaka-Kudla, 1996).

A mediados del siglo XX, la corriente científica general asumía que el recurso primario de energía para el sistema coralino provenía del plancton a través de las corrientes marinas impulsadas por los vientos. Sin embargo, el componente vegetal fotosintético del arrecife, el cual excede al componente animal en biomasa, es mayormente diminuto y de carácter simbiótico localizándose entre el tejido animal. Odum y Odum (1955) demostraron sobre la base de biomasa, que en la terraza de Barlovento en el arrecife coralino (atolón) de Eniwetok, las algas eran el componente dominante. Ellos acudieron a la "tradicional" pirámide trófica de biomasa y encontraron que las algas constituían el 85%, los herbívoros el 13.8% y los carnívoros el 1.1%. Sin embargo, lo sorprendente de esto era que el 20% de la biomasa algal pertenecía a las simbióticas, 6% a las macroalgas y el 73% a las formadoras de céspedes o tapetes, perforadoras e incrustantes. La alta biomasa de algas cespitosas, traducida en términos de cobertura, es la mayor junto con la de los corales, no sólo en este atolón, sino también en los sistemas coralinos del Indo-Pacífico y del Caribe (Adey, 1998).

La literatura sobre los sistemas coralinos ha crecido enormemente y tiende actualmente a la comprensión del metabolismo arrecifal, así como a la estructura y funcionamiento de su comunidad. Sin embargo, la percepción del cuadro básico no ha cambiado. Las algas directa o indirectamente construyen y determinan al sistema coralino. La asociación simbiótica coral-zooxantela o coral hermatípico, se parece a las algas bentónicas en que ambos compiten por los mismos recursos: espacio, luz y

nutrientes (Bula-Meyer, 1987), sin embargo, para que ocurra esta competencia, las condiciones físicas y/o biológicas claves para la salud de un sistema coralino balanceado, deben alterarse. Actualmente se considera axiomático, en la ciencia de los sistemas coralinos, que la activa calcificación coralina y los ricos céspedes algales, pueden ser transformados rápidamente (de meses a años) por perturbaciones extremas como tormentas ciclónicas, incremento en los nutrientes o disminución de la actividad herbívora, a una alta biomasa de comunidades macroalgales que supera el kg/m^2 (Adey y Burke, 1976; Littler y Littler, 1985, 1988). Esto es una realidad en la mayoría de los sistemas coralinos del mundo. Hasta el momento se desconoce si una vez transformado el sistema coralino, el cual representa actualmente una degradación ambiental seria, retorne otra vez a su estado inicial.

A escala global, el sistema coralino comprende un significativo recurso geográfico, geoquímico, biológico y recreacional. Su área total, producción pesquera, masa calcárea y producción primaria han sido calculadas y representan un valor importante. Por ejemplo, el área total de los sistemas coralinos es de aproximadamente 600.000 km^2 , lo cual representa el 0.17% del área total de los océanos y cerca del 15% del área de los fondos someros entre 0 y 30 m de profundidad (Littler y Littler, 1988). El potencial pesquero de esta área relativamente pequeña, se ha estimado en un 9% (aprox. 6 millones t/año) del total que produce la actividad pesquera mundial (Littler y Littler, 1988).

Con base en los resultados de las investigaciones bioecológicas recientes, mas observaciones personales, el autor se propone explicar en este artículo cómo la causa del deterioro acelerado de los sistemas coralinos del Caribe colombiano y de otras localidades, aparte de las condiciones físicas desfavorables (sedimentación y aumentos en los niveles de nutrientes), se debe a la reducción marcada (perturbación extrema en el sentido de Connell, 1978) de los principales herbívoros de dicho sistema.

Factores ambientales que controlan el desarrollo de los corales

Los corales crecen y se mantienen en buen estado cuando coinciden una serie de condiciones físicas y biológicas favorables tales como: aguas claras libres de sedimentos, temperaturas entre 25 y 28°C, bajos niveles de nutrientes inorgánicos, buena circulación de agua, gran actividad herbívora y poca disponibilidad de plancton (Stoddart, 1969; Littler y Littler, 1985). Con frecuencia la sedimentación y los altos niveles de nutrientes son los dos factores más importantes que han aquejado a los sis-

temas coralinos, principalmente los cercanos a los continentes o grandes centros urbanos. La deposición del sedimento sobre los pólipos los asfixia y los altos niveles de nutrientes favorecen el desarrollo de las macroalgas, las cuales terminan matando a los corales. Por ejemplo, en las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte del Caribe colombiano, más de las 2/3 partes de los corales están muertos por estos fenómenos (Bula-Meyer, 1990; Sarmiento *et al.*, 1990; Alvarado & Corchuelo, 1992). Es realmente alarmante el elevado nivel de sedimentos que llegan a estas islas. Los corales muertos después de los 15m de profundidad presentan una capa de sedimentos de hasta 3 cm de espesor (obser. pers.). Además, los aumentos en los niveles de los nutrientes por provenir de zonas de manglares como son los de la bahía de Barbacoas y los de la boca del río Sinú, cercanas a esas islas, producen florecimientos del fitoplancton que junto con los sedimentos afectan la transparencia del agua, limitando de esta manera la producción fotosintética y el crecimiento de los corales. En las décadas de los 60-70 la transparencia del agua de estas islas medida con el disco de secchi, fluctuaba entre 30 y 40 m de profundidad y cuando comenzaron a sentirse las corrientes turbias procedentes de la bahía de Barbacoas hacia las islas del Rosario y las del río Sinú hacia las islas de San Bernardo e isla Fuerte, las profundidades del disco de secchi se redujeron hasta los 5-15 m en los últimos 15 años (obser. pers.).

Este problema se acrecienta y proviene del mal manejo económico de las tierras como son las deforestaciones ribereñas (caso del río Sinú con su manglar, lo cual acabó con los meandros de dicho río) y/o regulación y abertura de caños y canales (caso de los caños de Matunilla y Lequerica construidos entre el canal del Dique y la bahía de Barbacoas para minimizar la carga de sedimentos a la bahía de Cartagena), o por el aumento de las poblaciones ribereñas cuyos residuos orgánicos ricos en nitrógeno generalmente llegan al mar favoreciendo el desarrollo de macroalgas.

En los últimos quince años, se ha presentado una perturbación biológica de carácter extremo que también ha causado serios problemas en los sistemas coralinos del Caribe y se trata de la disminución de los herbívoros por sobrepesca y por la casi desaparición del erizo negro *Dia-dema* el cual murió masivamente en el Caribe por causas desconocidas hasta el momento (ver Bula-Meyer, 1989). Esto se ha tornando en un gran tensor indirecto, que está extinguiendo a los corales. Por supuesto que en los arrecifes continentales como son los de las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte, el fenómeno ha empeorado la situación, acelerando el proceso destructivo, mientras que

en los bancos de Serrana y Quitasueño y en los cayos de Albuquerque y Bolívar (Courtown), el asunto es más lento por lo que allí no hay problemas con los niveles de nutrientes ni con la sedimentación.

Disminución de los herbívoros y efectos en los sistemas coralinos

Los estudios han demostrado que los peces e invertebrados herbívoros en los mares tropicales causan un impacto tremendo en la estructura y función de las comunidades de macrófitas (Hay, 1981; Lewis, 1986; Bula-Meyer, 1989, 1992). Los herbívoros no sólo regulan la distribución de las algas sino también la composición florística, tamaño y biomasa (Lewis, 1986; Bula-Meyer, 1995). La figura 1 muestra un modelo generalizado de la distribución y abundancia de las macroalgas verdes, pardas y rojas en los sistemas coralinos del Caribe. El modelo distributivo y la abundancia de cada grupo están estrechamente relacionados con su forma de vida, con la presencia o ausencia de compuestos alelopáticos y con la distribución de los herbívoros en el sistema. Por ejemplo, la mayoría de las algas verdes de los planos arenosos o de la laguna son sifonáceas psamofílicas, las cuales presentan una base estolonífera como *Caulerpa* o una masa rizoidal empotrada en la arena como *Udotea*, *Penicillus*, *Halimeda* spp. y otros géneros. En el caso de las algas pardas y rojas la mayoría son litofílicas o epífitas, teniendo dificultades en su expansión en los fondos arenosos a causa de la escasez del sustrato duro.

En su ecoevolución con los herbívoros, las macroalgas han desarrollado varias defensas para contrarrestar la depredación (Norris & Fenical, 1982; Bula-Meyer, 1992). Por ejemplo, la mayoría de las que viven expuestas (algas pardas y rojas) en los fondos coralinos someros, incluyendo el talud (< 15 m), producen aleloquímicos con el

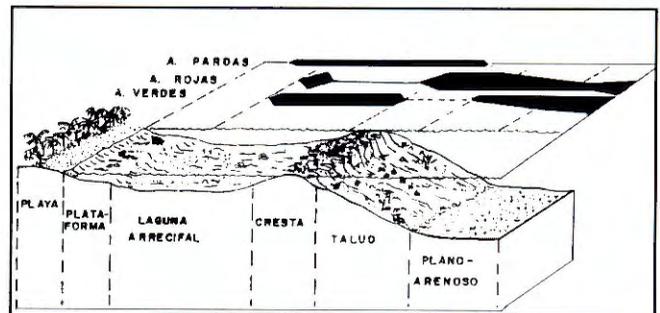


Figura 1. Modelo generalizado de distribución y abundancia de las macroalgas verdes, pardas y rojas en un sistema coralino del mar Caribe (ver Bula-Meyer, 1995).

fin de repeler los ataques, principalmente de los peces loros (*Scaridae*) y cirujanos (*Acanthuridae*), del erizo negro *Diadema antillarum* y del cangrejo rey *Mithrax spinosissimus*. Lo mismo sucede con las algas dominantes de la laguna coralina, las clorofíceas psamofílicas, con algunos géneros impregnados de carbonato cálcico como *Penicillus*, *Udotea*, *Rhipocephalus* y *Halimeda* y otros no calcáreos como *Caulerpa* y *Avrainvillea*, a los cuales se les han hallado compuestos secundarios (Paúl y Fenical, 1987; Bula-Meyer, 1989), probablemente para evitar ser pastoreados por el caracol de pala *Strombus gigas* y los erizos de ese hábitat como el *Lytechinus variegatus*, *Meoma ventricosa*, *Clypeaster subdepressus* y *Mellita sexiesperforata*. Hay *et al.* (1994) encontraron que el carbonato cálcico en estas algas psamofílicas sinergetiza a las sustancias alelopáticas.

A las algas verdes psamofílicas por su agarre rizoidal masivo y por su forma de dispersión mediante filamentos estoloníferos subterráneos, les es difícil prosperar en el

sustrato duro o coral muerto, mientras que las algas psamofílicas de base estolonífera que corre sobre el fondo como *Caulerpa racemosa*, pueden prosperar con facilidad sobre el sustrato duro y de esta manera matar a los corales vivos vecinos como ha estado ocurriendo en las islas del Rosario. Además, existen algunas algas estrictamente litofílicas de la laguna que también tienen la capacidad de producir metabolitos secundarios y habilidad competitiva por el espacio como son las especies del alga parda *Diclyota* y el alga verde calcárea *Halimeda opuntia*, las cuales han tenido éxito en los bancos coralinos por la escasez del erizo *Diadema*, puesto que se observó que éste las consume, más no los peces, por sus potentes aleloquímicos (Paúl & Hay, 1986; Bula-Meyer, 1989).

Los herbívoros del talud somero excluyen a muchas especies litofílicas, que usualmente no tienen la capacidad de desarrollar compuestos metabólicos secundarios. Estas especies por lo general se establecen en sitios de difícil acceso para sus depredadores, siendo uno de éstos los pla-

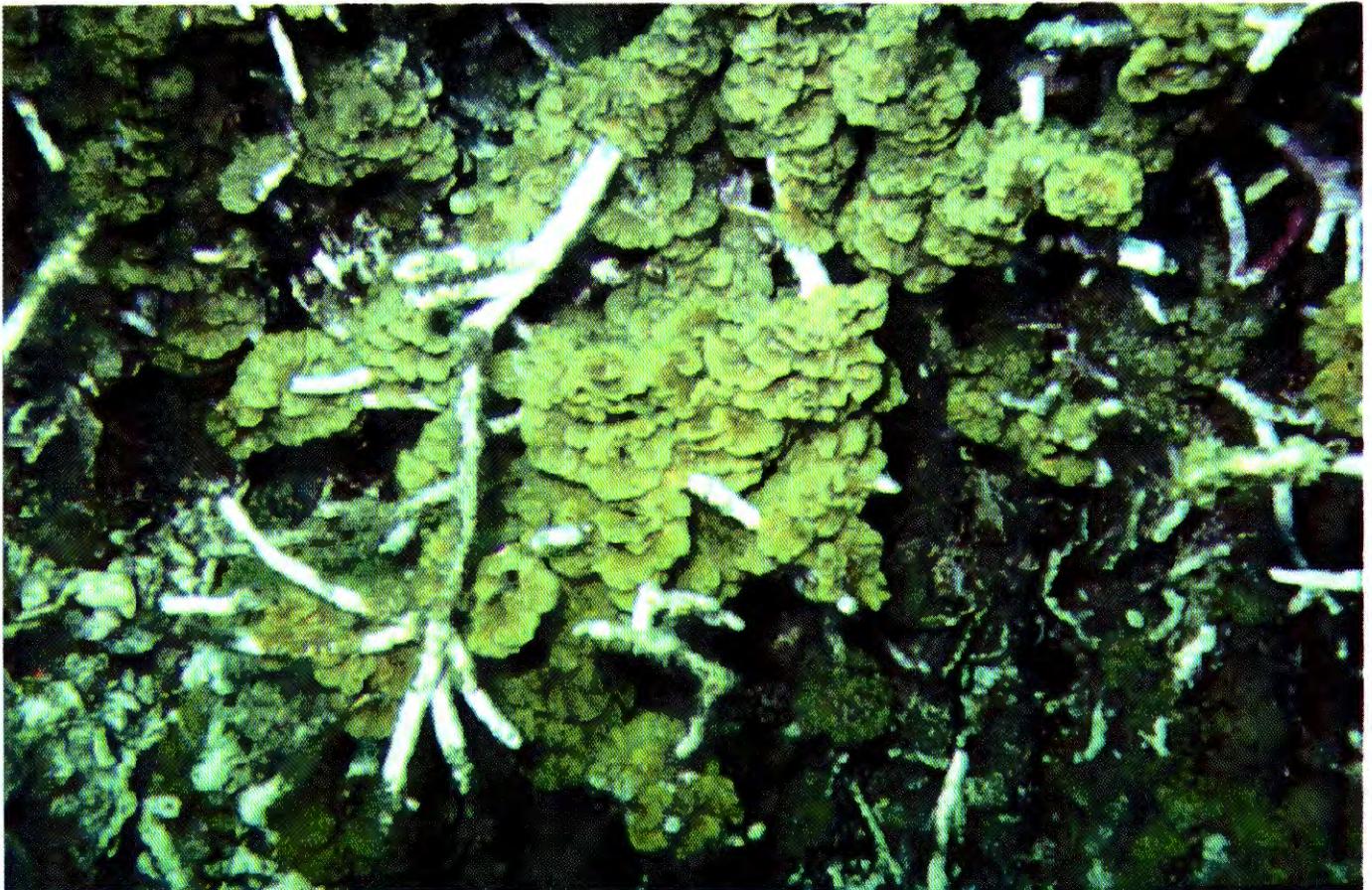


Figura 2. El alga parda *Lobophora variegata* invadiendo bancos someros del coral *Acropora cervicornis* en las islas del Rosario.

nos arenosos someros o profundos carentes de refugios. Ante la desventaja de la carencia de estas defensas químicas, la naturaleza dotó a estas algas de una gran habilidad competitiva por el espacio y de adaptarse a bajos niveles de intensidad luminosa (Bula-Meyer, 1987, 1992). Hay (1981) y Bula-Meyer (1992) demostraron que si los peces y erizos herbívoros son excluidos del talud coralino, las algas litofílicas que han sido relegadas por sus predadores a estos planos-arenosos, invadirían el talud, aniquilando a los corales y a las algas alelopáticas. Un ejemplo de esto se observa en las islas del Rosario, San Bernardo, San Andrés y Providencia y sus cayos, entre otros. La mortandad masiva que ocurrió en todo el Caribe en 1983 del erizo *D. antillarum* (ver Bula-Meyer, 1989), trajo como consecuencia la invasión de las algas pardas *Lobophora variegata* (Fig. 2) y *Dictyota* spp. *Lobophora*, que estaba relegada a las partes profundas del talud, comenzó a invadir los lugares más someros y desde entonces ha estado matando corales, pues hasta la fecha, este erizo aún no se ha recuperado (obser. pers.). En las islas del Rosario, además de estas macroalgas pardas y de *Caulerpa racemosa*, también han tenido mucho éxito el alga verde calcárea litofílica *Halimeda opuntia* desde los fondos someros hasta los 12 m de profundidad y las rodofíceas calcáreas *Amphiroa hancockii*, *A. tribulus* (la más dominante) y *Peyssonnelia simulans* y las frondosas *Galaxaura obtusata*, *Asparagopsis taxiformis* (gametófito), *Halymenia duchassaingii*, *Wrangelia penicillata* y *Wrightiella blodgettii*. Sin duda alguna, la proliferación de estas algas también ha estado favorecida por el aumento en la concentración de los nutrientes (ver Alvarado & Corchuelo, 1992) que provienen de la zona de manglares de la bahía de Barbacoas durante los períodos húmedos del año (Bula-Meyer, 1990).

En San Andrés y Providencia, las aguas de albañales desembocan en el lado oeste y el impacto es local, siendo rápidamente retiradas de las islas por la corriente Caribe. Sin embargo, el deterioro coralino es general en estas islas y de la misma manera como se observa en los bancos de Serrana y Quitasueño y de los cayos Alburquerque y Bolívar, en donde no hay derrames de aguas de albañales (obser. pers.). La casi desaparición del erizo negro, del caracol de pala, del cangrejo rey y de los peces loros y cirujanos por extracción indiscriminada (excepto el erizo) realizada por los nativos y compañías pesqueras para consumo humano, han ocasionado la proliferación de varias especies de macroalgas nocivas, especialmente de las pardas *Dictyota* spp. y de *Lobophora variegata*. La cobertura de éstas llega a alcanzar en los cayos entre 40 y 50% (Díaz-Pulido, 1995). El paisaje en estas islas caribeñas no es nada alentador y los corales están sufriendo el implacable ataque de las algas. En San Andrés y Provi-

dencia, la laguna del sistema coralino presenta un extraordinario florecimiento de algas pardas alelopáticas de los géneros *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Lobophora*, *Stypopodium*, *Turbinaria* y *Sargassum* (obser. pers.).

En el Parque N.N. Tairona en Colombia, las formaciones coralinas, especialmente las de la ensenada de Chengue que son las más desarrolladas, han sufrido el ataque permanente de las *Dictyota* spp. y del alga verde incrustante *Codium intertextum*. Este proceso, el autor lo atribuye a la desaparición casi total del erizo *Diadema*, pues al cabo del año en que se dio este fenómeno, comenzó la proliferación de estas algas y hasta el momento han estado dominando, debido a que la población de este equinodermo aún continúa muy baja. En cuanto a los peces loros y cirujanos aunque no han sufrido una sobrepesca, evitan consumirlas. Además, el cangrejo rey no habita en este lugar (obser. pers.), probablemente por las bajas temperaturas ocasionadas por la surgencia estacional del lugar.

Los estudios de ecología funcional en este campo, están demostrando que los herbívoros del talud y de la laguna del sistema coralino, son importantes en el mantenimiento de la existencia de múltiple-hábitats. Por lo tanto, la marcada reducción de la actividad herbívora, traería graves consecuencias a la biodiversidad del sistema coralino y por ende las posibilidades de contar con un recurso de compuestos bioactivos o farmacológicos (antitumorales, antivirales, antimicóticos e inmunomoduladores).

Conclusiones

A pesar de las innumerables investigaciones en los sistemas coralinos, no existe una política de manejo y educativa en la que se apliquen estos resultados permitiendo que la influencia humana continúe impactando desfavorablemente sobre estos ambientes. Urge por lo tanto una estrategia pesquera que permita al componente herbívoro restablecerse. En los casos del erizo negro y del caracol de pala, se deben desarrollar cultivos para repoblar el sistema coralino de tal forma que éste no quede reducido y dominado por unas pocas especies algales como se observa en las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte.

Agradecimientos

Al Fondo Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología por la financiación de investigaciones que han aportado, en parte, importantes datos al conocimiento para concluir lo expuesto en este artículo.

Al grupo de "Expediciones Submarinas" (Ministerio de Comunicaciones) por colaborar en las visitas realizadas a las Islas de San Andrés y Providencia y sus bancos y cayos. A M. M. Littler, Sara Newball y a un revisor anónimo por sus comentarios.

Referencias

- Adey, W.H.** 1998. Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *J. Phycol.*, **34**: 393-406.
- _____ & **R. Burke.** 1976. Holocene bioherms (algal ridges and bank barrier reefs) of the eastern Caribbean. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **87**: 95-109.
- Alvarado, E.M. & M.C. Corchuelo.** 1992. Los nutrientes, la temperatura y la salinidad provenientes del Canal del Dique como factores de deterioro en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario (Cartagena, Colombia). VIII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar, 277-287.
- Bula-Meyer G.** 1987. Taxonomic and ecologic studies of a subtidal sand plain macroalgal community in the Colombian Caribbean. Tesis de Ph.D., Coll. Mar. Stud., Univ. of Delaware, Newark, USA, 189 p.
- _____ 1989. Micro y macroalgas marinas alelopáticas: Biología, toxinas y significado ecofisiológico (Revisión). *Rev. Ing. Pesq.* (edic. especial), **9** (1-2): 1-110.
- _____ 1990. Corales del Rosario: en vías de extinción. *Nueva Frontera*, **794**: 24-26.
- _____ 1992. Están las algas marinas tropicales de los planos-arenosos profundos fisiológicamente restringidas a estos hábitats continuos al talud arrecifal. *Mem. VIII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar y Congr. Centroamericano y del Caribe Cien. Mar, Bogotá*, 196-205.
- _____ 1995. Macroalgas de la Isla de Gorgona (Pacífico colombiano) con nuevos registros y una explicación a la baja diversidad y biomasa. En Pinto, P. (Ed.), *La Isla de Gorgona: nuevos estudios biológicos*. Biblioteca J.J. Triana, **11**: 23-45.
- Connell, J.H.** 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1310.
- Díaz-Pulido, G.** 1995. Comunidades macroalgales de los Atolones Alburquerque y Courtown (Bolívar), Caribe suroccidental, Colombia y relación con la estructura arrecifal. Tesis de Grado. Univ. de Bogotá, JTL, Santafé de Bogotá, Colombia, 110p.
- Hay, M.E.** 1981. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *Am. Nat.*, **118**: 520-540.
- _____, **Q.E. Kappel, & W. Fenical.** 1994. Synergisms in plant defenses against herbivores: interactions of chemistry, calcification, and plant quality. *Ecology*, **75**: 1714-1726.
- Lewis, S.M.** 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.*, **56**: 183-200.
- Littler, M.M. & D.S. Littler.** 1985. Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. *Procc. Fifth Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, 35-39.
- _____ & **D.S. Littler.** 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. En Lembi, C.A. y J.R. Waaland (Eds.), *Algae and Human affairs* p. 29-56. Cambridge Univ. Press.
- Norris, J.N. & W. Fenical.** 1982. Chemical defense in tropical marine algae. En Rützler, K. y I.G. Macintyre (Eds.), *The Atlantic Barrier reef ecosystem et Carrie Bow Cay, Belize. I: Structure and communities*, p. 417-431. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, **12**: 1-539.
- Odum, H. & E. Odum.** 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, **35**: 291-320.
- Paúl, V.J. & W. Fenical.** 1987. Natural products chemistry and chemical defense in tropical marine algae of the phylum Chlorophyta. En Scheuer, P.J. (Ed.), *Bioorganic marine chemistry*, p.1-29, Vol 1. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- _____ & **M.E. Hay.** 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, **33**: 255-264.
- Reaka-Kudla, M.** 1996. The global biodiversity of coral reefs. A comparison with rain forest. En Reaka-Kudla, M., D. Wilson y E.O. Wilson (Eds.), *Biodiversity II, Understanding and Protecting our Natural Resources*. Joseph Henry/National Academic Press, Washington, D.C., p. 83-108.
- Ross, H.H.** 1972. The origin of species diversity in ecological communities. *Taxon*, **21**: 253-259.
- Sarmiento, D.E., F.A. Flechas & G.A. Galvis.** 1990. Evaluación cuantitativa del estado actual de las especies coralinas del Parque Nacional Natural Corales del Rosario. Cartagena (Colombia). VII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar., 303-315.
- Stehli, F.G. & J.W. Wells.** 1971. Diversity and age patterns in hermatypic coral. *Syst. Zool.*, **20**: 115-126.
- Stoddart, D.R.** 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.*, **44**: 433-498.
- Wells, J.R.** 1969. Aspects of Pacific coral reefs. *Micronesica*, **5**: 317-322.